

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PATAGONIA
SAN JUAN BOSCO



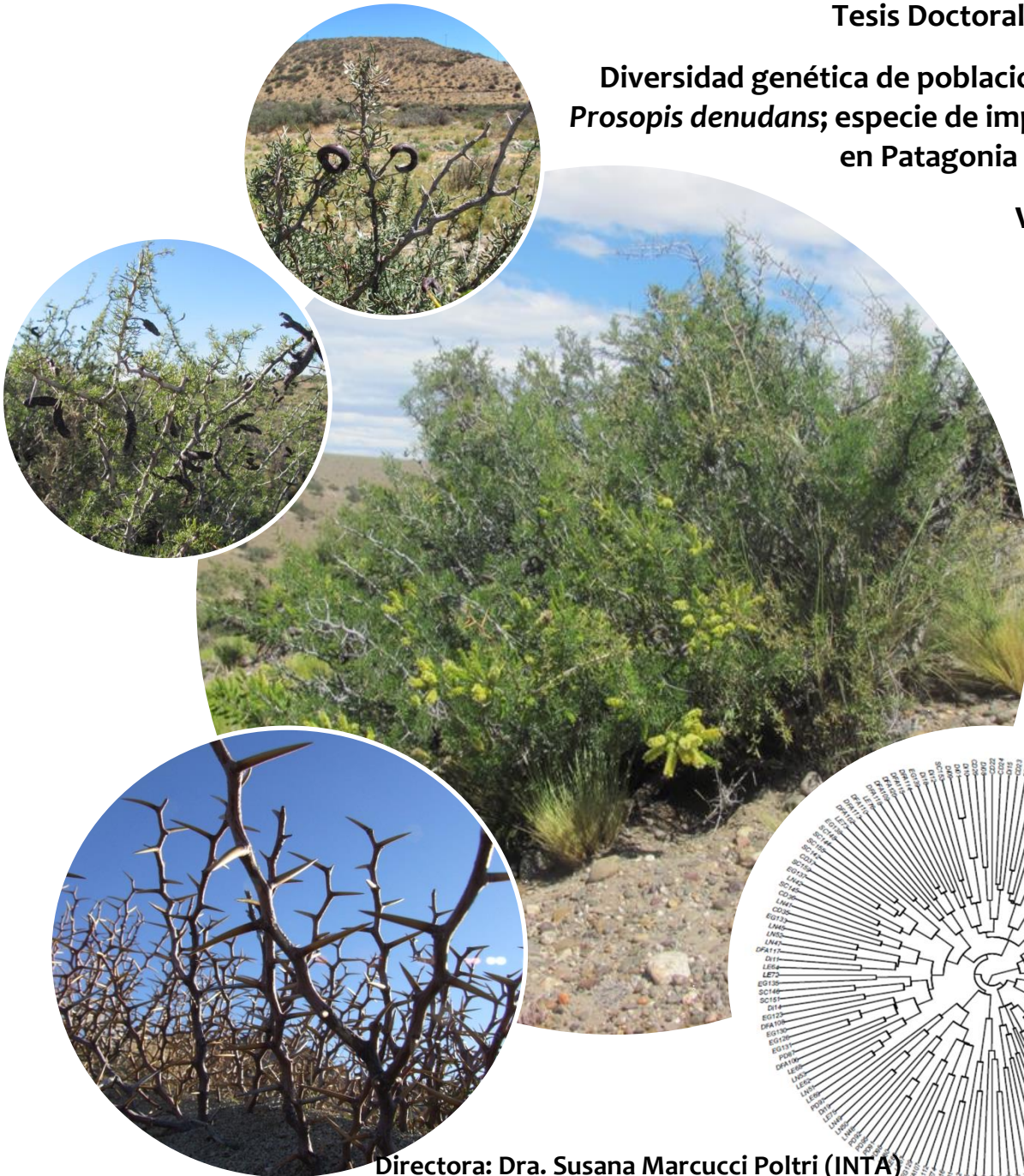
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y CIENCIAS DE LA SALUD

Tesis Doctoral

Diversidad genética de poblaciones naturales de
Prosopis denudans; especie de importancia ecológica
en Patagonia

Vivien Pentreath

2022



Directora: Dra. Susana Marcucci Poltri (INTA)

Co-Directora: Ing. Susana Torales (INTA)

Asesora de estudio: Dra. Mónica Stronati (UNPSJB)



AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Pública Argentina, en especial a la Universidad Nacional de la Patagonia SJB, en la cual he transitado mi formación de grado y de postgrado.

A los Institutos de Recursos Biológicos y de Biotecnología de INTA de Castelar, por aceptarme para la realización de la práctica y los análisis de datos de la presente Tesis.

A mis Directoras, la Dra. Susana Marcucci Polti y la Ing. Susana Torales, por la confianza puesta en mí, por los conocimientos transmitidos, por su acompañamiento y sugerencias en cada una de las instancias que se condensaron en este texto. Y sobre todo por haberme dado la oportunidad de emprender este camino de formación junto a ellas.

A mi Asesora de estudio, la Dra. Mónica Stronati, quien ha sido una guía imprescindible, por toda su experiencia en el campo de la vegetación nativa de la Patagonia árida.

Al Dr. Martín García por su valioso aporte estadístico, esencial para esta Tesis, por su tiempo y su paciencia.

A los Geól. Rufino Sánchez, Mariela Ocampo y Fernanda Valenzuela por su aporte en el campo de la Geomorfología y el Suelo.

Al Tec. Flavio Illesca, del Laboratorio SIGyT (UNPSJB), a cargo de la Dra. Cristina Massera, por el tiempo dedicado a la elaboración de mapas para esa Tesis.

A las personas del Instituto de Recursos Biológicos de INTA (Castelar), con quien he compartido horas de trabajo y charlas; por su ayuda y su apoyo durante mi estancia en el laboratorio; Renée, Noga, Florencia, Virginia, Cristina, Valeria, Carla, Marcela, Micaela, Viviana, Nicolás.

A la Asociación de Docentes Universitarios (ADU-PSJB) por el invaluable apoyo económico.

A mi amiga Laura Ferreyra por sus acertadas conexiones, su consejo y su calidez.

A mi amiga Elena González por sus valiosas opiniones y correcciones.

A mi marido Alfredo, por acompañarme durante las extensas campañas exploratorias por la Patagonia y por el apoyo constante.

A mis amigas, a mi hermosa familia, a la vida...que me ha dado tanto...

Yo soy yo y mi circunstancia

(Ortega y Gasset)



Resumen en castellano

Prosopis denudans Bentham es una leguminosa endémica de Patagonia perfectamente adaptada a la estepa arbustiva semidesértica. Su importancia ecológica es fundamental en la prevención de la desertificación, por su capacidad de crecer en suelos arenosos y/o salinos que permite utilizarla para el control de la erosión y recuperación de suelos empobrecidos en regiones áridas y semiáridas. Se propone en esta tesis determinar la variabilidad genética de ocho sitios de procedencia de *P. denudans* y su relación con el ambiente, en un muestreo realizado dentro su área de distribución, mediante el empleo conjunto de 15 marcadores morfométricos y 8 marcadores moleculares, del tipo microsatélites (funcionales y neutros) diseñados en *P. alba*, *P. chilensis* y *P. flexuosa*.

El área de distribución de la población global, se corresponde con la región austral de la Diagonal Árida Argentina, en un paisaje de geoformas suaves y altitudes que decrecen hacia el Este y oscilan entre 1030 y 188 msnm. Los suelos fueron analizados físico-químicamente en el laboratorio y resultaron de Orden Aridisol y Entisol, con predominio de arena, alcalinos, con baja salinidad, bajo % CO, con pobre a muy pobre % MO y altamente desprovistos de N y no se detectaron grupos o clases según los sitios, que evidencien una morfometría o agrupamiento genético particular de las plantas. Los microsatélites se lograron transferir exitosamente y resultaron genéticamente independientes en cada población. Fue posible detectar una elevada riqueza alélica, alelos privados en algunas subpoblaciones, elevada heterosigosis observada y esperada, dependiendo del marcador genético y población y cierto grado de endogamia en cinco de las ocho subpoblaciones (F_{IS} c/corrección alelos nulos: 0,006-0,547). A una escala fina, se pudo detectar estructura genética espacial en solo dos subpoblaciones, generada por el apareamiento por proximidad cuando las distancias fueron menores. Entre las subpoblaciones de *P. denudans* se observó una diferenciación genética baja (F_{ST} c/corrección alelos nulos: 0,006 y 0,116) evidenciando alto flujo génico, que podría ser producto del traslado e intercambio por los grupos de cazadores-recolectores de

Patagonia, de hábito nómada, a partir del Holoceno tardío. Basado en el análisis de los datos morfométricos de las plantas, no se detectó estructuración en las subpoblaciones, del mismo modo que cuando se utilizaron conjuntamente los datos morfométricos y genéticos mediante DAPC, sin incluir información a priori de las localizaciones geográficas.

Los análisis realizados sugieren que no hay estructuración genética importante de la población global de *P. denudans* estudiada, que la variación genética entre subpoblaciones fue de 9 %, estando la mayor variación dentro de las mismas (91 %) y que los marcadores empleados fueron útiles para describir la variabilidad de esta especie. El conocimiento de la distribución de la diversidad y las áreas de endemismo es fundamental para proponer una regionalización biogeográfica adecuada, que constituya a su vez la base para diseñar una estrategia que permita el uso sustentable y conservación de la biodiversidad.

Resumen en inglés

Prosopis denudans Benthham is a legume endemic to Patagonia perfectly adapted to the semi-desert shrubby steppe. Its ecological importance is fundamental in the prevention of desertification, due to its ability to grow in sandy and/or saline soils, which allows it to be used for erosion control and recovery of impoverished soils in arid and semi-arid regions. This thesis proposes to determine the genetic variability of eight places of *P. denudans* and its relationship with the environment, sampling within its distribution area, using 15 morphometric markers and 8 molecular markers, like microsatellites (functional and neutral) designed in *P. alba*, *P. chilensis* and *P. flexuosa*.

The area of distribution of the global population corresponds to the southern region of the Argentine's Arid Diagonal, in a landscape of smooth geofoms and altitudes decreasing towards the East and ranging between 1030 and 188 masl. The soils were analyzed physicochemically in the laboratory and they were of the Order Aridisol and Entisol, with a predominantly sandy, alkaline, with low salinity, low % CO, with poor to very poor % OM

and highly devoid of N. No site-specific groups or classes were detected, suggesting no particular morphometry or genetic grouping of the plants. Microsatellites were successfully transferred and were genetically independent in each population. It was possible to detect a high allelic richness, private alleles in some subpopulations, high observed and expected heterosigosity, depending on the genetic marker and population, and a some degree of inbreeding in five of the eight subpopulations (Fis w/null allele correction: 0.006-0.547). At a fine scale, spatial genetic structure could be detected in only two subpopulations, generated by proximity mating when distances were smaller. Among the subpopulations of *P. denudans*, a low genetic differentiation was observed (FST w/null alleles correction: 0.006 and 0.116) evidencing high gene flow, which could be the product of transfer and exchange by groups of hunter-gatherers from Patagonia, of habit nomadic, from the late Holocene. From the analysis of plant morphometric data, no subpopulation structuring was detected, as when morphometric and genetic data were used together by DAPC, without including a priori information on geographic locations.

Analyses suggest that there is no significant genetic structuring of the overall *P. denudans* population studied, that genetic variation between subpopulations was 9 %, with the greatest variation within subpopulations (91 %), and that the markers used were useful for describing the variability of this species. Knowledge of the distribution of diversity and areas of endemism is essential to propose an adequate biogeographical regionalization, which in turn constitutes the basis for designing a strategy that allows the sustainable use and conservation of biodiversity.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	1
1. Región Patagónica	2
1.1 Fitogeografía de Patagonia	4
1.2 Situación ambiental de Patagonia	6
2. El género <i>Prosopis</i> : Revisión actual	8
3. <i>Prosopis denudans</i> Bentham	17
3.1 Características morfométricas	17
3.2. Citogenética	19
4. Importancia de los marcadores morfométricos y moleculares en la caracterización genética	20
4.1 Marcadores morfológicos	20
4.2 Marcadores Moleculares	21
4.2.1 Marcadores moleculares SSR	22
4.2.2 Aplicación de marcadores moleculares en el género <i>Prosopis</i>	25
5. Hipótesis	27
6. Objetivo General	27
6.1. Objetivos Específicos	27
MATERIALES Y MÉTODOS	29
7. Área de estudio	30
8. Caracterización ambiental del área de estudio	32
8.1 Clima	32
8.2 Geomorfología y Suelo	34
8.3 Análisis estadístico de los datos ambientales	36
8.3.1 Análisis de Componentes Principales (PCA)	37
8.3.2 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)	38
9. Fitogeografía	38
10. Caracterización biológica de las poblaciones	38
10.1 Mediciones morfométricas de las plantas	39
10.2 Análisis de los datos morfométricos	41
10.2.1 Análisis de Componentes Principales (PCA)	42
10.2.2 Análisis discriminante de Componentes Principales (DAPC)	42

11. Caracterización molecular de las plantas	43
11.1 Extracción de ADN	43
11.2 Estimación de la concentración de ADN de las muestras	43
11.3 Microsatélites (SSRs) utilizados	43
11.3.1 Condiciones de PCR y amplificación	45
11.3.2 Visualización de los productos de amplificación en geles de agarosa	45
11.3.3 Electroforesis en geles de poliacrilamida de alta resolución	45
11.3.4 Tinción con nitrato de plata	47
11.4 Medición de los PM de los alelos	47
11.5 Análisis de datos moleculares	47
11.5.1 Diversidad Genética	47
11.5.2 Equilibrio de Hardy-Weinberg	49
11.5.3 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)	50
11.5.4 Aislamiento por distancia	51
11.5.5 Flujo genético	52
11.5.6 Estimaciones indirectas del flujo de genes basadas en datos espaciales de estructura genética de las poblaciones	52
11.5.7 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)	53
RESULTADOS	55
12. Selección de las poblaciones	56
13. Caracterización ambiental del área de estudio	59
13.1 Clima	59
13.2 Geomorfología y Suelo	61
13.2.1. La Negra	61
13.2.2. La Esperanza	63
13.2.3 Sierra Colorada	65
13.2.4 Dique F. Ameghino	66
13.2.5 Diadema	68
13.2.6 Cerro Dragón	71
13.2.7 El Guadal	72
13.2.8 Puerto Deseado	74
13.2.9 Consideraciones generales	75

13.2.10 Características físico-químicas de suelo en las poblaciones seleccionadas	79
13.2.11 Consideraciones generales	87
13.2.12 Análisis de Componentes Principales (PCA)	88
13.2.13 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)	91
14. Fitogeografía	91
15. Caracterización biológica de las poblaciones	97
15.1 Mediciones morfométricas de las plantas	97
15.2 Mediciones morfométricas de hojas	99
15.3 Mediciones morfométricas de espinas	101
15.4 Mediciones morfométricas de frutos	102
15.5 Análisis estadístico de los caracteres morfométricos de fruto	104
15.6 Análisis de Componentes Principales (PCA)	104
15.7 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)	106
16. Marcadores moleculares para la caracterización de las plantas	107
16.1. Diversidad genética de la población global (N=160)	109
16.1.1 Desequilibrio genotípico de los loci analizados	109
16.1.2 Variabilidad genética global de los loci analizados	109
16.2. Diversidad genética de las Subpoblaciones (N=20 c/u)	111
16.2.1 Desequilibrio genotípico	112
16.2.2 Variabilidad genética	113
16.2.3 Análisis de FIS	117
16.2.4 Diferenciación molecular entre subpoblaciones	120
16.2.5 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)	124
16.2.6 Aislamiento por distancia	127
17. Análisis integral considerando marcadores morfométricos y moleculares	133
DISCUSIÓN	135
18. Selección de las poblaciones	136
19. Caracterización ambiental del área de estudio	137
19.1 Clima	137
19.2 Geomorfología y suelo	137
20. Fitogeografía	147

21. Caracterización biológica de las poblaciones	150
21.1 Marcadores morfométricos	151
21.2 Marcadores moleculares	151
CONCLUSIONES	166
BIBLIOGRAFÍA	168
ANEXO I- Tablas	196
ANEXO II- Estadística	211
INDICE DE TABLAS	226
INDICE DE FIGURAS	228
Glosario	231
Abreviaturas	234



INTRODUCCIÓN

Las especies del género *Prosopis* han sido declaradas multipropósito por la FAO debido a que prácticamente toda su biomasa es utilizable. Desde un punto de vista productivo las principales características que presenta son: alto valor maderero; producción de frutos de utilidad como alimento humano y forraje y la obtención de diversos productos secundarios (goma arábiga, taninos, tintes y fibras) (Pasiiecznik *et al.* 2001). Estas cualidades junto con la capacidad para sobrevivir y prosperar en suelos pobres y bajo condiciones de sequía, hacen de ellas elementos ideales para su inclusión en programas de forestación y en sistemas agro-silvo-pastoriles en zonas áridas y semiáridas (Blasco *et al.* 2005).

Prosopis denudans Bentham es una leguminosa endémica de Patagonia que ha sido poco estudiada. Está perfectamente adaptada a la estepa arbustiva semidesértica formando poblaciones más o menos abundantes (Correa 1984, Burkart 1976). Su capacidad de crecer en suelos arenosos y/o salinos permite utilizarlas para el control de la erosión, la estabilización de médanos y recuperación de suelos empobrecidos en regiones áridas y semiáridas. Juega un rol importante en la fertilidad del suelo, colaborando con la fijación de nitrógeno atmosférico. Su importancia ecológica es fundamental en la prevención de la desertificación, lo que la hace muy interesante para avanzar en su conocimiento con fines de conservación. El conocimiento de la distribución de la diversidad y las áreas de endemismo es fundamental para proponer una regionalización biogeográfica adecuada, que constituye a su vez la base para diseñar una estrategia que permita el uso sustentable y conservación de la biodiversidad.

En el presente trabajo, se propone caracterizar a nivel genético esta especie, mediante el empleo conjunto de 15 marcadores morfométricos; de hoja, espina y fruto y 8 marcadores moleculares; genómicos y funcionales, del tipo microsatélites.

1. Región Patagónica

El paisaje que habita *P. denudans* forma parte de la Patagonia extraandina, una región de vastas llanuras, mesetas y serranías, está caracterizado por estepas y semidesiertos

en el extremo sur del continente americano y cubre un área que supera los 800.000 km² (Morelo *et al.* 2012).

La heterogeneidad climática de la Patagonia está fuertemente moldeada por dos grandes gradientes: uno oeste-este de precipitación decreciente, particularmente en el sector de la cordillera, y otro noreste-sudoeste de temperatura decreciente, fundamentalmente ligado a la latitud (Oesterheld *et al.* 1998). El desplazamiento estacional de los centros de alta y baja presión sobre el Pacífico y las corrientes oceánicas costeras con dirección ecuatorial determinan los patrones estacionales de la precipitación (Paruelo *et al.* 1998). En invierno la alta intensidad del centro de baja presión polar y el desplazamiento hacia el norte del anticiclón del Pacífico determinan un aumento de las precipitaciones sobre la región. Casi la mitad de las precipitaciones ocurren en los meses más fríos del año.

La Cordillera de los Andes ejerce una gran influencia sobre el clima patagónico, ya que constituye una importante barrera para las masas de aire húmedo provenientes del océano Pacífico. Éstas descargan su humedad en las laderas occidentales de los Andes y, al descender en la vertiente oriental, se calientan y se secan por calentamiento adiabático. Así se determina un fuerte gradiente de lluvias que decrece exponencialmente de oeste a este. La precipitación anual en casi todo el territorio de la Patagonia extraandina es inferior a los 250 mm, con valores absolutos por debajo de los 100 mm en la región central. Las precipitaciones se distribuyen irregularmente durante todo el año, y predominan las lluvias invernales, especialmente, en las regiones norte y central hasta los 46° S, donde la vegetación es escasa. Las condiciones medioambientales áridas también aumentan, con fuertes vientos permanentes en toda la región que provienen del oeste principalmente, con menor incidencia oeste-noroeste y mayor ocurrencia del sudoeste durante la primavera y el verano, favoreciendo la evaporación (Mazzoni y Vazquez 2010).

Las isotermas tienen una distribución noreste-sudoeste debido al efecto combinado de la latitud y la altitud. Las temperaturas medias varían entre 3 y 12 °C. Los fuertes vientos del oeste modifican sensiblemente la sensación térmica y la reducen, en

promedio, 4,2 °C. Este efecto es más marcado en verano (Coronato 1993) y genera veranos templados o aún fríos, una característica distintiva del clima patagónico.

Tanto los suelos como la vegetación están asociados a estos patrones climáticos generales, pero la correspondencia está muy lejos de ser perfecta. La heterogeneidad de suelos es muy vasta: ocho órdenes de clasificación de suelos están muy bien representados y casi 20 subórdenes tienen suficiente importancia como para poder ser mapeados a escala regional. La vegetación incluye tres provincias fitogeográficas, una gran diversidad de tipos de vegetación (fisonomías) y una mayor diversidad aún de comunidades o asociaciones vegetales.

1.1 Fitogeografía de Patagonia

La Provincia fitogeográfica Patagónica (*Fig. 1*) es, por sus endemismos y por el número de especies con adaptaciones al ambiente árido, la más característica de esta porción austral de América. Los tipos de vegetación más representados son las estepas arbustivo-graminosas de mediana altura y densidad y las caracterizadas por arbustos enanos en cojín, con escasos pastos y muy baja cobertura total (eriales). Otros tipos de vegetación importantes son las estepas graminosas, con cobertura que puede llegar hasta 70% y los matorrales altos de 60 a 200 cm de altura, dominados por arbustos (Leon *et al.* 1998, Oyarzabal *et al.* 2018).

La Provincia Fitogeográfica del Monte (*Fig. 1*), en la región Patagónica presenta una marcada homogeneidad fisonómico-florística que dificulta el reconocimiento de subunidades. Sólo el área Oriental presenta una fisonomía y una flora levemente distinta, probablemente, a causa de las mayores precipitaciones, que superan los 250 mm (León *et al.* 1998). Tal como la definen León *et al.* (1998) consiste en una estepa arbustiva en donde son muy frecuentes especies de Zigofiláceas y que se extiende al Oeste de los Andes desde Salta (24° 35'S) hasta la costa atlántica del Chubut (44° 20'S). A pesar de su extensión N-S el rasgo más notable del clima es la constancia del régimen térmico. En su territorio las precipitaciones son inferiores a los 200 mm anuales y solo hay bosques en ambientes azonales: galerías de ríos o valles con napas freáticas poco profundas (Morello 1958).

En la Patagonia el Monte no presenta bosques de algarrobo pero las especies arbustivas del género son frecuentes (*P. alpataco*, *P. flexuosa*). De las Zigoofiláceas sólo el género *Larrea* llega hasta el Monte patagónico y sus especies (*L. divaricata* Cav., *L. cuneifolia* Cav. y *L. nítida* Cav.) son las más frecuentes y constantes en sus comunidades (León *et al.* 1998). La transición entre las provincias fitogeográficas Patagónica y del Monte se produce en muchas áreas de una manera gradual, en especial en aquellas en donde no existen discontinuidades geomorfológicas que determinen cambios altitudinales importantes (Cabrera 1947). La zona de transición corresponde al límite austral de influencia de las masas de aire provenientes del Océano Atlántico, a causa de un cambio gradual en el régimen térmico (mayor amplitud térmica) e hídrico (menor concentración invernal de las precipitaciones). Obviamente, este límite fluctúa entre años. Esto contribuiría a generar áreas ecotonales, en cuanto a la estructura y la composición florística de la vegetación, en las que coexisten elementos típicos del Monte y de la Patagonia. Señalan León *et al.* (1998) la existencia de dos ecotonos geográficamente disyuntos: el rionegrino y el de la Península de Valdés.

El Ecotono Rionegrino ocupa principalmente un paisaje de peniplanicies, entre 300 y 600 msnm, que se extiende entre la región de sierras y mesetas y las antiguas planicies aluviales en el centro-sur de Río Negro. También ocupa los niveles más bajos de la meseta de Somuncurá. Presenta una fisonomía intermedia entre el típico matorral del Monte y las estepas patagónicas. La cobertura vegetal total varía entre 30 y 50%. En general se encuentra un estrato arbustivo abierto de 1 a 1,5 m en el que predominan los elementos del Monte (León *et al.* 1998).

El Ecotono de la Península de Valdés ocupa la propia península y el istmo Ameghino. El paisaje general es el de una planicie que presenta dos áreas deprimidas con salinas en sus fondos y cordones medanosos en el tercio austral. Con una vegetación caracterizada por estepas dominadas por arbustos de 50 a 150 cm (León *et al.* 1998).

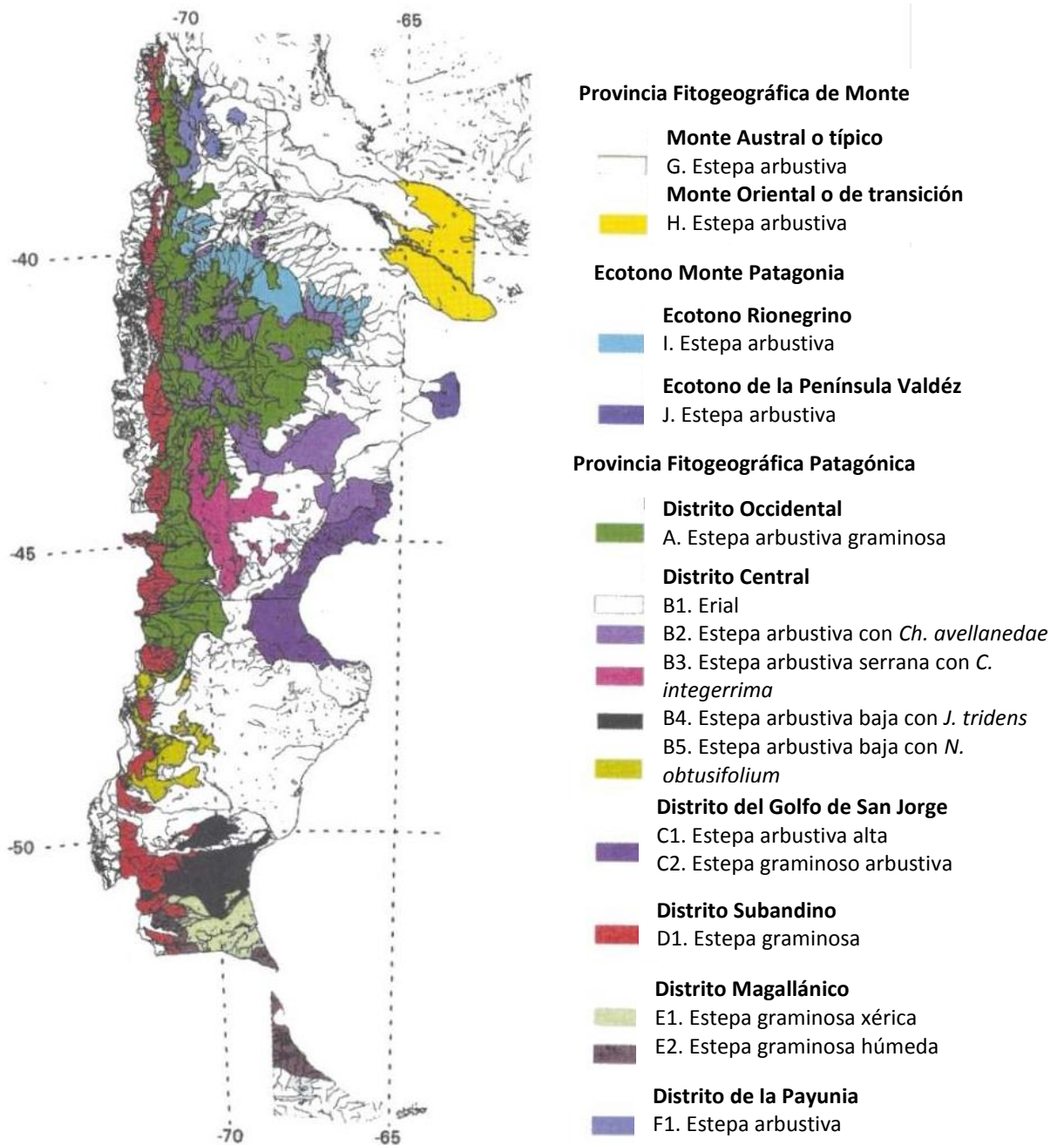


Fig. 1: Unidades Fisonómico Florísticas de Patagonia (León et al. 1998), región que habita *P. denudans*.

1.2 Situación ambiental de Patagonia

La diversidad y la productividad de las zonas áridas depende de la interacción entre el complejo de adaptaciones desarrolladas por los organismos y las limitaciones ambientales que presenta cada región en particular. Los organismos que habitan en estas zonas han desarrollado una serie de adaptaciones anatómicas, estructurales,

bioquímicas y fisiológicas que les permiten mantener un balance adecuado de agua y energía térmica (Villagra *et al.* 2011). Estas adaptaciones se repiten en distintos desiertos lo que sugiere una convergencia evolutiva, e incluyen ajustes fenológicos a la disponibilidad de agua, características morfofisiológicas que reducen la pérdida de agua o mejoran la eficiencia de su uso (Bucci *et al.* 2009), mecanismos de regulación del estrés térmico, respuesta rápida a los pulsos de recursos y exploración de fuentes de agua profundas (Solbrig *et al.* 1977, Whitford 2002).

Las limitaciones ambientales y la distribución de los recursos, heterogénea espacial y temporalmente determinan, en parte, la combinación de formas de vida que permite la utilización más eficiente de los recursos en cada región. Además, las interacciones biológicas modifican el efecto del ambiente físico moderando o aumentando las limitaciones ambientales, cumpliendo un papel determinante en la distribución espacial y productividad de las especies (Aguar y Sala 1999).

La desertificación es uno de los principales problemas de abordaje ambiental, social, económico y ecológico de la Patagonia (Paruelo *et al.* 2005). El deterioro de un ecosistema es producto del uso inadecuado de sus recursos naturales, tanto en la estepa como en pastizales naturales y bosques. En la Región árida las principales causas del deterioro ambiental y pérdida de cobertura vegetal son atribuibles, en gran medida, al desconocimiento del verdadero potencial de los recursos naturales, la inadecuada asignación de carga de ganado ovino en los establecimientos ganaderos, como así también al impacto generado por las distintas actividades extractivas que se realizan en la región. A fines del siglo pasado y hasta mediados del presente, la extracción de arbustos para leña realizada en forma indiscriminada para consumo de la población rural y urbana como recurso energético, potenció aún más la desertificación en grandes áreas de la Patagonia. La disminución de la disponibilidad forrajera es producto del reemplazo de especies valiosas por otras, no forrajeables, o bien por pérdida neta de vegetación, lo que conduce a la formación de “peladales”, áreas con cobertura de vegetación por debajo del 20% (Paruelo *et al.* 2005).

La disminución de la cobertura vegetal deja expuesto el suelo a temperaturas extremas y a la acción del viento que, en primavera y verano, dan origen a las tormentas de

tierra que disminuyen la visibilidad y dificultan las actividades en el campo y las ciudades. La suma de factores genera cambios irreversibles en la estructura y composición de los pastizales. La acentuada pérdida de la cobertura vegetal (pastizales y arbustos) en ambientes con un régimen hídrico estacional, asociado con relieves de pendientes moderadas a fuertes, coadyuva a la formación de cárcavas, provocando en áreas de la precordillera y cordillera grandes zonas afectadas por la erosión hídrica.

La conservación y el uso sustentable de la biodiversidad requieren evaluaciones precisas a nivel taxonómico y biogeográfico. Debido a que es imposible conservar todas las áreas y especies, es preciso tomar decisiones que permitan conservar la máxima diversidad posible (Morrone y Crisci 1992). El grado de endemismo de un área constituye una medida de la particularidad de la biota y, consecuentemente, es relevante para priorizar sitios destinados a la conservación (Brooks *et al.* 2002, Knapp 2002, Young *et al.* 2002). Por otro lado, el endemismo es una de las características más significativas de la distribución geográfica, ya que las especies rara vez son cosmopolitas y muchas especies y taxones supraespecíficos están confinados en áreas restringidas en una variedad de escalas espaciales, desde continentes hasta islas y cimas de montañas (Morrone 2008). El carácter endémico de las especies aumenta significativamente su grado de vulnerabilidad y riesgo de extinción, principalmente por encontrarse en áreas geográficas restringidas y/o presentar poblaciones pequeñas (Beeskow *et al.* 2005).

2. El género *Prosopis*: Revisión actual

El género *Prosopis* Linnaeus emend. Burkart corresponde a la familia Fabaceae, Subfamilia Caesalpinioideae DC., Clado Mimosoide (Fortunato 2017, LPWG 2017, Koenen *et al.* 2019).

La ubicación de *Prosopis* en el amplio sistema de clasificación taxonómica basada en los estudios de Elias (1981) y Lewis y Elias (1981). *Prosopis* L. comprendería 45 especies aceptadas por ILDIS (The International Legume Database and Information Service)(The Plant List 2013), POWO (Plants of the World on line) y BHL (Biodiversity Heritage Library)(IPNI 2020), si bien en el IPNI se citan 50 especies, las descritas en 2009

resultan dudosas. Comprenden formas arbóreas y arbustivas, ampliamente distribuidas en ecosistemas áridos y semiáridos del planeta. Es principalmente un grupo americano, del total de las especies que lo integran, sólo tres se encuentran en Asia y una en África (Burkart 1976); de las restantes, 41 son nativas de Sudamérica (Solbrig *et al.* 1977, Palacios 2006). En Argentina se hallan 29 especies y 13 de ellas son endémicas (Burkart 1976). Su distribución geográfica se da a lo largo y ancho del territorio, exceptuando al extremo sur de la Patagonia y la provincia de Misiones (Burkart 1976, Hunziker *et al.* 1986).

En 1976 Burkart, basándose principalmente en el tipo de espinas y la estructura del tallo, dividió el género en cinco secciones: Algarobia, Strombocarpa, Anonychium, Prosopis y Molinicarpa (Pasiiecznik *et al.* 2001) (*Tabla 1*). Las primeras dos secciones fueron subdivididas en series. La sección Algarobia, ampliamente representada en Argentina, reúne la mayor parte de las especies del género y es estrictamente americana y dentro de esta sección se describieron seis series: Ruscifoliae, Sericanthae, Denudantes, Humiles, Pallidae y Chilenses. Sus representantes se hallan tanto en el Sur como en el Norte del continente y se caracterizan por poseer espinas axilares y ramas diferenciadas en braquiblastos y macroblastos, aunque algunas de sus especies carecen de espinas (Burkart 1976). De las 5 secciones mencionadas 3 poseen representantes en el territorio argentino: Strombocarpa, Monilicarpa y Algarobia. Del total de las especies argentinas; 23 de ellas pertenecen a la sección Algarobia (Palacios y Bravo 1984).

Estudios realizados en los últimos años sugieren que el género *Prosopis* y la sección Algarobia no serían grupos monofiléticos ya que las secciones americanas del género estarían más relacionadas con *Xerocladia viridiramis* (género monotípico del Sur de África) que con representantes de *Prosopis* del Viejo Mundo (Bessega *et al.* 2005, 2006; Catalano *et al.* 2009).

Tabla 1. Clasificación infragenérica del género *Prosopis* (Burkart 1976, Palacios & Brizuela 2005).

Sección	Serie	Especie	
Algarobia	Chilenses	<i>Prosopis chilensis</i> Molina Stuntz	
		<i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC.	
		<i>Prosopis nigra</i> Griseb. Hieron.	
		<i>Prosopis caldenia</i> Burkart	
		<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. & Bonpl.	
		<i>Prosopis flexuosa</i> D.C.	
		<i>Prosopis glandulosa</i> Torr.	
		<i>Prosopis alpataco</i> Phil.	
		<i>Prosopis alba</i> Griseb.	
		<i>Prosopis velutina</i> Wooton	
		<i>Prosopis pugionata</i> Burkart	
		Pallidae	<i>Prosopis rubriflora</i> Hassl.
			<i>Prosopis campestris</i> Griseb.
			<i>Prosopis pallida</i> Humb. & Bonpl. ex
<i>Prosopis affinis</i> Spreng.			
<i>Prosopis articulata</i> S. Watson			
<i>Prosopis elata</i> Burkart			
<i>Prosopis tamaulipana</i> Burkart			
<i>Prosopis denudans</i> Benth.			
<i>Prosopis ruizleali</i> Burkart			
<i>Prosopis calingastana</i> Burkart			
<i>Prosopis castellanossi</i> Burkart			
Ruscifoliae	<i>Prosopis ruscifolia</i> Griseb.		
	<i>Prosopis fiebrigii</i> Harms		
	<i>Prosopis vinalillo</i> Stuck.		
	<i>Prosopis hassleri</i> Harms		
Sericanthae	<i>Prosopis sericantha</i> Gillies ex Hook.		
	<i>Prosopis kuntzei</i> Harms ex C.E.O.		
Humiles	<i>Prosopis nuda</i> Schinini		
	<i>Prosopis humilis</i> Gillies ex Hook.		
	<i>Prosopis rojasiana</i> Burkart		
Strombocarpa	Strombocarpae	<i>Prosopis argentina</i> Burkart	
		<i>Prosopis palmeri</i> S. Watson	
		<i>Prosopis strombulifera</i>	
		<i>Prosopis reptans</i> Benth.	
		<i>Prosopis abbreviata</i> Benth.	
		<i>Prosopis torquata</i> Lag.	
		<i>Prosopis pubescens</i> Benth.	
		Cavenicarpae	<i>Prosopis burkartii</i> Muñoz
			<i>Prosopis ferox</i> Griseb.
		Monilicarpa	
Prosopis		<i>Prosopis cineraria</i> L. Druce	
		<i>Prosopis farcta</i> (Banks & Sol.) J.F.	
		<i>Prosopis koelziana</i> Burkart	
Anonychium		<i>Prosopis africana</i> Guill. & Perr.	

Sin duda alguna, la taxonomía del género resulta compleja debido a la gran variación fenotípica dentro de las especies y por la frecuente hibridación natural que ocurre entre ellas (Fontana *et al.* 2018). En los últimos 10 años un punto de vista taxonómico alternativo se ha vuelto más prominente: la aplicación de la taxonomía numérica y el análisis molecular; ello sugiere que varias de las especies y variedades de Burkart son genéticamente muy similares y que su rango debería reducirse a subespecies o razas geográficas (Fontana *et al.* 2018). Así como el Grupo de Trabajo en Filogenia de Leguminosas (LPWG 2017) ha propuesto la nueva clasificación de subfamilias en la familia Leguminosae, utilizando los análisis filogenéticos de las secuencias del gen *matK* del plástido, en 698 géneros (20% de las especies conocidas); las revisiones menores, a la luz de nuevos análisis que incluyan estudios moleculares, pueden permitir revisar la taxonomía propuesta para la especie en estudio: *Prosopis denudans*.

Las especies que habitan las zonas áridas tienen variabilidades que les posibilitan adaptaciones a condiciones ambientales extremas. Desde un punto de vista ecológico, las especies de este género juegan un rol importante en varios aspectos ya que intervienen en la fertilidad del suelo colaborando con la fijación de nitrógeno atmosférico mediante su simbiosis con bacterias del género *Rhizobium* (Felker y Clark 1980). Algunas de sus especies logran desarrollarse dentro de un amplio intervalo de temperatura desde -20 °C a 44 °C (Roig 1993a). Crecen con rapidez en suelos arenosos y/o salinos debido a la capacidad de soportar altas concentraciones de sal en el suelo, mediante diferentes estrategias metabólicas. Esta capacidad permite utilizarlas para el control de la erosión del suelo, la estabilización de médanos y recuperación de suelos empobrecidos en regiones áridas y semiáridas. Taleisnik y López Launestein (2011) sugieren que los híbridos de *P. alba* y *P. flexuosa* mostrarían una adaptación mayor a sustratos salinos sin perder la calidad maderera. Estos datos son interesantes ya que Argentina es el tercer país, luego de Rusia y Australia, afectado por salinidad (Lavado 2008), condición que afecta particularmente a las zona áridas y semiáridas (Cisneros *et al.* 2008).

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 (Villagra 2000).

Pueden utilizar agua superficial y freática, dado el desarrollo de un sistema radical dimórfico con una raíz leñosa de trayecto vertical, de rápido crecimiento en relación al crecimiento aéreo (Roig 1985, Dalmasso *et al.* 1994), y una corona de raíces superficiales laterales (Guevara *et al.* 2010). Jobbágy *et al.* (2011) sugieren que *P. flexuosa* sería una especie freatófita facultativa en una de las regiones más áridas del desierto del Monte.

El clima (humedad y temperatura), el suelo, la profundidad de la napa freática, los disturbios y las interacciones biológicas, como 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. 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.

Las precipitaciones y la profundidad del agua freática afectan el crecimiento de los algarrobos del Monte. La disponibilidad extra de agua es la que está determinando el crecimiento en las plantas en este caso (Villagra 2000). 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). 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 Juñent 1997).

En referencia a su rol en la economía, el género ha despertado gran interés en los últimos años, dado que constituye un recurso promisorio para forestación. Sus representantes exhiben una excelente adaptación a sistemas agroforestales, siendo sus usos de los más diversos: alimentos y forraje, combustible, leña, elaboración de alcohol, fabricación de muebles y producción de taninos.

La utilización como alimento de las vainas se debe principalmente al alto contenido de carbohidratos, proteínas, calcio, hierro y fibras (Felker *et. al.* 2003, Prokopiuk *et al.* 2000). En Argentina, Chile y Perú se las utiliza en pastoreo directo y diferido, los frutos se recolectan, secan y almacenan para ser empleados durante el invierno en la alimentación del ganado vacuno, ovino y caballar (Galera *et al.* 1992). Las vainas de algarrobo son parte de la dieta en zonas rurales mediante la obtención de la harina de algarrobo, utilizada en la fabricación del “Patay” o pan de algarroba y en la elaboración de bebidas como la “Chicha”, la “añapa” y el “arrobe” especialmente en comunidades indígenas. El registro etnohistórico de Patagonia muestra que los frutos de *Prosopis* se consumían de diversas maneras desde momentos prehispánicos hasta periodos poshispánicos más o menos tempranos. Las vainas encontradas en sitios arqueológicos se habrían carbonizado por accidente mientras eran tostadas en cenizas calientes, probablemente como una etapa previa al molido. Esta práctica de tostado determinó la asociación de los frutos de *Prosopis* en áreas residenciales, más específicamente en el fogón y ofreció las condiciones para su preservación y visibilidad arqueológica. El tostado previo de las vainas de especies patagónicas, como *P. denudans*, permite que las cubiertas gruesas se mastiquen o muelan más fácilmente. Los escasos restos de endocarpo recuperado en sitios arqueológicos constituyen el indicio de que se trataría de desechos del consumo directo, mediante mascado, de vainas tostadas previamente (Capparelli y Prates 2015).

A partir de las raíces y la corteza de ciertas especies de algarrobos tales como *P. nigra*, *P. alba*, *P. strombulifera* y *P. torcuata* es posible la obtención de taninos útiles como curtientes (Karlin y Díaz 1988) y para la tinción de fibras (Roig 1993b). Las gomas son

exudadas al producirse una herida en el tronco. La calidad de las gomas producidas por especies de *Prosopis* es muy alta, similar a la producida por *Senegalia senegal* (L.) Britton, una especie tomada como parámetro de alta calidad de gomas (Pasiiecznik *et al.* 2001).

Dado que las especies de este género son buenas productoras de néctar y polen, la actividad apícola se ve favorecida y con ello se generan otros recursos de origen animal como lo son la miel, la cera, propóleo y polen procesado por las abejas (Karlin y Díaz 1988). *P. denudans* se registra entre las especies que comprenden el recurso alimentario de *Apis mellifera* L. durante la temporada apícola en la provincia del Chubut (Forcone 2003).

Algunos relictos de bosques nativos han sido integrados en sistemas silvo-pastoriles o agroforestales, así mismo, varias especies de este género como por ejemplo *P. cineara*, *P. alba*, *P. chilensis*, *P. flexuosa*, *P. nigra*, fueron plantadas en áreas urbanas tanto alrededor de las viviendas por sus sombra, bajo costo de mantenimiento y cualidades estéticas, como en los márgenes de los caminos donde actúan como barreras contra el viento (Fagg y Stewart 1994, Cony 1996, Karlin *et al.* 1997, Pasiiecznik *et al.* 2001). Una de las propiedades más características de la madera de *Prosopis* es su duramen pesado, durable y fuerte (Pometti *et al.* 2009). Tanto la madera como el carbón presentan altos niveles calóricos y no producen ni fuertes olores ni chispas (Pasiiecznik *et al.* 2001). Una ventaja adicional de esta madera es su empleo como combustible, resultando útil estando seca o verde. Los troncos de estas especies son muy valiosos para la producción de postes, pilares y marcos de puertas. Las tablas son utilizadas principalmente para la confección de muebles. Durante las dos guerras mundiales los bosques de algarrobos argentinos fueron sobre explotados para proveer de leña y carbón vegetal como fuente de energía (D'antoni y Solbrig 1977, Fagg y Stewart 1994) a los países en conflicto. Fueron registrados carbones de madera de *Prosopis denudans* en Chubut datados entre 1470 y 1750 (Marconetto 2002) y de *Prosopis* sp. en la costa norte de Santa Cruz desde los años 1690 hasta los 690 años AP (Ambrústolo y Ciampagna 2015, Ciampagna 2014, Capparelli y Prates 2015).

La medicina popular utiliza varias especies de *Prosopis*, por ejemplo la infusión de los frutos de *P. alba* se emplea para disolver los cálculos de la vejiga; la infusión de la flor es diurética y la de corteza refiere propiedades como anti diarreica (debido al ácido tánico). La resina de *P. chilensis* se aplica para tratar las afecciones bronquiales y pulmonares (Roig 1993b). Se han realizado investigaciones con el objetivo de utilizar diversas sustancias provenientes del fruto de diferentes especies de este género con fines farmacéuticos y comerciales, como ser potenciales drogas analgésicas o el uso de galactomananos en la industria alimenticia (Oliva *et al.* 2010, Singh *et al.* 2010, Arvind *et al.* 2011).

En los últimos años se ha incrementado el interés por estudiar este género debido al potencial multipropósito de algunas especies para la reforestación de regiones áridas y semiáridas, así como para la producción de madera, carbón, forraje y alimentación para el hombre. Sin embargo, para poner en práctica programas de reforestación, de mejoramiento o bien para la explotación racional del género, se requiere conocer la constitución y variación genética de las poblaciones naturales. Para conservar la variación genética en las áreas reforestadas, también es necesario identificar las características morfológicas, fisiológicas y reproductivas que favorecen la variación genética en las poblaciones naturales.

Las especies de *Prosopis* presentan una amplia diversidad de morfologías y hábitos. Si bien las especies más conocidas del género son arbóreas, existen también formas decumbentes y rastreras. La mayoría de los árboles tienen de 8 a 12 metros de altura, alcanzando en algunos casos hasta 20 metros (*P. africana* y *P. tamarugo*). Entre aquellas especies de menor porte existe un conjunto de formas arbustivas, tales como *P. elata*, *P. alpataco*, *P. reptans*, *P. strombulifera*, *P. denudans* y *P. argentina*. Otras especies son rastreras como *P. campestris* y *P. sericantha*.

El fruto, denominado lomento drupáceo (Burkart 1976), corresponde a una de las características distintivas del género. Es una legumbre indehiscente, fragmentada transversalmente en segmentos uniseminados (Valla 2000). En general el mesocarpo es carnoso y el endocarpo fibroso. El exocarpo varía tanto en color como en grosor. Se pueden observar amplias diferencias tanto en tamaño como en forma de los frutos,

algunas especies los presentan espiralados, esta condición alcanza su mayor expresión en la serie Strombocarpace. Los frutos de mayor tamaño se encuentran en la sección Algarobia, en la que algunas especies presentan frutos lineales de más de 40 cm. En algunas especies los frutos maduros se separan en artejos individuales, tal es el caso de *P. calingastana*.

En cuanto a la morfología foliar, este género constituye un grupo heterogéneo, se pueden encontrar especies latifoliadas, como las presentes en la serie Ruscifoliae, hojas reducidas considerablemente (*P. nigra*, *P. caldenia*), hasta llegar a *P. kuntzei* donde los pierde tempranamente y se comporta como áfilo (Roig 1993a). Tienen hojas solitarias sobre macroblastos o alternas en fascículos sobre braquiblastos tuberiformes; bipinnadas, con 1 a 4 pares de pinnas opuestas; peciolo con una glándula circular en su extremo y a veces con glándulas pequeñas sobre el raquis de las pinnas; folíolos pequeños; aproximados o distanciados, opuestos.

Las flores son en general pequeñas, miden de 4 a 10 mm, hermafroditas, actinomorfas, con 5 sépalos y 10 estambres. Hoc (1994) describe diferentes morfos florales caracterizados por el largo de estilo y estambre en *P. chilensis*, *P. pugionata*, *P. flexuosa* y *P. torquata*. Se encuentran formando inflorescencias, de colores blanco, amarillas o verdosas. La polinización se realiza principalmente por medio de insectos y el polen, que en general no se desplazaría a grandes distancias, pero en Patagonia los vientos intensos juegan un rol importante sobre el espectro polínico (Burry 2001). El viento puede abarcar varios miles de kilómetros con pocas barreras en su camino y llevar consigo lluvias de polen. La propagación es endozoica, las semillas germinan libremente luego de pasar por el tracto digestivo del ganado o animales salvajes donde son escarificadas por el jugo gástrico.

El número básico cromosómico para *Prosopis* generalmente se ha considerado $x = 14$ (Hunziker *et al.* 1975, Gill *et al.* 1984, Bandyopadhyay *et al.* 1990, Singhal *et al.* 1990, Bukhari 1997a, c) pero ocasionalmente han sido registrados algunos valores con un número base $x = 13$ y número cromosómico $n = 26$ para *P. cineraria* (Kumari *et al.* 1989), *P. glandulosa* Torr. (Ramanathan 1950) y *P. juliflora* (Bir y Sidhu 1967). Muchos de los datos disponibles hasta la fecha sugieren que *Prosopis* es esencialmente un

género diploide con un número somático de cromosomas de $2n = 28$ ($2n = 2x = 28$) (Cherubini 1954, Hunziker *et al.* 1975, Burkart 1976, Pasiiecznik *et al.* 2001, Harris *et al.* 2003), si bien se han reportado triploides $2n = 3x = 42$ (Harris *et al.* 2003) y tetraploides $2n = 4x = 56$ (Trenchard *et al.* 2008). En la actualidad han sido reportados los valores de ploidía para 32 de las 44 especies en el género. De éstos, 30 son diploides y el resto tiene ploidía variable.

Solbrig *et al.* (1977) y Hunziker *et al.* (1975) postularon que la reorganización estructural de los cromosomas no habría sido importante en la especiación. Así parecería que la mutación, en lugar de reordenamientos cromosómicos, es responsable de la introducción de la variación genética en una población aislada, que luego se ve sometida a la presión de selección nicho-dirigida (Pasiiecznik *et al.* 2001). De este modo, un gen mutado entra en la reserva genética de la población y depende del cruzamiento y de la selección mediada por el medio ambiente. En las poblaciones de *Prosopis* el cruzamiento producirá descendencia conteniendo el nuevo material genético, suponiendo que no haya barreras de fertilidad. Esta descendencia será seleccionada si presenta las características que mejor se adapten al ambiente. La selección repetida incrementará la frecuencia de los nuevos genes en la población, forzada por retrocruzamiento e introgresión hasta que la población original se extinga (Rhymer y Simberloff 1996).

3. *Prosopis denudans* Bentham

3.1 Características morfométricas

Prosopis denudans Bentham (Fig. 2) es una leguminosa endémica de Patagonia, pertenece a la Serie Denudantes, de la Sección Algarrobia (Burkart 1976). Es una especie arbustiva que alcanza una altura de 1 a 2 m, glabra, con ramitas flexuosas, más bien cortas, duras y grises con la edad. Posee espinas de 0,5-4 cm, axilares, solitarias, duras, castaño claras. Es de follaje caedizo, hojas 1-yugadas, glabras, pecíolo de 2-15 mm, raquis de 6-8 mm, folíolos de 4-13 mm, lineares obtusos, en 1-3 (4) pares por pinna, los inferiores alternos. Posee racimos de 2,5-7 cm, axilares o fasciculados, cortamente pedunculados sobre braquiblastos. Las flores son glabras exteriormente; con cáliz de $\pm 1,5$ mm; y pétalos de 3 mm, vilosos interiormente. Sus estambres son de

5-7 mm y el ovario viloso. Los frutos son de 2-7 x 0,7-1,4 cm, negro- rojizo brillante cuando maduro, glabro o pubérulo, cortamente estipitado, grueso, subcomprimido-falcado, con espiras muy abiertas o anular (Correa 1984).

Presenta nectarios extraflorales de tipo *Acropeciolar* (ubicado adaxialmente en la parte superior del pecíolo) activos únicamente en hojas jóvenes, con los folíolos aún no completamente desarrollados. En las hojas maduras, los nectarios no son activos. El néctar se compone de azúcares, aminoácidos y ceras del tipo que habitualmente se encuentra en la superficie de las plantas y su función estaría asociada a la protección contra la deshidratación en las hojas jóvenes (Vilela y Palacios 1997).

Se la encuentra en distintos ambientes áridos y semiáridos, con inviernos muy fríos, perfectamente adaptada a la estepa arbustiva semidesértica de Patagonia, formando poblaciones más o menos abundantes (Correa 1984, Burkart 1976). Su distribución se extiende entre las Provincias Argentinas de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz. Burkart (1976) refiere su límite más austral en cercanías de la latitud 48° S.

Se hallan citadas en la bibliografía tres variedades: *denudans*, *patagónica* (Spegazzini) Burkart y *stenocarpa* Burkart (Burkart 1976, Correa 1984). La variedad *patagónica* (Spegazzini) Burkart, se diferencia de la variedad *denudans* por los frutos que son casi rectos, no curvos, de (2) 4-10,5 de largo, 0,9-1,3 de ancho y 0,8-1 cm de espesor (Burkart 1976, Correa 1984b). La variedad *stenocarpa* Burkart se caracteriza por la legumbre delgada, falcada a anular de 0,5 cm de diámetro, contraída entre las semillas y con segmentos más alargados y mesocarpo muy fino y semillas de 4,5-7 mm (Correa 1984b) (Fig. 3).



Fig. 2: Ejemplar de *Prosopis denudans* Bentham



Fig.3: Frutos de *Prosopis denudans* a) variedad patagónica, b) variedad denudans, c) variedad stenocarpa.

3.2. Citogenética

P. denudans presenta en sus células somáticas un complemento cromosómico variable. Se han encontrado células diploides con número cromosómico de $2n = 22, 26$ y 28 y células tetraploides (Pentreath *et al.* 2010). Se propone que estas últimas se habrían originado por *Endopoliploidía* (Lidia Poggio, comunicación personal), proceso por el cual los cromosomas de una célula se han dividido y duplicado repentinamente, sin que se produzca la división del núcleo ni de la célula (Barow 2006). El patrón endopoliploide y la presencia de poliploidía confiere a las plantas ventajas de adaptación a los ambientes

áridos y semiáridos donde habitan (Palomino *et al.* 2010).

4. Importancia de los marcadores morfométricos y moleculares en la caracterización genética

Se puede definir un marcador genético como cualquier variación estable y heredable, que sigue las leyes de Mendel, capaz de ser medida o detectada con métodos adecuados y que puede ser subsecuentemente utilizada para identificar la presencia de un determinado genotipo o fenotipo correlacionado, que de otro modo sería inconmensurable (Vazquez-Lobo y Morales 2014). El polimorfismo que se da entre individuos, ya sea morfológico, cromosómico o molecular; en distintos niveles de su organización; pueden servir como marcador genético.

Para que un carácter sea considerado un marcador genético debe mostrar una variación experimentalmente detectable entre los individuos de la población. Esta variación puede ser considerada a diferentes niveles biológicos, desde cambios fenotípicos heredables significativos hasta la variación de un solo nucleótido. Un marcador ideal debe ser: a) altamente polimórfico o variable dentro y entre especies, b) de herencia mendeliana no epistática, c) insensible a los efectos ambientales, d) de rápida identificación y simple análisis y e) de posible detección en los estadios tempranos del desarrollo de la planta (Juárez Muñoz y Carrillo Castañeda 2005).

Según el nivel de organización que involucren y las particularidades del mismo, podemos considerar dos tipos básicos de marcadores genéticos: a) basados en caracteres *morfológicos*, b) basados en caracteres *moleculares*. Dentro de esta última categoría, podemos diferenciar entre b.1) los llamados marcadores *bioquímicos*, compuestos orgánicos tales como terpenos, alcaloides, proteínas (isoenzimas y proteínas de reserva) y b.2) los denominados *marcadores de ADN*.

4.1 Marcadores morfológicos

El empleo de caracteres morfológicos en estudios sistemáticos y de caracterización de especies tiene la ventaja de ser fácil de utilizar, requiere técnicas e instrumental sencillos y tiene bajos costos. También poseen la ventaja de su amplia disponibilidad, pues pueden ser estudiados en prácticamente cualquier tipo de organismo y estadio de

vida.

A pesar de las ventajas señaladas, el uso exclusivo de caracteres morfológicos presenta limitaciones debido a que, por lo general, en el caso de especies muy relacionadas, no se observan caracteres cualitativos, sino variaciones en datos cuantitativos continuos, que en muchos casos presentan rangos superpuestos. Otra limitación es la influencia del ambiente en la relación genotipo-fenotipo.

De este modo, los caracteres morfológicos constituyen la información básica para clasificar, identificar y establecer relaciones entre grupos de organismos. Actualmente la aplicación de técnicas numéricas y multivariadas permite obtener rigurosidad estadística estudiando cualquier tipo de caracteres, entre ellos los morfológicos. Para estos casos, las técnicas de análisis multivariado resultan de gran utilidad, ya que permiten analizar simultáneamente numerosas variables interrelacionadas y en base a ellas establecer relaciones de similitud global o fenéticas entre las unidades de estudio (Sneath y Sokal 1973, Sokal y Rohlf 1986) ya sea por técnicas de agrupamiento o por técnicas de ordenación.

4.2 Marcadores Moleculares

Un marcador molecular se define como la secuencia de ADN o de proteína que puede ser fácilmente detectada y cuya herencia puede ser monitoreada. Este término hace referencia al polimorfismo de bandas obtenido a través de las técnicas moleculares isoenzimáticas o las basadas en el análisis del ADN.

El análisis del ADN posee varias ventajas sobre el estudio a través de proteínas, ya que se analiza directamente el genotipo, se puede utilizar potencialmente cualquier tipo de ADN, la preparación del mismo puede realizarse a partir de pequeñas cantidades de tejido y es relativamente estable (Hillis *et al.* 1996). A partir del uso de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) es posible trabajar con muy poco ADN inicial. Entre las ventajas que presentan los marcadores moleculares sobre los marcadores morfológicos, encontramos: a) Son específicos para cada individuo, grupo de individuos, especies o aún grupos sistemáticos mayores; b) Son independientes de la influencia del ambiente y los efectos pleiotrópicos; c) Generalmente tienen herencia

mendeliana simple; d) Se dispone de un número potencialmente ilimitado de marcadores y f) Muchos marcadores moleculares se suponen neutros, es decir, no sujetos a presión de selección.

En los estudios de caracterización de especies, se utilizan marcadores moleculares que, además de ser mayoritariamente neutros proveen una muestra al azar del genoma, permitiendo la detección de polimorfismo del ADN (Ferreyra *et al.* 2013), útiles en la caracterización de especies. Determinar grupos genéticamente homogéneos dentro de las especies es de importancia para conocer los procesos evolutivos que subyacen en tales diferenciaciones si las hubiera (Marchelli *et al.* 2017, Pastorino y Gallo 2009).

Entre las principales aplicaciones de los marcadores moleculares se incluyen la obtención de huellas genéticas de individuos, variedades y poblaciones; el análisis de la estructura y diversidad genética en poblaciones naturales, de mejoramiento y en bancos de germoplasma; el establecimiento de relaciones filogenéticas entre diferentes individuos y especies; la construcción de mapas genéticos de alta cobertura genómica y la localización de genes de interés económico; el mapeo de características de herencia cuantitativa QTL (*Quantitative Trait Loci*) y la selección asistida por marcadores (*Marker Assisted Selection*) (Neale y Kremer 2011).

4.2.1 Marcadores moleculares SSR

Los Microsatélites o Repeticiones de Secuencias Simples -SSR- (Simple Sequence Repeat) consisten en motivos cortos, de 2 a 6 nucleótidos, repetidos en tándem, los cuales pueden variar en número y secuencia en los diferentes individuos. Esta variación se detecta por medio de la utilización de cebadores especie-específicos que flanquean dichas secuencias y por lo tanto, requieren del conocimiento previo de las secuencias blanco. Se amplifican mediante el uso de PCR usando cebadores específicos de 20 a 30 pb de longitud que hibridan en la región conservada que flanquea al tándem de repeticiones (*Fig. 4*).

Estos marcadores pueden apreciarse por electroforesis en geles de poliacrilamida en condiciones desnaturalizantes, mediante tinción con plata. También se pueden resolver mediante corridas electroforéticas en secuenciadores automáticos mediante

el empleo de un cebador marcado con un fluoróforo, posibilitando un análisis automatizado.

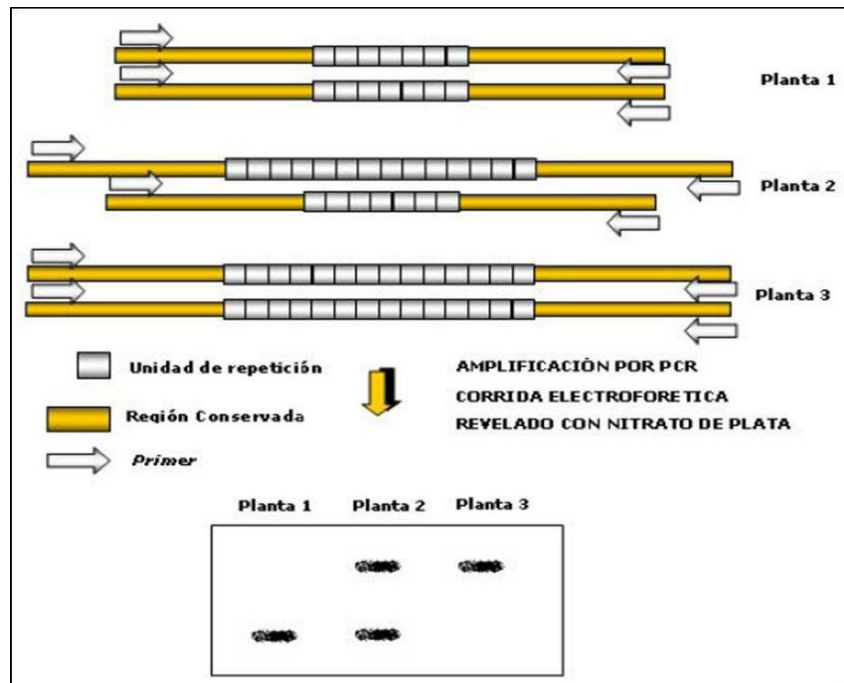


Fig. 4: Composición de una región SSR (Gentileza De Carla Arizio).

La base genética del polimorfismo detectado en SSR se basa en el tamaño del marcador amplificado en individuos de una especie, consecuentemente, en la variabilidad del número de repeticiones en tándem. Estas diferencias son originadas durante la replicación del ADN debido a fallas en la acción de la ADN polimerasa durante el copiado de una región repetida donde incorpora o elimina repeticiones. Otro mecanismo responsable de la variación es el entrecruzamiento desigual entre cromosomas homólogos. En este caso se generan alelos con diferencias en el tamaño debido a los distintos números de repeticiones.

La principal ventaja que los SSR ofrecen para el análisis del genoma es su abundancia y dispersión en el ADN. El valor distintivo de estos marcadores radica en su naturaleza multialélica y herencia codominante, permitiendo establecer el estado homocigota o heterocigota de cada individuo para ese locus, así como la detección de las distintas variantes alélicas existentes en la población. Se hallan en todos los organismos eucariotas, son altamente polimórficos en comparación con los RFLPs y RAPDs y, si bien son genoma-específicos, también pueden transferirse entre especies, según la

distancia filogenética entre ellas y la conservación de los loci. Por todo ello se han convertido en herramientas muy valiosas para el mapeo genético de especies y comparativo entre especies, los análisis de diversidad, estudios de flujo génico y diferenciación entre poblaciones (Mottura *et al.* 2005, Torales *et al.* 2013, 2018, Pastorino *et al.* 2021, Teich *et al.* 2014, Bessega *et al.* 2013, 2017b, 2018, 2021, Vega *et al.* 2020).

Debido al alto polimorfismo que suelen presentar por locus se los considera ideales para programas de mejoramiento vegetal y estudios de diversidad genética. Requieren muy poco ADN y no necesariamente de buena calidad, por otro lado, admiten un volumen de reacción pequeño, disminuyendo de esta manera el costo. Es interesante destacar su alta reproducibilidad y la alta confiabilidad de sus resultados. El desarrollo de marcadores SSRs requiere del conocimiento de las secuencias flanqueantes adecuadas para el diseño de los cebadores específicos. Asimismo, se pueden observar bandas confusas y la presencia de alelos nulos.

Según la metodología usada para el desarrollo de estos marcadores, se pueden distinguir dos tipos: SSRs neutros, obtenidos a partir de bibliotecas genómicas enriquecidas (Paniego *et al.* 2002, Mottura 2006) que permiten examinar la variación de caracteres no determinados por fuerzas selectivas y SSRs funcionales, que tienen la ventaja de estar presentes en regiones que se expresan en el genoma (Torales *et al.* 2012, 2013, 2018), siendo muy útiles para estudiar la diversidad funcional en poblaciones naturales (Varshney *et al.* 2005). Por otra parte, los marcadores funcionales cobran gran importancia ante los escenarios presente y futuro de cambio climático a fin de caracterizar los niveles de plasticidad de las poblaciones.

Debido a la naturaleza codominante y el alto polimorfismo de los microsatelites, se están convirtiendo cada vez más en los marcadores moleculares elegidos para los estudios de análisis genético de poblaciones. El advenimiento de la genómica ha dado lugar a la producción de grandes cantidades de información de ADN disponible públicamente. Los datos de secuencias, incluyendo grandes colecciones de secuencias expresadas (EST), de una variedad de taxones muy amplia ha permitido economizar la generación de marcadores ante la posibilidad de transferir EST-SSR de taxones bien

caracterizados a especies menos estudiadas para facilitar los análisis evolutivos (Ellis y Burke 2007).

4.2.2 Aplicación de marcadores moleculares en el género *Prosopis*

Si bien hasta el momento se han realizado numerosos estudios de caracterización morfológica de especies de la Sección Algarrobia, en muchos casos la delimitación morfológica es compleja debido a que estas especies son simpátricas en diversas regiones del mundo, lo cual da lugar a que se creen fenotipos nuevos por hibridación, que dificultan la clasificación taxonómica. Por tal razón en el caso de las especies de Argentina se ha recurrido además al uso de marcadores moleculares para la identificación inequívoca de ciertas especies y el establecimiento de sus relaciones filogenéticas (Saidman *et al.* 1998, 2000, Ramirez *et al.* 1999, Besega *et al.* 2010, 2011, 2012, Ferreyra *et al.* 2004, 2007, 2010, 2013, Catalano *et al.* 2008, Teich *et al.* 2014). Los estudios de estructura poblacional y diferenciación genética en poblaciones naturales incluyen estudios utilizando datos de cromatografía (Naranjo *et al.* 1984, Palacios y Bravo 1984, Zallochi *et al.* 1990), proteínas seminales (Burghardt 1996, Burghardt y Palacios 1997), isoenzimas (Solbrig y Bawa 1975, Saidman 1985, 1986, 1990, 1993, Saidman y Vilardi 1987, Verga 1995, Bessega *et al.* 2000a-b, Julio 2000, Ferreyra *et al.* 2004), estudios de polimorfismos para el largo de fragmentos de restricción (RFLP) (Saidman *et al.* 2000) y polimorfismos de loci amplificados al azar (RADP) (Juárez-Muñoz *et al.* 2002, Ferreyra *et al.* 2004, 2007, 2010), SSR (Alves *et al.* 2014, Bessega *et al.* 2011, 2013, 2018, 2021; Mottura *et al.* 2005, Pomponio *et al.* 2015, Roser *et al.* 2014, Teich *et al.* 2014, Torales *et al.* 2013, Vega *et al.* 2020)

La mayor parte de estas investigaciones estuvieron centradas en las series Chilenses, Pallidae y Ruscifoliae (Sección Algarrobia). La principal conclusión a la cual se ha llegado a través del uso de técnicas bioquímicas y moleculares ha sido la presencia de una gran similitud genética de las especies presentes en estos grupos, con la mayor parte de la diversidad genética dentro de las poblaciones y una divergencia baja entre poblaciones de la misma especie. A pesar de la alta similitud interespecífica, la simpatría de las especies y la existencia de híbridos interespecíficos (Hunziker *et al.* 1975, 1977, 1986, Palacios & Bravo 1981, Saidman *et al.* 1998, Ferreyra *et al.* 2007, 2010), las poblaciones

de una misma especie se agrupan generalmente de acuerdo a su status taxonómico. Por otra parte, Ferreyra *et al.* (2010) describen una significativa asociación de los marcadores isoenzimáticos y RAPD con variables climáticas y geográficas.

Los trabajos comparativos entre especies de las Secciones Algarobia y Strombocarpa utilizando marcadores bioquímicos (isoenzimas) y RFLP de fragmentos de ADN mitocondrial y nuclear han mostrado claras diferencias entre ambos grupos. Contrariamente a lo que ocurre en la sección Algarobia, las especies de Strombocarpa presentan baja variabilidad genética y se observa gran cantidad de loci diagnóstico permitiendo diferenciarlas claramente entre si y de las de Algarobia (Saidman *et al.* 1996). A su vez, la única especie de la sección Monilicarpa, *P. argentina*, presenta niveles de variabilidad tan bajos como los de *P. reptans* (sección Strombocarpa) y *P. kuntzei* (Sección Algarobia, Serie Sericanthae) mostrando mayor afinidad fenética con las especies de la sección Algarobia (Bessega *et al.* 2005). Por otro lado, en ese mismo trabajo se ha observado que *P. kuntzei* ha sido la especie más diferenciada dentro de la sección exhibiendo la menor variabilidad genética comparada con las especies de Algarobia estudiadas hasta el presente.

Se postula que el área ancestral de las especies americanas de *Prosopis* habría sido amplia, y sucesivos episodios de dispersión y vicarianza la habrían fragmentado. Además, habrían ocurrido recolonizaciones de Norte a Sudamérica y viceversa, explicables por episodios de migración a grandes distancias. En esta misma línea, un estudio combinado incluyendo filogenia y datación molecular, utilizando 3 fragmentos de ADN de cloroplasto y 2 fragmentos de ADN nuclear, de 30 especies del género, indicó que: 1) *Prosopis* no sería un grupo monofilético, 2) la divergencia entre las secciones Strombocarpa, Algarobia y Monilicarpa habría ocurrido en el Oligoceno, con una diversificación más reciente (Mioceno Tardío) dentro de los dos primeros grupos, 3) las series Chilenses, Pallidae y Ruscifoliae habrían comenzado su diversificación, con una tasa muy alta, en el Plioceno, 4) la ocupación de ambientes áridos por especies de *Prosopis* sería antigua, 5) los momentos de diversificación dentro de los linajes principales de las especies americanas coinciden con la expansión de áreas áridas en América, sugiriendo un control climático para la misma (Catalano *et al.* 2008, 2009).

Los estudios genético poblacionales pueden aportar resultados muy valiosos para establecer estrategias de conservación y planes de manejo de especies nativas. La conservación de los recursos puede ser pensada desde dos miradas. Por un lado, la conservación ex-situ a través de la preservación de germoplasma en bancos de semillas o in-situ mediante la identificación y protección de las unidades operativas de manejo en los ambientes naturales (Bessega *et al.* 2017a).

5. Hipótesis

1. La especie *Prosopis denudans* no posee estructura genética definida en las poblaciones analizadas.
2. Las características ambientales de la diagonal árida de Argentina son homogéneas en los sitios que habita *P. denudans*.

6. Objetivo General

Evaluar la diversidad genética neutra y funcional de *Prosopis denudans* en diferentes poblaciones del área de distribución natural utilizando marcadores morfométricos y moleculares considerando las condiciones ambientales del medio en que habitan.

6.1. Objetivos Específicos

1. Localizar y caracterizar el área de distribución de las poblaciones de *Prosopis denudans*, analizando características ambientales de clima, geomorfología y suelo de los sitios donde habita la especie.
2. Realizar mediciones de planta, hoja, espina y fruto de los individuos muestreados para caracterizar morfométricamente las poblaciones naturales de *P. denudans*.
3. Transferir y seleccionar marcadores SSRs a *Prosopis denudans* descritos en otras especies del género, que permitan caracterizarla molecularmente.
4. Determinar si existen diferencias genéticas entre las poblaciones analizadas, utilizando los marcadores morfométricos y moleculares, mediante análisis estadísticos de genética de poblaciones.
5. Determinar si existen diferencias genéticas/morfométricas entre las variedades taxonómicas.

6. Realizar un análisis integral considerando los marcadores morfométricos, moleculares y las variables ambientales seleccionadas.



MATERIALES Y MÉTODOS

7. Área de estudio

Para la determinación del área de muestreo se consultaron los antecedentes bibliográficos y de herbario. Burkart (1976) y Correa (1984b) refieren la distribución de *Prosopis denudans* como una especie endémica de las provincias patagónicas Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz. Dada la amplitud del área de distribución, se recurrió a las referencias citadas en los *exsiccata* de la Flora Patagónica (Correa 1984b) y a los registros de Herbarios de INTA (IRB, INTA Castelar), del Instituto de Botánica Darwinion (IBODA) y el Regional Patagónico (HRP), perteneciente a la UNPSJB. De la búsqueda realizada se extrajo una serie de datos, con diferente aproximación, de sitios en los que se recolectó la especie en cada una de las provincias referidas inicialmente.

Dada la distribución de referencia para la especie, el área de estudio se limitó a las provincias patagónicas: Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz, entre los paralelos 38° S y 48° S (**Fig. 5**). Las referencias obtenidas en los registros consultados resultaron de una exactitud relativa, en función de la antigüedad de los registros. Con esos datos se proyectó un mapa de ruta con una serie de campañas de reconocimiento de los sitios descritos, a fin de localizar las poblaciones y recolectar material vegetal para los estudios posteriores.

El mapa de ruta que se diseñó para emprender las campañas de localización, realizadas entre los años 2013 y 2014, comprendió los recorridos que se detallan:

- Zona Norte de Patagonia: 1300 km desde Comodoro Rivadavia hasta Zapala, pasando por Trelew, Puerto Madryn, Las Grutas (Ruta Nac. N° 3), Sierra Colorada, Jacobaci, Los Menucos (Ruta Nac. N° 23), Neuquen (Ruta Prov. N° 8 y N° 6; Ruta Nac. N° 22) y Zapala (Ruta Nac. N° 22) (**Fig. 6.a**).
- Zona Centro: 320 km desde Comodoro Rivadavia hasta el Dique Florentino Ameghino (Ruta Nac. N° 3, Ruta Prov. N° 31 y Ruta Nac. N° 25) (**Fig. 6.b**).
- Zona Sur 1: 306 km desde Comodoro Rivadavia hasta Puerto Deseado, Provincia de Santa Cruz (Ruta Nac. N° 3 y N° 238) (**Fig. 6.c**).

- Zona Sur 2: 250 km desde Comodoro Rivadavia hasta El Guadal, yacimiento petrolero en Provincia de Santa Cruz (Ruta Nac. N° 3 y Ruta Prov. N° 12 y N° 43) **(Fig. 6.d).**

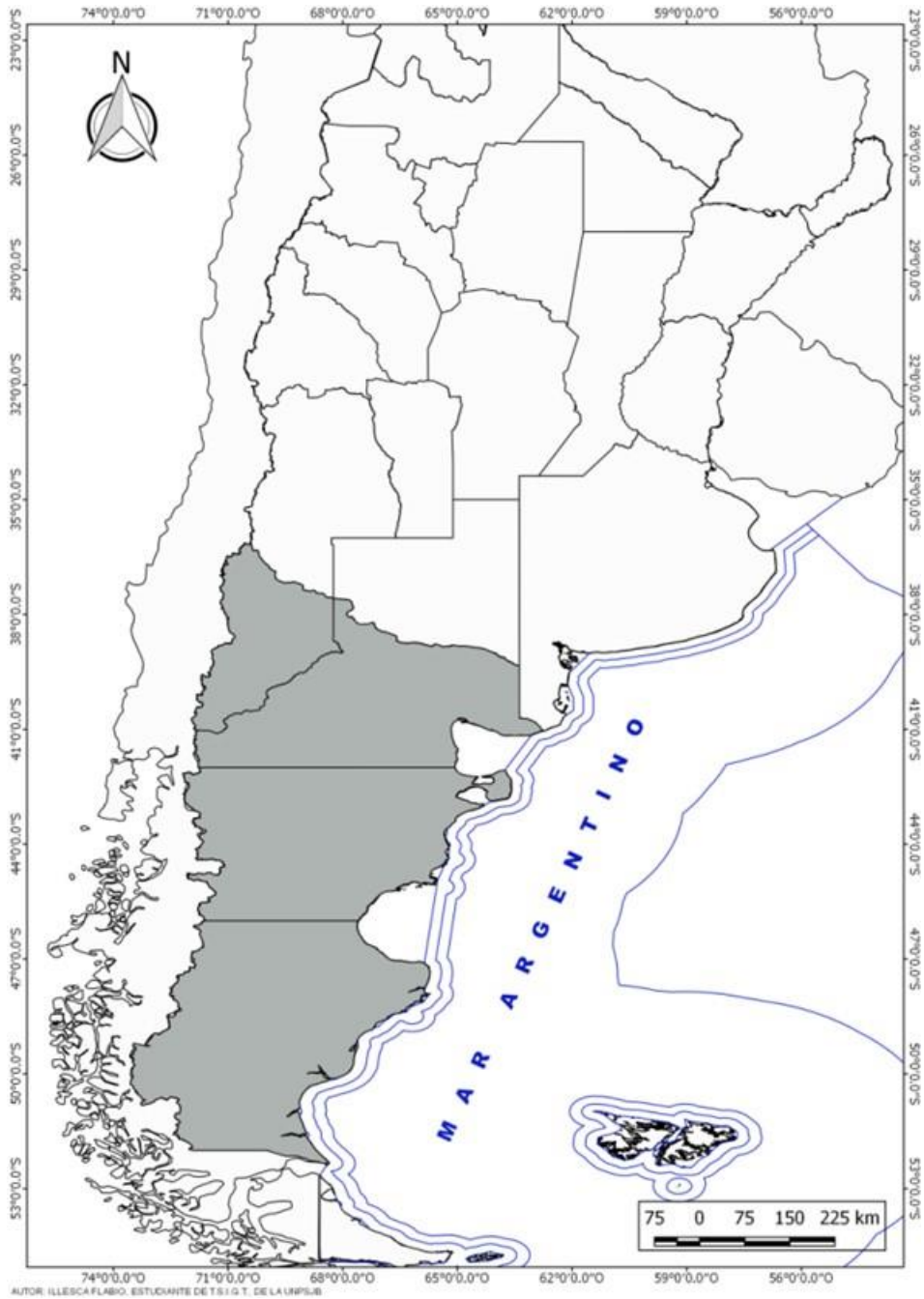


Fig. 5: Área de estudio; provincias patagónicas Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz.

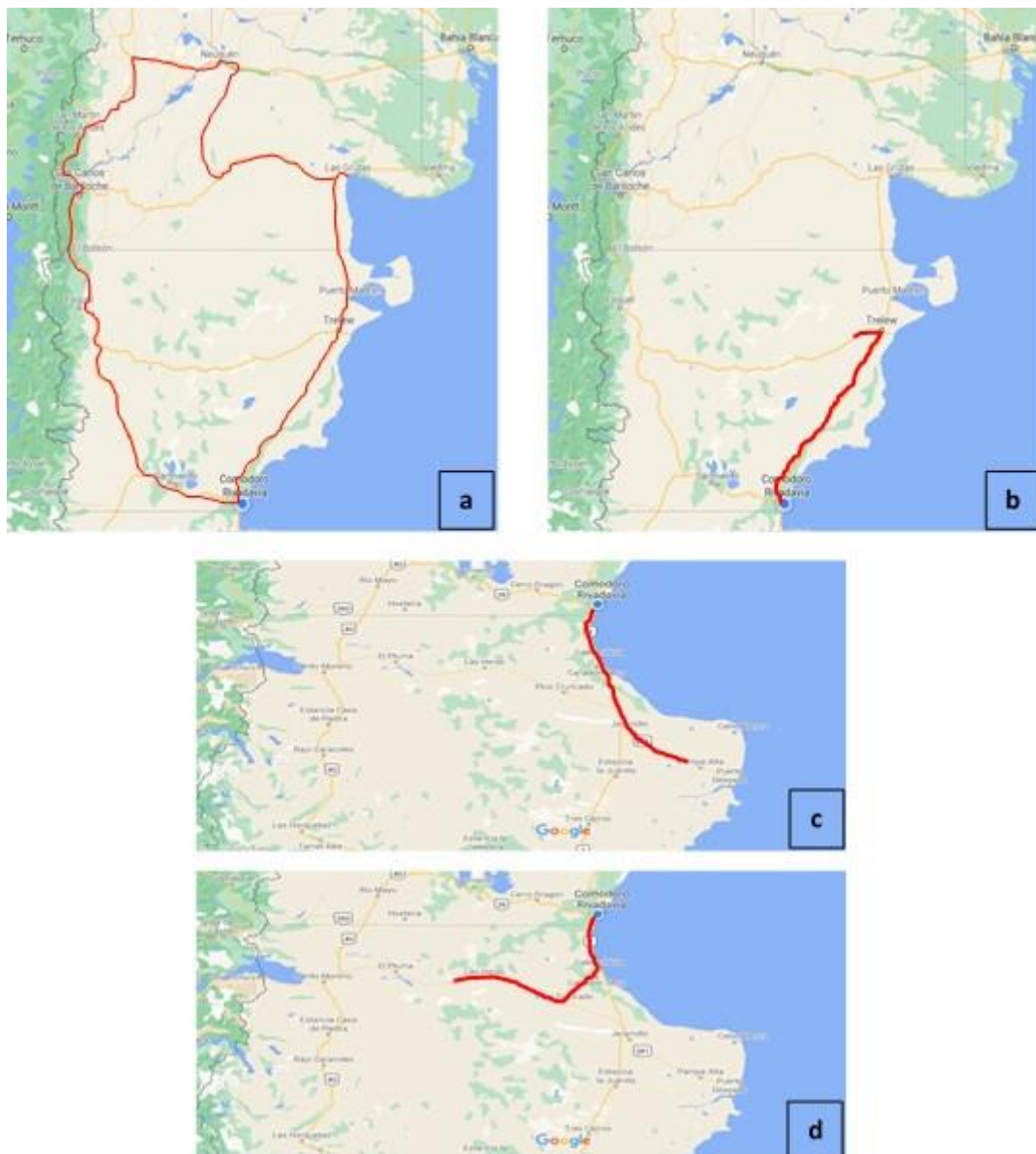


Fig. 6: Mapas de rutas recorridas para localizar las poblaciones en la Patagonia extraandina: a) Zona norte, b) zona centro, c) zona sur 1 y d) zona sur 2.

8. Caracterización ambiental del área de estudio

8.1 Clima

Se clasificó climáticamente cada región utilizando el Atlas Climático de INTA, que aporta datos históricos entre 1970-2010, de 117 estaciones meteorológicas del SMN, INTA y privadas. Se obtuvieron los datos de Precipitación Media Anual, Temperatura Media Anual, Balance Hídrico Directo Anual e Índice de Aridez de De Martonne <http://visor.geointa.inta.gob.ar/> (Bianchi & Cravero 2009).

Para el mapa de Precipitación Media se realizó a partir del mapa de isoyetas realizado en Atlas Climático de INTA, se generó por interpolación un mapa continuo de lluvias usando al efecto herramientas de *ArcMap* (Bianchi & Cravero 2009). El mapa en formato *raster* forma parte del Atlas Digital como Mapa de Precipitación Anual.

La cartografía digital de las Temperaturas Medias del Atlas Climático (Bianchi & Cravero 2009) adaptó, para todo el país, el modelo estadístico de regresión lineal INTASAL-TEMP (Bianchi *et al.* 1994), que permite estimar temperaturas medias regionales a partir de información no termométrica disponible.

El Balance Hídrico Directo Anual utilizado se refiere a las entradas y salidas de agua por lluvia (P) y evapotranspiración potencial (EP) en el sistema, para conocer la humedad disponible en el suelo (P-EP). El módulo *Modeler* de ERDAS del Atlas Climático (Bianchi & Cravero 2009) realizó la resta píxel a píxel de los mapas digitales de precipitación y evapotranspiración anual, obteniéndose un nuevo mapa en el que se visualiza las áreas con exceso y aquellas con déficit hídrico.

El mapa incluido en el Atlas Climático (Bianchi & Cravero 2009) con el índice propuesto por De Martonne (1926) también fue elaborado con el modelo de ERDAS. Este índice de aridez se calcula como el cociente entre la precipitación y la temperatura del aire más el número diez ($I_a = P/(T + 10)$). Establece los rangos que corresponden a los distintos tipos de clima tal como se presenta en la siguiente tabla (Almorox 2009) (*Tabla 2*).

Tabla 2. Índice de Aridez de De Martonne (I_a).

I_a	CLIMA
>60	Per-húmedo
60-30	Húmedo
30-20	Sub-húmedo
20-15	Semiárido (mediterráneo)
15-5	Árido (estepario)
5-0	Árido extremo (desierto)

Todos los mapas climáticos fueron procesados utilizando el software QGIS 2.18 (2019), una aplicación profesional de SIG construida sobre un Software Libre y de Código Abierto. Una vez ubicada la geolocalización de cada población, el software indica un único dato para cada parámetro seleccionado (Precipitación Media Anual, Temperatura Media Anual, Balance Hídrico Directo Anual e Índice de Aridez de De Martonne), generado a partir de la integración de la información obtenida durante de 40 años.

8.2 Geomorfología y Suelo

El área de estudio de esta tesis corresponde a la Patagonia Extraandina, de carácter mesetiforme, con depresiones y valles amplios, es una resultante del relleno sedimentario y volcánico, modelado por sucesivos procesos erosivos de tipo glacial, fluvial y eólico (Coronato *et al.* 2017). La descripción de la topografía se realizó tomando en cuenta las cartas geológicas del Servicio Geológico Minero Argentino (SEGEMAR) y las propiedades del suelo que influenciarían el patrón de distribución y abundancia de las plantas leñosas. La geomorfología es uno de los principales factores que influyen en la heterogeneidad de la vegetación y las escalas del paisaje en ecosistemas áridos. Las geoformas y las propiedades del suelo se asocian a cambios en la fisionomía de la vegetación y la composición florística (Casalini & Bisigato 2017). La Patagonia se asienta sobre un basamento antiguo sobre el cual actuaron procesos modeladores del relieve, endógenos y exógenos, hasta resultar en la configuración estructural y morfológica actual.

El suelo, de acuerdo a sus características formativas y de manejo, puede clasificarse con base a estándares establecidos por sistemas taxonómicos internacionales, como los propuestos por la FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación) o el USDA (Departamento de Agricultura de los Estados Unidos) mediante el Soil Survey Staff (1999). En este tipo de clasificación se utilizan órdenes, subórdenes, grandes grupos, subgrupos y familias, sin embargo, la clasificación por órdenes es ya bastante detallada y suficiente para encontrar diferencias marcadas entre las regiones geográficas de las poblaciones evaluadas, por lo que fue la utilizada en este estudio.

En cada localización seleccionada se tomaron tres muestras de suelo, de aproximadamente 500 g, debajo de los parches de vegetación y tres muestras en los sitios desnudos, entre los parches. En todos los casos se muestreó en superficie y a 40 cm de profundidad, dando un total de doce muestras por población. Las muestras se enviaron al Laboratorio de suelos UNPSJB- CIEFAP (Universidad Nacional de la Patagonia SJB y Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico) en Esquel. En ellas se determinó: textura, % humedad -%H-, pH, Conductividad eléctrica -CE-, % Carbono orgánico -CO-, % Materia orgánica -MO- y % Nitrógeno total -%N total-. Se estimó la relación C/N porque indica la calidad del sustrato orgánico del suelo y da una referencia del nitrógeno disponible para las plantas. Valores altos indican que la materia orgánica se descompone lentamente, ya que los microorganismos inmovilizan el nitrógeno, por lo que no puede ser utilizado por los vegetales, en cambio valores bajos corresponden a una mineralización y ruptura de tejidos rápida.

Para el análisis de textura se utilizó el Método del Hidrómetro (Bouyoucos 1927) que permite determinar la granulometría con el triángulo de texturas del Sistema de clasificación del USDA. El % de Humedad se calculó a través del Método Gravimétrico, con estufa a 105 °C (Hillel 1998) y solo se utilizó para la comparación en cada población de sitios debajo del parche de vegetación respecto suelo desnudo y diferentes profundidades. El pH se midió en una relación suelo:agua (p/p) de 1:1 con pHmetro WTW mediante metodología desarrollada por SAMLA (SAGPyA 2004) y la clasificación de referencia fue la propuesta por el Servicio de Conservación de Recursos Naturales, del USDA (Soil Survey Staff 1999) que contempla desde suelos ultra ácidos (< 3,5) a fuertemente alcalinos (8,5-9).

Para medir la CE se utilizó una relación suelo:agua (v/v) 1:5 en conductímetro Sanxin (Allison *et al.* 1973, Blakemore *et al.* 1987). Para evaluar los resultados se utilizó la clasificación adaptada de USDA Soil Survey Staff (1999) que considera suelos no salinos (< 0,98 dS/m) hasta fuertemente salinos (> 6.07 dS/m).

El % de CO se realizó por oxidación húmeda mediante el Método de Walkley y Black (1934) y se recurrió a los mismos autores para su clasificación, que oscila entre suelos altamente desprovistos (< 0,75) hasta muy bien provistos (> 3 %). Los valores de CO del

suelo se utilizaron para estimar la MO, multiplicando los datos de CO por un factor de corrección empírico de 1,724, conocido como van Benmelen (Jackson 1964) y SAMLA (SAGPyA 2004). Para la descripción de las muestras se utilizó la clasificación de suelos según el contenido de Materia Orgánica de Tavera (1985), que se extiende entre suelos muy pobres (< 1 %) y suelos muy ricos (> 5 %).

Para obtener el % de Nitrógeno total se utilizó el Método de Kjeldahl, con digestor y destilador Kjeldahl marca Velp (Bremmer 1960, Bremmer & Mulvaney 1982, SAMLA (SAGPyA 2004). Para la clasificación de las muestras se utilizó la misma referencia (Kjeldahl) que describe los suelos desde altamente desprovistos (< 0,075%) hasta muy bien provistos (> 0,3 %).

Las poblaciones relevadas a campo con GPS, que se integraron al Sistema de Información Geográfico (SIG) utilizando el software de código abierto Q GIS 2.18 (2019), se superpusieron con la información obtenida del Atlas de Suelos de la República Argentina (INTA 1990), ajustado (Versión 9.0), logrando así la cartografía correspondiente.

8.3 Análisis estadístico de los datos ambientales

Se compararon las muestras de suelo desnudo con aquellas ubicadas debajo de los parches de vegetación, esperando que éstos respondan al comportamiento de islas de fertilidad, o sea patrones de vegetación rodeados por suelo descubierto, que inducen bajo las plantas la acumulación y el enriquecimiento de recursos (Moncayo Riascos y Gálvez Cerón 2018). En ambos casos se compararon las variables medidas en superficie y a 40 cm de profundidad porque se asumió que habría diferencias significativas en las variables medidas, debidas a cambios en los procesos biogeoquímicos del suelo que pueden darse por el movimiento de agua a través de éste (Schade y Hobbie 2005); así como también en los nutrientes, como el nitrógeno que sufre pérdidas hacia la atmósfera por erosión, volatilización, nitrificación y desnitrificación (Celaya Michel y Castellanos Villegas 2011).

Las variables se analizaron mediante ANOVA de InfoStat 2008 (Di Rienzo *et al.* 2008), que usa el método de mínimos cuadrados para ajustar el modelo lineal general

permitiendo especificar más de un criterio de clasificación y sus interacciones. Las sumas de cuadrados presentadas en las tablas de análisis de varianza son por defecto las sumas de cuadrados de tipo III. Estas sumas de cuadrados son llamadas parciales y reflejan la contribución de cada término del modelo, dado que todos los otros términos están también presentes en el modelo.

Se realizó la comparación del textura pH, CE, % CO, % MO, % N total y la relación C/N entre localizaciones y en cada una de ellas; entre suelo desnudo y debajo del parche de vegetación y entre superficie respecto profundidad. Para el % H también se realizó la comparación entre muestras dentro cada localización pero no entre ellas debido a que esta variable sufre cambios en función de las condiciones de precipitación que hubieran ocurrido en el momento de la toma de muestras.

Se evaluó la normalidad con el test de Shapiro & Wilk (1965). Se transformó las variables de %MO, %CO y %N total con la operación matemática Raíz² (V) y el %H con el Log₁₀ a fin de normalizar los datos. Para el caso de la CE y la relación C/N, que no se lograron normalizar, se realizó el test no-paramétrico Kruskal-Wallis (InfoStat 2008) que permite comparar las esperanzas de 2 o más distribuciones sin necesidad de realizar el supuesto de que los términos de error se distribuyen normalmente. El estadístico de la prueba (H) se basa en la suma de los rangos asignados a las observaciones dentro de cada tratamiento. Su distribución exacta es obtenida a partir de la consideración de todas las configuraciones posibles de los rangos de N observaciones en a grupos de ni observaciones cada uno. Se solicitaron *Comparaciones de a pares* entre las medias de los rangos de tratamientos. El procedimiento usado para juzgar la significancia de las comparaciones múltiples es el descrito en Conover (1999). Si bien las comparaciones entre tratamientos se realizan a través de las diferencias entre las medias de los rangos, InfoStat permite también visualizar las diferencias entre tratamientos a nivel de medias y medianas de los valores originales de las variables.

8.3.1 Análisis de Componentes Principales (PCA)

Para visualizar la ordenación de los suelos en las ocho localizaciones seleccionadas se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA), considerando las 12 muestras

por sitio, mediante la función *prcomp* de R (R Core Team 2021), escalando los datos. Se consideraron todas las variables en las muestras de suelo (9): textura (3), pH, CE, % CO, % MO, % N total y C/N. Este método, permite analizar la interdependencia de variables métricas y encontrar una representación gráfica óptima de la variabilidad de los datos de una tabla de n observaciones y p variables y realiza la transformación de los datos garantizando que las variables no estén correlacionadas. Se obtuvo así un gráfico y las muestras fueron identificadas por el sitio de origen.

8.3.2 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)

Con la información obtenida de las nueve variables de suelo de las localizaciones muestreadas, se corroboró la diferenciación entre los suelos de las mismas, utilizando el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC), utilizando la función *dapc* del paquete *adeigenet* (Jombart 2008) de R (R Core Team 2021). Como se basa en la transformación de datos realizada por PCA garantiza la independencia de las variables y que su número sea inferior al de los individuos analizados, sin implicar una pérdida de información genética. Para determinar el óptimo número de clústeres se usó la función *find.clusters* del paquete *adeigenet*.

9. Fitogeografía

Se ubicaron las poblaciones seleccionadas en el mapa Fisonómico-florístico de Argentina de Oyarzabal *et al.* (2018), realizado a partir de los relevamientos de vegetación publicados en las últimas décadas (Cabrera 1976, Soriano *et al.* 1991, León *et al.* 1998, Cingolani *et al.* 2000, Burkart *et al.* 2005, 2011). El procesamiento se realizó utilizando el software QGIS 2.18, una aplicación profesional de SIG construida sobre un Software Libre y de Código Abierto, en el cual se integraron las coordenadas relevadas con el mapa digital de Unidades de Vegetación (Oyarzabal *et al.* 2018), logrando así la cartografía fitogeográfica del área de estudio.

10. Caracterización biológica de las poblaciones

En cada una de las ocho poblaciones se muestrearon 20 plantas adultas, pretendiendo que estuvieran separadas a más de 50 m de entre sí para evitar recolectar material genéticamente relacionado, evaluado en base a las estimaciones de dispersión de

semillas y polen realizadas en *P. alba* (Bessega *et al.* 2011). Se tomaron mediciones de altura (m) y copa, representada por dos diámetros perpendiculares (m) que se promediaron. Cada individuo fue identificado utilizando la clave dicotómica para las especies patagónicas de *Prosopis* (Correa 1984) adaptada de Burkart (1976) Se confeccionaron ejemplares de herbario, que han sido depositados en el HRP de la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud, UNPSJB.

De cada planta se extrajeron hojas frescas (aprox. 5 gr) de distintas regiones del dosel, se acondicionaron en papel de filtro, conservado en envase plástico, hermético con silicagel, como deshidratante, destinadas para los estudios moleculares.

10.1 Mediciones morfométricas de las plantas

Las mediciones morfométricas de hoja fueron realizadas en especímenes de herbario, previamente rehidratadas para recuperar su tamaño original. Se tomaron medidas en 20 individuos por cada población seleccionada, considerando en 10 hojas por individuo, 10 caracteres externos (Bessega *et al.* 2009) (*Tabla 3. Fig. 7*). El Ápice se refiere a la relación entre t/s , donde t es el área del tercio superior del foliólulo y s es el área de un rectángulo con la misma dimensión del tercio superior (ancho y largo) del foliólulo (*Fig. 8*). Estos rasgos morfológicos fueron elegidos porque, aunque varían sustancialmente dentro de las poblaciones y entre ellas, son importantes para la identificación de especies (Burkart 1976, Pasiecznik *et al.* 2004). Para ello se utilizó el programa de uso libre HOJA 3.4 (Verga 2010).

Por planta se midió el largo de diez espinas, utilizando calibre digital ESSEX. En los frutos maduros que se colectaron durante las campañas, se tomaron siete medidas de los se detallan en la *Tabla 4* (Verga *et al.* 2009). Según correspondiese se utilizó calibre digital o cinta métrica. Para el caso de Forma se manejaron tres Clases de curvatura del fruto: 1-Recto, 2-Falcado o Espiralado, 3- Semicurvo.

Tabla 3. Caracteres morfométricos de hoja.

1 (PEL)	longitud del pecíolo
2 (NPL)	número de pares de foliólulos por pinna
3 (PIL)	longitud de la pinna
4 (NPI)	número de pinnas
5 (LEL)	longitud del foliólulo
6 (LEW)	ancho del foliólulo
7 (LEX)	ápice
8 (LEA)	área del foliólulo
9 (LEL/LEW)	relación largo/ancho del foliólulo
10 (LEX/LEA)	relación ápice/área del foliólulo

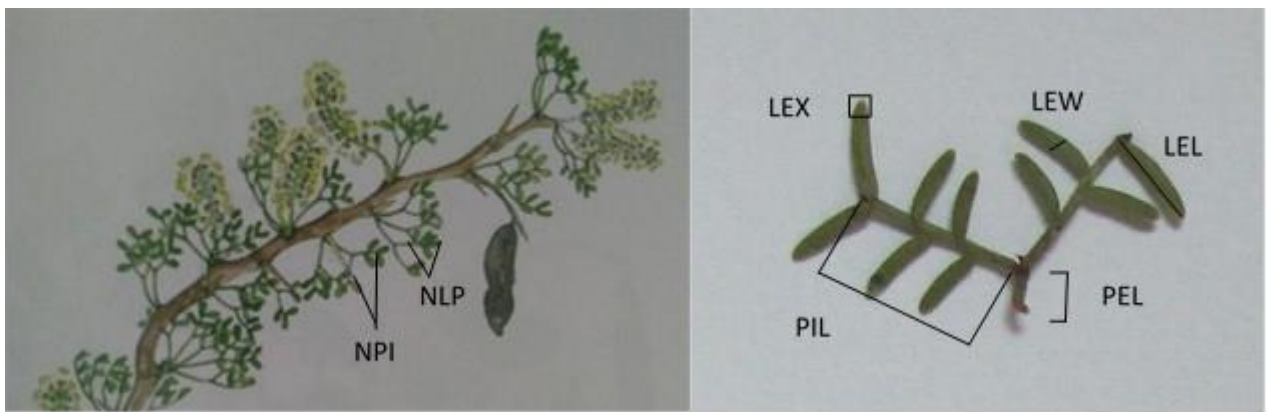


Fig. 7: Esquema de rama (izq.) (Green & Ferreyra 2012) y hoja (der.) de *P. denudans* mostrando algunas mediciones morfométricas (NPI: número de pinnas, NPL: número de pares de foliólulos por pinna, PEL: longitud del pecíolo, PIL: longitud de la pinna, LEL: longitud del foliólulo, LEW: ancho del foliólulo, LEX: ápice)

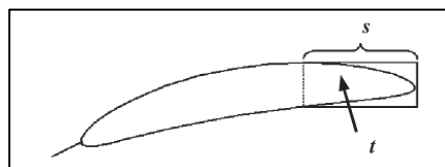


Fig. 8: Ápice del foliólulo de *P. denudans*. Donde *t* es el área del tercio superior del foliólulo y *s* corresponde al área de un rectángulo cuyas dimensiones corresponden al tercio superior del foliólulo.

Tabla 4. Caracteres morfométricos de fruto.

1	largo
2	ancho
3	grosor
4	color
5	forma
6	relación ancho/grosor
7	número de semillas

10.2 Análisis de los datos morfométricos

La variabilidad morfométrica entre individuos dentro y entre poblaciones se analizó mediante ANOVAs (*InfoStat* 2008) (Di Rienzo *et al.* 2008). *InfoStat* usa el método de mínimos cuadrados para ajustar el modelo lineal, permitiendo más de un criterio de clasificación y sus interacciones. Con este tipo de modelos se pueden analizar experimentos con uno o múltiples factores (Cochran y Cox 1957, Anderson y Mc Lean 1974, Ostle 1977, Hinkelmann y Kempthorne 1994, Di Rienzo *et al.* 2001).

Las variables de respuesta analizadas fueron para cada localización (N: 8) y cada planta (N: 20): altura (m), diámetros de la copa 1 y 2 (m). Para las hojas de cada planta (N: 10): NPI: número de pinnas, NPL: número de pares de foliólulos por pinna, PEL: longitud del pecíolo (mm), PIL: longitud de la pinna (mm), LEL: longitud del foliólulo (mm), LEW: ancho del foliólulo (mm), LEX: ápice (mm²), LEA: área del foliólulo (mm²), LEL/LEW: relación largo/ancho del foliólulo y LEX/LEA: relación ápice/área del foliólulo. Para las espinas de cada planta (N: 10) la variable utilizada fue longitud (mm). Para los frutos de cada planta que los tuviera (N: 2-23): largo (cm), ancho (cm), grosor (cm), color, forma y relación ancho/grosor. Se excluyó el número de semillas debido a la extendida pérdida por infestación que fue detectada.

Se evaluó la normalidad de las variables con el test de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk 1965). Dado que los datos no presentaron una distribución normal, se logró normalizar

PIL y PEL con la transformación Log_{10} y LEL transformando con LN. Para el resto de los parámetros se realizó el test no-paramétrico Kruskal-Wallis (*InfoStat* 2008). De planta: altura y diámetro de la copa 1 y 2; de hoja: NPL, LEW, LEA, LEX, LEL/LEW y LEX/LEA; espinas y de fruto: largo, grosor, ancho, relación Ancho/grosor y curvatura. *InfoStat* utiliza la distribución exacta del estadístico para casos donde las configuraciones totales de los rangos no superan a 100000. El número de configuraciones posibles de los rangos crece rápidamente con el incremento del número de tratamientos y/o el número de repeticiones por tratamiento. Para tres tratamientos con tres repeticiones cada uno, el número de configuraciones es 1680 pero si cada tratamiento tiene cinco repeticiones el número de configuraciones ya es mayor a 100000. Para situaciones experimentales donde el número de configuraciones es mayor a 100000 *InfoStat* obtiene los valores p de la prueba a través de la aproximación de la distribución del estadístico a la distribución Chi cuadrado, con $a-1$ grados de libertad.

10.2.1 Análisis de Componentes Principales (PCA)

Para visualizar la variabilidad morfométrica de los individuos se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA), mediante la función *prcomp* de R (R Core Team 2021) escalando los datos normalizados. Se consideraron las variables utilizadas para el tamaño de planta (3) y caracterización de hoja (8), espina (1) y fruto (4) de las 160 plantas. Se excluyeron del análisis las variables discretas y los datos perdidos fueron imputados mediante la función *imputePCA* del paquete *missMDA* (Josse & Husson 2016). Se obtuvo un gráfico y los individuos fueron identificados por el sitio de origen.

10.2.2 Análisis discriminante de Componentes Principales (DAPC)

Utilizando las mismas variables morfométricas de los individuos se evaluó la diferenciación entre ellas con el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC), utilizando la función *dapc* del paquete *adegenet* (Jombart 2008) de R (R Core Team 2021). Basado en la transformación de datos realizada por PCA garantiza la independencia de las variables y que su número sea inferior al de los individuos analizados, sin implicar una pérdida de información genética. Para determinar el óptimo número de clústeres se usó la función *find.clusters* del paquete *adegenet*.

11. Caracterización molecular de las plantas

11.1 Extracción de ADN

El material de hoja coleccionado para los análisis de ADN fue conservado en silica-gel hasta el momento en que se procedió a la extracción del ADN de la totalidad de las muestras. Se pesaron 30 mg de hojas en balanza SWISS QUALITY, Modelo Precisa 125 A, se trituraron para obtener un polvo fino en un TissueLyser QIAGEN, se utilizaron 20 mg del macerado para realizar la extracción de ADN, según el protocolo de QUIAGEN (ANEXO 1. Tabla 1). Para la extracción de ADN se utilizó el sistema DNAeasy Plant Mini Kit, que permite la específica adsorción del ADN a una membrana de sílica-gel y una óptima remoción de carbohidratos, polifenoles y otros metabolitos de las plantas.

11.2 Estimación de la concentración de ADN de las muestras

El ADN extraído de cada individuo se cuantificó en un gel de agarosa al 0,8 % con tinción de Bromuro de etidio (0,5 µg/ml), utilizando marcadores de masa del *Fago lambda* de 50 y 100 ng. La muestra se sembró conteniendo: 2 µl de ADN, 2 µl de Bromofenol Blue 6x (0,015% BPB) como buffer de carga y 6 µl de agua ultrapura. Se realizaron las corrida electroforéticas con fuente Poly Science 300, en buffer TAE 1X, a un voltaje constante de 95 V/cm durante aproximadamente 45 min. La visualización del ADN se realizó por transiluminación con luz ultravioleta (UV) y se compararon las masas de las muestras con las masas del DNA de referencia (DNA fago Lambda de 50, 100 ng por carril) para su cuantificación.

Una vez cuantificado el ADN extraído de cada individuo se diluyó con agua ultrapura, hasta llegar a obtener una concentración de 5 ng/µl.

11.3 Microsatélites (SSRs) utilizados

Se evaluó un conjunto de 79 marcadores SSRs, en el marco de esta tesis, de 115 en total ensayados en el laboratorio. Todos localizados en genes neutros, genes de estrés abiótico y genes involucrados en procesos metabólicos, para seleccionar los mejores y obtener los perfiles genéticos de los 160 individuos coleccionados: 6 SSRs desarrollados a partir de bibliotecas genómicas enriquecidas -Mo- (Mottura *et al.* 2005); 64 SSRs funcionales polimórficos, desarrollados a partir del transcriptoma de *P.*

alba -ST- (Torales *et al.* 2013) y 9 SSRs obtenidos de varias especies de *Prosopis* -GL- (Besega *et al.* 2013) (ANEXO 1. Tabla 2). Del total de marcadores microsatélites evaluados se obtuvo la transferencia hacia *P. denudans* de ocho, que resultaron polimórficos. Cinco de ellos se correspondieron con SSR presentes en secuencias de transcriptoma de hoja (ST) y tres correspondientes a SSR presentes en secuencias genómicas (Mo y GL) (Tabla 5).

Tabla 5. Marcadores SSR (microsatélites) polimórficos transferidos a *P. denudans*. Se detalla el tamaño esperado según bibliografía, los motivos de repetición, las secuencias de los cebadores y la entrada del Gene Bank.

Nombre	Tamaño esperado (bp)	Motivo repetido	Secuencia Primer 5´-3´	GenBank accession N°
ST11*	177	AAC ₍₆₎	F: TCGAGATTTTCTTGGGGTTG R: AAATTCCTCCTCCTCCAAA	I-P00930d
ST24*	190-198	AAT ₍₄₎	F: TTGCTTCAGAAAGCTGCTCA R: AACCTCGAAGATGATGGTG	I-P03211
ST28*	274	AT ₍₆₎	F: GTTCGAAGAAGTTTTGCGG R: AGGGTTTGGTCAAGCATTG	I-P03408a
ST73*	260-275	TTC ₍₆₎	F: CTCCGACAGATTCAGCATCA R: TTCTTCAAACCTCGCCATCA	I-P10500
ST89*	280-298	TAA ₍₄₎	F: TAAGCATTCATAGCCAGCCC R: GACCAGGTCCTGTTTACCGA	S-P1EPIV2
GL16**	250-300	AT ₍₁₆₎	F: GTTGGATTTACGGAAGGGC R: TCAGCTAAGTGCCATACGG	JX136859
GL24**	260-330	AC ₍₁₁₎	F: CCTTAATCTCCCTCTCGGCC R: AACCAAGGCTCTGCAGAAATG	JX136863
Mo9***	233	TG ₍₁₇₎	F: ATTCCTCCCTCACATTTTGC R: CATTATGCCAGCCTTTGTTG	AJ879508

* SSR de *P. alba* (Torales *et al.* 2013); **SSR de *P. alba* y *P. chilensis* (Besega *et al.* 2013); ***SSR de *P. chilensis* y *P. flexuosa* (Mottura 2005).

Se realizó la amplificación mediante la técnica de PCR y los productos obtenidos fueron visualizados en geles de poliacrilamida al 6% (w/v), teñidos con nitrato de plata (AgNO₃). El cálculo del tamaño molecular de las bandas se realizó mediante comparación de la migración relativa con marcadores por medio del Método de los recíprocos (Elder & Southern 1987) empleando un programa de computación *Gel*,

creado *ad hoc* en el laboratorio del Dr. Jorge Dubcosvsky que interpola los valores de PM según la referencia utilizando el método de los recíprocos.

11.3.1 Condiciones de PCR y amplificación

Las reacciones de amplificación del ADN mediante PCR consistieron en 5ng total de ADN, 0,25 μ M de cada primer; 3,0-4,5 μ M de MgCl₂; 0,25 mM de cada dNTP 1X of PCR buffer y 0,6 U de Taq polimerasa (Inbio).

Se utilizaron los termocicladores BIO-RAD-MyCycler-Thermal Cycler y MJ-RESEARCH-PTC 100 con el programa de la *Tabla 6*. Los productos de amplificación fueron resueltos en geles de agarosa y poliacrilamida de alta resolución.

Tabla 6. Programa de amplificación utilizado para el ADN de *P. denudans*.

Etapa	Tiempo	Temperatura
Desnaturalización	2'	94 °C
X 33 Ciclos	45'	92 °C
Amplificación	45'	T °C cebador
	45'	72 °C
Extensión	10'	72 °C

11.3.2 Visualización de los productos de amplificación en geles de agarosa

Para corroborar la correcta amplificación de los productos se realizó una primera visualización de la reacción de amplificación en geles de agarosa 0,8 %, disueltos en Buffer TAE 1X con Bromuro de etidio. Los productos de amplificación (2 μ l) fueron sembrados con 2 μ l de buffer de carga 6x con BPB (Azul de bromofenol al 0,015%) y 6 μ l de agua ultrapura. La corrida electroforética se realizó a 75 V durante 45 minutos. Los productos de amplificación fueron visualizados en transiluminador con luz ultravioleta (UV) (*Fig. 9*).

11.3.3 Electroforesis en geles de poliacrilamida de alta resolución

Con el objeto de utilizar una metodología que permitiera una mayor resolución en la detección de las bandas amplificadas por la técnica de PCR se utilizaron geles de

poliacrilamida de alta resolución. La separación de los productos de amplificación se efectuó mediante electroforesis vertical en geles de poliacrilamida al 6 % (Acrilamida-Bisacrilamida 19:1) utilizando urea 8M como agente desnaturizante (*ANEXO 1. Tabla 3*) y buffer TBE 1x. Se utilizó como marcador de peso molecular el marcador de 10 pb *DNA Ladder* (Invitrogen).

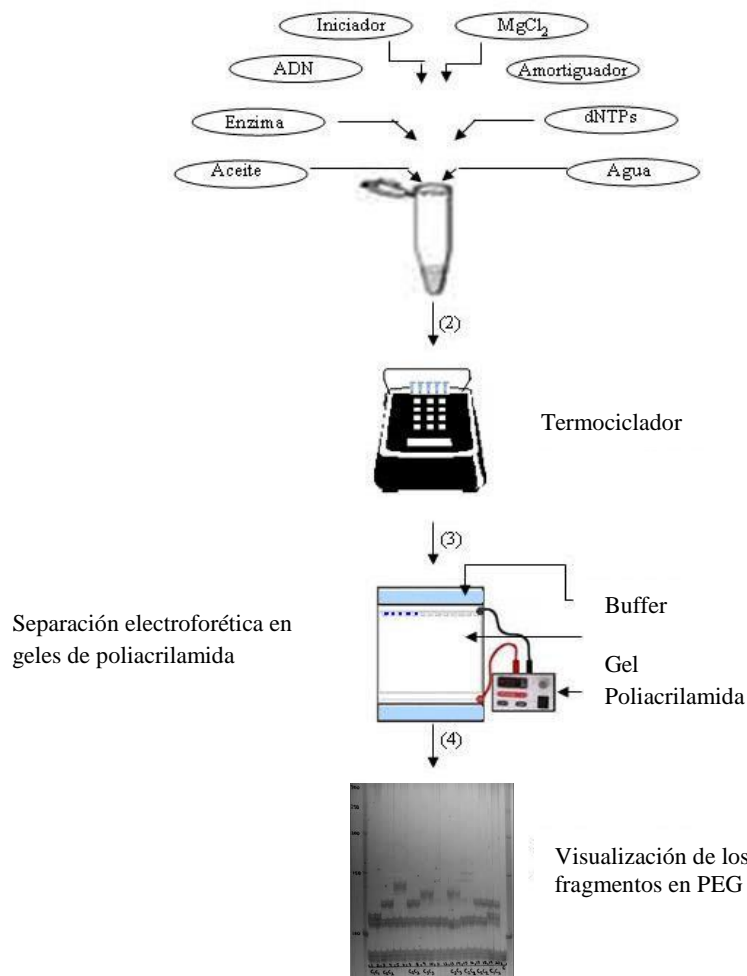


Fig. 9: Esquema de la Amplificación del ADN mediante PCR, separación electroforética de los fragmentos amplificados y visualización de éstos en el gel de poliacrilamida.

El equipo de electroforesis utilizado consistió en cubas GIBCO y fuente de poder Bio-Rad. Antes de sembrar las muestras se realizó una pre-corrida a 50 W, durante 30 minutos, para levantar la temperatura del gel y que se desnaturalicen las muestras. Al producto de amplificación se le adicionaron 3 μ l de Buffer de carga con formamida y

luego fue desnaturalizado, utilizando para ello un ciclo de 5 minutos a 94 °C en termociclador Eppendorf Matercyler. Se sembraron por calle 4-5 μ l y se realizó una corrida a potencia constante de 50 W, por aproximadamente tres horas, dependiendo del tamaño esperado del microsatélite analizado, en solución buffer TBE 1x en la cuba inferior y TBE 0,5x en la cuba superior.

11.3.4 Tinción con nitrato de plata

La visualización de los fragmentos se realizó mediante tinción con Nitrato de plata, según las instrucciones del proveedor (Silver Sequence™ DNA Staining, Reagents, Promega, EUA) (**ANEXO 1. Tabla 4**).

11.4 Medición de los PM de los alelos

Los geles secos fueron digitalizados utilizando un scanner BioRad y el programa Quantity One y el cálculo del tamaño molecular de las bandas se realizó mediante comparación con estándares por medio del Método de los recíprocos (Elder & Southern 1987) empleando el programa Gel (Dr. Jorge Dubcosvsky -UC. Davis, CA, USA- comunicación personal) que interpola los valores de PM según la referencia utilizada.

11.5 Análisis de datos moleculares

11.5.1 Diversidad Genética

Se analizó la presencia y PM de cada una de las bandas obtenidas por microsatélite y por individuo considerando la población global de *P. denudans*. Con los valores obtenidos se construyó una matriz básica de datos tomando los pesos moleculares de cada alelo de SSR, para cada genotipo en la población global de *P. denudans* y luego para cada subpoblación geográfica. Se realizaron los análisis de diversidad genética global (N: 160) utilizando el programa *GenAlEx 6.5* (Peakall & Smouse 2006, 2012) para calcular en cada locus: Tamaño de la muestra (N), Número de alelos diferentes (Na), Índice de Shannon (I), Índice de Fijación (Fis), Riqueza alélica (Rs), Heterocigosidad esperada (He) en presencia de Equilibrio de Hardy Weinberg (HWE) y Heterocigosidad observada (Ho).

El Índice de Shannon (I) es un equivalente al Índice de Shannon y Weaver que se utiliza en ecología y se calcula sobre la base de cada locus, y a diferencia de H_e , no está limitado por 1, por lo tanto, puede ser una mejor medida de la diversidad alélica y genética: $I = \sum p_i \ln p_i$

Donde p_i es la frecuencia iésima del alelo p analizado.

La Diversidad genética de Nei, fue calculada a partir de las frecuencias alélicas utilizando el método desarrollado por Nei (1987): $H_e = (1/L) \sum 1 - \sum X_i^2$

Dónde: L = número de loci analizados; X_i = frecuencia de los i-alelos; Siendo $0 < H_e < 1$

El Índice de Fijación (Fis) fue calculado por locus. Bajo apareamiento aleatorio se esperan valores cercanos a 0, mientras que los valores positivos sustanciales indican endogamia o presencia de alelos nulos y valores negativos indican un exceso de heterocigosidad, debido al apareamiento selectivo: $F_{is} = \frac{H_E - H_O}{H_E}$

La Riqueza alélica (R_s) (El Mousadik & Petit 1996) constituye una medida del número de alelos (N_a) y, a diferencia de éste, es independiente del tamaño de la muestra. R_s estima el número de alelos diferentes que se espera encontrar en una submuestra de tamaño $2n$, tomada a partir de una población compuesta por $2N$ genes ($n \leq N$).

$$R_s = \sum_i \left[1 - \left(\frac{(2N - N_i)/N}{2N/2n} \right) \right]$$

Donde N_i = número de alelos tipo i en los $2N$ genes, teniendo en cuenta que cada término del numerador corresponde a la probabilidad de muestrear el alelo i al menos una vez en una muestra de tamaño $2n$. Si el alelo i es tan común que estamos seguros de probarlo -cuando $2n > (2N - N_i)$ - la relación no está definida pero la probabilidad de muestrear el alelo se establece en 1.

Para caracterizar la Riqueza alélica se utilizó el programa *Fstat* 2.9.4 (Goudet 2003) con 1.000 iteraciones, porque, mediante el método de rarefacción, estandariza el número de individuos para el menor número equivalente a todos los cebadores y poblaciones (Petit *et al.* 1998). Para la Riqueza alélica total (R_t) se mantiene el mismo tamaño de

submuestra n, pero N ahora son las muestras generales del número de individuos genotipados en el locus considerado.

Con los datos de microsatélites, asumiendo el modelo de alelos infinitos, la estructura genética de las poblaciones fue analizada por medio de los estadísticos F. Se estimaron tres coeficientes de diferenciación: FIS, FIT y FST (Wright 1965, 1978). El significado de los mismos puede resumirse en función de los valores de Heterocigosis esperada y observada a través de las reformulaciones propuestas por Nei (1977): donde,

$$FIS = \frac{HS - HI}{HS} \quad FIT = \frac{HT - HI}{HT} \quad FST = \frac{HT - HS}{HT}$$

HT= Heterocigosis esperada en la población total

HI= Heterocigosis observada promedio por subpoblación

HS= Heterocigosis esperada promedio por subpoblación

Así, FIT es una medida del exceso o defecto de homocigotas en la población total, FIS es una medida del efecto del apareamiento no aleatorio dentro de las subpoblaciones, por lo tanto ambas son medidas de desvío de las proporciones establecidas por Hardy-Weinberg, mientras que FST es una medida de la diferenciación genética entre subpoblaciones, evidenciando efecto de subdivisión en la población total. Los índices de fijación fueron estimados a través del método de análisis de la varianza propuesto por Weir y Cockerham (1984). La significación de los mismos se llevó a cabo a través del método de permutaciones incluido en el programa *F-stat* versión 2.9.4 (Goudet 1995).

A raíz del déficit de heterocigosis detectado en la población global de *P. denudans* (N: 160) se realizó el análisis de diversidad genética de cada subpoblación muestreada (N: 20) para calcular Porcentaje de loci polimórficos (% P), Riqueza alélica (Rs), frecuencias alélicas, Alelos privados o exclusivos de cada una de las poblaciones, Índice de Shannon (I), Heterocigosidad esperada (He) y observada (Ho), Índice de Fijación (F) (*GenAEx 6.5* Peakall y Smouse 2006, 2012).

11.5.2 Equilibrio de Hardy-Weinberg

Se puso a prueba el ajuste a equilibrio de Hardy-Weinberg (HW) para la población global y para las subpoblaciones geográficas utilizando el estadístico Fis (Wright 1965) del programa *Fstat* 2.9.4 (Goudet 2003). Fis varía entre -1 y 1; valores positivos indican exceso de homocigotas, mientras que valores negativos indican exceso de heterocigotas respecto a los valores esperados bajo equilibrio de Hardy-Weinberg. Para FIS el valor -1 representa la máxima exogamia, 0 (cero) la presencia de apareamiento aleatorio y 1 la máxima endogamia.

El programa *INEst* 2.2 (Chybicki & Burczyk 2009, Chybicki 2015) se utilizó para obtener el valor corregido de FIS y para estimar conjuntamente el coeficiente de consanguinidad insesgado multilocus dentro de la población, la frecuencia de alelos nulos y presencia de errores de genotipado, con el modelo de endogamia individual (IIM) (enfoque bayesiano) que tiene mejores propiedades estadísticas que el modelo de consanguinidad poblacional (enfoque de máxima verosimilitud). *INEst* se corrió para cada población utilizando cuatro modelos (*nfb*, *nb*, *nf*, *fb*), considerando diferentes combinaciones de los tres parámetros: *n* (alelos nulos), *f* (coeficiente de consanguinidad), *b* (errores de genotipado), con la cadena de Markov Monte Carlo de 500 000 ciclos, período de quemado de 50000 y aclaramiento de 1000. Luego, se utilizó el criterio de información de desviación (DIC) para determinar qué modelo se ajusta mejor a los datos. Todas las plantas se utilizaron para estimar el coeficiente de consanguinidad, frecuencia de alelos nulos y presencia de errores de genotipado. Según Chybicki (2017), el mejor modelo se considera aquel con menor valor de desvío en el criterio de información (DIC, cf. Spiegelhalter *et al.* 2002); si el modelo completo (*nfb*) se ajusta mejor a los datos que el modelo *nb*, se podría considerar a la endogamia como el componente significativo del modelo, y por lo tanto explicaría los valores de FIS observados.

Los alelos nulos se refieren a alelos en los que los cebadores específicos de locus no dan productos de PCR. Generalmente se atribuyen a mutaciones dentro del sitio de unión para un cebador de ADN, impidiendo la unión y conduciendo a la pérdida de producto de PCR. Esto conducirá a una subestimación de la heterocigosidad debido al

hecho de que los heterocigotos pueden ser clasificados erróneamente como homocigotos cuando se presenta un alelo nulo.

Con los análisis basados en distancia genética, calculados con los microsatélites, se realizaron Análisis de Varianza Molecular (AMOVA) y Análisis Discriminante de Coordenadas Principales (DAPC).

11.5.3 Análisis de Varianza Molecular (AMOVA)

Para estimar la distribución de la diferenciación genética se utilizó el estadístico Phy del análisis de AMOVA -Análisis Molecular de la Varianza- (Excoffier *et al.* 1992). Una técnica que está basada en un Análisis de la Varianza (ANOVA), similar al desarrollado por Weir & Cockerham (1984) pero usando una matriz de distancias, que permite el análisis de diferentes estructuras poblacionales y niveles jerárquicos. La entrada consiste en una matriz de distancias euclidianas entre genotipos multilocus y las frecuencias de cada locus en las subpoblaciones. Dependiendo de la forma en que se calcule la matriz euclidiana, se pueden obtener distintos estadísticos Phy_{PT} (los propios del AMOVA), equivalentes al estadístico F para análisis de datos codominantes.

$$Phy_{PT} = \frac{V_{AP}}{(V_{AP} + V_{WP})}$$

Donde V_{AP} corresponde a la varianza entre poblaciones y V_{WP} a la varianza dentro de las poblaciones.

Cuando se asume un modelo de alelos infinitos, se obtiene un índice equivalente al F definido por Weir & Cockerham (1984). AMOVA se llevó a cabo mediante el programa *GenAlEx 6.5* (Smouse *et al.* 2008). La significación estadística de cada componente de la varianza se evaluó basándose en 1000 permutaciones de los datos. Considerando todas las poblaciones, a partir del Phy_{PT} se analizó la distancia genotípica utilizando la varianza de cada población respecto de la varianza total para obtener una matriz triangular en la se evidencian las diferencias entre pares de poblaciones Phy_{PT} . Dado que los loci con alelos nulos no se excluyeron de los análisis, se utilizó también el programa *FreeNA* para estimar los valores pareados F_{ST} de Wright (1965), con la

corrección para alelos nulos ENA (Excluding Null Alleles) (Chapuis & Estoup 2007) realizando 50.000 permutaciones, a fin de evaluar el comportamiento de la población.

11.5.4 Aislamiento por distancia

A fin de testear el aislamiento por distancia, se compararon dos matrices de distancia entre pares de poblaciones (distancia genética y distancia geográfica) a través del test de Mantel con 9,999 permutaciones usando el software *GenAlEx 6.5* (Peakall & Smouse, 2012). Con una comparación individuo-individuo ($N \times N$) entre la matriz de distancia genética basada en genotipos multilocus (GD). Para el análisis de un simple locus con i-th, j-th, k-th e i-th alelos diferentes, se generó un set de distancias al cuadrado definidas como: $d_2(ii, ii)=0$; $d_2(ij, ij)=0$; $d_2(ii, ij)=1$; $d_2(ij, ik)=1$; $d_2(ij, kl)=2$; $d_2(ii, jk)=3$ y $d_2(ii, jj)=4$ (Peakall *et al.* 1995, Smouse & Peakall 1999). Las distancias Geográficas (Km) fueron calculadas a partir de coordenadas (en decimales y log-transformados) de cada individuo (GGD).

11.5.5 Flujo genético

Se calculó el flujo genético utilizando el número efectivo de migrantes Nm entre poblaciones por generación, de acuerdo a la fórmula descrita por Nei (1987) *GenAlEx 6.5* para datos codominantes, utilizando el grado de diferenciación genética representado por Phy_{ST} (ϕ_{ST}): $Nm = [(1 - F_{ST}) - 1]/4$

11.5.6 Estimaciones indirectas del flujo de genes basadas en datos espaciales de estructura genética de las poblaciones

Para estudiar la estructura genética espacial se generó un Coeficiente de Autocorrelación (r) utilizando las matrices que contienen las distancias geográficas (log transformadas), a partir de las coordenadas de los individuos y las distancias genéticas, a partir de las frecuencias alélicas de los perfiles genéticos (Smouse & Peakall 1999). Se calcularon distancias Euclideas y se definieron entre 10 y 15 clases de distancias geográficas distribuidas equitativamente (del mismo tamaño), con un rango de 0,02 para todas ellas, con excepción del Dique F. Ameghino, que se utilizó 0,05 (*GenAlEx 6.5*) (Peakall & Smouse 2012). Se graficó el coeficiente de correlación (correlograma) calculado a partir de los pares de observaciones en cada intervalo de distancia

geográfica. Para cada clase de distancia se estimó el coeficiente de correlación entre todos los pares de observaciones que se encuentran a distancias geográficas dentro del rango de distancias que incluye dicha clase y esto proporciona una medida de la distancia genética de los individuos asignados a las clases espaciales. El test de Heterogeneidad de Smouse *et al.* (2008) proporciona la prueba de significación del correlograma mediante 999 permutaciones aleatorias y 1000 bootstraps, utilizando el valor Omega y la probabilidad:

$$\Omega = 1 - (1 - (1/Div)) / (1 - (1/Div_{WT}))$$

donde *Div* corresponde a Diversidad y *Div_{WT}* a la Diversidad dentro de la población.

11.5.7 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)

Se aplicó el Análisis Discriminante de Componentes Principales (Discriminant Analysis of Principal Components o **DAPC** del paquete de *R adegenet* 3.4.3 (Jombart 2008), para evaluar la estructura genética poblacional. Es un método multivariado diseñado para identificar y describir los grupos de individuos genéticamente relacionados. Este enfoque permite extraer valiosa información a partir de datos genéticos, asignando los individuos a los grupos y permitiendo una evaluación visual de la diferenciación entre poblaciones. Un problema que ocurre con los métodos multivariados tradicionales es que por lo general se centran en la variación genética total. Sin embargo, la variabilidad genética se puede descomponer mediante el modelo multivariado estándar como:

Varianza Total = (varianza entre grupos) + (varianza dentro de los grupos)
representada mediante notación matricial $V_T(x) = B(x) + W(x)$.

El DAPC (Jombart *et al.* 2008) optimiza $B(x)$ mientras que minimiza $W(x)$, mediante la búsqueda de variables sintéticas, llamadas funciones discriminantes. El DAPC se basa en la transformación de datos utilizando el Análisis de Componentes Principales (PCA) como paso previo al Análisis Discriminante (DA), lo que garantiza que las variables presentadas en el AD sean independientes, y que su número sea menor que los individuos analizados, sin que ello implique necesariamente una pérdida de la información genética. Esta transformación permite que el DA pueda aplicarse a

cualquier tipo de dato genético. Además, la generación de componentes principales está destinada a reflejar, únicamente, la variabilidad entre poblaciones.

Las ventajas principales del DAPC son *i)* capacidad de identificar estructura genética en conjuntos de datos muy grandes, en tiempos de cálculo extremadamente cortos, debido a que no estima un gran número de parámetros y *ii)* ausencia de cualquier hipótesis sobre el modelo genético poblacional subyacente, así como sobre la existencia o no de panmixia o desequilibrio de ligamiento. Esto hace del DAPC una herramienta adecuada cuando se tiene un gran número de datos genéticos para analizar.

Se aplicaron dos enfoques; en el primero el número de grupos se evaluó usando la función *find.clusters*, que ejecuta agrupaciones sucesivas de *K-means* con un número creciente de grupos (*k*). *K-means* se basa en el mismo modelo utilizado por DA donde la variación genética se divide en los componentes entre y dentro de grupos, produciéndose la minimización del segundo componente en cada intento de encontrar grupos. Para evaluar cuál fue el mejor número de grupos, se utilizó el Criterio de Información Bayesiano (BIC, del inglés Bayesian Information Criterion) (Fraley *et al.* 1998).

$$BIC = n \log (W(x)) + g \log (n)$$

donde $W(x)$ es la varianza residual (es decir, la varianza dentro de los grupos) y g es el número de grupos. Este criterio cuantifica la falta de ajuste al modelo, penalizando el número de grupos usados. En la práctica, el número de grupos genéticos diferentes (K) con mayor probabilidad está asociado al valor más bajo de BIC. Los datos fueron analizados usando DAPC que se encuentra dentro del paquete *adegenet* (Jombart 2008) para el programa R (R Development Core Team, 2009).

En el segundo enfoque los grupos fueron definidos previamente en función de las localizaciones geográficas.



RESULTADOS

12. Selección de las poblaciones

Los registros de herbario y bibliografía revisados ofrecieron datos generales de la ubicación de las poblaciones que sirvieron para iniciar la exploración a campo. Se logró seleccionar ocho poblaciones, cuya ubicación se muestra en la *Fig. 10*, porque reunieron las condiciones de abundancia y espaciamiento requeridos.

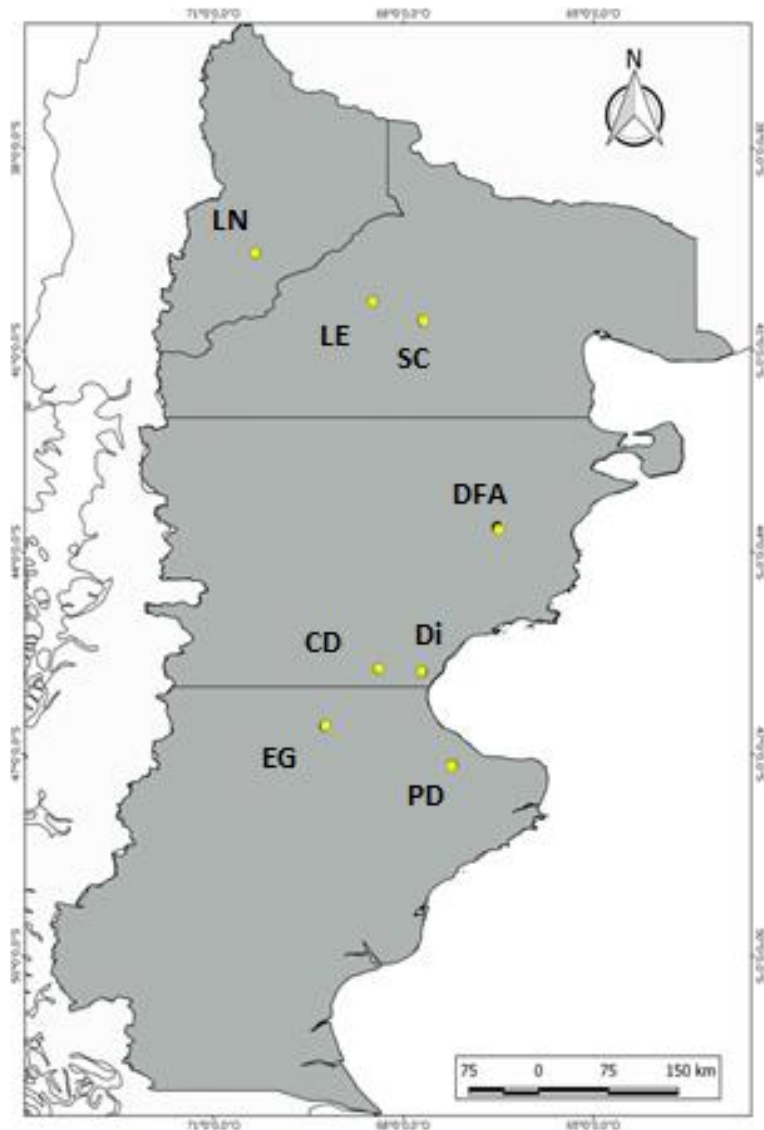


Fig. 10: Localización de las poblaciones de *P. denudans* en el área de estudio.

Las poblaciones seleccionadas se distribuyen en las cuatro provincias patagónicas y se denominaron con nombre de fantasía según alguna referencia geográfica vinculada al sitio. En las siguientes imágenes se puede apreciar una vista general del paisaje de cada localización. En Neuquén, población *La Negra* -LN- ($39^{\circ} 33' 23,9''$ S $70^{\circ} 20' 09,1''$ O); en Río

Negro poblaciones *La Esperanza* -LE- ($40^{\circ} 16' 15''$ S $68^{\circ} 28' 47,2''$ O) y *Sierra Colorada* -SC- ($40^{\circ} 30' 10,1''$ S $66^{\circ} 36' 55,2''$ O); en Chubut poblaciones *Dique Florentino Ameghino* -DFA- ($43^{\circ} 37' 14,3''$ S $66^{\circ} 31' 39,5''$ O), *Diadema* -Di- ($45^{\circ} 46' 30,72''$ S $67^{\circ} 42' 18,72''$ O) y *Cerro Dragón* -CD- ($45^{\circ} 43' 38''$ S $68^{\circ} 23' 20''$ O) y en Santa Cruz las poblaciones *El Guadal* -EG- ($46^{\circ} 34' 51''$ S $69^{\circ} 14' 53,1''$ O) y *Puerto Deseado* -PD- ($47^{\circ} 09' 32,5''$ S $67^{\circ} 13' 32,6''$ O) (Fig. 11). También se encontró una población en cercanías de Las Grutas pero no fue utilizada por la poca cantidad de ejemplares.

La localización de las poblaciones de Santa Cruz y Sur de Chubut resultó más ágil ya que la especie *P. denudans* es la única del género, pero hacia el norte aparece acompañada por otras especies arbustivas de *Prosopis* que aumentan en dominancia e hicieron más dificultosa la búsqueda.

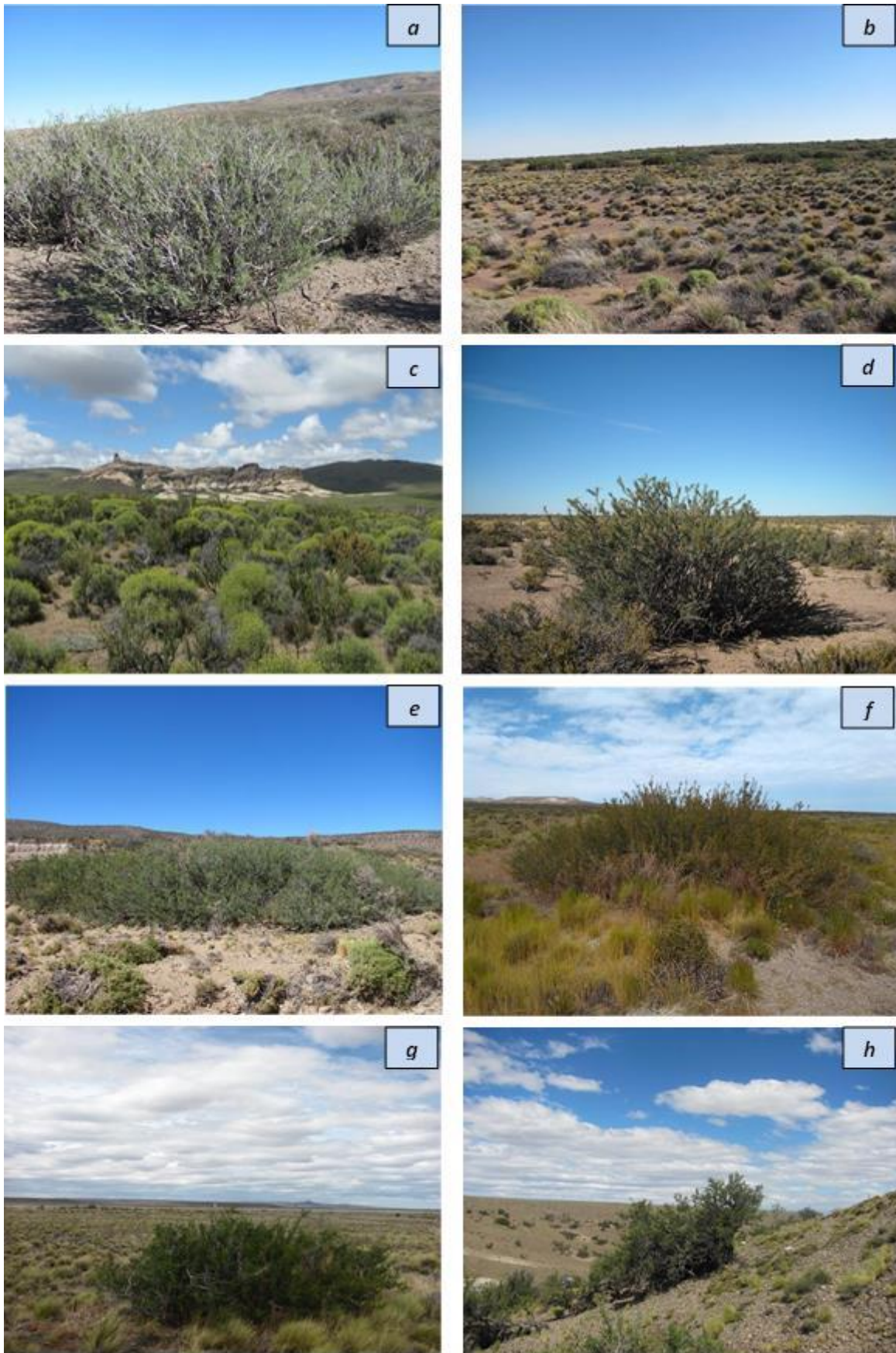


Fig. 11: Vista general del paisaje de las Poblaciones localizadas de *P. denudans*: a) La Negra (LN) Neuquén, b) La Esperanza (LE) y c) Sierra Colorada (SC) Río Negro, d) Dique F. Ameghino (DFA), e) Diadema (DI) y f) Cerro Dragón (CD) Chubut, g) El Guadal (EG) y h) Puerto Deseado (PD) Santa Cruz.

13. Caracterización ambiental del área de estudio

13.1 Clima

Las localizaciones relevadas a campo con GPS, se cargaron en el programa de código abierto QGIS 2.18 (2019), se superpusieron con la información obtenida del Atlas Climático de INTA (Rubí Bianchi & Cravero 2010) y se obtuvo así un dato, de cada parámetro solicitado, en cada punto geográfico. Ese dato único es la resultante de la información registrada a lo largo de 40 años en 117 estaciones meteorológicas de INTA, SMN y privadas. Con el programa se generó la cartografía climática de las *Figs. 12, 13, 14 y 15*, donde se aprecian los mapas de Precipitación Media Anual, Temperatura Media Anual, Balance Hídrico Directo Anual e Índice de Aridez de De Martonne en cada población seleccionada.

El clima es frío y árido. En la *Tabla 7* se pueden apreciar los datos climáticos en cada población. El rango de Temperatura Media Anual fue de 9,55 °C, en Santa Cruz, a 11,79 °C, en el Norte de Chubut y centro de Río Negro. Los valores de precipitación oscilaron entre 143 y 300 mm anuales. El Balance Hídrico Directo reflejó valores negativos en todos los casos, indicando esto que la evapotranspiración es mayor que el aporte de agua en cada sitio. El Balance Hídrico permite ubicar las poblaciones en una misma categoría según el Índice de Aridez de De Martonne: clima Árido (Estepario) (*Tabla 2*), que refleja mayor aridez cuanto más bajo es su valor.

Tabla 7. Datos climáticos de cada población, expresados como Promedio de los datos Medios Anuales (M.A.) de 40 años de análisis (Atlas Climático INTA 1970-2010)

Población	Temperatura M. A. °C	Precipitación M. A. mm	Balance Hídrico Directo M. A.	Índice de Aridez
LN	11,06	295	-336	13
LE	10,26	180	-452	8
SC	11,79	237	-441	10
DFA	11,79	160	-537	7
Di	9,78	300	-323	15
CD	9,82	187	-411	9
EG	9,55	143	-472	7
PD	9,9	206	-409	10

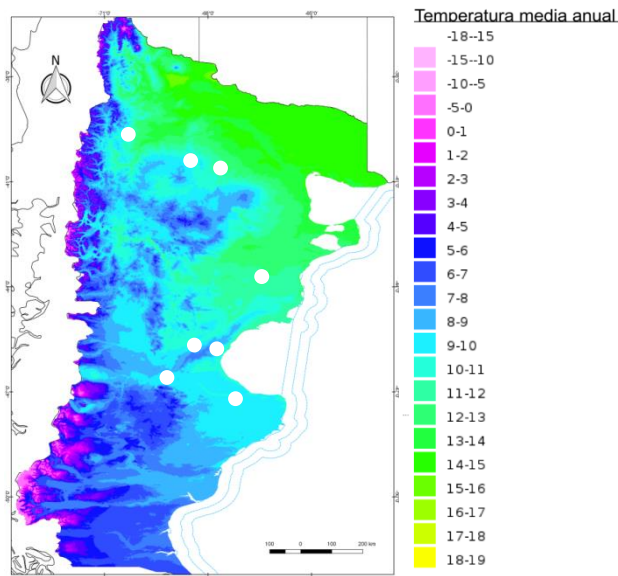


Fig. 12: Temperatura Media Anual.

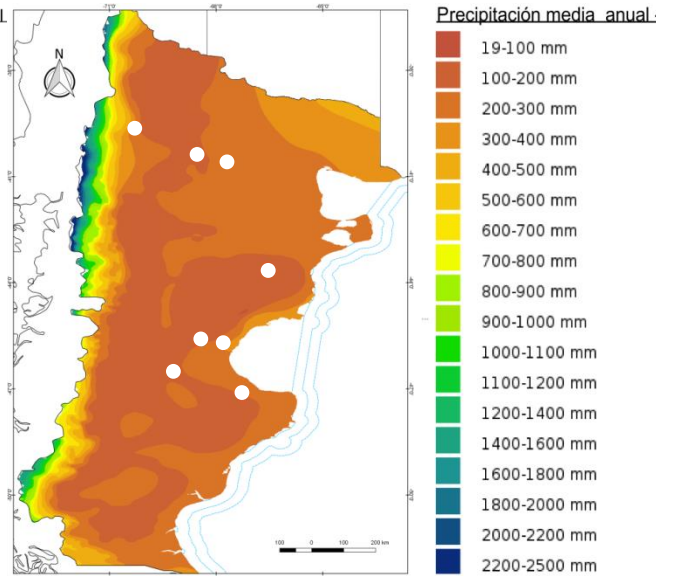


Fig. 13: Precipitación Media Anual.

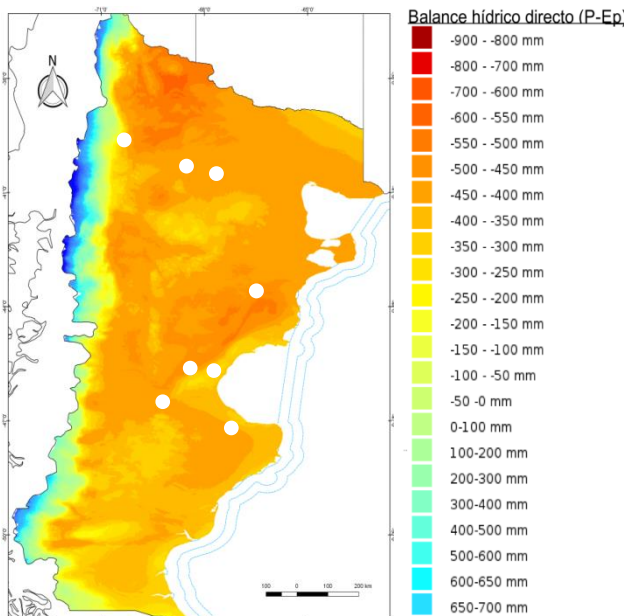


Fig. 14: Balance Hídrico Directo.

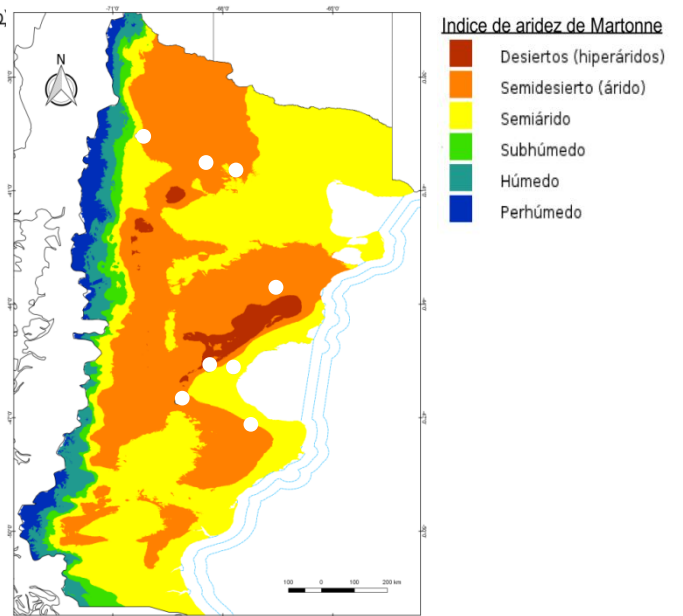


Fig. 15: Índice de Aridez de De Martonne.

13.2 Geomorfología y Suelo

La Patagonia se asienta sobre un basamento antiguo sobre el cual actuaron procesos modeladores del relieve, endógenos y exógenos, hasta resultar en la configuración estructural y morfológica actual. La Patagonia Extra-Andina tiene un carácter mesetiforme, con depresiones y valles amplios, es una resultante del relleno sedimentario y volcánico, modelado por sucesivos procesos erosivos de tipo glacial, fluvial y eólico (Coronato *et al.* 2017).

13.2.1. La Negra

La caracterización geomorfológica de la población La Negra (*Fig. 16*) se puede obtener de la Hoja Geológica 3969-III Picun Lufú (Leanza & Hugo 1997). El sitio se preserva como una exposición de terrenos cretácicos relictuales, de la formación Agrío, que se desarrollan a alturas variables entre 901-930 msnm y que no han sido alcanzados por los efectos de la meteorización y transporte de sedimentos que se originan en el Cerro Mesa (1007 msnm). Al no haber una cubierta que enmascare la roca formacional, los suelos mantienen una gran dependencia con las rocas parentales.

En el paisaje de La Negra las unidades de mayor relevancia están dadas por: *i)* Terrazas fluviales elevadas (al S-SE) y los correspondientes pedimentos de flanco en su periferia: Pampa Curacó; *ii)* Intrusivos y coladas basálticas con sus deslizamientos asociados y *iii)* Relieves de erosión asociados a rocas cretácicas plegadas.

Dentro de este marco tan heterogéneo, con unidades geomórficas que reconocen un origen disímil, La Negra se encuentra ubicada aproximadamente a 900m snm, sobre una geoforma que se define como relieve de erosión y se desarrolla a expensas de sedimentitas antiguas plegadas, que se manifiestan ampliamente en la zona y que controlan la configuración del relieve, que siempre responde a la inclinación de los estratos más competentes. Se manifiesta como una superficie suavemente ondulada, inclinada en dirección oriental, tal como se observa en las *Fig. 17 y 27*. El sector de mayores alturas se ubica hacia el Oeste, donde se encuentra el contacto entre las formaciones Agrío y Bajada Colorada, ésta subyacente.

En la población La Negra encontramos suelos del *Orden Entisol*, Grupo *Torrripsamentes* (Fig. 28. Tabla 8). Son suelos jóvenes, dominantes en pendientes suaves a pronunciadas, derivados de fragmentos de roca suelta, que están formados típicamente por arrastre y depósito de materiales sedimentarios que son transportados por la acción del agua. Son suelos jóvenes y sin horizontes genéticos naturales y poco profundos (del Valle 1998, Jaramillo 2002).

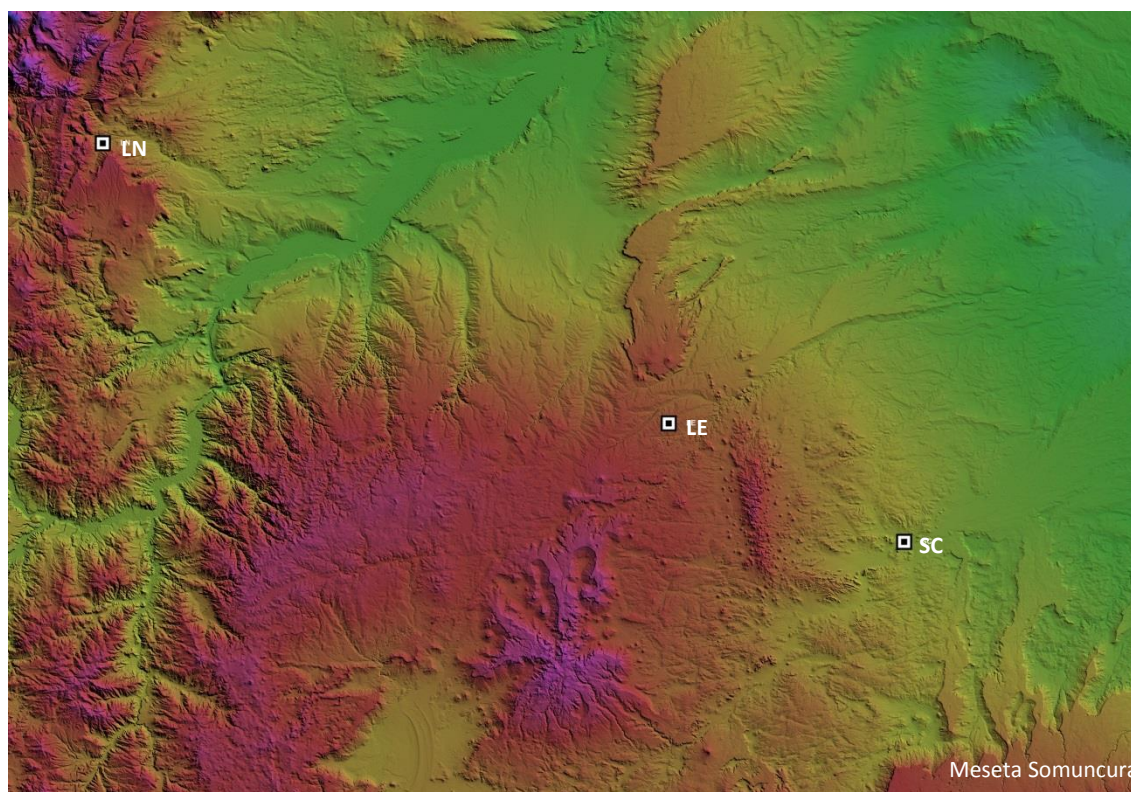


Fig. 16: Ubicación de las poblaciones LN, LE, y SC en Imagen de radar SRTM (Shuttle Radar Topographic Mission) generada con software Global mapper, vinculadas a la Meseta de Somuncurá.

Los análisis realizados evidenciaron que la textura observada en las muestras fue Franco arenosa en un 83,3% y Arenoso franca en el 16,6%. El pH medido resultó ligero a moderadamente alcalino, osciló entre 7,56 y 8,13. El suelo no resultó salino, la CE varió entre 0,03 y 0,248 dS.m⁻¹. El CO del suelo fluctuó entre altamente desprovisto (0,2 %) y muy pobremente provisto (0,82 %) y la MO resultó muy pobre (0,35 %) y pobre (1,41 %). El contenido de N total resultó en suelos altamente desprovistos (0,042 %) a muy pobremente provistos (0,124 %).



Fig. 17: Imagen satelital de la geomorfología de la población LN (marca amarilla) tomada de Google Earth.

La relación C/N observada resultó baja, osciló entre 3,31 y 19,52 (ANEXO I. Tabla 5). La mayoría de las variables analizadas no presentó diferencias significativas entre las 12 muestras evaluadas. Solo el %H resultó significativamente menor ($p < 0,0001$) en las muestras de superficie respecto de aquellas ubicadas a 40 cm de profundidad (ANEXO II. Tablas 4 y 5).

13.2.2. La Esperanza

Las poblaciones de La Esperanza y Sierra Colorada se encuentran en la región central de la provincia de Río Negro, formando parte del Macizo Nordpatagónico (Fig. 16). Su posición es N-NO respecto de la meseta del Somuncurá, unidad geológica y geomorfológica que se extiende al Norte de Chubut y sur de Río Negro. La altura de cada uno de los sitios relevados y estudiados es de 1.032 m snm para La Esperanza, ubicada más al norte y 638 m snm para Sierra Colorada, hacia el sureste de la anterior.

La caracterización geomorfológica de la población La Esperanza (Fig. 16) se puede obtener de la Hoja Geológica 4169-II de Los Menucos (Cuchi *et al.* 2001). Se halla ubicada al Norte del complejo Los Menucos, en una altitud aproximada de 1030m snm y en un entorno de rocas antiguas, se emplaza en una zona donde el relieve se encuentra mucho más

afectado por efectos de la erosión, con numerosas cárcavas que progresan luego a ser líneas de escurrimiento de las aguas de precipitación. El paisaje llano puede estar interrumpido por formas menores (Fig. 18 y 27), con control estructural previo. Éstas pueden estar relacionadas a intrusiones de cuerpos leucograníticos, como el Granito Calvo, que muestra un desplazamiento significativo y está incluido en la unidad que se describe.

Tanto la geomorfología como la litología presente muestran un fuerte control estructural, en una zona donde están bien expuestas rasgos tectónicos que condicionaron, entre otros aspectos, el modelamiento del paisaje actual. La roca madre de los suelos desarrollados en el sitio La Esperanza, corresponde a rocas volcánicas, mayormente ácidas de Los Menucos; su alteración genera minerales más estables como arcillas, que tienen manifestación en la capa edáfica.

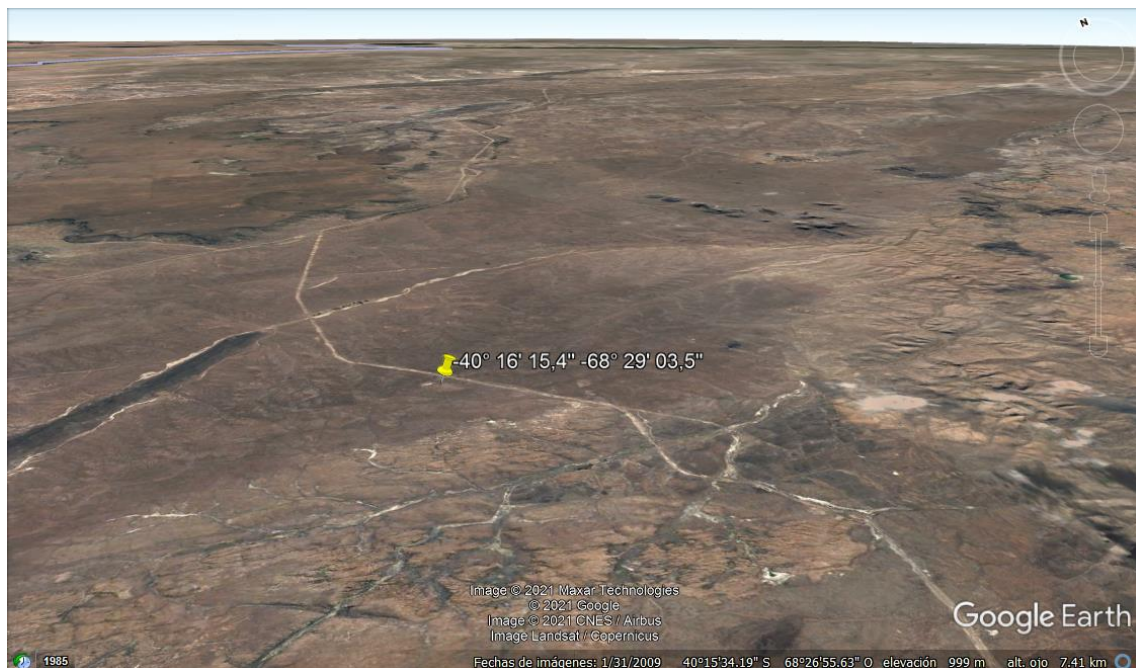


Fig. 18: Imagen satelital de la geomorfología de la población LE (marca amarilla) tomada de Google Earth.

Esto se pudo observar en la textura de las muestras de suelo analizadas. El 50 % resultó Franco arenosa, Franca en el 16,6 %, Franco arcillo arenosa 16,6 % y arcillosa 16,6%. El pH medido resultó entre neutro (6,58) a moderadamente alcalino (8,19). El suelo no resultó salino, la CE se encontró entre 0,053 y 0,277 dS.m⁻¹. El CO del suelo fluctuó entre

altamente desprovisto (0,04 %) y muy pobremente provisto (0,84 %) y la MO resultó muy pobre (0,07 %) y pobre (1,44 %). El contenido de N total resultó en suelos altamente desprovistos (0,041 %) a muy pobremente provistos (0,098 %). La relación C/N observada fue baja, osciló entre 0,78 y 12,68 (ANEXO I. Tabla 5). La mayoría de los parámetros analizados no presentó diferencias significativas entre las muestras. El %H resultó significativamente menor ($p < 0,0001$) en las muestras de superficie respecto de aquellas ubicadas a 40 cm de profundidad (ANEXO II. Tablas 4 y 5). La clasificación del suelo corresponde al *Orden Entisol*, Grupo *Torriortentes* (Fig. 28. Tabla 8).

13.2.3 Sierra Colorada

El ambiente estratigráfico y geomorfológico de las poblaciones de Río Negro difiere marcadamente, presentando un relieve mucho más suave Sierra Colorada (Fig. 16, 19 y 27), con rasgos erosivos menos intensos y elevaciones saltuarias distanciadas. La población se encuentra ubicada a una altitud aproximada de 650m snm y el paisaje circundante muestra varias y dispersas protuberancias distantes, que emergen no sólo en los sectores donde las rocas volcánicas dominan el paisaje, sino también en la cubierta cuaternaria que las circunda. La composición de la cobertura está dada por una delgada capa de gravas y arenas con escasa a nula consolidación, condicionante del tipo de suelos presentes por ser su roca madre. El material grueso de gravas y arenas, es el predominante, con mayor participación de gravas y le confiere condiciones favorables para la infiltración del agua de lluvias (Camino 2001).

Al igual que La Negra posee suelos del *Orden Entisol*, con detalle en el Grupo *Torripsamentes* (Fig. 28. Tabla 8). La textura observada en las muestras fue Franco arenosa en un 83,3% y Arenoso franco en el 16,6%. El pH medido resultó moderada a fuertemente alcalino, osciló entre 8,11 y 10,02. El suelo no resultó salino, la CE se encontró entre 0,051 y 0,749 $dS \cdot m^{-1}$. El CO del suelo fluctuó entre altamente desprovisto (0,3 %) y muy pobremente provisto (1,2 %) y la MO resultó muy pobre (0,5 %) y pobre (2 %). El contenido de N total resultó en suelos altamente desprovistos (0,02 %) a muy pobremente provistos (0,081 %).



Fig. 19: Imagen satelital de la geomorfología de la población SC (marca amarilla) tomada de Google Earth.

La relación C/N observada, bastante baja, osciló entre 6,52 y 17,19 (ANEXO I. Tabla 5). Las variables %MO, %CO, %N total y C/N no presentaron diferencias significativas entre las 12 muestras analizadas. Solo el %H ($p < 0,0001$) fue significativamente menor en las muestras de superficie respecto de aquellas ubicadas a 40 cm de profundidad (ANEXO II. Tablas 4 y 5).

13.2.4 Dique F. Ameghino

La población de Dique F. Ameghino (**Fig. 20**) se encuentra ubicada al norte del Río Chubut, aproximadamente 250 m snm, recostada sobre el flanco oriental de la formación de Marifil, de la que forma parte. Su geomorfología se detalla en la Hoja geológica 4366-III Las Plumas (Sacomani & Panza 2007). La formación Marifil es parte de la meseta de Montemayor, una pampa de rodados de gran extensión que se desarrolla al E de las rocas del Macizo Norpatagónico (**Fig. 21 y 27**). La formación Marifil está constituida por rocas muy tenaces que presentan formas irregulares y elevadas en el paisaje, tanto en las barrancas del río como en las elevaciones mayores. La meseta de Montemayor litológicamente corresponde a un depósito fluvial de alta energía, en el que se reconocen componentes mayoritarios a gravas medianas con matriz arenosa; los espesores medios varían desde más de 15 m en el sector Sur de la meseta, hasta alrededor de 6 m al Norte del río Chubut. Este material granular se encuentra en estado friable a poco consolidado, con un

nivel superior más competente por cementación con carbonato de Calcio que puede ser responsable del pH alcalino.

La composición superficial del terreno corresponde a sedimentos recientes, producto de la meteorización y desplazamiento de las rocas volcánicas, con aporte de arenas eólicas de manera subordinada. En ellos se reconocen fragmentos angulosos de las rocas volcánicas ácidas y gravas, dispersos en una matriz arenosa. Los suelos corresponden al *Orden Aridisol*, del Grupo *Calciortides* (Fig. 28. Tabla 8) que presenta en los horizontes subsuperficiales con importante cantidad de sales que generan alta CE.

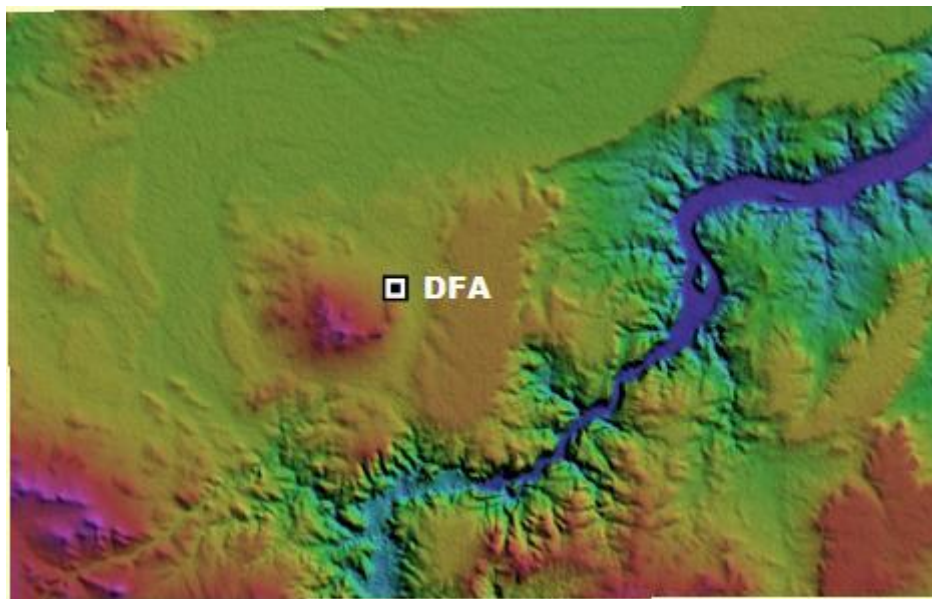


Fig. 20: Ubicación de la población DFA en Imagen de radar SRTM (Shuttle Radar Topographic Mission) generada con software Global mapper, al N del Río Chubut y vinculada a la Meseta de Montemayor.

La textura observada en las muestras de suelo fue Franco arenosa en un 66,6 %, Franca en el 16,6 % Franco arcillo arenosa en el 16,6 %. Fueron significativamente mayores ($p < 0,05$) los valores de %H de superficie respecto de aquellos a 0,40 cm de profundidad (ANEXO II. Tablas 4, 5 y 6). El pH medido resultó moderado a fuertemente alcalino, osciló entre 8,11 y 9,18; sin que haya diferencias significativas entre los suelos ubicados debajo del parche de vegetación y el suelo desnudo, ni entre las muestras de superficie y profundidad. Tampoco hubo diferencias significativas de CE entre los sitios ubicados en suelo desnudo y debajo de plantas, al igual que entre superficie y 40 cm. El 41,6 % de las muestras de suelo no resultó salino. Los valores se ubicaron entre 0,09 y 7,02 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$, esta

última fuertemente salina. El CO del suelo fluctuó entre altamente desprovisto (0,1 %) y muy pobremente provisto (1,2 %) y la MO resultó muy pobre (0,3 %) y pobre (2 %), sin que haya diferencias significativas. El % N total en suelo tampoco tuvo diferencias significativas y presentó datos desde altamente desprovistos (0,011 %) a muy pobremente provistos (0,103 %). La relación C/N observada, sin diferencias significativas, osciló entre 6,12 y 45,45 (ANEXO I. Tabla 5), valores muy variables que, cuando son elevados, no favorecen la disponibilidad de N para las plantas debido a las bajas tasas de mineralización del nitrógeno. La mineralización del nitrógeno está directamente relacionada con el contenido total de N orgánico en el suelo, pero también está estrechamente relacionada con la disponibilidad de carbono.

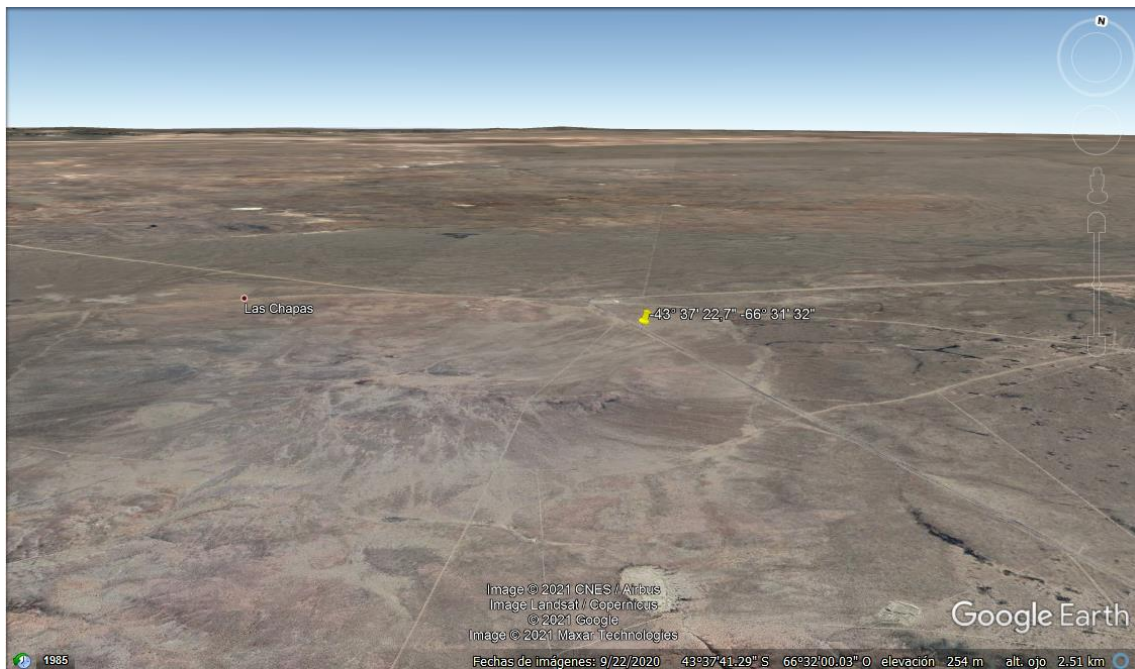


Fig. 21: Imagen satelital de la geomorfología de la población DFA (marca amarilla) tomada de Google Earth.

13.2.5 Diadema

Las poblaciones del sur de Chubut, Diadema y Cerro Dragón y norte de Santa Cruz, El Guadal, se encuentran contiguas al Sistema Pampa del Castillo (Fig. 22) con terrazas (NGT: Niveles Gradacionales Terrazados) que se elevan al oriente. Es la geofoma de mayor extensión regional y llega a cotas que van de los 750 msnm para el nivel más antiguo (NGT I) a 680 msnm en el siguiente (NGT II). Hacia el Oeste se encuentran las terrazas del

Valle Hermoso, a 370 msnm, y su correspondiente piso del valle actual, a 329 msnm. En dirección oriental el paisaje presenta una sucesión de cañadones, con pisos de valles que van decreciendo de altura en función de su edad, dando lugar al establecimiento de estrechos niveles terrazados alargados en sentido oriental.

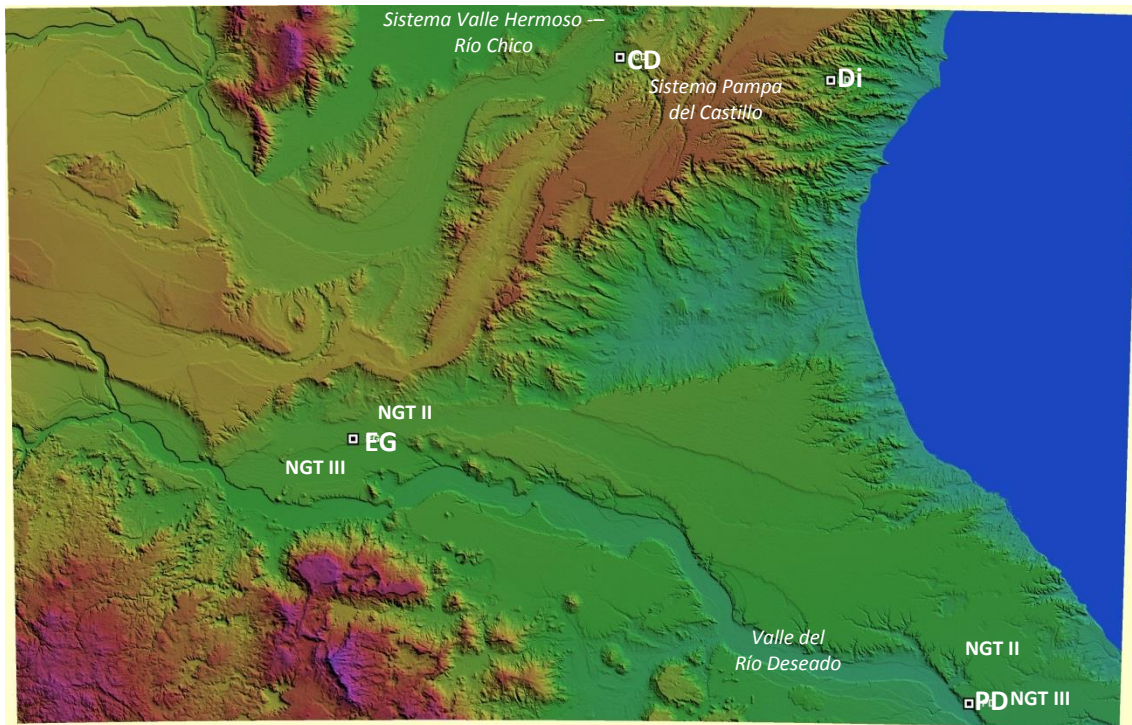


Fig. 22 Ubicación de las poblaciones Di, CD, PD y EG en Imagen de radar SRTM (Shuttle Radar Topographic Mission) generada con software Global mapper, vinculadas a los principales sistemas geomorfológicos: Sistema Pampa del Castillo, Sistema Valle Hermoso-Río Chico, Sistema Río Deseado.

La morfología del paisaje de la población Diadema (Fig. 20) se detalla en la Hoja geológica 4566-III Comodoro Rivadavia (Sciutto *et al.* 2000). Es el resultado del desarrollo de varias redes de drenaje que se descuelgan de la Pampa de Castillo, discurriendo entre particulares divisorias de aguas, que en la actualidad se manifiestan como pronunciadas elevaciones. La presencia de los valles mencionados se debe al establecimiento de la actual red de drenaje, la cual elaboró en el sustrato profundas incisiones, llamadas cañadones, que tributan siempre a colectores de orden superior. El sitio se localiza sobre el piso de valle Cañadón Seco, en una altitud aproximada de 290m snm, que con fuerte gradiente aporta al colector principal, Casa de Piedra (Fig. 23 y 27). Si bien el mencionado gradiente es relativamente alto para la mayoría de los valles de la región, su valor expone tanto la proximidad de las cabeceras como su inclusión en un relieve con valles

encajonados y de laderas cercanas (Cesari *et al.* 1986, Sciutto *et al.* 2000). Tiene al Norte una elevación que marca un desnivel de 130 m que le aporta cortos períodos diarios de insolación. La presencia de una napa freática cercana, no superior a los 3 m (Sánchez R. comunicación personal), influye sobre el desarrollo de la vegetación.

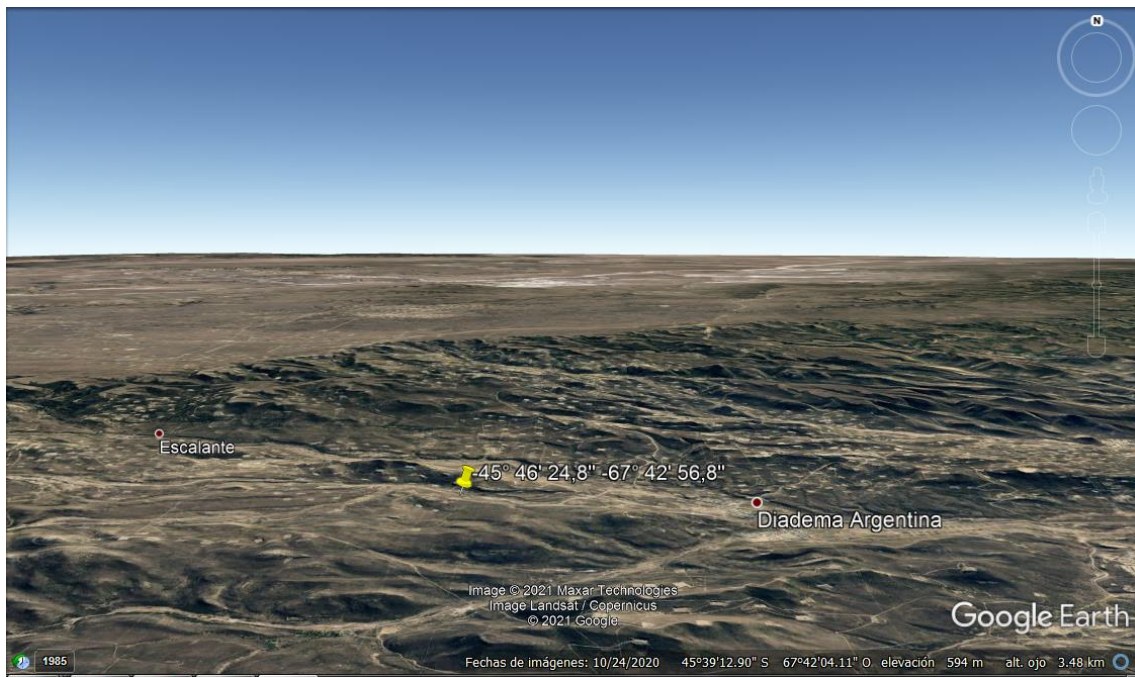


Fig. 23: Imagen satelital de la geomorfología de la población Di (marca amarilla) tomada de Google Earth.

Presenta suelos del *Orden Aridisol* y dentro de la clasificación de los principales Grupos posee el tipo *Paleoargides* (Fig. 28. Tabla 8). La textura observada en las muestras fue Franco arenosa en un 50 %; Arenoso franca en el 16,6 %; Franca un 16,6 % y Franco arcillo arenosa el 16,6 %. El pH medido resultó moderado a fuertemente alcalino, osciló entre 8,26 y 9,47. El suelo no resultó salino en el 33,3 % de las muestras y el 25 % de las muestras resultó moderadamente salino, la CE que se encontró osciló entre 0,087 y 3,930 dS.m⁻¹. El CO del suelo fluctuó entre muy pobremente provisto (0,9 %) y bien provisto (2,3 %) y la MO resultó entre pobre (1,5 %) y rico (3,9 %). El contenido de N total resultó en suelos altamente desprovistos (0,047 %) a pobremente provistos (0,168 %). La relación

C/N observada osciló entre 5,36 y 25,53 (ANEXO I. Tabla 5). Ninguno de los parámetros analizados presentó diferencias significativas entre las muestras analizadas.

13.2.6 Cerro Dragón

La población Cerro Dragón se encuentra ubicada a una altitud aproximada de 250 m snm, entre el Sistema Valle Hermoso-Río Chico, con geoformas recientes y bajas y el Sistema Pampa del Castillo, de terrazas que se elevan a oriente, de suaves pendientes (Figs. 22, 24 y 27). Según la Hoja geológica 4569-IV Escalante (Sciutto *et al.* 2008) litológicamente la zona está conformada tanto por gravas arenosas retransportadas (del nivel terrazado alto) como por materiales finos, arcilitas y chonitas, provenientes del sustrato (formación Río Chico), el espesor de esta cobertura es inferior a los 2-3 m y el estado de sus componentes es desagregado. El drenaje no se halla integrado, consta mayormente de una cantidad elevada de pequeños cursos que se descuelgan del nivel terrazado, de cauce seco, y que aportan al zanjón del Valle Hermoso; como excepción en lo que respecta a dimensiones y régimen, se tiene al Cañadón Grande, que es el tributario de mayor importancia en este tramo del Valle Hermoso, con una longitud superior a los 34 km y de régimen semipermanente, habida cuenta de que recibe el aporte de numerosos manantiales interno que se manifiestan en los valles interiores de los niveles terrazados de la Pampa del Castillo (Cesari *et al.* 1986).

Presenta suelos del *Orden Aridisol* y dentro de la clasificación de los principales Grupos posee el tipo *Paleoargides* (Fig. 28. Tabla 8). La textura observada en las muestras de suelo fue Arenoso franca 16,6 %, Franco arenosa 16,6 %, Franco arcillo arenosa 33,3 % y Arcillo arenosa en el 33,3 %. El pH medido resultó moderada a fuertemente alcalino, osciló entre 8,44 y 9,7 sin presentar diferencias significativas entre muestras. El 83,3 % de las muestras de suelo no resultó salino. Los valores de CE no presentaron diferencias significativas y se ubicaron entre 0,076 y 3,18 dS.m⁻¹, esta última moderadamente salina.



Fig. 24: Imagen satelital de la geomorfología de la población CD (marca amarilla) tomada de Google Earth.

El CO del suelo fluctuó entre altamente desprovisto (0,5 %) y moderadamente provisto (2 %) y la MO resultó entre muy pobre (0,8 %) y rico (3,4 %). Ambos parámetros resultaron significativamente mayores ($p < 0,002$) debajo del parche de vegetación respecto del suelo desnudo (ANEXO II. Tablas 13, 14, 16 y 17). El % N total en suelo también resultó significativamente ($p < 0,005$) mayor debajo de las plantas respecto del suelo desnudo (ANEXO II. Tablas 19 y 20), con valores que oscilaron entre altamente desprovistos (0,008 %) y muy pobremente provistos (0,098 %). La relación C/N observada, sin diferencias significativas, se registró entre 12,82 y 75. En algunas muestras la relación C/N es muy alta y eso mostraría baja disponibilidad de N para el rebrote de plantas pero una alta resistencia a las pérdidas de N (<nitratos <lixiviación <desnitrificación).

13.2.7 El Guadal

El paisaje terrazado (antiguamente denominado Meseta Patagónica) que rodea a la población El Guadal (320 msnm) (Fig. 22, 25 y 27), posee un desarrollo regional definido, restringido al Sistema del Río Deseado. Se trata de formas relacionadas con la actividad pretérita del río, que responden a Terrazas que se extienden desde el lago Buenos Aires hacia el litoral Atlántico, de suave morfología, superficies planas con leve inclinación oriental, diferenciadas por resaltos desiguales, de altura decreciente desde 380 msnm

(NGTI) hasta 295 msnm (NGTIII) (Cesari *et al.* 1986, 1988).

Las terrazas tienen una composición similar de gravas y arenas, con leves diferencias en sus granulometrías y con una gradación dentro de la misma unidad según su posición, desde aquellas de tamaño mayor en la porción proximal (occidental) hasta tamaños menores en el sentido oriental. Las características principales de estas formas, son su escasa pendiente, su composición litológica y el estado de consolidación que poseen, cualidades de suma importancia ambiental, que condicionan tanto la respuesta del terreno ante intervenciones que alteren las superficies como la posibilidad de almacenar niveles acuíferos de baja salinidad (Sánchez R. comunicación personal).



Fig. 25: Imagen satelital de la geomorfología de la población EG (marca amarilla) tomada de Google Earth.

El sitio posee suelos del *Orden Aridisol*, del Grupo *Natrargides* (Fig. 28. Tabla 8). La textura observada en las muestras fue Arenosa en un 33,3 %; Franco arcillosa en el 16,6 % y Arcillosa en el 50 %. El pH medido resultó moderada a fuertemente alcalino, osciló entre 8,14 y 9,46. El suelo no resultó salino en el 58,3 % de las muestras y el 25 % de las muestras resultó ligeramente salino, la CE que se encontró osciló entre 0,21 y 5 dS.m⁻¹. El CO del suelo fluctuó entre muy pobremente provisto (0,6 %) y bien provisto (2,3 %) y la

MO resultó entre pobre (1 %) y rico (4 %). El contenido de N total resultó en suelos altamente desprovistos (0,032 %) a pobremente provistos (0,158 %). La relación C/N observada osciló entre 11,63 y 34,85 (ANEXO I. Tabla 5), son valores muy variables que, cuando son bajos favorecen la mineralización del N pero cuando son altos lo mantienen retenido, con baja disponibilidad para las plantas. Solo se encontraron valores significativamente menores ($p < 0,05$) del %H en superficie respecto de aquellas ubicadas a 40 cm de profundidad (ANEXO II. Tablas 4 y 5).

13.2.8 Puerto Deseado

Para la población Puerto Deseado (Fig. 22) las características geomorfológicas sobresalientes se describen en la Hoja geológica 4766-III y IV Puerto Deseado (Giacosa *et al.* 1998), están dadas por la presencia de niveles terrazados (NGT II-NGT III), resultantes de la pretérita actividad del Río Deseado, que constan de varias superficies prácticamente planas y de gran extensión regional, las que se encuentran intersectadas por una profunda depresión, el valle del río, que localmente se dispone en dirección NO/SE. Los niveles de cota van desde 198 m (NGT III) a 170 m (NGT II) y 120 m en la Terrazas internas, más recientes (Cesari *et al.* 1986, 1988). La población Puerto Deseado se ubica en una depresión pequeña, en una altitud aproximada de 188m snm, a más de 110 m por encima del valle relictual que se descuelga del nivel terrazado, que le proporcionaría reparo ante los fuertes vientos (Fig. 26 y 27).

La localidad posee suelos del *Orden Entisol*, del Grupo *Torrripsamentes* (Fig. 26. Tabla 8). La textura observada en las muestras fue en su totalidad Franco arenosa. El pH medido resultó de ligera a fuertemente alcalino, osciló entre 7,57 y 9,03. El suelo no resultó salino en el 91,6 % de las muestras y un caso resultó moderadamente salino; la CE que se encontró osciló entre 0,084 y 5,95 dS.m⁻¹. El CO del suelo fluctuó entre altamente desprovisto (0,3 %) y moderadamente provisto (1,8 %) y la MO resultó entre muy pobre (0,5 %) y rico (3,1 %).



Fig. 26: Imagen satelital de la geomorfología de la población PD (marca amarilla) tomada de Google Earth.

El contenido de N total resultó en suelos altamente desprovistos (0,054 %) a pobremente provistos (0,126 %). La relación C/N observada osciló entre 4,76 y 22,22 (ANEXO I. Tabla 5), bastante adecuados para favorecer la disponibilidad de nitrógeno para las plantas. Ninguno de los parámetros analizados presentó diferencias significativas entre las muestras debajo del parche de vegetación y el suelo desnudo, tampoco entre las muestras de superficie y aquellas ubicadas a 40 cm de profundidad.

13.2.9 Consideraciones generales

En el análisis comparativo de los distintos paisajes se aprecia que la altura de las mesetas decrece hacia el Este. En los cortes transversales del perfil de cada localización (Fig. 25) se ve que las poblaciones de *P. denudans* se encuentran ubicadas en una pendiente, al amparo de una elevación relativa, que les permitiría en cierta medida recoger el agua de escurrimiento y/o infiltrada. Esto se vería favorecido con el predominio de arena que se puede apreciar del análisis de textura del suelo (Fig. 27) en todas las poblaciones.

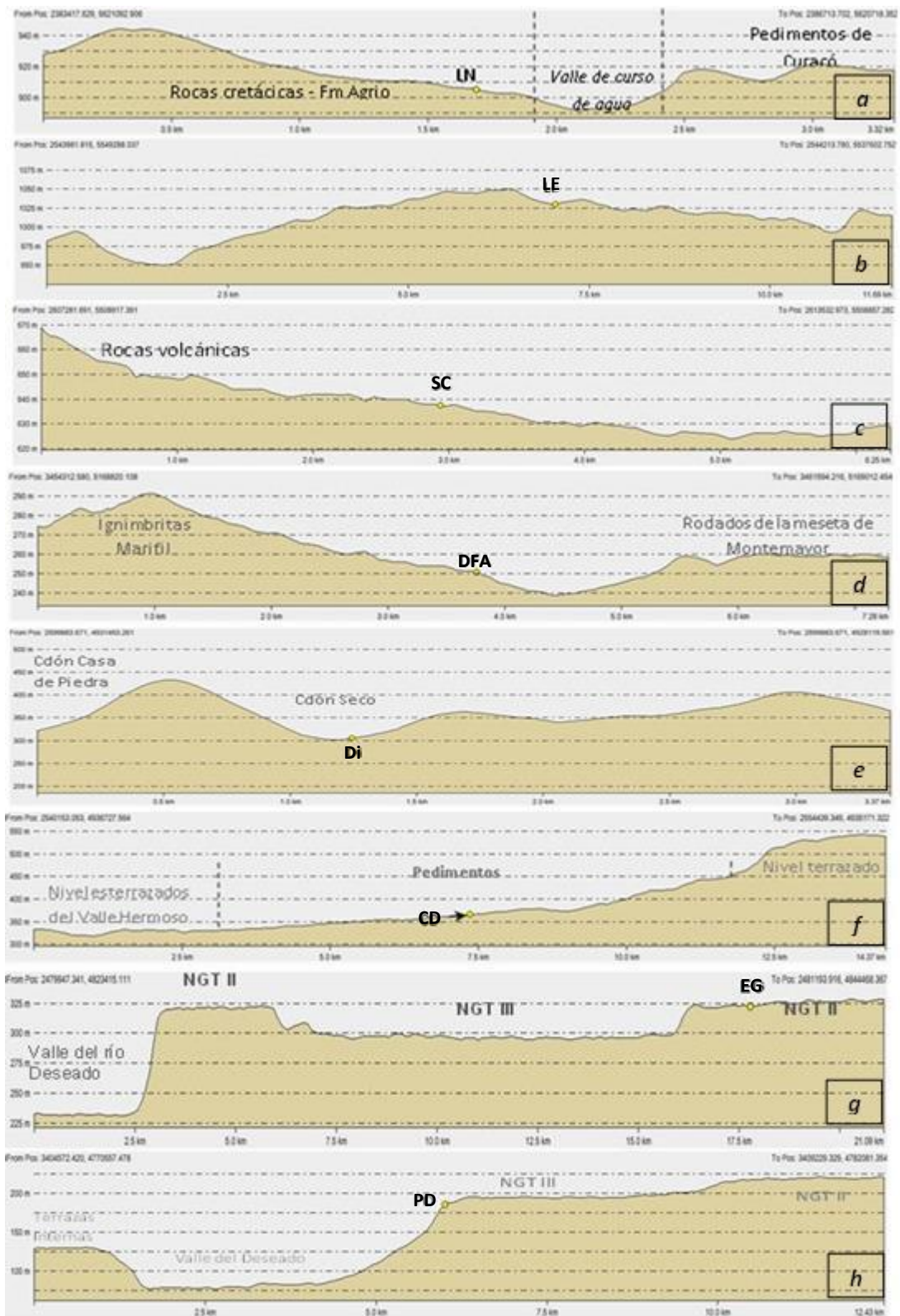


Fig. 27: Corte transversal del perfil mostrando la geomorfología local de las poblaciones seleccionadas. Imagen de radar SRTM (Shuttle Radar Topographic Mission) generada con software Global mapper. a) LN, Sección vertical de Orientación SO-NE, con sedimentitas cretácicas se hunden hacia el Este, cubiertas por sedimentos modernos (gravas y arenas sobre superficies de pedimentación). b) LE, Sección vertical de orientación N-S. c) SC, Sección vertical de orientación O-E con pendiente suave y gran distancia a elevaciones, mostrando su vinculación a la roca que va a proveer parte de la composición del pedimento. d) DFA, Sección vertical de orientación O-E. e) Di, sección vertical de dirección N-S, en el piso del valle del Cañadón Seco. f) CD, Sección vertical de dirección O NO-E SE, muestra su vinculación entre el Sistema Pampa del Castillo y el Sistema Valle Hermoso-Río Chico. g) EG, Sección vertical de dirección del corte S SO-N NE, se aprecian los niveles terrazados y su vinculación con el valle del Río Deseado. h) PD, Sección vertical de dirección O-E, muestra la geomorfología local en el nivel terrazado y su vinculación con el valle del Río Deseado.

Si bien *Prosopis denudans* se considera una especie freatófita el hecho de que se pueda conservar algo de humedad en el suelo favorece la absorción de agua en la planta, que posee un sistema radicular dimórfico que le permite captar agua de superficie en los períodos de lluvia y de las napas subterráneas durante el resto del año. En cuatro de las ocho poblaciones el %H fue mayor en profundidad que en superficie, sobre todo debido a la evaporación que afecta las capas superiores del suelo, ya que las muestras fueron tomadas durante el periodo estival y el verano de la Patagonia Extraandina se caracteriza por presentar las mayores temperaturas y menores precipitaciones.

Las ocho localizaciones relevadas a campo con GPS, que se integraron al Sistema de Información Geográfico (SIG) utilizando el programa de código abierto Q GIS 2.18 (2019), se superpusieron con la información obtenida del Atlas de Suelos de la República Argentina (INTA 1990), ajustado (Versión 9.0) logrando así la cartografía de la *Fig. 28 y Tabla 8*, que permitió posicionar cada una de las poblaciones seleccionadas en la clasificación de suelos respectiva.

Las poblaciones del norte de Patagonia: La Negra, La Esperanza y Sierra Colorada; además de Puerto Deseado, se ubicaron en suelos del Orden *Entisol*, en los Grupos *Torriortentes* y *Torripsamentes*. Se trata de suelos jóvenes, sus propiedades están determinadas en gran medida por el material original, poco profundos y sin horizontes genéticos naturales (*Fig. 28 y Tabla 8*) (del Valle 1998). Estos suelos pueden ocurrir como inclusiones en zonas dominadas por *Aridisoles* o *Molisoles* o también asociados o ellos en las zonas áridas. Las cuatro poblaciones restantes (Dique F. Ameghino, Diadema, Cerro Dragón y El Guadal) se ubicaron en suelos del Orden *Aridisol*, característicos de zonas muy secas y áridas, con muy bajas precipitaciones y alta evapotranspiración; con un régimen de temperatura del suelo que varía de frío a isotérmico; con altos contenidos de sales de calcio y magnesio, como también carbonatos de sodio (Jaramillo 2002). Se encuentran principalmente en pendientes suaves y ocurren en una variedad de formas de relieve, tipos litológicos y en superficies estables de la tierra (del Valle 1998). Diadema, Cerro Dragón y El Guadal habitan el Sub Orden del tipo *Argides*, entre los que encontramos los Grupos *Natrargides* y *Paleoargides*.

Se definen sobre terrazas, mesetas, frontones, valles, llanuras montañosas y estribaciones (del Valle 1998), están compuestos por rodados, arenas fluviales y eólicas como material originario y, en algunos casos, se caracterizan, a veces, por la participación de arcillas (Fig. 28 y Tabla 8). En el Sub Orden del tipo *Ortides* encontramos el Grupo Calciortides, en la población Dique F. Ameghino (Fig. 28 y Tabla 8), que se caracterizan por tener un horizonte de acumulación de sales solubles en los 75 cm de profundidad y están saturados de agua durante un mes o más en la mayoría de los años (Angueira de Prieto 2016).

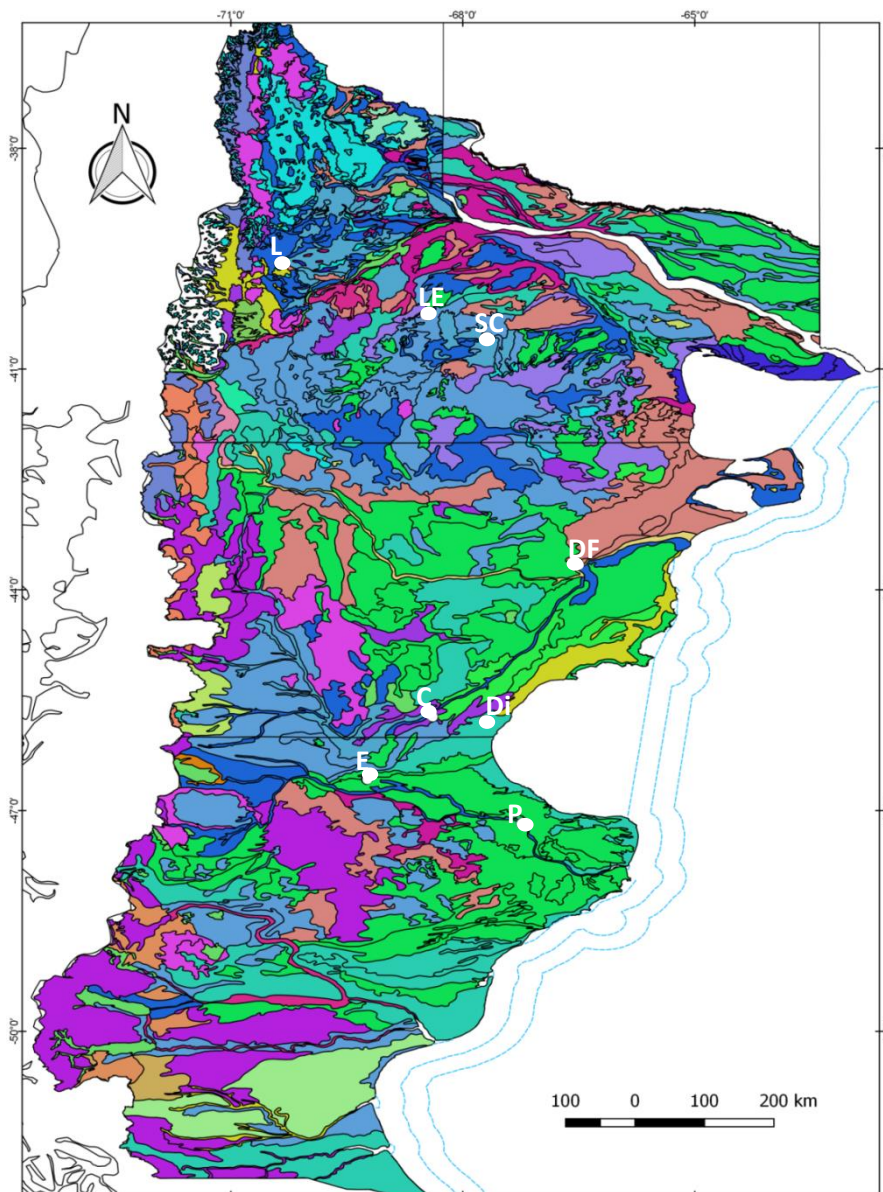






































Fig. 28: Ubicación de las poblaciones de *P. denudans* estudiadas, en el mapa de Suelos de la República Argentina (IDE GeINTA).

**Tabla 8. Clasificación de suelos en el área de estudio.
Tomado del Mapa de Suelos de la República Argentina (ref. Fig. 28).**

Orden	Grupo	Leyenda	Población
Alfisoles	Natrixeralfes	 1	
	Palexeralfes	 2	
Aridisoles	Calciortides	 3	DFA
	Cambortides	 4	
	Gipsiortides	 5	
	Haplargirdes	 6	
	Natrargirdes	 7	EG
	Paleoargirdes	 8	Di - CD
	Paleortides	 9	
	Entisoles	Fluvacuents	 10
Torrifluents		 11	
Torriortents		 12	LE - PD
Torripsamentos		 13	LN - SC
Udortents		 14	
Ustifluents		 15	
Xerortents		 16	
Xeropsamentos		 17	
Inceptisoles		Distrandeptes	 18
	Eutrandeptes	 19	
	Haplumbreptes	 20	
	Vitrandeptes	 21	
Molisoles	Argiustoles	 22	
	Argixeroles	 23	
	Calcixeroles	 24	
	Criacuoles	 25	
	Crioboroles	 26	
	Haplacuoles	 27	
	Haploboroles	 28	
	Haploxeroles	 29	
	Haplustoles	 30	
Vertisoles	Peloxerertes	 31	
Glaciar	Glaciar	 32	
Lagunas	Lagunas	 33	
Rocas	Rocas	 34	
Ríos	Ríos	 35	
Salinas	Salinas	 36	

13.2.10 Características físico-químicas de suelo en las poblaciones seleccionadas

Realizando un análisis global de los suelos en los cuales se distribuyen las poblaciones naturales de *P. denudans*, podemos ver las características de textura y composición química en la *Tabla 5* del *Anexo I*, donde se muestran los valores obtenidos en las variables evaluadas en las muestras de suelo de cada sitio: Textura, representada en porcentaje de

arena, limo y arcilla (Fig. 29), % de Humedad (%H) (Fig. 31), pH 1:1 (Fig. 32), Conductividad eléctrica (CE) (Fig. 33), % Carbono orgánico (%CO) (Fig. 34), % Materia orgánica (%MO) (Fig. 35), % Nitrógeno total (%N total) (Fig. 36) y relación Carbono/Nitrógeno (C/N) (Fig. 37).

Las condiciones climáticas de los ambientes áridos determinan el crecimiento de la vegetación en un mosaico denominado islas de fertilidad (Dossa *et al.* 2009, Housman *et al.* 2007). Las islas de fertilidad son parches de vegetación rodeados por suelo descubierto, que inducen bajo las plantas la acumulación y el enriquecimiento de recursos. Por ello se realizó un análisis comparativo entre los parches y el espacio desnudo.

La textura del suelo se refiere a la distribución de las partículas minerales de arena, limo y arcilla. En la mayoría de las poblaciones predomina % de arena en suelo, la excepción es El Guadal, que presenta mayores % de arcilla (Fig. 29). La clase textural ubica al suelo en un área dentro de un diagrama triangular basado en la distribución de arena, limo y arcilla en el suelo. Las texturas observadas en las localizaciones seleccionadas, en general son de tamaño medio, con predominio de suelos Franco arenosos (56,25 %) y en menor proporción encontramos suelos Arcillosos (12,5 %), Franco arcillo arenoso (10,4 %), Arenoso francos (8,33 %), Francos (6,25 %), Arcillo arenosos (4,16 %) y Franco arcillosos (2,08 %) (Anexo I. Tabla 5).

El predominio de arena en la mayoría de las localizaciones favorecería la infiltración de agua a las napas subterráneas. En El Guadal los mayores % de arcilla ayudarían más a la retención de agua que a la infiltración. Dado que El Guadal es la población con las menores precipitaciones anuales y los valores más negativos de Déficit Hídrico Directo, aquí se vería muy reducida la disponibilidad de agua de las capas subterráneas para la vegetación.

La comparación estadística de la textura del suelo indica que hay diferencias significativas para los tres parámetros evaluados entre las poblaciones, y dentro de las poblaciones, entre los sitios ubicados en el parche de vegetación y en suelo desnudo (ANEXO II. Tablas 1, 2 y 3).

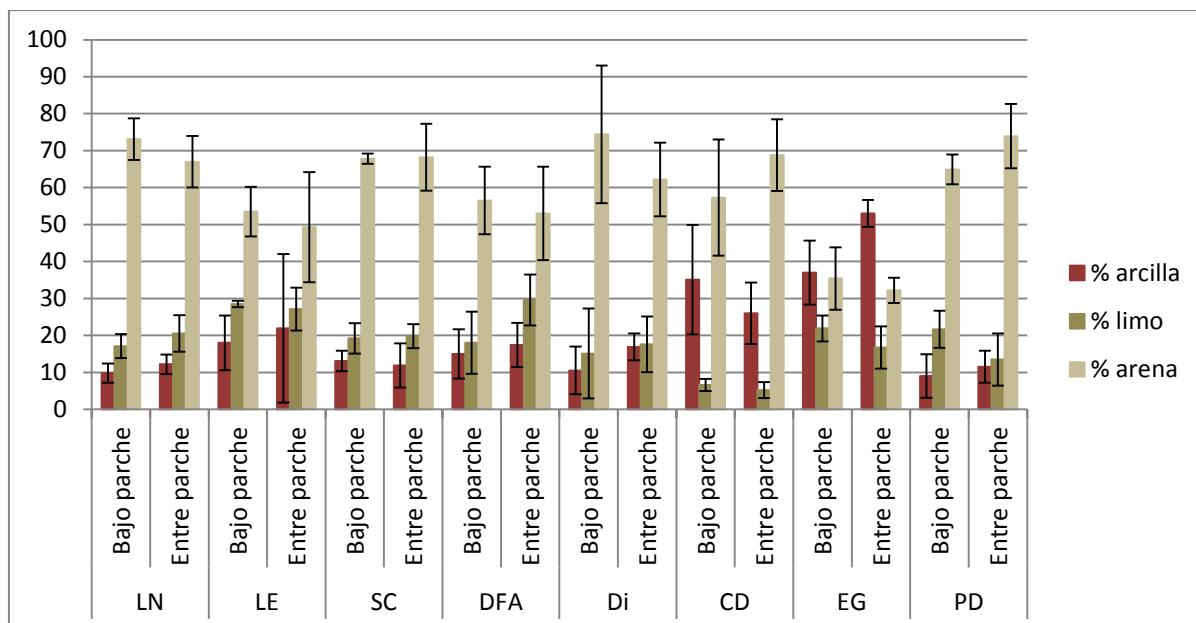


Fig. 29: Mediana de los % de Arcilla, Limo y Arena en las distintas poblaciones muestreadas de *P. denudans* y sus desvíos estándar.

En el caso del % arcilla los rangos de valores que difieren significativamente ($p < 0,0447$) oscilan entre 9,00-21,9 para todas las poblaciones excepto El Guadal, cuyos valores fluctúan entre 37,00-53,00. Las diferencias significativas del % limo ($p < 0,0228$) oscilan entre rangos de valores de 5,20-15 en Cerro Dragón, La Negra, Sierra Colorada y para El Guadal y Puerto Deseado en suelo desnudo; 18,00-21,7 en Dique F. Ameghino, para Puerto Deseado y El Guadal debajo del parche y para La Esperanza en suelo desnudo y por ultimo 28,50 en La Esperanza debajo del parche de vegetación. Para el % arena las diferencias significativas ($p < 0,0374$) van desde los rangos de datos 32,20-56,5 en El Guadal, La Esperanza y Dique F. Ameghino y 57,30-73,9 en Cerro Dragón, Diadema, Puerto Deseado, Sierra Colorada y La Negra.

Los diferentes valores de humedad observados entre poblaciones se deben a las variadas condiciones climáticas ocurridas en el momento de toma de las muestras (Fig. 30). Por ello, para % Humedad no se consideró el análisis comparativo entre poblaciones, sino dentro de cada una (ANEXO II. Tablas 5 y 6).

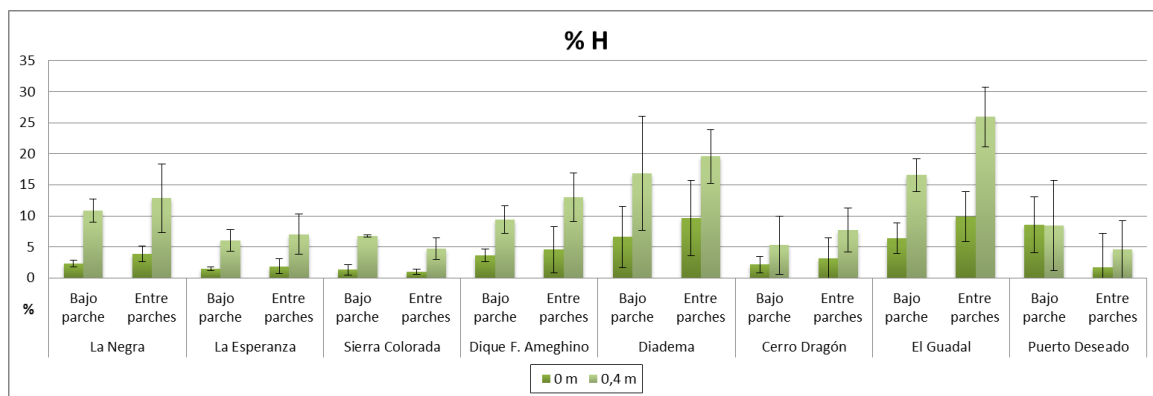


Fig. 30: Mediana de los valores de Humedad (%H) en las muestras de suelo de cada población y sus desvíos estándar.

Los datos de %H nos permiten confirmar que hay diferencias altamente significativas en los valores de superficie, que resultaron menores que en profundidad ($p < 0,001$) en cuatro de las ocho poblaciones (La Esperanza, La Negra, Sierra Colorada, El Guadal) (ANEXO II. Tablas 4 Y 5). Esta diferencia sería lo esperable debido a que la evaporación del agua del suelo afecta más el horizonte superficial que el profundo, sin embargo en Dique F. Ameghino, Diadema, Cerro Dragón y Puerto Deseado las muestras de profundidad y superficie no se diferenciaron significativamente. Podría ocurrir que haya aporte de sustancias que generen hidrofobicidad en el suelo, promoviendo irregularidades en la captación y retención hídrica. Tampoco se observaron diferencias significativas del %H entre el suelo desnudo y aquel que está ubicado debajo de los parches de vegetación (Fig. 30), si bien se hubiera esperado mayor humedad en el interior de los parches. Esto podría ser explicado por la presencia de costras biológicas en el suelo, aparentemente desnudo, que cumplen un papel importante en la regulación del balance hídrico.

Los datos de pH1:1 (suelo:agua p/p) encontrados oscilaron entre 6,58 y 10,02. La falta de lixiviación del suelo, debido a las bajas precipitaciones, suele generar valores elevados de pH y, tal como se esperaba, mayoritariamente los suelos resultaron alcalinos ($pH > 7$), en un rango que va de ligero-moderado (7,5-8,5) (43,75%); fuerte-muy fuertemente alcalinos ($\geq 8,5$) (50%), llegando hasta un valor de 10,02. En menor proporción se encontraron suelos neutros a ligeramente ácidos ($pH \leq 7$) (6,25%) (Anexo I. Tabla 5) (Fig. 31). El 75% de las muestras de superficie tuvieron un pH menor que las muestras del mismo sitio, a 40 cm de profundidad aunque sin diferencias significativas. Tampoco se

evidenciaron diferencias significativas respecto a las muestras ubicadas debajo del parche de vegetación y en suelo desnudo dentro de cada población. En cambio, sí hubo diferencias altamente significativas entre poblaciones ($p < 0,0001$) separando entre rangos de datos de 7,06-7,97 para La Esperanza y La Negra; 8,21 para Puerto Deseado; 8,68 para Dique F. Ameghino y 8,79-9,03 para Sierra Colorada, El Guadal, Diadema y Cerro Dragón (ANEXO II. Tablas 6, 7 y 8).

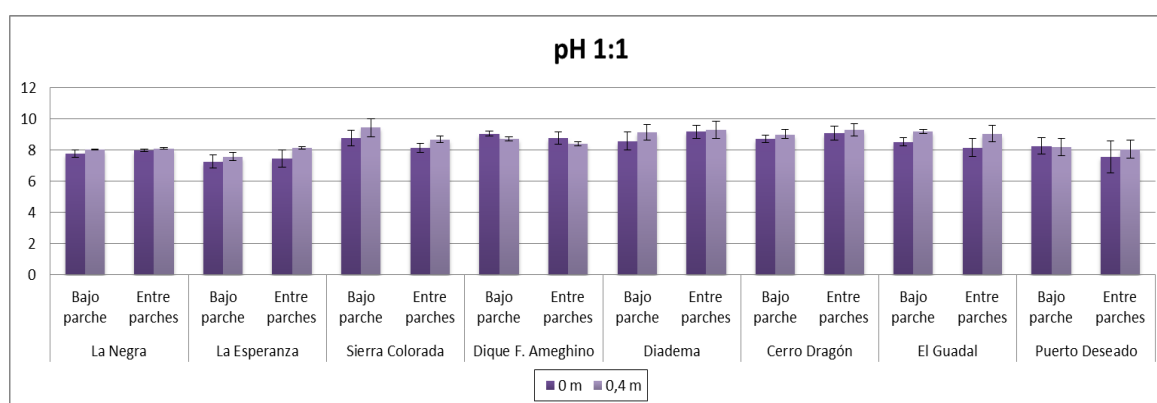


Fig. 31: Mediana de los valores de pH 1:1 en las muestras de suelo de cada población y sus desvío estándar.

La Conductividad Eléctrica (CE) es un indicador directo de la salinidad del suelo; los valores medidos oscilaron entre 0,03 y 7,02 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$. La mayoría de las muestras (77%) registró una baja salinidad (0,98-1,71 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$), el 13,5 % registró valores ligeramente salinos, de 1,71 a 3,16 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$, o moderadamente salinos de 3,16 a 6,07 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ el 9,37% y una sola muestra se consideró fuertemente salina, mayor de 6,07 $\text{dS}\cdot\text{m}^{-1}$ (USDA- Soil Survey Staff 1993) y se encontró en la población Dique F. Ameghino (Fig. 32)(Anexo I. Tabla 5), en coincidencia con la clasificación de suelos identificada del Grupo *Natrargides*, que se caracteriza por presentar horizontes subsuperficiales con importante cantidad de sales. No se encontraron diferencias significativas dentro de las poblaciones respecto de la ubicación (ANEXO II. Tablas 9 y 10) ni respecto a la profundidad de la muestra (ANEXO II. Tablas 9 y 11). En cambio, sí se encontraron diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) entre poblaciones, oscilando entre los rangos de valores de 0,11-0,24 para La Esperanza, La Negra, Sierra Colorada y Puerto Deseado; 0,25 para Cerro Dragón y 0,86-1,5 para El Guadal, Dique F. Ameghino y Diadema (ANEXO II. Tablas 9 y 12). Las poblaciones de Neuquén

y Río Negro presentaron los menores valores de CE (rangos de 0,11 a 0,13) y las de Chubut y Santa Cruz son aquellas que corresponden a valores moderada a fuertemente salinos (rangos 0,24 a 1,50) (ANEXO II. Tabla 12).

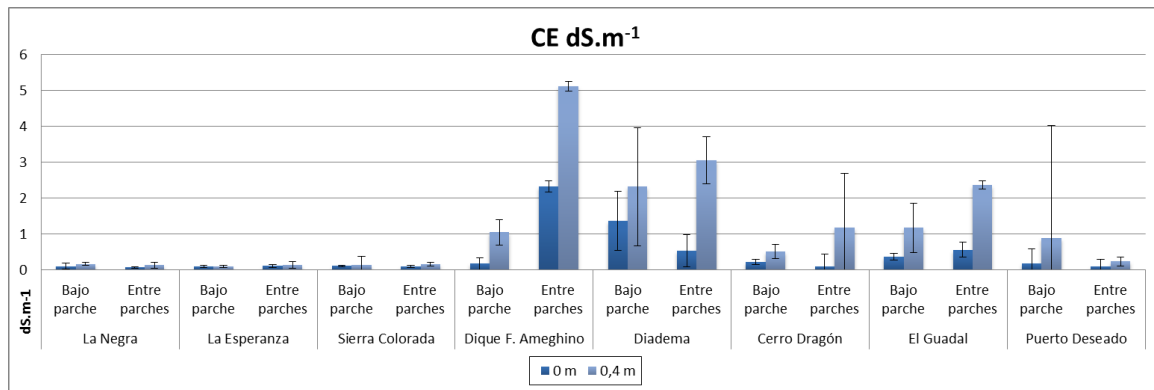


Fig. 32: Mediana de los valores de Conductividad Eléctrica (CE) en las muestras de suelo de cada población y sus desvío estándar.

En condiciones naturales el CO del suelo resulta del balance entre la incorporación al suelo del material orgánico fresco y la salida de C del suelo en forma de CO₂ a la atmósfera, erosión y lixiviación. El CO forma la principal fracción de la MO del suelo. La MO del suelo se trata de un conjunto de residuos orgánicos de origen animal y/o vegetal, que están en diferentes etapas de descomposición, y que se acumulan tanto en la superficie como dentro del perfil del suelo. Las características de la vegetación xerófila (hojas pequeñas, hojas transformadas en espinas, plantas áfilas) hacen que se generen escasos residuos orgánicos, lo que se vio traducido en los bajos valores de % CO (Fig. 33), que oscilaron entre 0,04 (altamente desprovisto) y 2,3 (bien provisto) (Anexo I. Tabla 5) (Walkle y Black 1934). Dado que los valores de CO del suelo se utilizaron para estimar la MO (Fig. 34), ambos parámetros presentaron un comportamiento similar. Cabe destacar que estos últimos valores no son usuales en las regiones áridas, por eso suponemos que el hecho de que algunas procedencias sean yacimientos petroleros estaría sumando contenido de hidrocarburos al suelo, modificando el valor de CO y MO. Las poblaciones de *P. denudans* registradas se ubicaron mayoritariamente (69,79%) en suelos con pobre (1-2 %) a muy pobre (<1 %) % MO (Tavera 1985); un 19,79% de las muestras presentó contenido medio (2-3 %) de MO y el 10,41 % de las muestras resultó tener un rico contenido de MO (3-5 %). Estas últimas se ubicaron principalmente en las poblaciones

correspondientes al sur de la Patagonia: Diadema, Cerro Dragón, El Guadal y Puerto Deseado (*Anexo I. Tabla 5*). En la mayoría de las poblaciones (64,5%), se observó un % CO y % MO debajo de los parches de vegetación, pero a diferencia de lo esperado, resultó significativamente mayor ($p < 0,0017$) respecto de los espacios de suelo desnudo solamente en Cerro Dragón (*ANEXO II. Tablas 13, 14, 16 y 17*). La mayoría de las muestras de superficie (68,75%) resultaron con mayores valores en el % CO y % MO respecto de aquellas a 40 cm de profundidad, en el mismo punto de muestreo, sin que esa diferencia sea significativa (*ANEXO II. Tablas 13 y 16*).

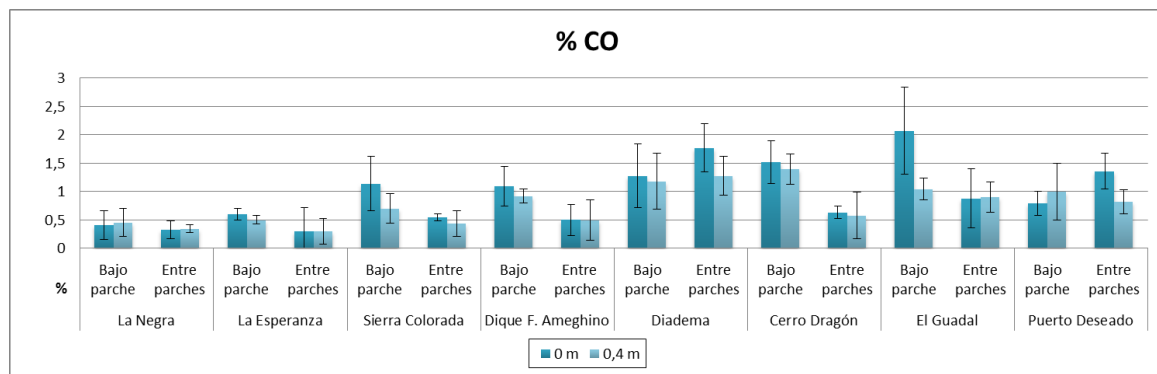


Fig. 33: Mediana de los valores de Carbono Orgánico (%CO) en las muestras de suelo de cada población y sus desvío estándar.

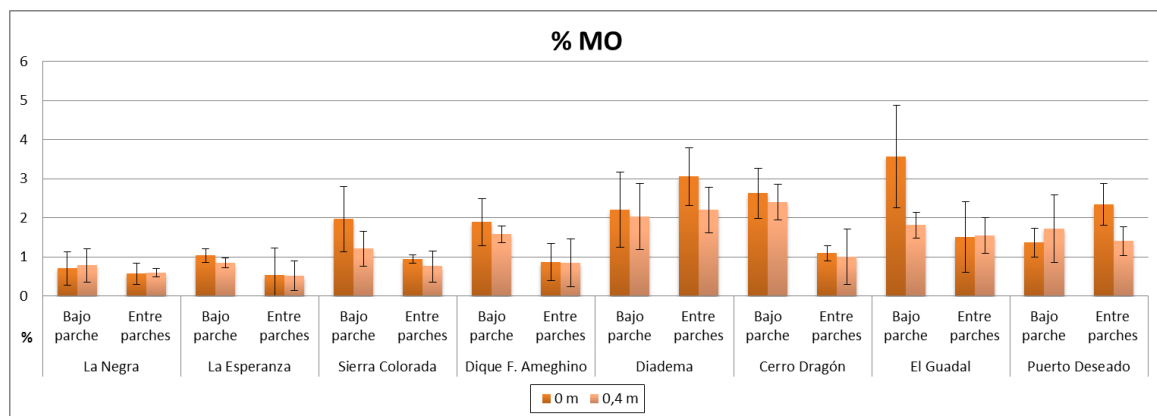


Fig. 34: Mediana de los valores de Materia Orgánica (%MO) en las muestras de suelo de cada población y sus desvío estándar.

Las diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) fueron encontradas entre algunas poblaciones. En el caso del %CO los rangos de datos fueron a partir de 0,63-0,82 para La Esperanza, La Negra, Sierra Colorada y Dique F. Ameghino; 0,97-1,02 para Puerto Deseado y Cerro Dragón; 1,08 para El Guadal y 1,23 para Diadema. Siendo las situaciones extremas entre La Esperanza y Diadema (*ANEXO II. Tabla 15*). Para %MO el orden de

diferencias entre las poblaciones es el mismo y los rangos de valores fueron 0,83-1,09; 1,27-1,33; 1,42 y 1,6 (ANEXO II. Tabla 18). Podemos apreciar que tanto %CO como %MO son más bajos en las poblaciones de Neuquén y Río Negro y aumentan a medida que nos desplazamos hacia el sur, a Chubut y Santa Cruz. Coincidentemente las poblaciones de Diadema, Cerro Dragón y El Guadal se hallan ubicadas en áreas petroleras.

En general, en los ecosistemas áridos el contenido de N disponible es muy bajo, por lo que no sorprendieron los valores de % Nitrógeno total observados, que oscilaron entre 0,008 y 0,168 (Anexo I. Tabla 5). Según la clasificación de Kjeldahl la mayoría de las muestras corresponden a suelos *Altamente desprovistos* (70,8%) a *Muy Pobrementemente Provistos* (22,9%). Una poca cantidad de muestras presentó un contenido *Pobrementemente Provisto* (4,16%) o *Medianamente Provisto* (2%). No hubo diferencias significativas en las muestras de distinta profundidad (ANEXO II. Tabla 19). El 75% de las muestras de suelo tomadas debajo del parche de vegetación fue mayor respecto de aquellas ubicadas en suelo desnudo pero solamente en Cerro Dragón resultaron significativamente diferentes ($p < 0,05$) (Fig. 35) (ANEXO II. Tablas 19, 20 y 21). Se evidenciaron diferencias altamente significativas ($p < 0,0001$) entre poblaciones, oscilando entre los rangos de valores 0,19-0,25 para Dique F. Ameghino, Sierra Colorada, Cerro Dragón, La Esperanza y La Negra; 0,26 para El Guadal; 0,29 para Puerto Deseado y 0,33 para Diadema. Los valores extremos se pudieron observar entre Dique F. Ameghino y Diadema (ANEXO II. Tabla 21).

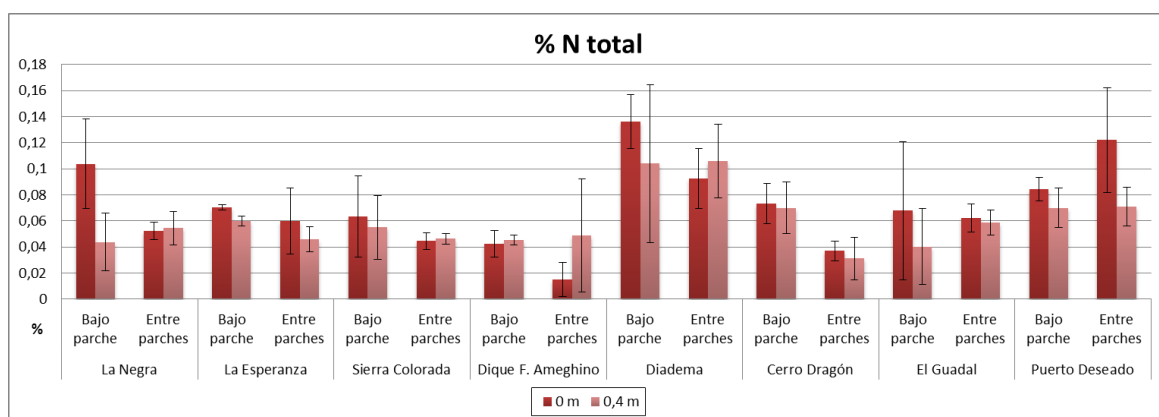


Fig. 35: Mediana de los valores de Nitrógeno total (%N total) en las muestras de suelo de cada población y sus desvío estándar.

La relación C/N (Fig. 36) fue muy variable, osciló entre 0,78 y 45,45 (Anexo I. Tabla 5); no hubo diferencias significativas entre los valores medidos en la superficie respecto de 40 cm de profundidad, tampoco entre las muestras medidas debajo del parche de vegetación respecto del suelo desnudo. Sí se observaron diferencias significativas entre las poblaciones ($p < 0,0001$) La Esperanza y La Negra, vs Dique F. Ameghino, El Guadal y Cerro Dragón como situaciones extremas, con separación entre rangos de valores de 7,49-11,89 para La Esperanza, La Negra y Puerto Deseado; 14,07-15,5 para Sierra Colorada y Diadema; 14,76-19,57 para El Guadal y Dique F. Ameghino y 19,46 para Cerro Dragón (ANEXO II. Tabla 22). Nuevamente debemos remarcar la salvedad de que los altos valores de %CO en suelos con residuos de hidrocarburo estarían generando las tasas mas altas de C/N, que no deben ser interpretadas de igual manera.

Valores entre 10 y 14 (Puerto Deseado y Sierra Colorada) estimulan la actividad microbiana que favorece la mineralización y ruptura rápida de tejidos, ofrece nutrientes suficientes para los microorganismos y para las plantas. Se puede apreciar que la mayoría de las poblaciones presentan condiciones adecuadas para la mineralización de los nutrientes, ya que en todos los sitios hay muestras con una relación adecuada, más allá que la mediana sea alta.

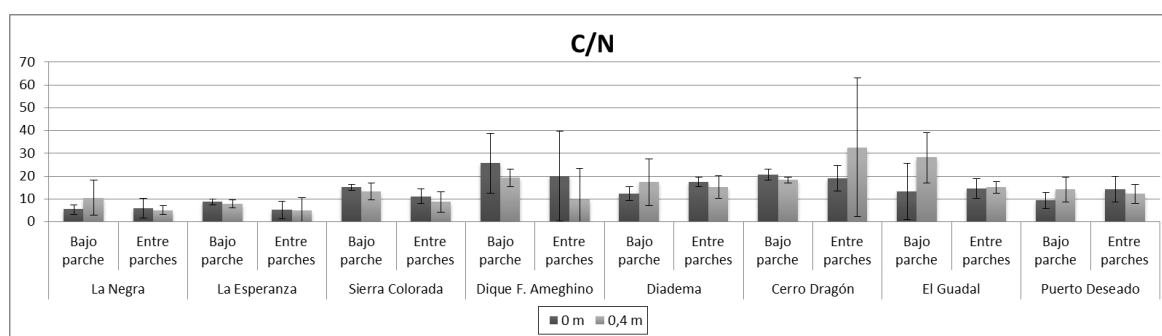


Fig. 36: Mediana de los valores de relación Carbono/Nitrógeno (C/N) en las muestras de suelo de cada población y sus desvío estándar.

13.2.11 Consideraciones generales

De los resultados y análisis expuestos, se observan suelos mayoritariamente alcalinos, con predominio de rangos fuertemente alcalinos que llegan a valores de pH 10; de baja salinidad, que aumenta del norte hacia el sur, siendo las poblaciones de Neuquén y Río

Negro las de menor CE y Diadema y Dique F. Ameghino las más altas. El % CO y % MO es sobre todo pobre a muy pobre, es menor en las cuatro poblaciones del norte de Patagonia y aumenta en las poblaciones del sur, pero estos datos podrían estar sobredimensionados por la presencia de residuos de hidrocarburos en las áreas petroleras. Respecto del % N total la mayoría de los suelos alternan entre altamente desprovistos y muy pobres pero la relación C/N, que es un índice de la calidad del sustrato orgánico del suelo, es favorable para que en determinados sitios de todas las poblaciones ocurra la mineralización y ruptura rápida de tejidos.

No se pusieron de manifiesto diferencias significativas de los valores de pH 1:1, CE, %CO, %MO, %N total entre las muestras de superficie y de 40 cm de profundidad; lo que pone de manifiesto que el horizonte superior explorado es bastante homogéneo.

No se pudieron apreciar diferencias significativas entre los parches de vegetación y el suelo desnudo para pH 1:1 y CE en ninguna población y respecto a la concentración de nutrientes (%CO, %MO y %N total) solamente hubo diferencias significativas en Cerro Dragón. Como ésta población se halla en un yacimiento petrolero, los datos de CO en superficie podrían estar distorsionados. La similitud encontrada entre parches y espacios interparche podría estar dada por la presencia de costras biológicas en el suelo aparentemente desnudo. Las costras biológicas están ampliamente distribuidas en zonas áridas y semiáridas y constituyen comunidades complejas de organismos (cianobacterias, algas, microhongos, líquenes, musgos y otros) que modifican drásticamente las funciones del suelo en la superficie incrementando su estabilidad, brindando protección frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento y por su aporte de carbono y nitrógeno. En relación específicamente al contenido de nitrógeno, la homogeneidad entre parches e interparches podría estar dada porque *P. denudans* podría estar fijando nitrógeno atmosférico, al haber bajas concentraciones en el suelo y podrían estar influenciando el contenido de nitrógeno del suelo adyacente al parche.

13.2.12 Análisis de Componentes Principales (PCA)

En el Análisis de Componentes Principales (PCA) realizado con todos los datos físico-químicos de suelo de cada subpoblación (exceptuando %H), el aporte de los nueve caracteres a los primeros cuatro componentes principales explicó el 83,31% de la

variabilidad total del sistema (Tabla 9. Fig. 37). No se observan agrupamientos conspicuos de cada población, sino un solapamiento de las mismas de acuerdo a los datos analizados.

Tabla 9. Análisis de Componentes Principales (CP) en suelo. Autovalores, porcentaje de varianza explicada por cada autovalor y varianza acumulada.

Componente	Autovalor	% de variación	% Acumulado
PC 1	1,669	0,3095	0,3095
PC 2	1,4109	0,2212	0,5307
PC 3	1,2744	0,1804	0,7111
PC 4	1,0475	0,1219	0,8331

La primera componente principal contribuyó con el 30,9% de la variación total explicada (Tabla 9). Los caracteres de suelo con mayor aporte al primer componente principal (CP1) fueron % CO, % MO, pH y %N total, todos de forma positiva y con niveles de aporte entre 0,56-0,28. El segundo componente principal (CP2) contribuyó con el 22,12% de la variación total explicada y quedó caracterizado principalmente por la variable % Arena (-0,621), % Arcilla (0,542), %N total (-0,316) y % Limo (0,256) que aportan alternativamente de manera negativa y positiva. El tercer componente principal (CP3) contribuyó con 18% de la variación total explicada y quedó caracterizado por descriptores negativos y positivos como la relación C/N (-0,549); seguido por el %N total (0,52), % Limo (0,453) y pH (-0,337). El aporte del cuarto componente principal (CP4) fue del 12,19% y las variables asociadas, positivamente, fueron la CE (0,626), % Limo (0,567); seguido de % Arcilla (-0,488) y en menor medida la relación C/N (0,149) (Tabla 10).

En la Fig. 37 se observa la distribución de las componentes principales (PCA) del suelo de las subpoblaciones donde habita *P. denudans*. El tamaño de cada grupo nos indica que hay suelos menos variables, como Sierra Colorada (menor tamaño) o más diversos, como Dique F. Ameghino (mayor tamaño). Si bien los valores se hallan repartidos alrededor eje central del CP2 de manera bastante uniforme, la distribución de puntos respecto al CP1 ubica a las poblaciones de Sierra Colorada y Cerro Dragón mayoritariamente en los valores negativos del gráfico, en cambio las poblaciones de Santa Cruz, El Guadal y Puerto

Deseado, se ubican más desplazadas hacia los valores positivos del componente. Se aprecia mucho solapamiento de las elipses, aunque hay diferencias significativas entre algunas subpoblaciones para las características evaluadas.

Tabla 10. Análisis de Componentes Principales en suelo. Valores de los componentes de los autovectores asociados a los primeros cuatro Componentes Principales. En negrita se resaltan los valores más elevados por componente.

	PC1	PC2	PC3	PC4
pH	0,31128474	0,05604296	-0,33721975	0,06466081
CE	0,19140466	0,2588906	-0,12293892	0,62625227
%MO	0,56126002	-0,18461019	0,0944472	-0,01168174
%N total	0,28592983	-0,31678371	0,52123226	-0,04707368
%CO	0,56075499	-0,19125547	0,09101508	-0,01588435
C/N	0,28186115	0,09457914	-0,54913186	0,14937059
%Arcilla	0,21042224	0,54279895	0,02551318	-0,48844529
%Limo	-0,04784005	0,2638301	0,45386853	0,56711877
%Arena	-0,17099513	-0,62100009	-0,27219186	0,1360452

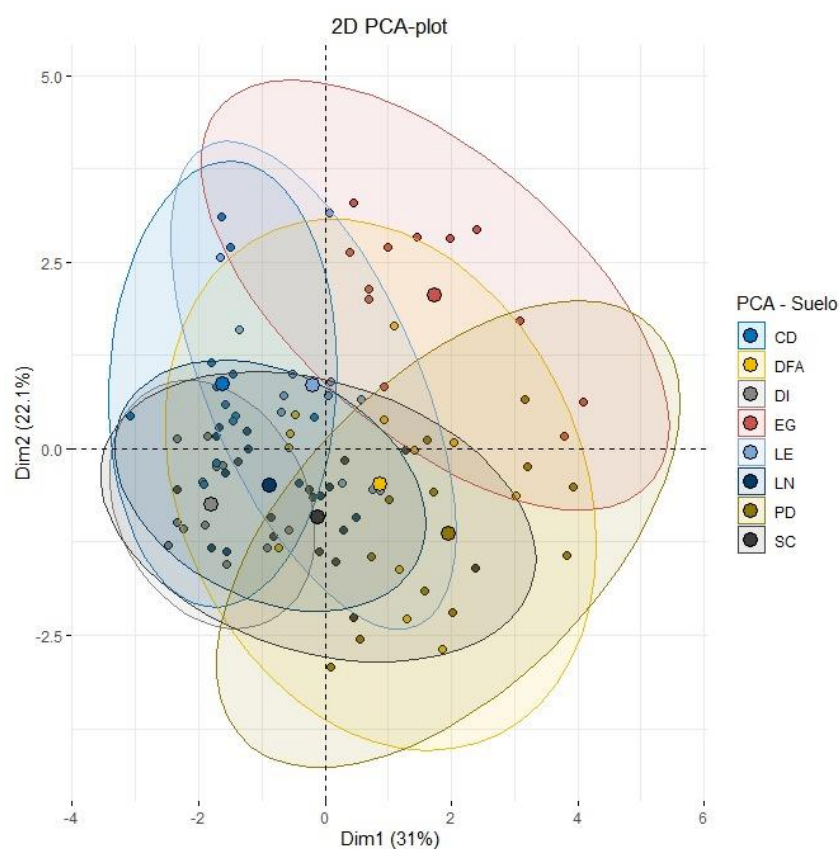


Fig. 37: Gráfico biplot obtenido a partir del Análisis de Componentes Principales de las poblaciones de *P. denudans* considerando los 9 descriptores de suelo.

13.2.13 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)

Se pudo corroborar que no hay estructura en el suelo de las poblaciones mediante el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC). Los resultados de agrupamiento indican el menor BIC para $K=1$, sin embargo el programa solicita la selección de un K mayor o igual a 2 para poder graficar. Al obtener dos grupos y una sola función discriminante (unidimensional) se obtiene un gráfico de densidad de puntos, donde vemos que ambos grupos presentan muestras de todas las subpoblaciones, con excepción de Diadema y Cerro Dragón (Fig. 38).

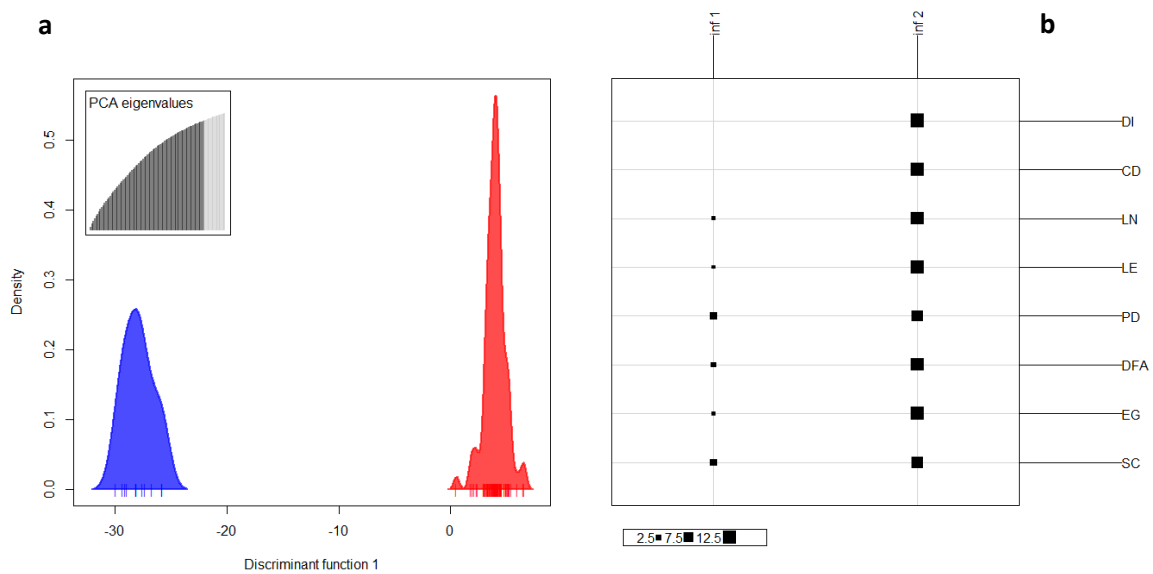


Fig. 38: a) Gráfico unidimensional obtenido a partir del DAPC de las poblaciones de *P. denudans* considerando los 9 descriptores de suelo. b) Distribución de muestras en cada uno de los grupos obtenidos por DAPC.

14. Fitogeografía

La distribución de las plantas en la geografía de Patagonia depende de la interacción de muchas variables, entre las que debemos considerar la topografía, el suelo y el clima. Comparando las distintas unidades fitogeográficas en las que habita *P. denudans*, se puede decir que los paisajes son bastante homogéneos fisonómicamente. Todas ellas corresponden a una vegetación esteparia, más o menos abierta, que puede variar en su cobertura media de 30 a 50%, con la altura del estrato arbustivo de 1 a 2 mts, con varios géneros en común como *Senecio*, *Larrea*, *Azorella* (= *Mulinum*), *Chuquiraga*, *Nassauvia* y

coirones de *Pappostipa*; una vegetación que muestra caracteres adaptativos a condiciones de aridez.

A fin de ubicar las poblaciones naturales de *P. denudans* en el mapa fitogeográfico de Argentina, los datos relevados en campo, utilizando GPS, integrados al SIG, se superpusieron con la información del mapa fitogeográfico digitalizado de Oyarzabal *et al.* (2018), logrando así la cartografía de la Fig. 39 y Tabla 11. La utilización del programa de código abierto Q GIS 2.18 (2019) permitió analizar la información para ubicar las poblaciones en cuatro unidades de vegetación según se detalla:

Estepa arbustiva ecotonal con Prosopis denudans: Poblaciones La Negra (Neuquén), La Esperanza y Sierra Colorada (Río Negro)

Corresponde a la Region Neotropical, Dominio Andino patagónico, constituye la transición entre las provincias fitogeográficas Patagónica y del Monte, comúnmente conocida como Ecotono Rionegrino. Ocupa principalmente un paisaje de peneplanicies, entre 300 y 600 m.s.n.m., que se extiende en el centro-sur de Río Negro, entre las sierras y mesetas y las antiguas planicies aluviales. También ocupa los niveles más bajos de la meseta de Somuncurá. Presenta una fisonomía intermedia entre el típico matorral del Monte y las estepas patagónicas. La cobertura vegetal total varía entre 30 y 50%. En general, se encuentra un estrato arbustivo abierto de 1 a 1,5 m de altura en el que predominan arbustos del Monte, principalmente *Prosopis denudans*, *Schinus polygamus* (Cav.) Cabrera, *Larrea nítida* Cav., *Prosopidastrum globosum* (Gillies ex Hook & Arn.) Burkart, *Bougainvillea spinosa* (Cav.) Heimerl y *Verbena* sp., muchas veces agrupados formando isletas. Debajo se desarrolla un estrato de arbustos bajos y gramíneas cespitosas, de características netamente patagónicas: *Azorella prolifera* (Cav.) G.M.Plunkett A.N.Nicolas (= *Mulinum spinosum*), *Senecio filaginoides* D.C., *Grindelia chilensis* (Cornel) Cabrera, *Nassauvia glomerulosa* (Lag. ex Lindl.) D. Don, *Tetraglochin alata* (Gillies ex Hook & Arn.) Kuntze var. *ameghinoi*, *Chuquiraga avellanadae* Lorentz, *Pappostipa humilis* (Cav.) Romasch y *P. speciosa* (Trin. & Rupr.) Romasch.

Esta unidad de vegetación está ubicada en la mayores altitudes medidas en el presente estudio (650-1020 msnm), con suelos jóvenes, sin horizontes definidos, del Orden Entisol;

posee las mayores temperaturas medias anuales (10,26-11,79 °C), los menores valores de CE en el suelo (0,03-0,74 dS.m⁻¹) y los menores % de nutrientes, identificados como CO (0,04-1,2%), MO (0,07-2%) y N total (0,02-0,12%).

Estepa de Zigofilaceas de baja cobertura: Población Dique Florentino Ameghino (Chubut)

Corresponde a la Región Neotropical, Dominio Chaqueño, Provincia Fitogeografica del Monte, comúnmente llamada Monte Austral. Está mayoritariamente ubicada en la mitad sur de la provincia fitogeografica. La comunidad zonal es la estepa arbustiva de *Larrea divaricata* Cav., *L. cuneifolia* Cav., *L. ameghinoi* Speg., *Parkinsonia aculeata* L. (con mayor presencia hacia el sur de la unidad) y *L. nitida* (con mayor presencia en la parte norte), que se presenta con varios estratos, muy poca cobertura, y particularmente con escasez de Cactáceas. El estrato inferior (menor a 0,5 m) es de gramíneas, hierbas y arbustos bajos; presenta 10 a 20% de cobertura, que puede aumentar mucho por el crecimiento de efímeras. Los estratos bajo y medio (0,5 a 1,5 m) son los de mayor cobertura, raramente superan el 40%. El estrato superior (hasta 2 m) es muy disperso. Las especies más frecuentes en las comunidades, además de las pertenecientes al género *Larrea* ya nombradas, corresponden a los géneros *Lycium*, *Chuquiraga*, *Prosopis*, *Ephedra*, *Gutierrezia*, *Verbena* y *Baccharis*. Desde el centro de Mendoza hacia el sur desaparecen los bosques de *Prosopis*, pero las especies arbustivas del género son aún frecuentes (*P. alpataco*, *P. flexuosa*, *P. denudans*).

Esta población es la única que corresponde a la Provincia del Monte. Se ubica en la meseta de Montemayor que, litológicamente, corresponde a un depósito fluvial de alta energía, con gravas medianas en una matriz arenosa. Este material granular, identificado en un suelo Calciortides (Aridisol), se encuentra en estado friable a poco consolidado, con un nivel superior cementado con carbonato de Calcio responsable de elevados valores de pH medidos (8,11-9,18). Posee altas temperaturas medias anuales (11,79 °C), que combinadas con los menores valores de balance hídrico directo (-537), generan un índice de aridez muy bajo (7). El elevado valor de CE medido (7,02 dS.m⁻¹) podría ser el resultado de la combinación de la gran demanda de humedad por parte de la atmósfera, que genera movimientos de humedad verticales ascendentes, provocando la acumulación de sales en los niveles superficiales del suelo por evapotranspiración. Este proceso es

favorecido por la textura fina de los sedimentos que componen la zona no saturada del suelo (FA-F-FaA).

Estepa arbustiva alta y gramíneo arbustiva: Población Diadema (Chubut)

Corresponde a la Región Neotropical, Dominio Andino Patagónico, Provincia Fitogeográfica Patagónica, comúnmente conocida como Distrito del Golfo San Jorge. La vegetación de esta unidad incluye dos tipos fisonómicos principales. En las laderas de las mesetas que se orientan al Golfo San Jorge se encuentran estepas arbustivas altas dominadas por *Colliguaja integerrima* Gillies & Hook. 1) Estas estepas alcanzan los 80 cm de altura si los arbustos acompañantes son *Senecio filaginoides*, *Grindelia chilensis*, *Baccharis darwinii* Hook & Arn., *Nassauvia ulicina* (Hook. f.) Macloskie y los pastos *Pappostipa humilis*, *Poa lanuginosa* Poir, *P. ligularis* Nees ex Steud. o *Festuca argentina* (Speg.) Parodi. Otras estepas arbustivas alcanzan los 2 m de altura si los arbustos que acompañan a *Colliguaja integerrima* son *Retanilla patagonica*, *Acantholippia seriphoides* (A. Grey) Moldenke o *Prosopis denudans* y en un estrato más bajo *Acaena platyacantha* Speg., *Senecio bracteolatus* Hook & Arn., *Festuca argentina*, *Jarava neaei* (Nees ex Steud.) Peñailillo, *Phacelia secunda* Hicken o el arbusto rastrero *Larrea ameghinoi*. 2) Por otro lado, en las áreas planas y elevadas de las mesetas aparecen estepas de gramíneas con arbustos dispersos, con una cobertura de 80%. 3) Las gramíneas dominantes son *Festuca pallescens* (St-Yves) Parodi, *F. argentina* y *Pappostipa speciosa* (Trin. & Rupr.) Romasch, con los arbustos *Senecio filaginoides*, *Nardophyllum bryoides* (Lam.) Cabrera, *Azorella prolifera*, *Adesmia volckmannii* Phil., *Junellia thymifolia* (Lag.) Moldenke y *Acaena platyacantha*, entre otros.

Esta población está ubicada en el piso de un cañadón y forma parte de una red de drenaje que se descuelga de la Pampa de Castillo. Esto le proporciona una disponibilidad de agua importante a la vegetación que, a pesar de estar en un ambiente de baja temperatura media anual (9,7 °C) y baja precipitación media anual (300 mm), logra buenas tallas de crecimiento. A esto se suma que presentó los mayores valores de nutrientes medidos en suelo, representados en %CO (0,9-22,3%), %MO (1,5-3,9%) y %N total (0,047-0,168%).

Estepa arbustiva baja: Poblaciones Cerro Dragón (Chubut) y El Guadal y Puerto Deseado (Santa Cruz)

Corresponde a la Región Neotropical, Dominio Andino Patagónico, Unidad Fitogeográfica Provincia Fitogeográfica Patagónica, comúnmente conocida como Distrito Central- Erial. Es la unidad con mayor superficie en la provincia fitogeográfica. Está formada por una estepa con arbustos bajos en cojín y unas pocas gramíneas, con una cobertura menor 50% del suelo. Existen numerosas variantes de esta unidad dependiendo de las especies dominantes; 1) *Nassauvia glomerulosa*, *N. ulicina* (Hook f.) Macklosie o *Chuquiraga aurea* Skotts., a las que acompañan *Chuquiraga avellanadae*, *Ch. morenonis* (Kuntze.) C. Ezcurra, *Hoffmannseggia trifoliata* Cav., *Acantholippia seriphioides*, *Brachyclados caespitosus* (Phil.) Speg., *Pappostipa humilis*, *P. ibarii* (Phil.) Romasch. y *P. ameghinoi*, entre otras. Hacia el sur de esta unidad, las estepas estarían degradadas y se agregan algunas especies a las dominantes ya citadas como *Fabiana australis* Alaria, *Poa spiciformis* (Steud.) Hauman & Parodi, *Azorella trifurcata* (Gaertn.) Pers. y *Azorella microphylla*. 2) En áreas medanosas dominan *Prosopis denudans* y *Lycium chilense* Miers ex Bertero junto con *Atriplex sagittifolia* Speg., *Senecio filaginoides* o *Sporobolus rigens* (Trin.) E. Desv.

Las poblaciones de esta unidad de vegetación se encuentran ubicadas en terrazas de distintos niveles, de suaves pendientes, vinculadas al Sistema Valle Hermoso-Río Chico. Se hallan expuestas a las menores temperaturas medias anuales encontradas (9,55-9,9 °C) y muy bajas precipitaciones medias anuales (143-206 mm). Presentaron suelos moderada a fuertemente alcalinos (7,57-9,7); en general no salinos, con salinidad moderada en algunos sitios de muestreo (0,076-5,95 dS.m⁻¹). La textura del suelo es variada, encontramos desde gravas arenosas (del nivel terrazado alto) hasta materiales finos (arcilitas y chonitas), destacándose los mayores % de arcilla encontrados (El Guadal 54%).

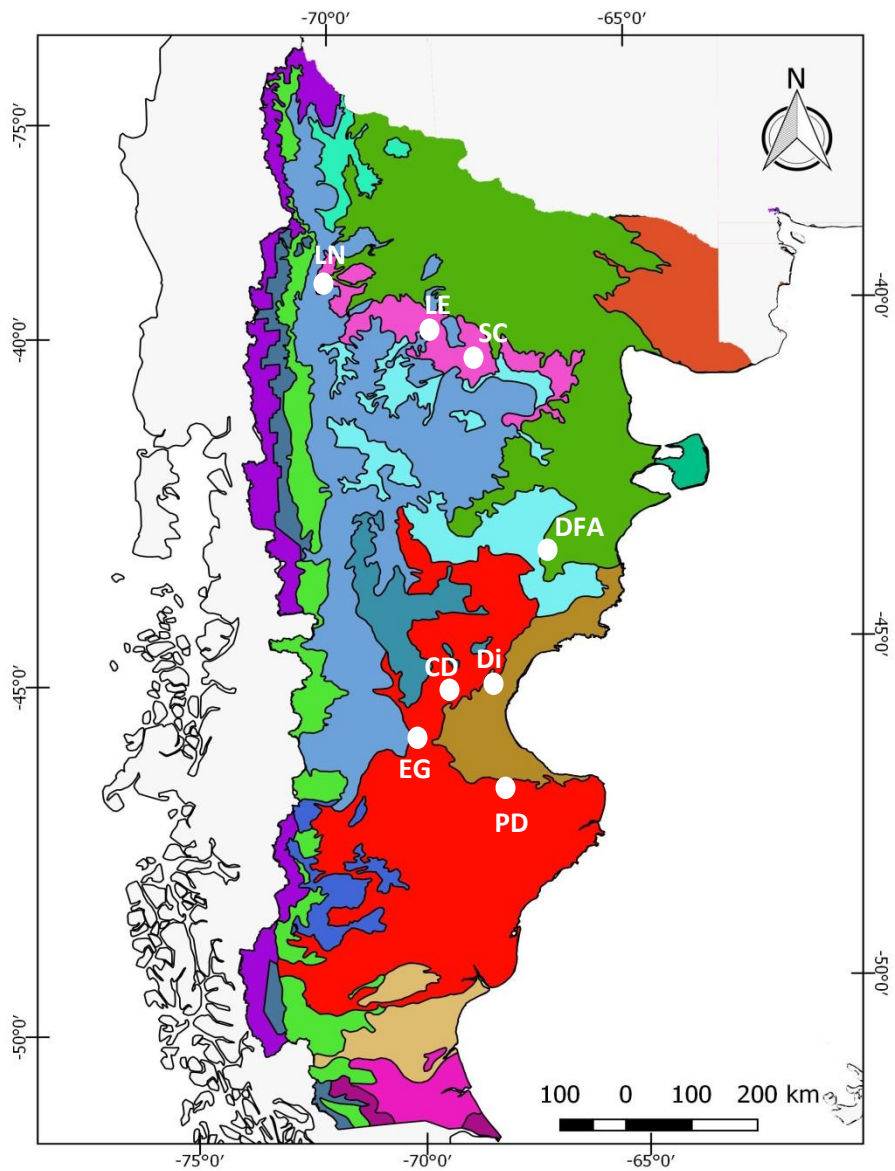


Tabla 11: Referencias de color de las unidades de vegetación señaladas en el mapa fitogeográfico (Oyarzabal et al. 2018)

NOMBRE FISIONOMICO	
[Blue square]	Bosque caducifolio de Nothofagus spp. y Selva pluvial templada
[Brown square]	Estepa arbustiva alta y gramíneo arbustiva
[Red square]	Estepa arbustiva baja
[Light blue square]	Estepa arbustiva baja con <i>Mulgurea tridens</i>
[Dark blue square]	Estepa arbustiva baja con <i>Nardophyllum bryoides</i>
[Cyan square]	Estepa arbustiva con <i>Chuquiraga avellanadae</i>
[Light green square]	Estepa arbustiva con <i>Ephedra ochreatea</i> o <i>Chuquiraga rosulata</i>
[Dark green square]	Estepa arbustiva ecotonal con <i>Chuquiraga avellanadae</i>
[Pink square]	Estepa arbustiva ecotonal con <i>Prosopis denudans</i>
[Teal square]	Estepa arbustiva serrana con <i>Colliguaja integerrima</i>
[Light blue square]	Estepa arbustivo gramíneo
[Purple square]	Estepa baja de <i>Senecio algens</i> y <i>Oxalis compacta</i>
[Light green square]	Estepa de <i>Zigofiláceas</i> de baja cobertura
[Light green square]	Estepa gramíneo de <i>Festuca pallenscens</i>
[Purple square]	Estepa gramíneo húmeda de <i>Festuca gracillima</i>
[Pink square]	Estepa gramíneo seca de <i>Festuca gracillima</i>
[Brown square]	Matorral de <i>Zigofiláceas</i> con <i>Prosopis</i> y <i>Geoffroea</i>

Fig. 39: Unidades de vegetación del área de estudio (Oyarzabal et al. 2018)

15. Caracterización biológica de las poblaciones

15.1 Mediciones morfométricas de las plantas

Las 20 plantas por población fueron geoposicionadas y marcadas con un precinto de identificación (*Anexo I. Tabla 6*). Se confeccionaron ejemplares de herbario, que han sido depositados en el HRP de la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud, UNPSJB. Los números de referencia para cada individuo se detallan en *Tabla 12*.

Tabla 12. Números de registro de los ejemplares de herbario de *P. denudans* resguardados en el HRP.

Población	N° de registro HRP
La Negra	7700-7719
La Esperanza	7720-7739
Sierra Colorada	7740-7759
Dique Florentino Ameghino	7760-7779
Diadema	7780-7799
Cerro Dragón	7800-7819
El Guadal	7820-7839
Puerto Deseado	7840-7859

Debido a que los datos morfométricos utilizados (talla, diámetros de la copa 1 y 2) no presentaron una distribución normal se utilizaron las medianas de cada variable evaluada (*Fig. 40*). La altura, de las plantas osciló entre 0,4 m y 4 m, pero los valores de medianas fueron 1,1-2 m. El diámetro de la copa varió entre 1 y 8 m, sin embargo las medianas fueron de 1,60-3,85 m. Hubo diferencias altamente significativas para la altura ($H: 34,99$ $p < 0,0001$) y el diámetro de la copa ($H: 54,25$ $p < 0,0001$) (Kruskal Wallis) (*ANEXO II. Tablas 23 y 24*) entre las poblaciones analizadas. Las mayores alturas se encontraron en Puerto Deseado, población ubicada en una depresión que se descuelga de la terraza superior, que le proporcionaría reparo ante los fuertes vientos y con un índice de aridez intermedio (10) y Diadema, que se localiza en el piso de un cañadón, lo que le confiere un ambiente protegido y buena disponibilidad de agua, presentó un déficit de balance hídrico directo (-323) menos marcado que las demás poblaciones y los mayores valores de nutrientes medidos en suelo. En El Guadal se encontraron las plantas de menor altura, lo que podría

estar relacionado con la menor temperatura media anual (9,55 °C) y uno de los índices de aridez más severos (7) registrados. Esta población también presenta los menores % de arena y mayores % de arcilla en suelo, lo que favorecería la retención de agua en superficie y reduciría la infiltración a napas subterráneas. De esta manera las plantas no tienen mucha disponibilidad de agua superficial ni de profundidad. Las poblaciones La Negra, Sierra Colorada, Cerro Dragón, Dique F. Ameghino y La Esperanza resultaron con alturas intermedias.

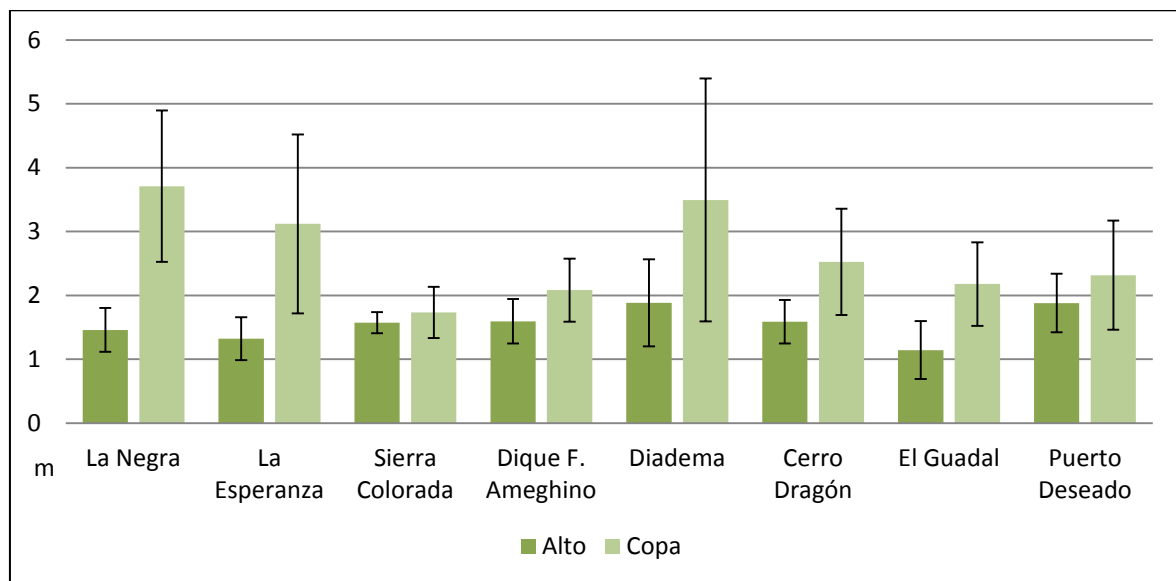


Fig. 40: Mediana de las Altura (m) \pm desvío estándar y diámetros de la copa (m) \pm desvío estándar de las plantas de *P. denudans* de cada población.

Cabe aclarar que las plantas de menor talla encontradas no representan individuos juveniles, respecto de aquellas más altas, que podrían ser consideradas adultos. Las tasas de crecimiento de los arbustos en la estepa patagónica son muy bajas y plantas de bajo porte pueden llegar a tener decenas de años de vida. En un análisis dendrocronológico realizado en ramas de *P. denudans* se midieron 91 años en arbustos de 1,5 m de alto (Rueter B. comunicación personal).

Si bien hubo una correlación positiva entre la altura y el diámetro de copa de las plantas, esa correlación fue baja ($r: 0,33$ $p < 0,0001$) (ANEXO II. Tabla 25). Los mayores diámetros de copa fueron de Diadema, La Negra y La Esperanza. En una situación intermedia quedaron Cerro Dragón, Puerto Deseado, El Guadal y Dique F. Ameghino y el menor tamaño de copa fue para Sierra Colorada.

15.2 Mediciones morfométricas de hojas

Las hojas de *P. denudans* son pequeñas, bipinnadas (Fig. 41) y caedizas, 1-yugadas, con una mediana del largo de pecíolo que osciló entre 6,1 y 9,2 mm, con valores extremos de 1,4 a 23,4 mm. Los valores de largo de pinna (PIL) oscilaron entre 1,1 hasta 32,7 mm y las medianas entre 5,5 y 7,7 mm. La longitud mediana de foliolulo (LEL) fue de 3,75 a 6,8 mm, con valores desde 1,6 a 15 mm. La mediana del ancho de foliólulos (LEW) osciló entre 0,74 y 1,37 mm, pasando desde 0,14 a 2,8 mm. La mediana del área de foliólulo (LEA) está entre 6,18 mm² en LN y 7,67 mm² en LE, con valores medidos desde 0,62 a 58,5 mm² (Fig. 42 y 43). Del análisis estadístico de los datos surge que hay diferencias significativa para el número de pares de foliólulos por pinna (NPL) (H: 153,71 $p < 0,0415$) y altamente significativas para todos los otros parámetros medidos en hojas, para las poblaciones analizadas; PEL (F: 40,21 $< 0,0001$), PIL (F: 23,05 $< 0,0001$), LEL (F: 150,11 $< 0,0001$), LEW (H: 379,95 $< 0,0001$), LEA (H: 115,75 $< 0,0001$), LEX (H: 26,49 $< 0,0004$), LEL/LEW (H: 458,66 $< 0,0001$) y LEX/LEA (H: 143,87 $< 0,0001$) (Tablas 26 a 37. ANEXO II). La única excepción en cuanto a las diferencias fue para el número de pinas (NPI), que es dos en todos los casos.



Fig. 41: Hojas de *P. denudans* de diferentes poblaciones.

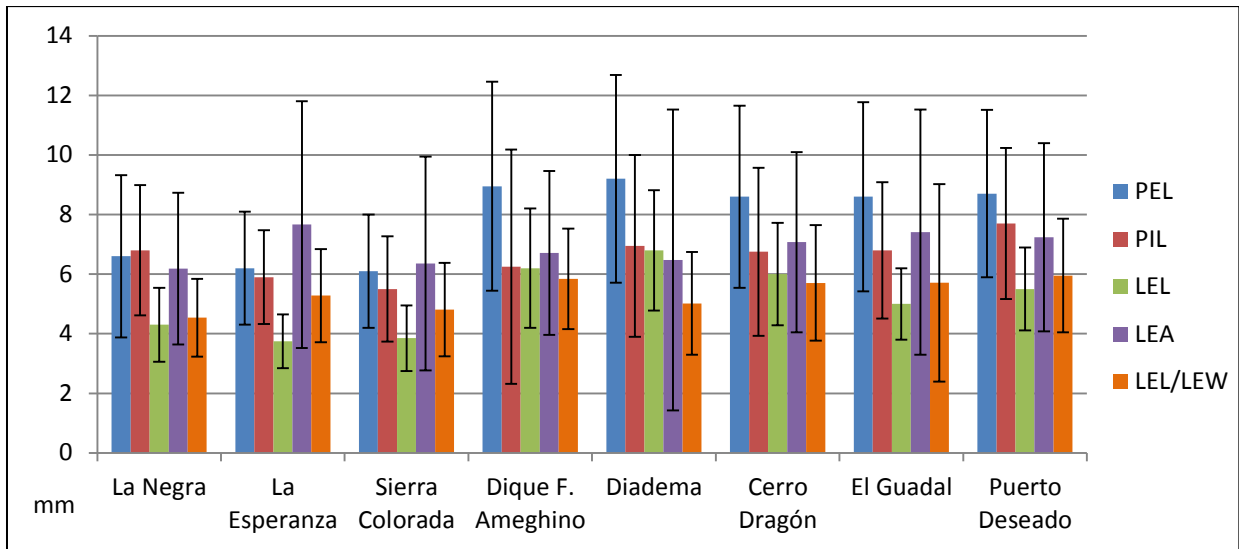


Fig. 42: Mediana de las mediciones morfométricas y sus desvíos estándar, en hojas de las ocho poblaciones de *P. denudans*. PEL: longitud del peciolo, PIL: longitud de la pinna, LEL: longitud del foliólulo, LEA: área del foliólulo, LEL/LEW: relación largo/ancho del foliólulo.

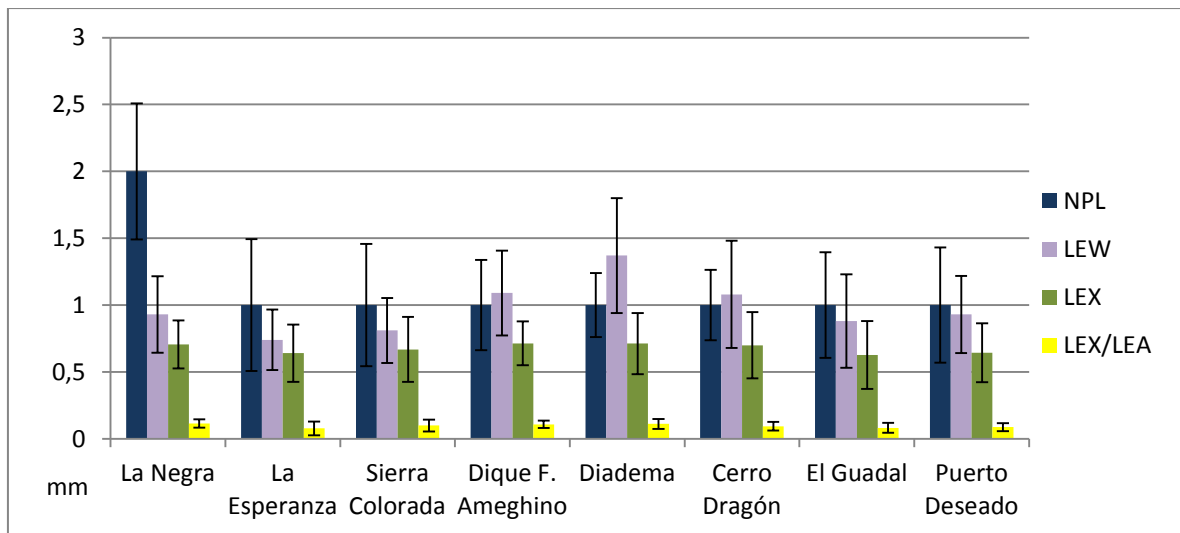


Fig. 43: Mediana de las mediciones morfométricas y sus desvíos estándar, en hojas de las ocho poblaciones de *P. denudans*. NPL número de pares de foliólulos por pinna, LEW: ancho del foliólulo, LEX: ápice, LEX/LEA: relación ápice/área del foliólulo.

Los valores de largo de peciolo (PEL), largo de pinna (PIL), longitud del foliólulo (LEL) y número de pares de foliólulos por pinna (NPL) resultaron mayores para las poblaciones de Neuquén y Río Negro respecto de las de Chubut y Santa Cruz. Esto significaría que las hojas de región austral de Patagonia son más pequeñas que las del norte. El resto de los parámetros fue variable en función de la localización de las poblaciones; el área del foliólulo (LEA) resultó menor para La Negra y mayor para La Esperanza; el ancho del

foliólulo (LEW) fue menor para La Esperanza y mayor para Diadema y el ápice (LEX) fue menor para Puerto Deseado y mayor para Dique F. Ameghino. La relación largo/ancho de foliólulo (LEL/LEW) fue mayor para Puerto Deseado y menor para El Guadal y la relación ápice/área del foliólulo (LEX/LEA) fue mayor para La Negra y menor para La Esperanza.

15.3 Mediciones morfométricas de espinas

Las espinas son caulinares, axilares, solitarias, duras (Fig. 44). Debido a que los datos no presentan una distribución normal se presentan las medianas de cada grupo. Se encontraron valores extremos desde 2,4 mm hasta 46 mm y la longitud mediana osciló entre 11,97 mm y 18,66 mm (Fig. 45).

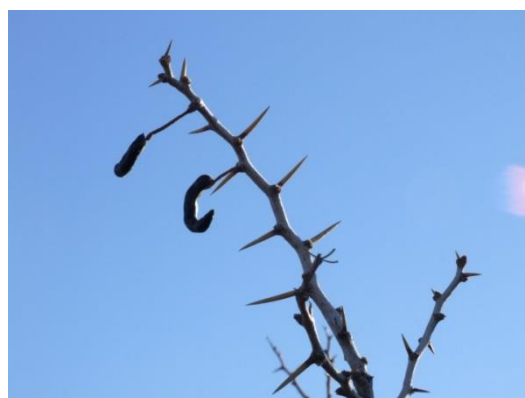


Fig. 44: Rama con espinas de *P. denudans*.

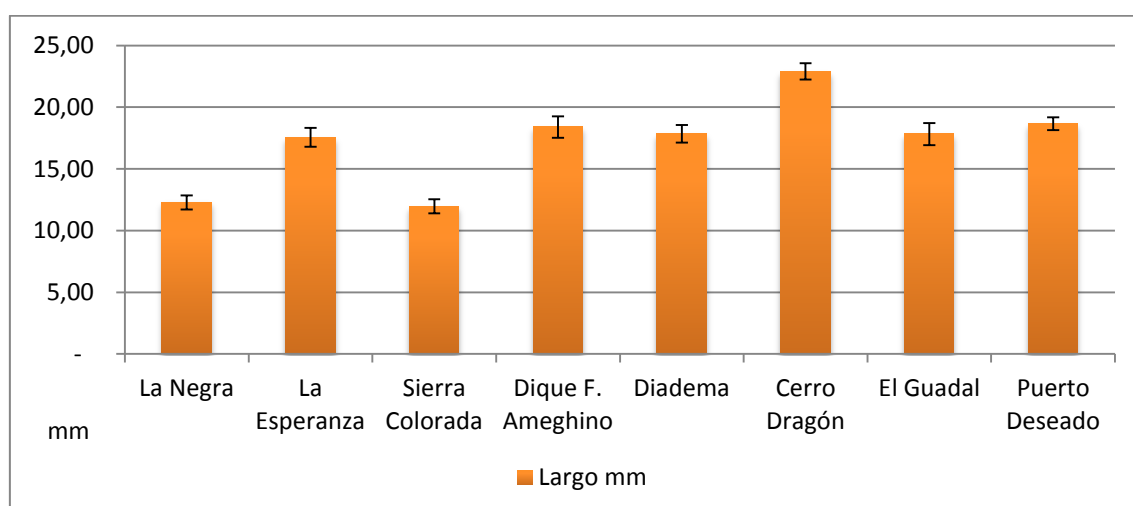


Fig. 45: Mediana de Largo de las espinas (mm) y su desvío estándar, de plantas de *P. denudans* de cada población.

Del análisis estadístico de los datos, surge que hay diferencias altamente significativas ($H: 322,28$ $p < 0,001$) entre la longitud de espinas de las poblaciones estudiadas, generando rangos de menor tamaño para Sierra Colorada y La Negra (11,97-12,29); de 17,55-18,66 para La Esperanza, El Guadal, Diadema, Dique F. Ameghino y Puerto Deseado y el mayor para Cerro Dragón (22,91) (ANEXO II. Tabla 38).

15.4 Mediciones morfométricas de frutos

El fruto es una legumbre indehisciente, de color marrón rojizo, cortamente estipitado, grueso, subcomprimido, llamado lomento drupáceo. Puede presentarse aislado o en racimo (Fig.46). Debido a que los datos no presentan una distribución normal se informa la mediana de cada parámetro (Fig.47). Los valores de largo de fruto oscilaron entre 1,3 a 22 cm y la mediana se encontró entre 5,5 cm y 12 cm. La mediana del ancho fue de 0,47 cm y 0,84 cm, pero los frutos pueden llegar a medir 0,24 cm a 1,27 cm. El grosor del fruto osciló entre 0,26 cm y 1,58 cm y la mediana se midió entre 0,73 cm en PD y 1,13 cm. Todas las variables medidas presentaron diferencias altamente significativas (Kruskal.Wallis) entre las distintas poblaciones: Largo ($H: 404,03 < 0,0001$), ancho ($H: 331,67 < 0,0001$), grosor ($H: 195,43 < 0,0001$), relación ancho/grosor ($H: 467,51 < 0,0001$) y curvatura ($H: 325,85 < 0,0001$) (ANEXO II. Tablas 39 a 43).

Cabe señalar que a la variable borde de fruto se le atribuyeron tres categorías cualitativas; recto, semi curvo y curvo y los parámetros color y número de semillas por fruto no fueron considerados en este análisis. El color de fruto fue excluido porque fue igual en todos los casos y debido al parasitismo que presentaron las vainas, no fue posible considerar fehacientemente la cantidad de semillas por fruto.



Fig. 46: Izq: Frutos de *P. denudans* curvos y rectos en una misma rama (Población LN). Der: racimo de frutos.

Según los períodos en que fueron realizadas las campañas se encontró una cantidad variable de plantas con fruto. El fruto constituye el parámetro indicativo de las tres variedades descritas para la especie: *denudans*, *patagonica* y *stenocarpa*. Las poblaciones analizadas presentaron frutos falcados o curvos y frutos rectos (Fig. 48) según se detalla: todas las plantas con fruto, analizadas de: Diadema (4), Cerro Dragón (11), Dique F. Ameghino (11), El Guadal (8) y Puerto Deseado (17), solo tenían el fruto curvo. Las plantas encontradas con fruto, en las restantes poblaciones La Negra, La Esperanza y Sierra Colorada, presentaron representantes con frutos rectos y curvos. En la población Sierra Colorada 14 plantas tenían frutos curvos y 5 plantas tenían frutos rectos. En el caso de La Esperanza hubo 7 individuos con frutos rectos y uno con frutos curvos. La población La Negra presentó 3 individuos de frutos curvos, 3 individuos de frutos rectos y un individuo con gradaciones en sus frutos desde recto a curvo, pasando por semi-curvo (Fig.48).

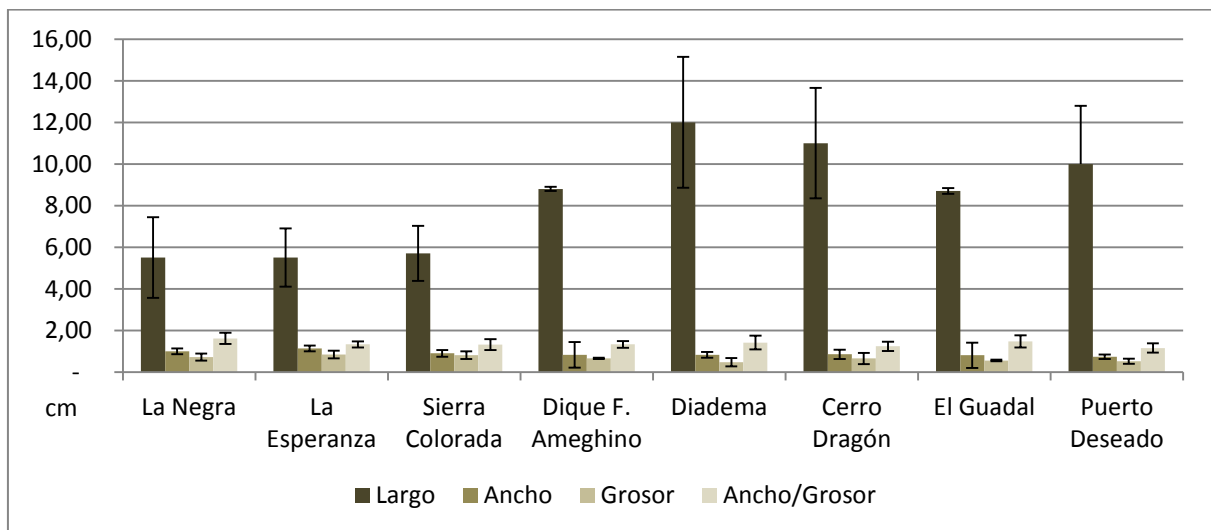


Fig. 47: Medianas y sus desvíos estándar de los frutos de *P. denudans* de cada población.



Fig. 48: Diferente morfología encontrada de frutos de *P. denudans*: rectos (izquierda) y falcados o curvos (derecha)

15.5 Análisis estadístico de los caracteres morfométricos de fruto

La comparación estadística de los parámetros de fruto analizados (largo, ancho, grosor y la relación ancho/grosor) indicó que hay diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) para todos ellos entre las poblaciones analizadas (ANEXO II. Tablas 39 a 43). Las poblaciones del norte de Patagonia presentaron frutos con menor longitud, mayor ancho y grosor respecto de aquellas del sur. Las poblaciones con las vainas más delgadas fueron Diadema, Cerro Dragón y El Guadal (4,66-5,53 mm), sin embargo en estos frutos no fue evidente la contracción del mesocarpo entre las semillas, como lo tendría la var. *Stenocarpa* (Burkart 1976). En cuanto a la curvatura, las poblaciones que presentaron frutos rectos, representantes de la var. *patagonica*, fueron las de Neuquén y Río Negro: La Negra, La Esperanza y Sierra Colorada. Las poblaciones que presentaron solamente frutos curvos fueron las de Chubut y Santa Cruz: Dique F. Ameghino, Diadema, Cerro Dragón, El Guadal y Puerto Deseado.

15.6 Análisis de Componentes Principales (PCA)

El Análisis de Componentes Principales (PCA) realizado con todos los datos morfométricos obtenidos de cada planta: hoja, espina y frutos (16 caracteres en los primeros cuatro componentes principales) explicó el 64% de la variabilidad total del sistema (Tabla 13).

Tabla 13. Análisis de Componentes Principales (CP). Autovalores, porcentaje de varianza explicada por cada autovalor y varianza acumulada.

Componente	Autovalor	% de variación	% Acumulado
PC 1	2,42	0,32	0,32
PC 2	1,51	0,13	0,45
PC 3	1,42	0,11	0,56
PC 4	1,17	0,08	0,64

La primera componente principal contribuyó con el 32% de la variación total explicada. Los caracteres morfométricos con mayor aporte al primer componente principal (CP1) fueron Largo del fruto, Largo del foliólulo (LEL), Ancho del fruto y Ancho del foliólulo (LEW), todos de forma negativa y con niveles de aporte $> 0,3$. El segundo componente

principal (CP2) contribuyó con el 13% de la variación total explicada y quedó caracterizado principalmente por la variable Diámetro I de planta, seguido por el Diámetro II de planta, ambos con aportes del orden $> 0,57$; seguido por Altura de la planta y Relación ápice/área del foliólulo (LEX/LEA), que aportan $> 0,25$; todas de manera negativa. El tercer componente principal (CP3) contribuyó con 11% de la variación total explicada y quedó caracterizado por descriptores negativos como el Área del foliólulo (LEA) con un aporte $> 0,6$; seguido por la Relación largo/ancho del foliólulo (LEL/LEW) (aporte $> 0,47$) y en menor grado Altura de la planta y Ápice (LEX) (aporte $> 0,2$). El aporte del cuarto componente principal (CP4) fue del 8% y las variables más asociadas, también negativamente, fueron la Altura de la planta, la Relación ancho/grosor del fruto con un aporte en el orden $> 0,22$; seguido de Diámetro II de planta y ancho del foliólulo (LEW) (aporte $> 0,10$) (Tabla 14).

Tabla 14. Análisis de Componentes Principales. Valores de los componentes de los autovectores asociados a los primeros cuatro Componentes Principales. En negritas se resaltan los valores más elevados por componente.

	PC1	PC2	PC3	PC4
Largo del peciolo (PEL)	-0,28498957	0,07652827	0,04918588	0,16606825
Largo de la pinna (PIL)	-0,26681884	-0,02325387	0,05495269	0,45018649
Largo del foliólulo (LEL)	-0,36278709	-0,02954453	-0,02271501	0,10255983
Ancho del foliólulo (LEW)	-0,31290736	-0,1198392	0,24372389	-0,10561167
Ápice (LEX)	-0,10380078	-0,04335977	-0,20699893	0,45765621
Relación ápice/área del foliólulo (LEX/LEA)	-0,13301167	-0,25877749	0,3938975	0,16881462
Área del foliólulo (LEA)	0,06618984	0,16402472	-0,6191514	0,09468056
Relación largo/ancho del foliólulo (LEL/LEW)	-0,07751898	-0,01794527	-0,47984877	0,17124907
Espinas	-0,16896868	0,23950352	-0,00554693	0,01897288
Altura de planta	-0,10673658	-0,32415646	-0,22860204	-0,25110021
Diámetro I de planta	0,01447012	-0,57783216	-0,12740033	-0,05402669
Diámetro II de planta	-0,0240812	-0,5762249	-0,16643421	-0,11486411
Largo de Fruto	-0,3675259	0,00604148	-0,07652132	-0,03424644
Ancho de Fruto	0,35002077	-0,02165458	0,06875626	0,05315021
Grosor de Fruto	0,30984988	-0,0686295	0,06389444	0,1187939
Ancho/Grosor de Fruto	-0,16882074	0,06589209	-0,04225417	-0,22332787

En la Fig. 49 se observa la distribución de las poblaciones de *P. denudans* a partir del PCA. Todas las elipses se ubicaron de manera solapada, indicando que hay poca variabilidad entre ellas y el tamaño de cada una nos muestra que las hay más uniformes, como Sierra

Colorada (menor tamaño de la elipse) o más diversas, como Diadema (mayor tamaño). Los valores se hallan repartidos alrededor eje central del CP1 de manera bastante uniforme. La distribución de puntos respecto al CP2 ubico a las poblaciones de La Esperanza, Sierra Colorada y La Negra mayoritariamente en el cuadrante positivo del gráfico, en cambio las poblaciones de Chubut; Diadema, Cerro Dragón y Dique F. Ameghino que, si bien se distribuyen hacia ambos lados del eje, se ubican más desplazadas hacia los valores negativos del componente. Las poblaciones de Santa Cruz se ubican distribuidas alrededor del eje central.

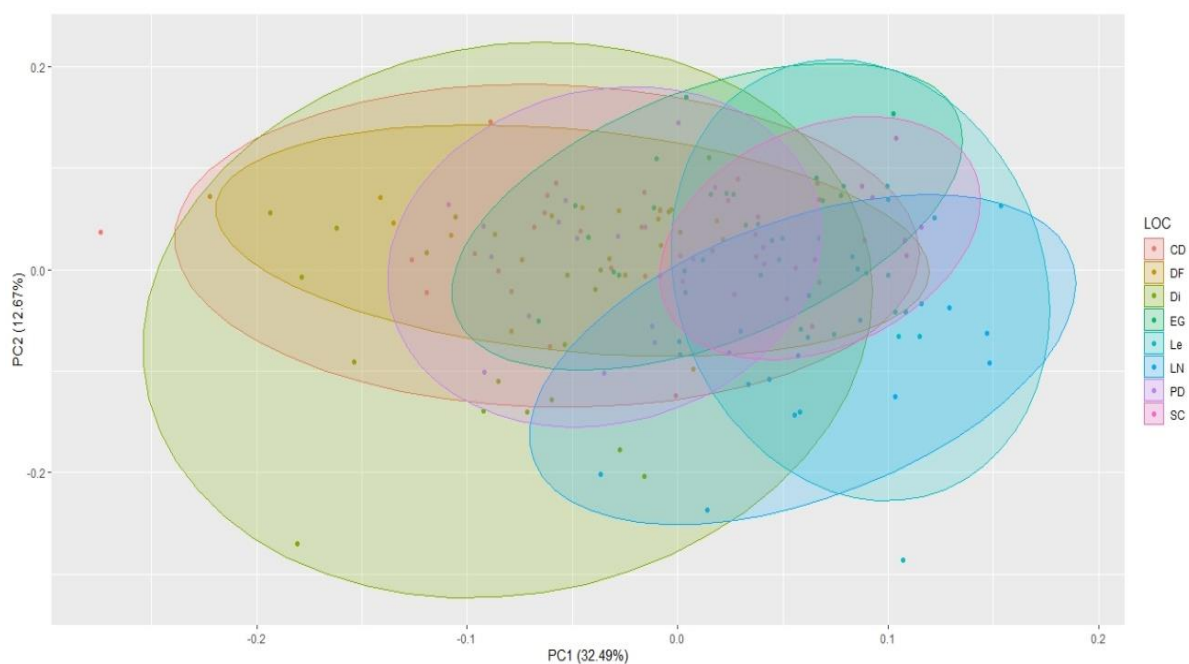


Fig. 49: Gráfico biplot obtenido a partir del Análisis de Componentes Principales de las poblaciones de *P. denudans* considerando los 16 descriptores morfométricos de planta.

15.7 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)

Se pudo corroborar con el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC), basado en los datos morfométricos de las plantas, que no hay estructura en las subpoblaciones. Los resultados de agrupamiento indican el menor BIC para $K=1$, sin embargo el programa solicita la selección de un K mayor o igual a 2 para poder graficar. Al obtener dos grupos y una sola función discriminante (unidimensional) se obtiene un gráfico de densidad de individuos, donde vemos que ambos grupos muestran individuos de todas las subpoblaciones (Fig. 50).

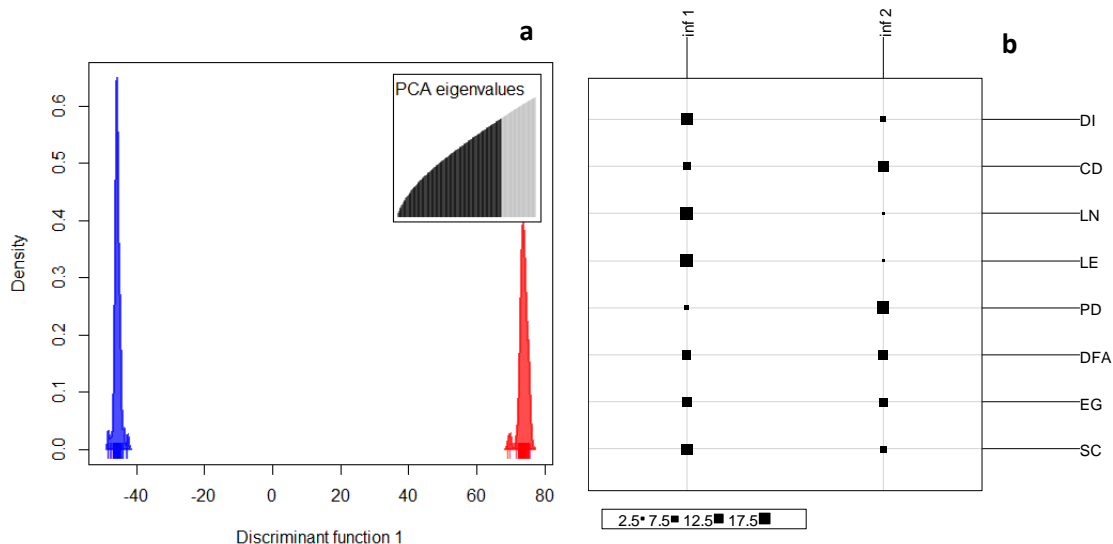


Fig. 50: a) Gráfico unidimensional obtenido a partir del DAPC de las poblaciones de *P. denudans* considerando los 16 descriptores morfométricos de planta. b) Distribución de individuos en cada uno de los grupos obtenidos por DAPC.

16. Marcadores moleculares para la caracterización de las plantas

Del total de Microsatélites o SSR ensayados en el laboratorio, 15 (13 %) están localizados potencialmente en genes neutros; 48 (41,7 %) en genes de estrés abiótico y 52 (45,2 %) en genes involucrados en procesos metabólicos. Amplificaron 37 SSRs (32,17%) de los cuales 8 (21,62%) mostraron polimorfismo y patrones de bandas claras y definidas. Se seleccionaron entonces los ocho SSR polimórficos y de patrones claros, cinco de ellos se correspondieron con SSR funcionales presentes en secuencias de transcriptoma de hoja (denominados ST) y tres a SSR presentes en secuencias genómicas (denominados Mo y GL) (Tabla 15).

Tabla 15. Marcadores SSR (microsatélites) selectos transferidos a *P. denudans*: Se detalla el tamaño esperado según bibliografía, el observado luego de la amplificación en 160 muestras, los motivos de repetición, las secuencias de los oligonucleótidos y la entrada del Gene Bank con la información de las secuencias.

Nombre	Tamaño esperado (bp)	Rango Observado	Motivo repetido	Secuencia Primer 5'-3'	GenBank accession N°	Función
ST11*	177	175-181	AAC ₍₆₎	F: TCGAGATTTTCTTGGGGTTG R: AAATTCCTCTCTCTCCAAA	I-00930d	Motivo Zn finger en una familia de proteínas de membrana en <i>Arabidopsis thaliana</i> . Tipo de Función Molecular: unión a ácidos nucleicos; unión al ión de zinc. Tipo de Componente Celular: intracelular
ST24*	190-198	187-210	AAT ₍₄₎	F: TTGCTTCAGAAAGCTGCTCA R: AACCCTCGAAGATGATGGTG	I-P03211	Secuencia con similitud a una proteína inducible por salinidad, asociada a la membrana. Tipo de Función Molecular: unión.
ST28*	274	258-282	AT ₍₆₎	F: GTTCGAAGAAGTTTTGCGG R: AGGGTTTGGTCAAGCATTG	I-P03408a	Vinculado a senescencia en <i>Arabidopsis thaliana</i> , formando parte de una oxidorreductasa aceptora de oxígeno. Tipo de Proceso Biológico: oxidación reducción; Tipo de Función Molecular: actividad oxidorreductasa
ST73*	260-275	251-277	TTC ₍₆₎	F: CTCCGACAGATTCAGCATCA R: TTCTTTCAAACCTCGCCATCA	I-P10500	Vinculado a estrés salino en <i>Arabidopsis thaliana</i> , codifica una proteína de repetición pentatrípica (PPR). Tipo de Función Molecular: unión
ST89*	280-298	282-297	TAA ₍₄₎	F: TAAGCATTCATAGCCAGCCC R: GACCAGGTCCTGTTTACCGA	S-P1EPIV2	Vinculado a actividad enzimática peroxidasa en <i>Medicago sativa</i> . Tipo de Proceso Biológico: proceso metabólico; respuesta al estrés. Tipo de Función Molecular: unión al ión de hierro; actividad catalítica; actividad antioxidante
GL16**	250-300	260-316	AT ₍₁₆₎	F: GTTGGATTTACGGAAGGGC R: TCAGCTAAGTGCCATACGG	JX136859	
GL24**	260-330	290-316	AC ₍₁₁₎	F: CCTTAATCTCCCTCTCGGCC R: AACCAGGCTCTGCAGAAATG	JX136863	
Mo9***	233	209-211	TG ₍₁₇₎	F: ATTCTCCCTCACATTTTGC R: CATTATGCCAGCCTTTGTTG	AJ879508	

* SSR de *P. alba* (Torales *et al.* 2013); **SSR de *P. alba* y *P. chilensis* (Besega *et al.* 2013); ***SSR de *P. chilensis* y *P. flexuosa* (Mottura *et al.* 2005).

16.1. Diversidad genética de la población global (N=160)

16.1.1 Desequilibrio genotípico de los loci analizados.

Para comprobar que los loci eran independientes entre sí, se evaluó el desequilibrio genotípico. Casi todos los loci resultaron genéticamente independientes entre sí en la población global, salvo para un par (ST24xST89) que solo representó el 0,03% del total de combinaciones posibles, tal como se puede observar en la *Tabla 16*. Para este caso en particular se investigó la posibilidad de ligamiento genético en los genomas de referencia utilizados de *Medicago truncatula* y *Glycine max*. Sólo en *M. truncatula* ambos fragmentos están en el mismo cromosoma, aunque bastante separados y por lo menos a 16Mb y en *G. max* están en cromosomas distintos (<https://phytozome-next.jgi.doe.gov/>). Si bien se trata de genomas de otros géneros, no puede descartarse que se encuentren cercanos en *Prosopis*, pero esta información no está disponible ya que no hay secuencia ensamblada del mencionado genoma.

Tabla 16. Valor p (probabilidad estadística) del desequilibrio genotípico de los loci estudiados en la población general de *P. denudans*, basado en 560 permutaciones, ajustado al 5% nominal =0,0017857143

	p		p
ST11 X ST24	0,63036	ST28 X ST89	0,33036
ST11 X ST28	0,12321	ST28 X Mo9	0,97857
ST11 X ST73	0,75179	ST28 X GL16	0,46250
ST11 X ST89	0,23571	ST28 X GL24	0,80714
ST11 X Mo9	0,50000	ST73 X ST89	0,45893
ST11 X GL16	0,57143	ST73 X Mo9	0,14107
ST11 X GL24	0,23214	ST73 X GL16	0,00714
ST24 X ST28	0,57500	ST73 X GL24	0,72321
ST24 X ST73	0,23571	ST89 X Mo9	0,52500
ST24 X ST89	0,00179*	ST89 X GL16	0,53929
ST24 X Mo9	0,19286	ST89 X GL24	0,09464
ST24 X GL16	0,11250	Mo9 X GL16	0,47857
ST24 X GL24	0,06607	Mo9 X GL24	0,45000
ST28 X ST73	0,81786	GL16 X GL24	0,03571

16.1.2 Variabilidad genética global de los loci analizados

El análisis global de la población total (*Tabla 17*) mostró que la mayoría de los loci SSR analizados fueron muy variables, presentando entre tres y 17 alelos por locus, con un promedio de 9,125 y un total de 73 alelos en los 8 loci estudiados. El mayor valor de la

diversidad estimada mediante el Índice de Shannon (I) se observó en GL16 (2,359) y el menor en ST73 (0,535). En este último caso, el locus correspondería a una proteína vinculada al estrés salino que podría estar conservada en esta especie que está adaptada a condiciones de salinidad. El locus GL16 mostró la mayor cantidad de alelos (Na) con 17 y los loci ST11 y ST89 la menor, con 3. Dado que estos últimos loci corresponden a genes funcionales, es esperable que tengan baja variabilidad cuando posiblemente estén relacionados a la adaptación de la especie a las características del ambiente con estrés. Por ej. el motivo proteico *Zn finger* asignado al término GO del gen que contiene al SSR ST11, tiene como finalidad estabilizar la estructura de las proteínas para llevar a cabo sus funciones biológicas. Del mismo modo, la actividad peroxidasa atribuida al gen que contiene al SSR ST89, está implicada en la descomposición del H₂O₂, por la oxidación de sustratos (como fenoles y antioxidantes), para mitigar el daño producido por las especies reactivas del oxígeno (ROS).

El valor de Riqueza alélica (Rs), estimada sobre un N estandarizado de 140 individuos diploides, osciló entre 17 (GL16) y 2,88 (ST11). El GL16 es el microsatélite que más manifiesta la diversidad genética de la población, y mostró la mayor Heterocigosidad esperada (0,881). La heterocigosidad (Ho, He) fue relativamente alta en todos los loci, con excepción de ST89. Esto podría deberse a que ST89 tenga alelos fijados por selección natural o a la presencia de alelos nulos. Como se muestra posteriormente, resultó significativa la presencia de alelos nulos estimada en varios loci, pero no en ST89, por lo que podemos suponer que tiene alelos fijados. En la mayoría de los casos la Heterocigosis observada (Ho) fue menor que la Heterocigosis esperada (He), la excepción se ve en el Locus ST11, que presentó exceso de heterocigosidad (Fis: -0,114). La He por locus osciló entre 0,881 (GL16) y 0,069 (ST89) y la Ho se encontró entre 0,528 (ST11) y 0,058 (ST89).

El Coeficiente de endogamia (Fis) de la población global fue de 0,385 y significativo, siendo positivo en la mayoría de los loci, con excepción del ST11 (-0,1144) (*Tabla 17*). Los valores positivos pueden ser indicativos de la presencia de alelos nulos y/o existencia del efecto Wahlund (es decir que haya subestructuración de la población global). El valor de FIS más alto fue ST73 (0,1466), por lo que los déficit de heterocigosis respecto del equilibrio Hardy-Weinberg (EHW) fueron leves en todos los casos.

Dados estos resultados, se realizó un análisis exploratorio para estimar la presencia de alelos nulos (Null), porque el carácter recesivo de los alelos nulos, puede inducir una estimación errónea en la determinación de los genotipos individuales respecto de la heterocigosis de los alelos que sí amplifican. Se utilizó el programa INEst, tomando *nfb* como modelo que manifestó mejor ajuste (menor DIC y que incluye la presencia de alelos nulos, endogamia y errores de amplificación, resultando significativos en todos los loci, con excepción del locus ST73.

Tabla 17. Estadísticos poblacionales de los 8 SSR en la población global de *P. denudans*. Referencias: N= número de individuos, Na= número de alelos diferentes; I= Índice de Shannon; Ho= Heterocigosis observada; He= Heterocigosis esperada; Rs= Riqueza alélica (N=140), Fis: Coeficiente de endogamia de Wright (1-Ho/He) y Null: frecuencia de alelos nulos. * indica significativo.

Locus	N	Na	I	Ho	He	Rs (Fstat) (N=140)	Fis	Null INEst- IMM (nfb)
ST11	159	3	0,681	0,528	0,472	2,881	-0,1144	0,0248*
ST24	149	12	1,575	0,315	0,703	11,936	0,1275*	0,2565*
ST28	154	13	1,631	0,390	0,652	12,976	0,1433*	0,1659*
ST73	160	7	0,535	0,213	0,237	6,733	0,1466	0,031
ST89	154	3	0,171	0,058	0,069	2,992	0,1193	0,1442*
Mo9	158	6	1,139	0,449	0,560	6,00	0,1137*	0,0673*
GL16	140	17	2,359	0,321	0,881	17,00	0,1097*	0,3394*
GL24	160	12	2,033	0,456	0,843	11,976	0,1205*	0,1573*
Valores Promedio Fis=cálculo global		9,125	1,265	0,341	0,554		0,385*	

Las estimaciones resultaron en valores bajos (<0,07) para los loci ST11, ST73 y Mo9, valores intermedios (< 0,20) para ST28, ST89 y GL24 y altos para ST24 y GL16 (>0,25) (Tabla 17). Corresponde ampliar el análisis de alelos nulos por subpoblación para evaluar si es éste el efecto responsable de la falta de EHW poblacional que se observa y se describe a continuación.

16.2. Diversidad genética de las Subpoblaciones (N=20 c/u)

Se realizó el análisis de diversidad genética considerando a cada una de las 8 subpoblaciones geográficas donde se tomaron las muestras como unidades separadas, si bien no se puede descartar la existencia de flujo génico, considerando el tipo de reproducción y las condiciones climáticas de la Patagonia, y a pesar de las grandes distancias geográficas entre ellas.

16.2.1 Desequilibrio genotípico

En el análisis de Desequilibrio genotípico de cada una de las subpoblaciones no se detectaron pares de loci en desequilibrio genotípico significativos, sugiriendo que éstos son genéticamente independientes en cada subpoblación (Tabla 18).

Tabla 18. Valores de p (probabilidad estadística) para el desequilibrio genotípico de los loci estudiados en las subpoblaciones de *P. denudans*, basado en 560 permutaciones, ajustado al 5% nominal =0,00179.

	LN	LE	SC	DFA	DI	CD	EG	PD	All
ST11 X ST24	0,84286	0,66473	0,9808	0,88951	0,39844	0,4567	1	0,07879	0,87433
ST11 X ST28	0,08482	0,49442	0,96339	0,12366	0,0183	0,32879	0,01875	0,29509	0,01004
ST11 X ST73	0,31719	0,37344	0,93371	0,53438	NA	0,46161	1	0,6317	0,71942
ST11 X ST89	1	NA	NA	NA	0,00402	NA	0,62679	NA	0,00848
ST11 X Mo9	0,31429	100.000	0,49777	0,58638	0,0558	0,18705	0,81071	0,15982	0,34531
ST11 X GL16	0,40089	0,30915	0,59732	0,61004	0,78616	0,55536	0,22612	100.000	0,49353
ST11 X GL24	0,83973	100.000	100.000	0,4875	0,48304	0,50446	0,35982	0,73281	0,82522
ST24 X ST28	0,69196	0,90714	0,41674	0,7183	0,04263	0,40156	0,83371	0,68504	0,58884
ST24 X ST73	0,56228	0,77411	0,29777	0,50022	NA	0,21004	100.000	0,76987	0,74308
ST24 X ST89	1	NA	NA	NA	0,13125	NA	0,11205	NA	0,04844
ST24 X Mo9	0,94107	0,46607	0,6971	0,31406	0,89442	0,3096	0,09554	0,55737	0,41161
ST24 X GL16	0,13906	0,97522	0,00223	0,36696	0,07612	1	0,4221	0,83147	0,05804
ST24 X GL24	0,23795	0,35982	0,90268	0,96362	0,54732	0,69375	0,27522	0,4029	0,43036
ST28 X ST89	0,20201	NA	NA	NA	0,01518	NA	0,96027	NA	0,26228
ST28 X Mo9	0,89018	0,99263	0,73125	0,81205	0,04777	0,76272	0,59464	0,73862	0,90313
ST28 X GL16	1	0,82433	1	0,17768	0,04665	1	0,38482	0,15848	0,42188
ST28 X GL24	0,88125	0,81094	0,14911	0,64978	0,40938	0,10871	0,97366	0,18728	0,4058
ST73 X ST28	0,51384	0,92165	0,8846	0,79665	NA	1	0,22254	0,6058	0,92455
ST73 X ST89	0,19821	NA	NA	NA	NA	NA	0,68415	NA	0,28504
ST73 X Mo9	0,27746	0,55156	0,91652	0,78817	NA	0,18504	1	0,28996	0,75045
ST73 X GL16	0,20089	0,42433	0,82813	0,81964	NA	0,44063	0,18906	0,96362	0,38237
ST73 X GL24	0,86339	0,67121	0,37009	0,47076	NA	0,84799	0,83571	0,9346	0,91942
ST89 X Mo9	1	NA	NA	NA	0,00737	NA	0,6654	NA	0,09955
ST89 X GL16	0,74598	NA	NA	NA	0,35737	NA	0,24955	NA	0,30871
ST89 X GL24	0,35067	NA	NA	NA	0,22879	NA	0,02723	NA	0,0221

Mo9 X GL16	0,23192	0,93638	0,77656	0,34621	0,34152	0,59754	0,34531	0,35156	0,24554
Mo 9 X GL24	0,33817	0,60804	0,80335	0,23951	0,32857	0,9942	0,79576	0,33482	0,61629
GL16 X GL24	0,16004	0,38638	0,88728	0,76563	0,28638	100.000	0,04308	0,42768	0,07746

16.2.2 Variabilidad genética

En la *Tabla 19* se muestran los estadísticos calculados para evaluar la diversidad genética para cada subpoblación con el conjunto de loci analizado.

Tabla 19. Valores de diversidad considerando a los 8 loci por subpoblación geográfica. Referencias: %P: Porcentaje de loci polimórficos; Rs= Riqueza alélica (N: 13); No. Alelos Privados; I= Índice de Shannon promedio; He= Heterocigosidad esperada promedio; Ho= Heterocigosidad observada promedio; Fis= Coeficiente de endogamia de Wright (1-Ho/He), DIC Modelo de mejor ajuste Inest para estimación de la presencia de alelos nulos, *Valores Significativos.

Población	LN	LE	SC	DFA	Di	CD	EG	PD
%P	100	87,5	87,5	87,5	87,5	87,5	100	87,5
Rs (N=13)	28,027	32,012	37,78	36,658	34,303	34,313	34,272	32,162
No. Alelos Privados	0	0	3	5	0	4	3	2
I	0,863	0,950	1,059	1,070	1,032	1,060	1,004	0,983
He	0,466	0,483	0,504	0,523	0,510	0,534	0,510	0,508
Ho	0,332	0,335	0,373	0,282	0,428	0,406	0,315	0,250
Fis global	0,311*	0,329*	0,287*	0,480*	0,186*	0,265*	0,405*	0,528*
DIC-Modelo de mejor ajuste InEst	<i>nf</i> 504,03	<i>n</i> 562,99	<i>n</i> 600,43	<i>nf</i> 610,41	<i>nb</i> 603,14	<i>nf</i> 625,75	<i>nfb</i> 592,92	<i>nf</i> 537,32

Se observa que el porcentaje de loci polimórficos (%P) fue muy elevado en todas las poblaciones (87,5-100%). La mayoría de los loci resultó polimórfico en todas las subpoblaciones; las excepciones fueron el ST73 en Diadema y el ST89, que resultó monomórfico para cinco de las ocho subpoblaciones.

La riqueza alélica (Rs), evaluada sobre un N de 13 individuos por subpoblación, mostró valores similares en tres subpoblaciones (Diadema, Cerro Dragón y El Guadal), siendo menor en La Negra con 28,027 alelos y mayor en Sierra Colorada, con 37,78 alelos (*Tabla 19*). Expresados por alelo y por subpoblación fluctuaron desde un mínimo de 1 (ST89-ST73) hasta un máximo de 10,422 (ST28) (*Tabla 20. Fig. 51*). Al realizar un ANOVA (*Kruskal-*

Wallis) para comparar la Rs entre subpoblaciones, no se encontraron diferencias significativas entre ellas, si bien la población que presentó mayor Rs promedio fue Sierra Colorada (4,722) y la menor fue para La Negra (3,503), al igual que los valores totales de alelos (37,78 y 28 respectivamente) (Tabla 19).

Tabla 20. Riqueza Alélica (Rs) por marcador y población. N: 13 estandarizado. Rt: riqueza alélica total.

Locus	LN	LE	SC	DFA	Di	CD	EG	PD	Rt
ST11	2,000	2,000	2,000	2,000	2,000	2,650	2,000	2,000	2,082
ST24	2,000	2,974	4,921	4,647	5,879	5,681	4,778	2,963	6,296
ST28	7,027	5,482	10,422	6,436	7,035	5,899	6,130	6,428	7,421
ST73	1,989	2,613	4,796	3,417	1,000	2,883	1,963	1,989	2,949
ST89	1,650	1,000	1,000	1,000	1,999	1,000	2,900	1,000	1,715
Mo9	3,530	4,763	4,835	4,610	3,960	2,000	4,628	4,496	4,486
GL16	5,298	7,000	6,926	7,413	7,134	9,212	5,647	7,000	10,09
GL24	4,533	6,180	2,880	7,135	5,296	4,988	6,226	6,286	7,870
Promedio DS	3,503 (±1,96)	4,001 (±2,15)	4,722 (±2,97)	4,582 (±2,35)	4,287 (±2,4)	4,289 (±2,67)	4,284 (±1,76)	4,020 (±2,34)	5,363

Se encontraron 17 alelos privados o exclusivos en cinco de las subpoblaciones (23,28 % del total de alelos registrados) (Tabla 19), alcanzando un máximo de 5 en la subpoblación Dique F. Ameghino, seguida de 4 en Cerro Dragón, 3 en Sierra Colorada y El Guadal y 2 en Puerto Deseado. Las poblaciones que no presentaron alelos exclusivos fueron La Negra, La Esperanza y Diadema; las dos primeras además se ubicaron entre las de menor riqueza alélica.

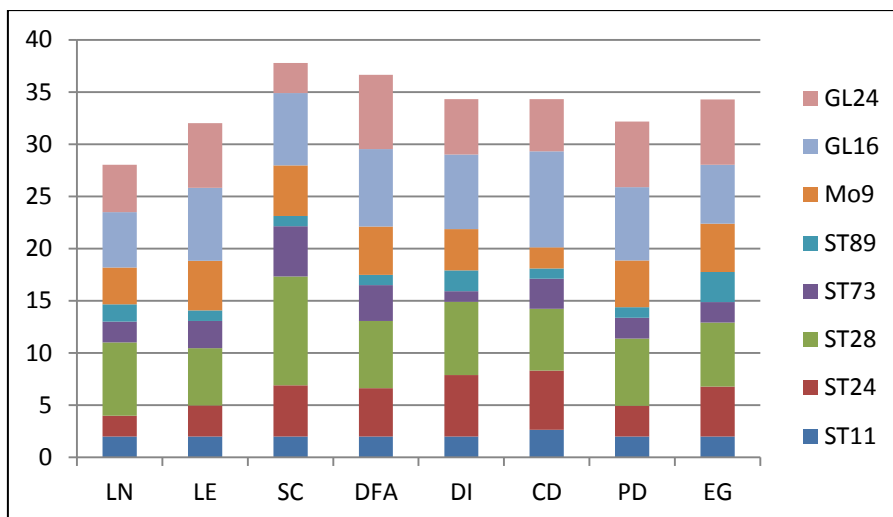


Fig. 51: Riqueza alélica (Rs) expresada por locus y por población.

Dado que los vientos predominantes en la región son O-E, estas dos subpoblaciones podrían estar aportando material genético (polen o semillas) al resto para contribuir a su mayor diversidad, ya que son las que se encuentran ubicadas más hacia el oeste, y por lo tanto, perderían la exclusividad de poseer alelos privados. En el mismo sentido la mayor riqueza alélica de Sierra Colorada y Dique F. Ameghino podría ser resultado de estar recibiendo, además, material genético de La negra y La Esperanza cuando hay vientos provenientes del NO. Los loci ST24 y GL16 fueron los que presentaron el mayor número de alelos exclusivos (cinco), el resto de loci sólo registró uno, dos o ninguno (Tabla 21).

Tabla 21. Pesos Moleculares de los Alelos privados expresados por locus y por población.

Locus/Población	SC	DFA	CD	EG	PD
ST11			175		
ST24	210	208	192	189-206	
ST28	278				
ST73	262	251			
ST89				297	
GL16		260-284	314-316		286
GL24		310			306

El Índice de Shannon (I) mostró a La Negra, como la población con menor diversidad (0,863) y a Dique F. Ameghino con el mayor valor (1,07), sin embargo, Cerro Dragón, Sierra Colorada, Diadema y El Guadal también mostraron valores semejantes muy cercanos a 1 (Tabla 19). La Heterocigosidad esperada (He) osciló entre 0,466 en La Negra y 0,534 en Cerro Dragón. Los valores promedio de Heterocigosidad observada (Ho) por subpoblación variaron entre 0,250 (Puerto Deseado) y 0,428 (Diadema) y, en todos los casos, se observó una disminución respecto de la He. Se puede apreciar una gradación de mayor diversidad genética hacia el este, entre las subpoblaciones del norte de Patagonia, puesta de manifiesto por la Riqueza alélica, el índice de Shannon, la He y Ho. Esta mayor variabilidad podría ser producto del arrastre de material genético por parte de los fuertes vientos con predominio oeste-este.

De acuerdo a los cálculos globales de los índices de Fijación (Fis) de cada subpoblación, según el EHW (Tabla 19), los valores fueron positivos y significativos, desde 0,528 en la población de Puerto Deseado hasta 0,186 en Diadema. La mayoría presentó valores mayores de 0,25; lo que indicaría exceso de homocigosis en estas poblaciones. No obstante, dado que puede existir sobrestimación por presencia de alelos nulos, éstos fueron estimados para cada locus en cada población y se detallan posteriormente.

Para determinar la presencia de alelos nulos, se corrió el programa INEst, para cada población, con los distintos modelos que ofrece el programa. El modelo completo (*nfb*) considera existencia de alelos nulos (*n*), de endogamia (*f*) y fallas de genotipado (*b*). En el modelo (*nb*) se descarta la presencia de endogamia. Según Chybicki (2017) el mejor modelo es aquel con el menor valor de información en el criterio de desvío (DIC, cf. Spiegelhalter *et al.* 2002) (Tabla 19); si es el modelo completo (*nfb*) el que se ajusta mejor a los datos respecto del modelo *nb*, la endogamia debe considerarse como el componente más significativo del modelo y, por tanto, explica gran parte del valor positivo observado de Fis.

Considerando esta información, no todas las subpoblaciones manifestaron ser endogámicas. En el caso de Diadema, La Esperanza y Sierra Colorada la endogamia no fue significativa, siendo la presencia de alelos nulos la causa principal del déficit de heterocigosis esperada. En cambio en La Negra, Dique F. Ameghino, Cerro Dragón, El

Guadal y Puerto Deseado tanto los alelos nulos como la endogamia fueron responsables del déficit de heterocigosis esperada (Tabla 19).

16.2.3 Análisis de FIS

Se analizaron los valores de H_o y H_e en cada población. Si bien la H_o fue menor que la H_e en cada una de las poblaciones y por lo tanto los valores de Fis fueron positivos (Tabla 19), cuando se analizaron los valores de Fis por locus y por población (Tabla 22), su grado de significancia respecto del apartamiento del EHW, fue variable. Por ejemplo, Dique F. Ameghino y Puerto Deseado, presentaron cuatro loci con déficit de heterocigosis significativo. El Guadal mostró dos loci que se apartaron del equilibrio de manera significativa y el resto de las poblaciones solo presentó un locus fuera del EHW. El locus que presentó mayor déficit de heterocigosis fue GL16, en seis de las ocho poblaciones, seguido de GL24, en cuatro de las ocho poblaciones.

Tabla 22. Valores de Fis: Coeficiente de endogamia poblacional. * Indica valores significativos.

Locus	LN	LE	SC	DFA	Di	CD	EG	PD
ST11	-0,077	-0,166	-0,462	0,069	-0,31	-0,188	-0,1	0,123
ST24	0,698	0,735	0,387	0,654*	0,514	0,414*	0,248	0,661*
ST28	0,325	0,242	0,217	0,733*	0,118	0,414	0,408	0,838*
ST73	-0,086	-0,063	-0,118	-0,067	NA	0,403	-0,056	-0,086
ST89	0	NA	NA	NA	-0,152	NA	0,475	NA
Mo9	0,291	0,054	0,126	0,145	0,271	0,286	0,147	0,296
GL16	0,544*	0,357	0,84*	0,829*	0,425*	0,423	0,930*	0,542*
GL24	0,175	0,623*	0,521	0,451*	-0,07	-0,007	0,609*	0,697*
Total	0,311	0,329	0,287	0,48	0,186	0,265	0,405	0,528

La presencia de alelos nulos se calculó en cada población de acuerdo al mejor modelo evaluado en INEst (Tabla 19) y se detallan en la Tabla 23. La frecuencia media estimada de alelos nulos fue de 0,1138 y osciló entre 0,0123 para ST11 y 0,4961 para GL16 resultando significativa en seis de ocho loci; ST11, ST24, ST28, Mo9, GL16 Y GL24 para alguna o varias subpoblaciones. Dados estos resultados, se corrigieron los Fis utilizando INEst.

Tabla 23. Frecuencia de Alelos nulos por locus por población, estimado según el mejor modelo de ajuste de IIM (Individual Inbreeding Model)(INEst2.2). * Indica valores significativos.

LOCUS	LN	LE	SC	DFA	DI	CD	EG	PD
ST11	0,0123	0,0448	0,0316	0,0874*	0,0326	0,0426	0,0324	0,0272
ST24	0,18*	0,3061*	0,2609*	0,2033*	0,1924*	0,1761*	0,1611	0,0557
ST28	0,0276	0,0638	0,0512	0,2045*	0,1266	0,1016	0,0532	0,2499*
ST73	0,0219	0,067	0,0451	0,0421	0	0,1075	0,0487	0,0305
ST89	0,0244	0	0	0	0,0454	0	0,2483	0
Mo9	0,0221	0,0515	0,0686	0,0295	0,0895	0,2521*	0,0345	0,0261
GL16	0,0521	0,1791*	0,4961*	0,1314	0,1393*	0,2816*	0,3324*	0,339*
GL24	0,0141	0,2161*	0,1527	0,0466	0,0263	0,0362	0,1122	0,0698

El valor corregido de Fis por locus por población (con 50.000 permutaciones) se hizo utilizando el modelo de endogamia individual IIM y los mejores modelos de ajuste de datos para cada población y se detallan en la *Tabla 24*. Los valores de Fis cayeron en gran medida cuando el efecto distorsionador de alelos nulos fue suprimido en la mayoría de las poblaciones. Aunque algunas todavía mostraron un exceso de homocigosis respecto de lo esperado no obstante las correcciones, esto sugiere que la endogamia es un fenómeno que ocurre en estas poblaciones y que ajustaron mejor a modelos con endogamia (modelo *nfb*: El Guadal y al modelo *nf*: La Negra, Dique F. Ameghino, Cerro Dragón y Puerto Deseado). Se pudo apreciar que un 25% de los loci presentó Fis corregidos superiores a 0,25, que se encuentran especialmente en las poblaciones anteriormente citadas, el 15,6% mostró Fis con valores medios entre 0,15-0,25, el 9,3% fue bajo (0,5-0,15) y el 25% fue despreciable (< 0,5). Aparentemente las poblaciones La Esperanza, Sierra Colorada y Diadema no presentaron endogamia.

Tabla 24. Valores de Fis (Índice de fijación) sin corregir (s/c) y con corrección (c/c) utilizando el mejor modelo de distribución al que ajustan-INEst, para cada locus y cada subpoblación de *P. denudans*. (n: considera existencia de alelos nulos, f: endogamia y b: fallas de genotipado; NA: no disponible).

Locus	LN (nf)		LE (n)		SC (n)		DFA (nf)		Di (nb)		CD (nf)		EG (nfb)		PD (nf)	
	Fis s/c	Fis c/c	Fis s/c	Fis c/c	Fis s/c	Fis c/c	Fis s/c	Fis c/c	Fis s/c	Fis c/c	Fis s/c	Fis c/c	Fis s/c	Fis c/c	Fis s/c	Fis c/c
ST11	-0,077	-0,135	-0,166	-0,231	-0,462	-0,478	0,069	0,060	-0,31	-0,327	-0,188	-0,178	-0,1	-0,153	0,123	0,062
ST24	0,698	0,328	0,735	0,006	0,387	0,008	0,654*	0,379	0,514	0,242	0,414*	0,102	0,248	0,191	0,661*	0,533
ST28	0,325	0,274	0,242	0,157	0,217	0,126	0,733*	0,468	0,118	0,113	0,414	0,214	0,408	0,390	0,838*	0,507
ST73	-0,086	-0,006	-0,063	0,051	-0,118	0,073	-0,067	0,237	NA	NA	0,403	0,166	-0,056	0,042	-0,086	0,080
ST89	0	0,186	NA	NA	NA	NA	NA	NA	-0,152	-0,130	NA	NA	0,475	0,281	NA	NA
Mo9	0,291	0,347	0,054	0,015	0,126	0,014	0,145	0,150	0,271	0,170	0,286	0,053	0,147	0,121	0,296	0,315
GL16	0,544*	0,424	0,357	0,036	0,84*	0,053	0,829*	0,536	0,425*	0,266	0,423	0,169	0,930*	0,240	0,542*	0,436
GL24	0,175	0,139	0,623*	0,039	0,521	0,073	0,451*	0,374	-0,07	-0,095	-0,007	-0,081	0,609*	0,329	0,697*	0,547

16.2.4 Diferenciación molecular entre subpoblaciones

El análisis de AMOVA (Tabla 25) entre las ocho subpoblaciones empleando todos los SSR (Varianza entre poblaciones respecto de la Varianza total), resultó en un bajo valor de *PhyPT*, si bien fue altamente significativo (*PhyPT*: 0,092; $p < 0,001$). *Phy* es considerado el estimador estadístico adecuado para marcadores codominantes, semejante al estadístico F. La mayor variabilidad se registró dentro de las poblaciones, entre los individuos, con el 91% y sólo el 9% se explicó entre poblaciones.

Tabla 25. Variabilidad de *P. denudans* (AMOVA) utilizando todos los marcadores SSR. (gl: grados de libertad, SC: suma de cuadrados, MC: media cuadrática, Var.Est.: Varianzas estimadas)

	gl	SC	MC	Var. Est.	% total Varianza
Entre Poblaciones	7	119,679	17,097	0,572	9%
Dentro Poblaciones	152	859,515	5,655	5,655	91%
Total	159	979,195		6,227	100%

A partir del *PhyPT* se estimó un Número de migrantes (N_m) global de 2,47 por generación, sugiriendo, al tener valores $1 < N_m < 4$, que estas poblaciones estarían conectadas y pudiendo evolucionar sólo en respuesta a presiones selectivas (Trexler 1988). Por otro lado, se calculó una matriz triangular de *PhyPT* entre pares de poblaciones (Tabla 25). Del análisis entre pares de poblaciones se detectó diferenciación genética significativa entre la mayoría de ellas (Tabla 26), sin embargo, esa diferencia fue escasa ($PhyPT \leq 0,15$) (Wright 1978) en el 84,6% de los casos y ninguna presentó gran diferenciación genética ($PhyPT > 0,25$). Hubo moderada diferenciación ($0,15 < PhyPT \leq 0,25$) entre cuatro pares de poblaciones, todas ellas referidas a Sierra Colorada respecto de: Diadema (*PhyPT*: 0,194), La Negra (*PhyPT*: 0,180), Cerro Dragón (*PhyPT*: 0,153) y La Esperanza (*PhyPT*: 0,152).

Tabla 26. Matriz triangular PhyPT comparando la diferenciación genética entre las ocho poblaciones geográficas. * Valores significativos. Se resaltan los valores >0,15.

	LN	LE	SC	DFA	DI	CD	EG	PD
LN	0,000							
LE	0,000	0,000						
SC	0,180*	0,152*	0,000					
DFA	0,080*	0,041*	0,113*	0,000				
DI	0,109*	0,075*	0,194*	0,109*	0,000			
CD	0,085*	0,061*	0,153*	0,098*	0,059*	0,000		
EG	0,086*	0,045*	0,099*	0,003	0,101*	0,098*	0,000	
PD	0,047*	0,033*	0,149*	0,064*	0,128*	0,089*	0,079*	0,000

Por otro lado, dado que se observó la presencia de alelos nulos, se utilizó el programa *FreeNA* para estimar el valor de F_{ST} de a pares (Wright 1965) con la corrección para la existencia de alelos nulos ENA (Excluding Null Alleles) (Chapuis & Estoup 2007). Los valores de F_{ST} obtenidos con la corrección para alelos nulos fueron levemente menores que aquellos estimados sin considerar la corrección, ya que la media se redujo de 0,0937 a 0,0549 con la corrección ENA. En todos los casos los resultados fueron significativos, aunque con escasa diferenciación genética ($\leq 0,15$) (Wright 1978), llegando incluso a ser despreciables ($< 0,05$) el 46,42% (Tabla 27), confirmando así la baja diferenciación genética entre poblaciones y concordando los valores más altos con los datos sin corregir.

Tabla 27. Valores significativos de F_{ST} con corrección ENA para alelos nulos (FreeNA). Se resaltan los valores >0,1.

	LN	LE	SC	DFA	DI	CD	EG	PD
LN	0,000							
LE	0,006	0,000						
SC	0,101	0,079	0,000					
DFA	0,046	0,024	0,070	0,000				
DI	0,058	0,040	0,116	0,073	0,000			
CD	0,051	0,038	0,090	0,067	0,041	0,000		
EG	0,047	0,025	0,062	0,010	0,060	0,066	0,000	
PD	0,030	0,021	0,084	0,030	0,084	0,064	0,042	0,000

Teniendo en cuenta todos los loci y las ocho poblaciones con la corrección ENA, el valor de F_{ST} fue 0,055 -vs- $PhyPT$ 0,09 sin corrección. Los valores de F_{ST} oscilaron entre 0,036 y 0,073 con corrección para alelos nulos -vs- valores de $PhyPT$ entre 0,06 y 0,11 sin corrección. Si consideramos que todas las poblaciones registraron algunos valores de alelos nulos $>0,20$ (Tabla 23) y presentaron escasa diferencia de F_{ST} con y sin corrección ENA, podríamos decir que el efecto de los alelos nulos en los patrones de estructura genética de las poblaciones sería poco importante por lo que este conjunto de marcadores puede utilizarse para evaluar la diversidad genética y estructura de la población en el sistema estudiado.

El número de migrantes (N_m) entre pares de poblaciones (Tabla 28), que refleja el flujo génico histórico (no el que está ocurriendo en el presente) se estimó a partir de valores de $PhyPT$. Todos los pares de poblaciones analizados resultaron con valores $N_m > 1$, lo que indicaría, de acuerdo con Wright (1969), que el flujo génico sería suficiente para contrarrestar la diferenciación genética debida a la deriva génica. Según Trexler (1988) valores $1,0 > N_m > 4,0$ indican que las poblaciones locales conectadas pueden evolucionar sólo en respuesta a presiones selectivas y valores $> 4,0$ lo atribuyen a panmixia.

Este alto flujo génico entre algunas poblaciones sería el responsable de que haya una diferenciación tan baja entre ellas (9%) (Tabla 25) y explica el prácticamente ausente aislamiento por distancia.

Tabla 28. Número de migrantes N_m , basados en valores $PhyPT$ (GenAlEx 6.5), entre pares de poblaciones.

** Indica que el valor es significativo.*

	LN	LE	SC	DFA	DI	CD	EG	PD
LN	0,000							
LE	1478,375*	0,000						
SC	1,136	1,393	0,000					
DFA	2,893	5,845	1,964	0,000				
DI	2,046	3,092	1,040	2,034	0,000			
CD	2,704	3,847	1,384	2,309	3,966	0,000		
EG	2,644	5,257	2,284	90,316*	2,237	2,307	0,000	
PD	5,069	7,350	1,431	3,657	1,697	2,563	2,907	0,000

Dado que los vientos en la región patagónica son permanentes y muy fuertes, predominantemente del Oeste; con mayor ocurrencia del Sudoeste durante la primavera y el verano (en coincidencia con la floración) y, con menor incidencia, del Oeste-Noroeste, es que presume que este es el factor principalmente responsable del alto flujo génico, llevando una lluvia de polen que podría fecundar flores de otras localizaciones (Fig. 53).

La mayor conectividad se encontró entre La Negra y La Esperanza (1478,375), si bien estas poblaciones no son las más cercanas en cuanto a distancia geográfica; si tienen una ubicación ideal para que La Esperanza reciba el flujo génico de La Negra, por el aporte de los intensos vientos provenientes del Oeste-Noroeste (Fig. 52-a). El Dique F. Ameghino recibe flujo tanto del norte como del sur, por eso mostraría una de las mayores Riquezas alélicas medias (Tabla 21).

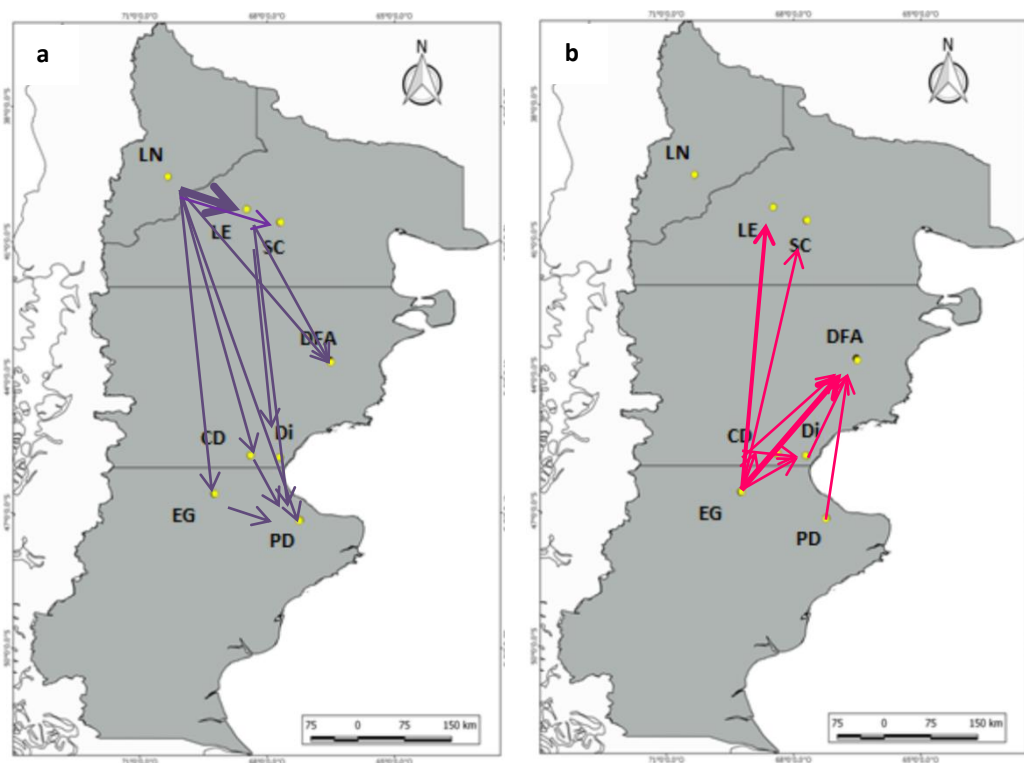


Fig. 52: Representación del Flujo génico entre subpoblaciones indicado según la dirección de los vientos de Oeste predominantes en la Patagonia, a) NorOeste y b) SurOeste.

No obstante la baja diferenciación obtenida por AMOVA entre las subpoblaciones geográficas, se llevó adelante otro análisis para determinar la posible estructuración genética del conjunto total individuos evaluados. Se realizó un DAPC en el que se

consideraron siete de los ocho SSRs utilizados (Fig. 54 y 55). No se incluyó GL16 porque mostró significativa presencia de alelos nulos con frecuencias $> 0,25$ en cuatro de las ocho subpoblaciones, que mostraron endogamia y mantuvo altos valores a pesar de la corrección de Fis por alelos nulos, por InEst.

16.2.5 Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC)

El análisis de DAPC (sin suministrar información geográfica previa) mostró que el mejor número de grupos fue $K=9$ (Fig. 53), reteniendo 49 componentes principales (PCs) y siete funciones discriminantes (dimensiones) (Fig. 54-a). El diagrama de dispersión (Fig. 54-a) se basa en las dos primeras funciones discriminantes que explican el 55,3 % (30,1 % y 25,2 % respectivamente). En este gráfico cada punto representa un individuo y cada color la pertenencia a un grupo genético específico. La línea negra que une los centroides de los distintos grupos muestra cuales sub-poblaciones son más cercanas entre sí.

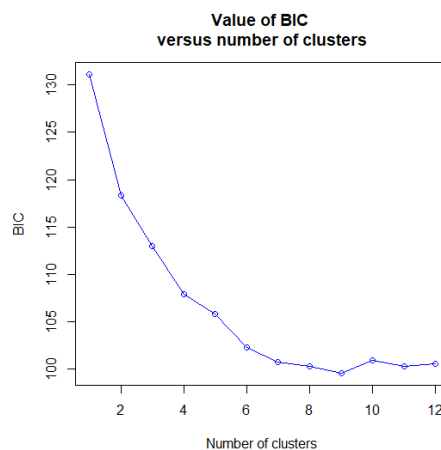


Fig. 53: Curva donde se establece el número más probable de grupos genéticos ($K=9$) según el criterio de información bayesiano (BIC) para los diferentes números de grupos.

Los nueve Grupos genéticos se ven distribuidos en cuatro conjuntos, separados por los dos ejes principales; el Grupo 1 y el Grupo 4 separados por el PC1 de dos conglomerados; uno formado por el solapamiento de los Grupos 2, 3, 5 y 7 y otro con los Grupos 6, 8 y 9 (Fig. 54). El Grupo 5 se encuentra en una posición intermedia respecto del PC1. El PC2 separa el Grupo 1 y el conglomerado integrado por 6, 8 y 9 del Grupo 4 y el bloque 3, 5 y 7. Con excepción del Grupo 1, todos los Grupos genéticos están integrados por individuos de varias subpoblaciones, entre 3 y 7 (Fig. 54-b). Los grupos 1,3 y 7 tienen una composición

mayoritaria de las subpoblaciones Cerro Dragón, Diadema y El Guadal, respectivamente, siendo este último el que contempla más genotipos de una única región geográfica. La gran dispersión de Grupos genéticos en todas las subpoblaciones nos da una idea de la ausencia de fragmentación de esta población y de la amplitud del flujo génico.

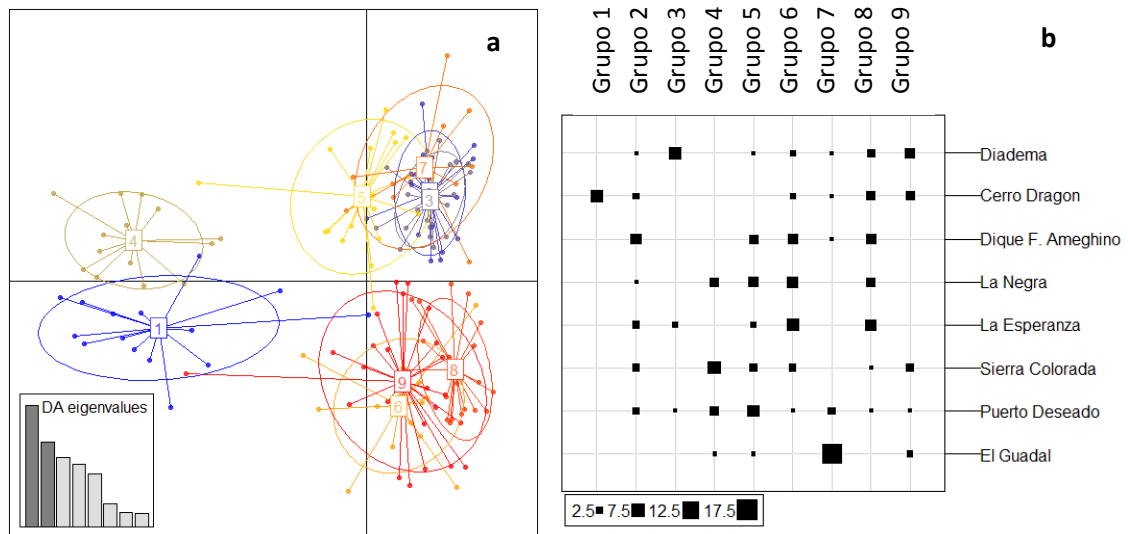


Fig. 54: a) Gráfico de dispersión del análisis discriminante de componentes principales (DAPC) de individuos utilizando siete SSR reteniendo 49 componentes principales (PCs) y siete funciones discriminantes (dimensiones) con subgrupos genéticos inferidos. El gráfico de dispersión muestra solo las primeras dos PCs del análisis DAPC explicando el 55,3 % de la variación. b) Asignación de individuos a las poblaciones inferidas K-means. *El tamaño de los cubos negros es proporcional al número de individuos asignados a la población inferida.

En el segundo análisis, los agrupamientos se definieron a priori según la geolocalización de los individuos. En este caso también se retienen 49 componentes principales y siete funciones discriminantes (dimensiones). El diagrama de dispersión (**Fig. 55-a**) se basa en las dos primeras funciones discriminantes que explican el 59,01 % (38,03 % y 20,98 % respectivamente). Muestra ocho Grupos genéticos, siete de ellos con mucho solapamiento y uno apartado (Grupo 8) (**Fig. 55-b**). El PC1 separa los Grupos 1, 3, 4, 5 y 6 de 2 y 8 y el PC2 muestra separación de los Grupos 1, 2, 3 de 5, 6, 7 y 8, siendo intermedia la posición del Grupo 4.

Cada grupo genético tiene predominancia de una subpoblación con mezcla de componentes genéticos de otras. El Grupo 4 (Fig. 55-a) aparece como el más disperso, está formado principalmente por individuos de la población La Negra, pero cuenta con individuos de todas las subpoblaciones. El Grupo 3 (Fig. 55-a) se ubica 2° en cuanto a dispersión, tiene predominio de individuos de la población Dique F. Ameghino pero cuenta con componentes de siete poblaciones, exceptuando a El Guadal (Fig. 55-b). En el otro extremo tenemos el Grupo 1 (Fig. 55-a), es el que presenta menor dispersión, ya que se encuentra representado exclusivamente en individuos de la población Diadema.

Como puede apreciarse en la Fig. 55-b, El Guadal, concuerda con el análisis sin inclusión de la información geográfica, y es la población que presenta menor diversidad, con representación de dos grupos genéticos (Fig. 55-b). Sierra Colorada y Puerto Deseado serían las poblaciones con mayor diversidad genética, con cinco grupos representados (Fig. 55-b). Lo que volvemos a apreciar es que hay una gran dispersión genética en todas las subpoblaciones, corroborando nuevamente el alto flujo génico.

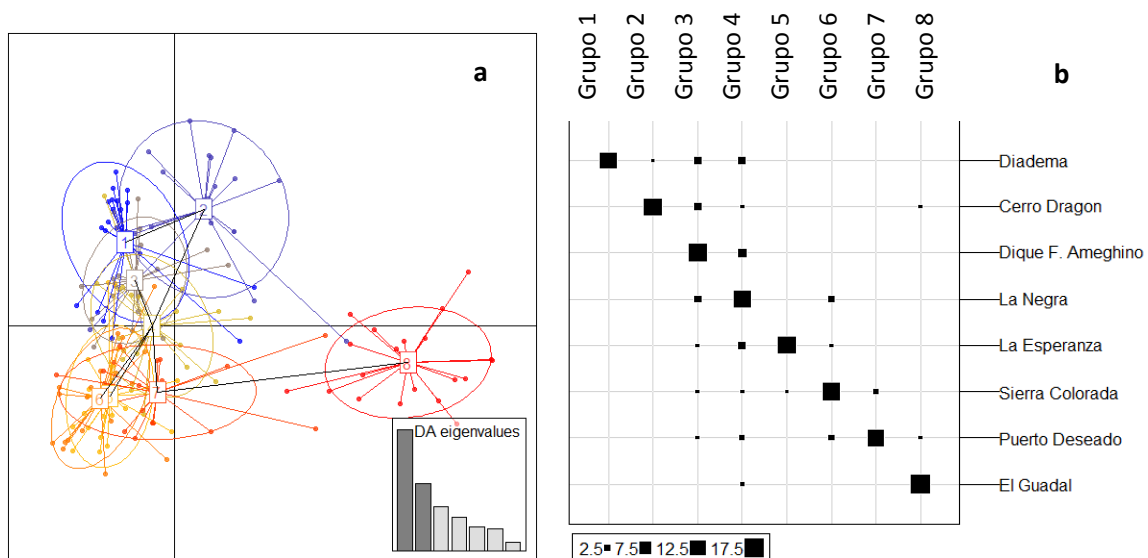


Fig. 55: a) Gráfico de dispersión del análisis discriminante de componentes principales (DAPC) de individuos utilizando siete SSR reteniendo 49 componentes principales (PCs) y siete funciones discriminantes (dimensiones) con asignación de las subpoblaciones geográficas. El gráfico de dispersión muestra solo las primeras dos PCs del análisis DAPC. b) Asignación de individuos de las poblaciones geográficas. *El tamaño de los cubos negros es proporcional al número de individuos asignados a la población inferida.

16.2.6 Aislamiento por distancia

En una escala geográfica mayor, pareciera que se mantiene la hipótesis nula (H_0) que considera que no hay diferencias genéticas entre las poblaciones. Por lo tanto, no sería esperable encontrar una relación positiva entre distancias geográfica y genética: la llamada hipótesis de "aislamiento por distancia" (H_1).

Se trata de un método que describe cómo separar el coeficiente de endogamia en una población subdividida en un componente debido a apareamientos no aleatorios dentro de una población (Wright 1951), que permite describir la acumulación de diferenciación genética entre individuos (debido al apareamiento no aleatorio) o entre poblaciones (debido a la deriva génica). Para determinar si existe aislamiento por distancia entre las ocho poblaciones, se analizó la correlación entre distancia geográfica y distancia genética, mediante el test de Mantel el que permite correlacionar ambas matrices (Smouse *et al.* 1986, Smouse & Long 1992) de distancia genética (GD) y distancia geográfica (valores de coordenadas en decimales y log-transformados). La transformación de las distancias geográficas a través de la función logaritmo otorga una distribución más simétrica a la variable regresora, con menor probabilidad de datos mal condicionados, para una estimación por modelo de regresión lineal y mejorando el cálculo de los coeficientes de regresión (Teich 2012). La significancia de las correlaciones, se evaluó, a partir de la aleatorización de las matrices con 10.000 iteraciones.

El resultado de Mantel dio un valor no significativo del coeficiente de correlación de Pearson, con la totalidad de los datos originales de coordenadas geográficas $r: 0,016$ ($p: 0,197$), y utilizando los datos de distancia geográfica transformados ($\text{Log}(1+x)$) se obtuvo casi el mismo valor del coeficiente de correlación, $r: 0,017$ ($p: 0,046$), muy bajo, pero esta vez resultando significativo; sugiriendo que prácticamente no existen barreras o características del paisaje que impidan o reduzcan el flujo genético en el análisis global de todas las subpoblaciones.

Al analizar las subpoblaciones por separado, se detectaron coeficientes de correlación significativos para las distancias transformadas ($\text{Log}(1+x)$) en Sierra Colorada ($r: 0,29$ $p: 0,01$), Diadema ($r: 0,264$ $p: 0,01$) y El Guadal ($r: 0,272$ $p: 0,01$), sugiriendo que en estas subpoblaciones la distancia geográfica está determinando una estructura genética. Es

decir que tendrían una dispersión limitada de genes mostrando un grado de parentesco mayor entre individuos más cercanos.

Para evaluar en una escala geográfica más fina, que considere los patrones de los genotipos individuales en el espacio, se realizó en cada subpoblación la Autocorrelación Espacial utilizando la transformación de distancia ($\text{Log}(1+x)$) (*Genalex 6.5*) geográfica y la distancia genética. El coeficiente de autocorrelación proporciona una medida de la similitud genética entre pares de individuos cuya separación geográfica cae dentro de clases de distancias especificadas. Las clases de distancia geográfica seleccionadas fueron igualmente separadas cada 0,02 ($\text{Log}(1+x)$) para todas las poblaciones, con excepción del Dique F. Ameghino, para el cual se tomaron rangos de 0,05. La equivalencia en km de cada clase se detalla en la *Tabla 29*.

La dependencia espacial que se evalúa se refiere a la covariación de parámetros dentro del espacio geográfico: características en localidades próximas (variables simultáneas en un espacio geográfico distribuidas en rangos regulares de distancia) que pueden estar correlacionadas ya sea positiva o negativamente, lo cual en términos estadísticos viola el supuesto de independencia entre muestras. Cuando existe estructura espacial positiva el valor del coeficiente de correlación decrece con el aumento de las clases de distancia. Esto sugiere que si se especifican clases de distancias muy pequeñas o muy grandes se pierde potencia en la detección de estructura de correlación espacial. La clase de distancia en la cual r ya no es significativo se interpreta como una aproximación de la máxima distancia a la cual se puede detectar estructura espacial genética.

La estructura genética espacial a escala fina presentó correlación positiva en Diadema (Omega: 62,29 p: 0,002) y El Guadal (Omega: 73,104 p: 0,001) (*Fig. 56*), es decir que tienen mayor similitud genética entre individuos cercanos respecto a los más distantes. En las *Tablas 29 y 30* se pueden observar los coeficientes de correlación (r) para cada clase de distancia, así como el número de pares de individuos (n) contemplados y la probabilidad de que el coeficiente de correlación sea menor o igual al obtenido por azar (p) para cada clase de distancia. En el caso de Diadema hay estructura genética espacial para 26 comparaciones de pares ubicados en la 1° Clase, con distancias comprendidas entre 47-96

m. En El Guadal se detectó estructura en la 2° Clase (96-148 m), aunque esto solo ocurre entre ocho pares de comparaciones.

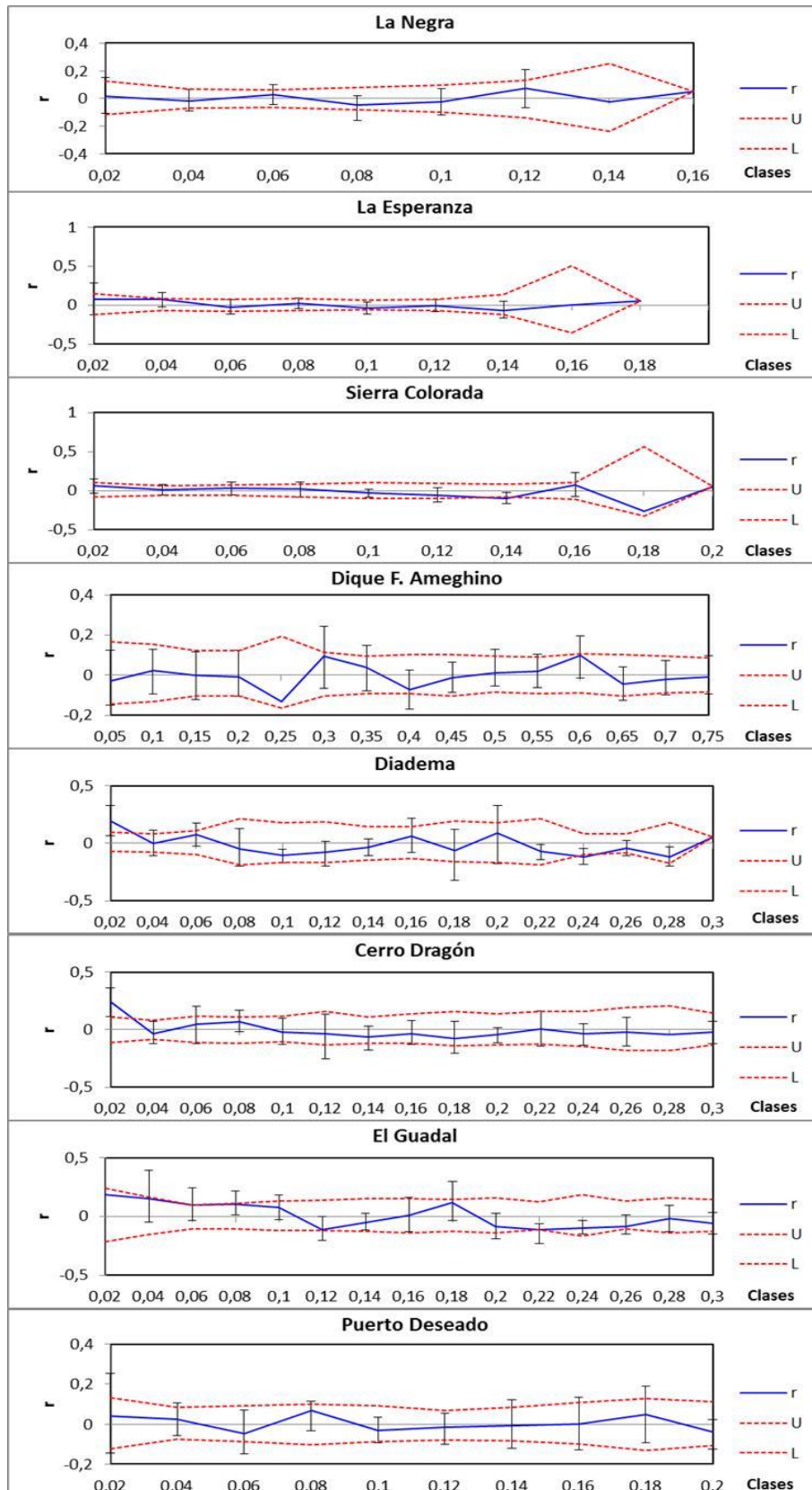


Fig. 56: Autocorrelación de la estructura genética espacial de *P. denudans* en las subpoblaciones. Se muestra el coeficiente de correlación genética r como una función de la distancia geográfica en km transformada ($\log(1+GGD)$). Las líneas punteadas representan los límites de confianza del 95%.

Tabla 29. Correlaciones entre distancias geográficas y genéticas para distintas clases de distancia (0,02 Log(1+x)) en subpoblaciones de *P. denudans*. Se especifican los coeficientes de correlación (r), el número de pares de entidades evaluadas (n) y el valor p.

Clase (Log 1+Dist)	Clase (km)	LN			LE			SC			DI			CD			EG			PD		
		n	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p	n	r	p
0,02-0,04	0,047-0,096	18	0,015	0,403	12	0,077	0,122	24	0,064	0,082	26	0,195	0,001*	14	0,241	0,001*	4	0,188	0,066	12	0,041	0,257
0,04-0,06	0,096-0,148	46	-0,015	0,668	31	0,067	0,050	39	0,012	0,363	30	0,002	0,479	27	-0,032	0,793	8	0,151	0,040*	26	0,023	0,295
0,06-0,08	0,148-0,202	49	0,029	0,185	31	-0,034	0,820	30	0,031	0,212	19	0,078	0,090	13	0,045	0,220	19	0,100	0,021	23	-0,047	0,846
0,08-0,1	0,202-0,258	32	-0,047	0,868	31	0,024	0,261	23	0,018	0,326	6	-0,051	0,682	14	0,066	0,128	16	0,102	0,041	16	0,068	0,093
0,1-0,12	0,258-0,318	27	-0,021	0,672	40	-0,043	0,896	16	-0,032	0,726	7	-0,104	0,882	16	-0,019	0,648	14	0,075	0,123	21	-0,033	0,773
0,12-0,14	0,318-0,38	14	0,072	0,160	34	-0,011	0,621	20	-0,058	0,873	8	-0,079	0,819	10	-0,033	0,676	13	-0,115	0,970	29	-0,016	0,637
0,14-0,16	0,38-0,445	4	-0,021	0,550	10	-0,066	0,858	22	-0,099	0,988	9	-0,035	0,669	16	-0,062	0,853	11	-0,053	0,772	24	-0,006	0,561
0,16-0,18	0,445-0,513	0	0,053	1,000	1	0,004	0,469	15	0,077	0,070	9	0,065	0,202	13	-0,037	0,715	11	0,007	0,469	14	0,000	0,513
0,18-0,2	0,513-0,584	0	0,053	1,000	0	0,053	1,000	1	-0,265	0,958	8	-0,066	0,771	9	-0,075	0,844	11	0,116	0,051	10	0,050	0,213
0,2-0,22	0,584-0,655	0	0,053	1,000	0	0,053	1,000	0	0,053	1,000	7	0,088	0,156	11	-0,041	0,700	9	-0,084	0,865	13	-0,040	0,779
0,22-0,24	0,659-0,737										6	-0,069	0,736	9	0,010	0,465	16	-0,113	0,979			
0,24-0,26	0,737-0,819										22	-0,116	0,993	9	-0,037	0,695	7	-0,098	0,857			
0,26-0,28	0,819-0,905										26	-0,038	0,809	6	-0,023	0,558	16	-0,083	0,931			
0,28-0,3	0,905-0,995										7	-0,117	0,899	5	-0,044	0,672	11	-0,016	0,579			
0,3-0,32	0,995-1,089										0	0,053	1,000				12	-0,056	0,780			

Tabla 30. Correlaciones entre distancias geográficas y genéticas para distintas clases de distancia (0,05 Log(1+x) en el Dique F. Ameghino. Se especifican los coeficientes de correlación (r), el número de pares de entidades evaluadas (n) y el valor p.

DFA				
Clase (Log 1+Dist)	Clase (km)	n	r	p
0,05-0,1	0,122-0,258	6	-0,029	0,654
0,1-0,15	0,258-0,412	7	0,023	0,360
0,15-0,2	0,412-0,584	11	-0,003	0,547
0,2-0,25	0,584-0,778	11	-0,008	0,568
0,25-0,3	0,778-0,995	5	-0,130	0,940
0,3-0,35	0,995-1,238	11	0,092	0,058
0,35-0,4	1,238-1,511	14	0,039	0,196
0,4-0,45	1,511-1,818	13	-0,074	0,937
0,45-0,5	1,818-2,162	13	-0,012	0,605
0,5-0,55	2,162-2,548	16	0,009	0,394
0,55-0,6	2,548-2,981	15	0,020	0,311
0,6-0,65	2,981-3,466	14	0,098	0,035*
0,65-0,7	3,466-4,011	14	-0,045	0,810
0,7-0,75	4,011-4,495	14	-0,022	0,683
0,75-0,8	4,495-4,623	15	-0,008	0,560

En estas dos subpoblaciones (Diadema y El Guadal) se confirma que la distribución no aleatoria de genotipos en el espacio, producto de flujo génico restringido, define una estructura genética espacial a escala fina, que resulta en la formación de estructuras familiares determinadas por las distancias. Es decir que las plantas vecinas, separadas por cortas distancias, estarían emparentadas genéticamente.

Si bien se encontró una categoría significativa en las poblaciones Cerro Dragón y Dique F. Ameghino, el coeficiente de autocorrelación no resultó significativo. En el caso de Cerro Dragón se trata de las comparaciones realizadas en las menores distancias (14 pares), pero no estarían afectando la estructura genética de la subpoblación. En el caso de Dique F. Ameghino es más difícil de explicar porque se trata puntualmente de la clase de distancia comprendida entre 2,981-3,466 km, aunque no llega a interferir en la estructura genética. La aparición significativa de una clase particular, establecida por distancias arbitrarias, como en este caso, podría deberse al comportamiento alimentario de la fauna

local asociada (maras, vizcachas, cuises), que ingiere vainas y se desplaza hacia una madriguera, donde elimina las semillas en sus desechos.

17. Análisis integral considerando marcadores morfométricos y moleculares

Para finalizar con el análisis estructural de la población de *P. denudans* se realizó un PCA considerando los marcadores morfométricos (con excepción de los datos de fruto) y moleculares de todos los individuos (N=160). Los dos primeros componentes principales explican 24,26 % total de la variación entre los individuos (PC1: 14,5; PC2: 9,76; PC3: 8,78 y PC4: 7,29) (Fig. 57). Se puede apreciar que segregan cuatro grupos, que corresponden a las formas de fruto; falcado: rojo, recto: negro, intermedio: verde y ausente: blanco; sin embargo se encuentran todos superpuestos, lo que nos permite confirmar que no hay estructuración importante de la población global de *P. denudans*.

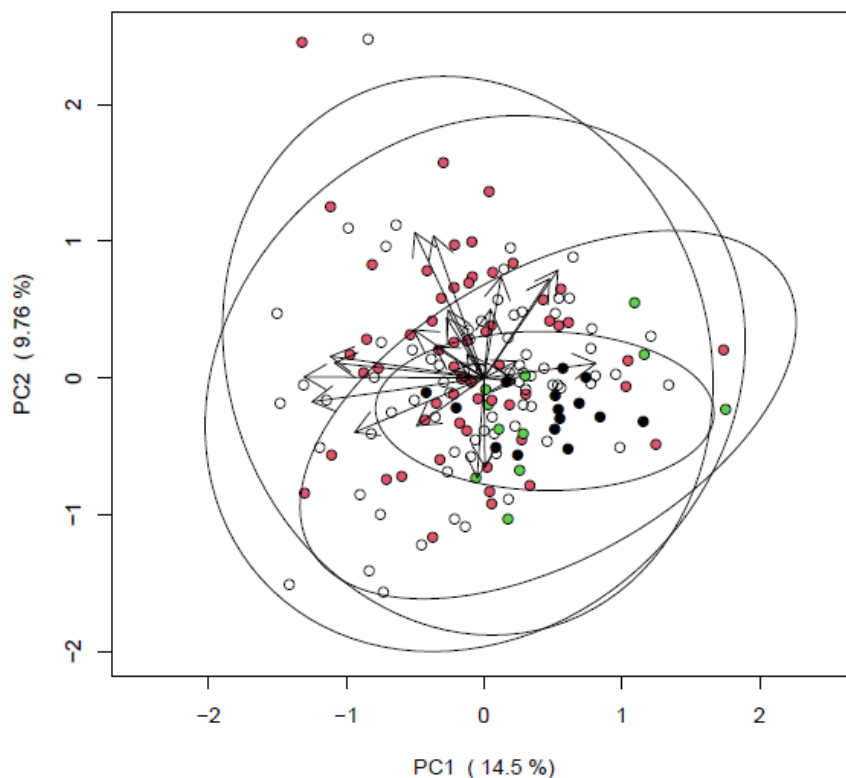


Fig. 57: Gráfico biplot obtenido a partir del PCA de las poblaciones de *P. denudans* considerando los descriptores morfométricos (con excepción de fruto) y moleculares de planta. Los colores representan la forma de fruto: falcado-rojo, recto-negro, intermedio-verde y ausente-blanco.

Con la finalidad de evaluar la diferenciación entre las variedades que se describen en la bibliografía, se realizó la comparación entre todas las plantas de frutos rectos exclusivamente (N= 14), que representarían a la variedad *patagonica*; con todas las plantas de frutos falcados (N= 59), que corresponderían a las variedad *denudans*, y no a la variedad *stenocarpa* porque que no se encontraron plantas con frutos con el mesocarpo contraído entre semillas, como correspondería a ésta última. El análisis de componentes principales considerando los marcadores morfométricos y moleculares de 73 plantas, dio como resultado dos grupos, representados por los dos tipos de fruto, que se explican un 25,92% con los dos Primeros Componentes (PC1: 16,18; PC2: 9,74; PC3: 8,3 y PC4: 7,5) (Fig. 58). Sin embargo el grupo de frutos rectos (puntos negros) se encuentra contenido en el grupo mayor, de frutos falcados (puntos rojos). Con los datos morfométricos medidos y los SSR utilizados por lo tanto, no podríamos estar confirmando la existencia de dos variedades diferentes en la especie *Prosopis denudans*.

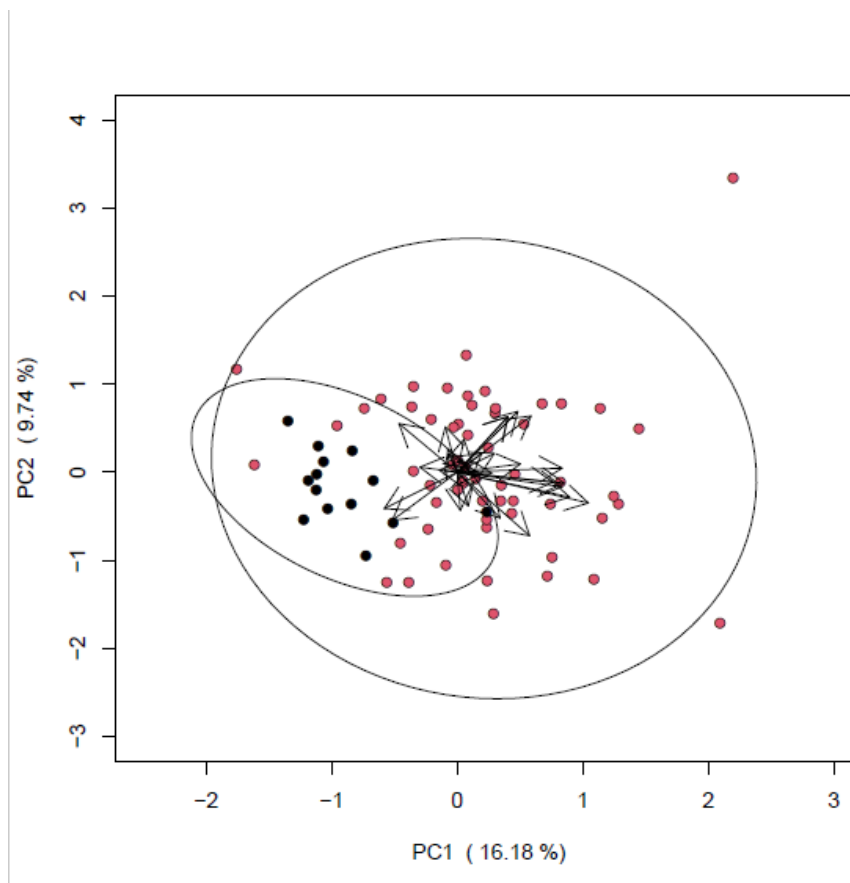


Fig. 58: Gráfico biplot obtenido a partir del PCA de plantas con frutos rectos y plantas con frutos falcados de *P. denudans* considerando los descriptores morfométricos y moleculares. Los colores representan la forma de fruto: falcado-rojo y recto-negro.



DISCUSIÓN

Como consecuencia de la deforestación y explotación de las especies, las poblaciones resultan fragmentadas y a veces aisladas, lo que puede llevar a lo largo del tiempo a la pérdida de la diversidad genética. Las poblaciones con menores niveles de variabilidad genética son más vulnerables a la extinción debido a la reducción de su potencial evolutivo para afrontar las condiciones cambiantes del medio ambiente a las que se ven sometidas.

La estimación de la variabilidad genética en las poblaciones naturales constituye un aspecto clave en los estudios evolutivos y de conservación de especies. Es claro, por lo tanto, que la presencia de altos niveles de variabilidad genética dentro de las poblaciones debe ser tomada en cuenta en las estrategias de muestreo para la selección del material genético con miras a la conservación de especies de ambientes sensibles como la Patagonia Árida. El valor ecológico que tiene *Prosopis denudans* Benth. en la Patagonia y la escasa información con que se cuenta sobre esta especie justifica el estudio integrado de *P. denudans* y su relación con el ambiente.

18. Selección de las poblaciones

La distribución de las poblaciones analizadas ocurrió en la región identificada como Patagonia Extraandina, extendiéndose entre las latitudes $-39^{\circ} 33'$ y $-47^{\circ} 09'$ y las longitudes $-70^{\circ} 20'$ y $-67^{\circ} 13'$, coincidiendo con los estudios de Burkart (1976), quien refiere su distribución en Patagonia y su límite más austral en cercanías de la latitud 48° S.

También se encontraron coincidencias con las citas más recientes, sobre registro de poblaciones de *P. denudans* en la página de código abierto GBIF (Global Biodiversity Information Facility) <https://www.gbif.org>, que proporciona a las instituciones de todo el mundo herramientas y estándares comunes, que permiten compartir información respecto de dónde y cuándo se han encontrado especies y cuenta con cientos de millones de registros de ocurrencia de especies. *P. denudans* cuenta con 161 registros que coinciden en su extensión con la distribución de poblaciones del presente estudio.

19. Caracterización ambiental del área de estudio

19.1 Clima

La región corresponde a la Patagonia Árida (esteparia), según el Índice de Aridez de De Martonne y refleja valores negativos de Balance Hídrico Directo. El sitio analizado presentó una Precipitación Media Anual que oscila entre 143 y 300 mm y una Temperatura Media Anual que disminuye de Norte a Sur, desde 11,79 °C a 9,55 °C. Estas características coinciden con los estudios de Paruelo *et al.* (1998) que definen a la Patagonia con un clima templado-frío, con temperaturas medias que varían entre 3 y 12 °C y que disminuyen de norte a sur. En el área de estudio las temperaturas medidas resultaron mayores debido a que la especie se extiende en la región Extraandina, con menores altitudes y, por lo tanto, temperaturas mayores. La aridez es una condición física que depende de la interacción de la radiación solar, temperatura, precipitación, dirección y fuerza del viento y la evapotranspiración, por lo que su comprensión e interpretación son complejos (Mosiño 1983).

19.2 Geomorfología y suelo

Las poblaciones descritas en este trabajo se emplazan en un relieve de geoformas suaves, definidas como mesetas, llanuras, pedimentos o terrazas. Se distribuyen en altitudes que decrecen hacia el Este y oscilan entre 1030 y 188 msnm. El predominio de relieves de erosión de mayor o menor granulometría distribuido sobre una roca madre de origen generalmente volcánico, favorecería la infiltración del agua superficial a napas subterráneas que tienen una importancia sustancial en la supervivencia y el crecimiento de esta especie, tal como lo demuestran ya los estudios de Morello (1958) sobre especies de *Prosopis* que no pueden crecer independientemente de una capa freática accesible en áreas donde la precipitación anual es inferior a 350 mm. Cavagnaro y Passera (1993) en estudios fisiológicos en árboles de *P. flexuosa* de Ñacuñán, Mendoza, sugieren el acceso a reservorios estables de aguas profundas al ser capaces de mantener relativamente estables potenciales hídricos, antes del amanecer, y altas presiones de turgencia durante la temporada de crecimiento independientemente de la dinámica de lluvias. Estudios más

recientes (Giordano *et al.* 2011, Carevic 2014) remarcan la influencia del agua subterránea en el crecimiento de especies freatófitas como *Prosopis*. Fortaleciendo la idea, los trabajos de Dalmaso (1994) reconocen que las especies del género *Prosopis* sp. tienen la capacidad de utilizar tanto agua superficial de lluvias como agua freática, al desarrollar un sistema radical dimórfico, con una raíz leñosa de trayecto vertical y una corona de raíces superficiales laterales (Guevara *et al.* 2010).

En el presente estudio, en la mayoría de las poblaciones, con excepción del El Guadal, predomina la composición de arena en el suelo. Estos altos % de arena estarían favoreciendo la infiltración de agua a las capas subterráneas. La textura es uno de los atributos más estables del suelo, es una característica importante porque influencia la fertilidad y ayuda a determinar la velocidad de consumo de agua y su almacenaje en el suelo, la laborabilidad y la amplitud de aireación. La textura, o porcentaje de arena: limo: arcilla, afecta el régimen de infiltración; la infiltración decrece cuando el tamaño o cantidad de espacios o poros son aminorados por condiciones tales como destrucción de la estructura, taponamiento de poros por partículas, o movimientos más lentos de aguas más profundas cuando llegan a subsuelos más densos (Donahue *et al.* 1997). Usualmente, suelos arenosos presentan regímenes de infiltración veloces y suelos arcillosos retienen más agua y nutrientes que suelos arenosos (USDA 1999).

Los suelos fueron identificados en los órdenes *Aridisol* (Dique F. Ameghino, Diadema, Cerro Dragón y El Guadal), de desarrollo variable, con un horizonte de acumulación de arcillas subsuperficial y *Entisol* (La Negra, La Esperanza, Sierra Colorada y Puerto Deseado), de textura arenosa, generalmente asociados a depósitos eólicos. Son suelos comunes en la Patagonia Extraandina y ambos representan el primer y el segundo Orden, respectivamente, en cuanto a la importancia areal de la Argentina (Pereyra 2012).

Del Valle (1998) describe los suelos del Orden *Aridisol*, como característicos de zonas muy secas y áridas y los más extendidos en la Patagonia, que dominan al este del meridiano 71° O. Se encuentran principalmente en pendientes suaves y ocurren en una variedad de accidentes geográficos, tipos litológicos y en superficies terrestres estables del Plioceno

tardío-Pleistoceno o mayor edad. En este orden encontramos los Grupos *Natrargides* y *Paleoargides* (del Sub Orden *Argides*), que se definen sobre terrazas, mesetas, frontones, valles, llanuras montañosas y estribaciones (del Valle 1998). Están compuestos por rodados, arenas fluviales y eólicas como material originario y, en algunos casos, se caracterizan por la acumulación de arcillas, como en las poblaciones Diadema, Cerro Dragón y El Guadal. También se encontró el Grupo *Calciortides* (Sub Orden *Ortides*), en el Dique F. Ameghino. Se caracterizan por estar saturados de agua durante un mes o más en la mayoría de los años y por tener un horizonte de acumulación de sales solubles en los 75 cm de profundidad (Angueira de Prieto 2016). Esto último coincide con los resultados obtenidos en el suelo de la población del Dique F. Ameghino, que presentó los mayores valores de CE medidos.

Los suelos del *Orden Entisol*, jóvenes, sin horizontes genéticos naturales y poco profundos (del Valle 1998) también son característicos en la Patagonia extraandina. Los *Torriortentes* suelen ser pedregosos y se ubican en sectores montañosas, planicies pedemontanas y en valles fluviales de áreas áridas y de alta morfodinámica y los *Torripsamentes* tienen textura arenosa y se localizan en partes áridas y de alta energía geomorfológica, generalmente asociados a depósitos eólicos arenosos ya sea en dunas o en terrazas fluviales de áreas áridas (Pereyra 2012). Coronato *et al.* (2017) describen los *Entisoles* como los principales suelos de la Cuenca Neuquina, coincidiendo con lo encontrado en la población La Negra (Neuquén), pero también se encontraron en las poblaciones de Río Negro. Son suelos jóvenes, sin desarrollo de horizontes y concuerda también con los resultados descriptos por del Valle (1998) para Neuquén, que presenta como principal taxón de suelo el *Orden Entisol* (33,8%).

Respecto a los datos físicos y químicos medidos en suelo debemos decir que las texturas evaluadas coincidieron con la clasificación de Órdenes descripta en cada locación. Los ecosistemas de zonas áridas y semiáridas se caracterizan por una distribución heterogénea de recursos (Housman *et al.* 2007, Xu *et al.* 2012) y una limitada productividad primaria. Esto debido a la alta radiación solar, las altas tasas de

evapotranspiración, las restricciones en la disponibilidad del agua y la baja movilidad de nutrientes en el suelo, especialmente de nitrógeno y fósforo (Dossa *et al.* 2009, Ruiz *et al.* 2008). Las especies, como resultado de estas características del ecosistema, crean un mosaico de vegetación dispersa denominado islas de fertilidad (Dossa *et al.* 2009, Housman *et al.* 2007). Las islas de fertilidad son patrones de vegetación rodeados por suelo descubierto, que inducen bajo las plantas la acumulación y el enriquecimiento de recursos (Ruiz *et al.* 2008, Li *et al.* 2013, Yang *et al.* 2011). Dicho patrón configura una complejidad estructural que soporta una alta diversidad y abundancia relativa de plantas (Zaady *et al.* 2013, Alhamad y Alrababah 2013).

Las islas de fertilidad cumplen funciones estructurales y de soporte, en ecosistemas áridos o semiáridos, que influyen sobre las propiedades del suelo, la protección ecológica y la conservación de la biodiversidad en diferentes escalas. Con respecto a las funciones estructurales, las islas actúan como barrera física para la acumulación y mantenimiento de nutrientes y de la biomasa microbiana (Li *et al.* 2012, Qinmei *et al.* 2007). Según los autores estos depósitos propician un ambiente más favorable para la vida, en términos de temperatura y humedad, que se observa al interior de los parches de vegetación en ecosistemas áridos y semiáridos. Por ello, en este estudio se planteó realizar la comparación de nutrientes entre los parches de vegetación -vs- suelo desnudo.

Los datos de % Humedad medidos en suelo permitieron corroborar que la humedad fue significativamente mayor en profundidad que en superficie, tanto debajo del parche de vegetación como en suelo desnudo, en cuatro de las ocho poblaciones analizadas. Esto era lo que se esperaba, ya que la evaporación de agua debida a la temperatura afectaría principalmente a las capas superficiales. Sin embargo, hay cuatro poblaciones que no presentaron diferencias significativas entre la humedad del suelo de superficie y profundidad (Dique F. Ameghino, Diadema, Cerro Dragón y Puerto Deseado). Esto se podría explicar porque se trata de las poblaciones que habitan lugares con menor temperatura, lo que derivaría en menores valores de evaporación superficial. La excepción a este fenómeno sería en El Guadal que, si bien pertenece a un sitio de baja temperatura,

por tener mayor proporción de arcilla en suelo actuaría reteniendo el agua por fenómenos de adsorción (USDA 1999). Tampoco se apreciaron diferencias significativas entre los parches de vegetación y el suelo desnudo. Este hecho lo podríamos comparar con los estudios realizados con *P. caldenia* que comprobaron la repelencia al agua bajo cobertura arbórea debido al aporte de materiales orgánicos hidrofóbicos, de difícil degradación, provenientes principalmente de los residuos de esta especie (DeBano 1981, Wallis y Horne 1992, Doerr *et al.* 2000, Jaramillo Jaramillo 2006, Uribe Echevarria 2014). Según Doerr *et al.* (2000) en los parches de vegetación donde predomina el género *Prosopis* hay aporte de sustancias que generan hidrofobicidad en los suelos. La presencia de superficies de suelo repelentes al agua trae consecuencias sobre la captación y retención de agua en el horizonte superior que produce patrones de humedecimiento irregulares (DeBano 2000).

Las áreas entre parches de vegetación, aunque aparentemente son desnudas, no lo están tanto, comúnmente están colonizadas por comunidades complejas de organismos como cianobacterias, algas, microhongos, líquenes, musgos y otros microorganismos formando estructuras conocidas como costras biológicas o biocostras, que modifican drásticamente funciones del suelo en la superficie. Las biocostras están ampliamente distribuidas en zonas áridas y semiáridas, donde pueden cubrir más del 70% de la superficie del suelo entre parches de plantas (Belnap 2006). Son importantes porque incrementan la estabilidad del suelo, brindan protección frente a la acción erosiva de la lluvia y el viento y por su aporte de carbono y nitrógeno (Calabrese *et al.* 2013). La retención de agua en los suelos está fuertemente influenciada por las propiedades de la superficie del suelo como la microtopografía (Kidron 2007, Rodríguez-Caballero *et al.* 2012), el contenido de carbohidratos (Rossi *et al.* 2012), la porosidad (Menon *et al.* 2011, Felde *et al.* 2014) e hidrofobicidad (Tighe *et al.* 2012), todos los cuales se ven afectados por la presencia de biocostras. Por lo tanto, las biocostras tienen una gran influencia en todos los componentes del balance hídrico del suelo, al regular las entradas y pérdidas de agua en los suelos (Belnap 2006).

La mayoría de los suelos de las regiones áridas, tales como en Patagonia, presentan características de alcalinidad (Tapia 1999). Según Delgado-Baquerizo *et al.* (2013) el pH del suelo aumenta a medida que aumenta la aridez. En coincidencia con esta correlación los suelos analizados resultaron alcalinos, con el 50 % de las muestras que fueron fuerte a muy fuertemente alcalinos y el 43,75 % que registraron una alcalinidad entre ligera a moderada. En estudios realizados por Valenzuela *et al.* (2011) en los alrededores de Comodoro Rivadavia también se valoraron los suelos como moderada a fuertemente alcalinos (8,26-8,92) con los máximos en 9,19 -9,63. En las poblaciones de *P. denudans* no se encontraron diferencias significativas entre las muestras tomadas en el parche de vegetación y en suelo desnudo, así como tampoco hubo diferencias entre las muestras de superficie y de 40 cm.

Las concentraciones salinas en el suelo, se encuentran ligadas directamente a los flujos hídricos no saturados. Las precipitaciones aportan agua de baja salinidad al suelo, promoviendo los procesos de lavado y dilución. Durante períodos de escasas precipitaciones y gran demanda de humedad por parte de la atmósfera, priman los movimientos de humedad verticales ascendentes que generan la acumulación de sales en los niveles superficiales del suelo por evapotranspiración. Este proceso es favorecido por la textura fina de los sedimentos que componen la zona no saturada (Lexow *et al.* 2018).

La mayoría de las muestras analizadas (77%) registraron una baja salinidad, pocas muestras de suelo indicaron valores ligera o moderadamente salinos y una sola muestra se consideró fuertemente salina. Estos datos coinciden con los registros de suelos de Patagonia (del Valle 1998) que indican bajos porcentajes de suelos salinos en las provincias patagónicas, con pocas diferencias entre ellas; 20 % en Río Negro, 14 % en Chubut, 23 % en Santa Cruz. En el presente estudio no se encontraron diferencias significativas en las distintas profundidades del suelo analizadas ni en las muestras ubicadas en el parche de vegetación respecto del suelo desnudo. Normalmente en regiones áridas el lavado es de naturaleza local y las sales solubles no pueden ser transportadas lejos, no solamente porque hay menos precipitaciones pluviales

disponibles para lavar y transportar las sales, sino también a consecuencia de la elevada evaporación, que tiende además a concentrar las sales en los suelos y en el agua superficial (Pulido Madrigal 2016).

En condiciones naturales el CO del suelo resulta del balance entre la incorporación del material orgánico fresco y la salida de C del suelo en forma de CO₂ a la atmósfera, erosión y lixiviación (Swift 2001, Aguilera 2000). La escasez de agua en las tierras áridas limita la productividad vegetal, lo que afecta la acumulación de MO y CO en el suelo. En consecuencia, los suelos áridos cuentan generalmente con un bajo contenido de CO, a menudo menos del 1% de la masa del suelo (Laban *et al.* 2018), tal como ocurrió en el 69,79% de las muestras de suelo de las poblaciones de *P. denudans*. Otros estudios realizados en el noreste Patagónico, donde se compararon la estepa herbácea con arbustos y la estepa arbustiva erosionada, también se midieron valores de CO muy bajos, con valores promedio entre 0,6-1,06 % (Campanella *et al.* 2015).

Se conoce como MO del suelo al conjunto de residuos orgánicos de origen animal y/o vegetal que están en diferentes etapas de descomposición y que se acumulan, tanto en la superficie como dentro del perfil del suelo (Rosell 1999). Incluye una fracción viva, que participa en la descomposición y transformación de los residuos orgánicos (Aguilera 2000). La MO del suelo se estima a partir de convertir la determinación de CO del suelo con un factor de corrección empírico que, según distintos autores, puede variar entre 1,9 para suelos superficiales y 2,5 para muchos subsuelos (Broadbent 1953). En las muestras de suelo analizadas en esta tesis, al no haber un factor definido para la zona, se utilizó el valor 1,723 de van Benmelen (Jackson 1964).

La mayoría de los suelos de las zonas áridas y semiáridas contienen de 1 a 3 % de MO. Las poblaciones de *P. denudans* registradas se ubicaron mayoritariamente en suelos con pobre a muy pobre % MO y un 21,87% de las muestras presentaron contenido medio de MO. Estas últimas se registraron principalmente en las poblaciones correspondientes al sur de la Patagonia: Diadema, Cerro Dragón, El Guadal y Puerto Deseado, pero algunos de estos datos podrían estar influidos por la presencia de residuos de hidrocarburos en las

áreas petroleras (Diadema, Cerro Dragón y el Guadal). Los hidrocarburos producen efectos importantes sobre la materia orgánica en suelos arcilloso, de manera variable en función del tipo y concentración del contaminante (Martínez *et al.* 2001).

Los datos encontrados en este trabajo coinciden con los estudios realizados en Pampa del Castillo (Chubut), donde se registraron suelos con % MO que oscilan entre muy pobres a pobres y salinidad nula a baja (Ocampo *et al.* 2010). También en el Noreste de la provincia de Santa Cruz se definieron los suelos con texturas medias, tenores de MO por lo general bajos, pH alcalino a francamente alcalino, CE máxima que no alcanza el valor mínimo para considerar un nivel salino (4 ds/m) (Villegas y Pereyra 2008).

Si bien la mayor acumulación superficial de MO y CO debería coincidir con el mayor aporte de residuos (hojas, tallos, etc.) por parte del dosel, que aportaría la mayor cantidad de nutrientes (Prescott 2002), en este estudio las muestras de superficie no presentaron diferencias significativas del % MO y CO respecto de aquellas a 40 cm de profundidad, en el mismo punto de muestreo. La mayoría de las muestras de las distintas poblaciones no presentó un % MO ni % CO significativamente mayor debajo de los parches de vegetación respecto de los espacios de suelo desnudo, la única excepción fue en Cerro Dragón. Como ésta población se halla en un yacimiento petrolero, los datos de CO en superficie podrían estar distorsionados. La similitud encontrada entre parches de vegetación y espacios interparche podría estar dada por la presencia de costras biológicas en el suelo, aparentemente desnudo, mencionadas previamente, que le aportan carbono y nitrógeno (Calabrese *et al.* 2013).

El nitrógeno del suelo es uno de los nutrientes más importantes para el crecimiento y desarrollo de las plantas (Cunningham *et al.* 1979, BassiriRad *et al.* 1999). Si bien el nitrógeno edáfico disponible está representado por diferentes compuestos orgánicos e inorgánicos (Chapin *et al.* 2002), las plantas terrestres lo absorben mayoritariamente en forma inorgánica (iones nitrato NO_3^- y amonio NH_4^+) (Lambers *et al.* 2000). La cantidad de N disponible en un ecosistema está controlada por los efectos acumulativos de la fijación de N realizada por bacterias, por la mineralización del N a partir de la MO y por las

pérdidas generadas por lixiviación y emisión de gases (Delgado-Baquerizo *et al.* 2013). En general, en los ecosistemas áridos los contenidos de N disponible son muy bajos, además de temporalmente muy variables y espacialmente heterogéneos (Noy-Meir 1973). En coincidencia con estos autores la mayoría de las muestras analizadas en las poblaciones de *P. denudans* correspondieron a suelos altamente desprovistos de N. Esta situación nos permite confirmar que las plantas fijadoras de nitrógeno atmosférico, como *P. denudans* (Pentreath *et al.* 2010), son capaces de establecerse y crecer sobre sustratos pobres, ya que la deficiencia de nitrógeno en el suelo puede superarse mediante la fijación biológica.

En el presente estudio el % N total, no tuvo diferencias significativas en las distintas profundidades de suelo analizadas, si bien hay estudios realizados en suelos de la estepa patagónica (Rostagno *et al.* 1991, Sala *et al.* 2012) que informan que tanto el N total como el N inorgánico se concentran en los primeros cm del suelo y que este patrón se repite en la mayoría de los suelos de los ecosistemas áridos (Jobbágy y Jackson 2001). A diferencia de lo esperado, partiendo del concepto de islas de fertilidad, en una sola población (Cerro Dragón) se encontraron mayores % N total debajo del parche de vegetación respecto del suelo desnudo.

La relación entre la disponibilidad de N y CO en las tierras secas no es sencilla porque la calidad de los residuos vegetales que se incorporan al suelo influye en la tasa de descomposición de la materia orgánica. La disponibilidad de N debería estar más relacionada con la rotación de biomasa microbiana y el ingreso atmosférico, que con el contenido de materia orgánica del suelo (Delgado-Baquerizo *et al.* 2013). Los diferentes compuestos carbonados, como fenólicos (lignina), taninos, metabolitos o compuestos de defensa que se descomponen y pueden ser tóxicos para los microorganismos, pueden retardar las tasas de descomposición y mineralización (Lambers *et al.* 2000).

La Relación C:N es un índice de la calidad del sustrato orgánico del suelo e indica la tasa de nitrógeno disponible para las plantas. Valores altos implican que la materia orgánica se descompone lentamente, ya que los microorganismos inmovilizan el nitrógeno, hay bajas tasas de mineralización del nitrógeno, la nitrificación es mínima o lenta y la amonificación

es el proceso predominante (Gamarra Lezcano *et al.* 2017), por lo que no está disponible para las plantas. La mineralización del N del suelo está directamente relacionada con el contenido total de N orgánico en el suelo, pero también está estrechamente relacionada con la disponibilidad de C (Schlesinger 1991). Valores entre 10 y 14 corresponden a una mineralización y ruptura de tejidos rápida, ya que la actividad microbiana se estimula, hay nutrientes suficientes para los microorganismos y para los vegetales. Los ecosistemas con dominancia de una C/N alta en suelo mostrarían una alta resistencia a las pérdidas de N después de una perturbación (<nitratos <lixiviación <desnitrificación), pero también baja disponibilidad de N para el rebrote de plantas.

En poblaciones de *P. denudans* la relación C:N medida presentó medianas que oscilaron entre 5,72 y 19,57; por lo que podemos decir que son valores que en su mayoría favorecen la disponibilidad de nitrógeno para las plantas. Con excepción de algunas muestras que resultaron muy altas en Dique F. Ameghino, Cerro Dragón y El Guadal. Nuevamente debemos tener en cuenta que los valores de carbono en Cerro Dragón y El Guadal pueden estar sobrestimados por la presencia de residuos de hidrocarburos. La dispersión de medianas fue más amplia que los valores promedio 11,6 a 12,07 que encontraron en un sistema silvopastoril con árboles de *P. alba* y *P. nigra* asociados a pasturas cultivadas en el Chaco Paraguayo (Uribe Echevarria 2014) o bajo *P. glandulosa* en suelos abiertos con promedios de 12 a 14 (East y Felker 1993).

No se apreciaron diferencias significativas entre los valores medidos en la superficie respecto de 40 cm de profundidad, tampoco entre las muestras medidas debajo del parche de vegetación de *P. denudans* respecto del suelo desnudo. Algo parecido a lo que se pudo observar en poblaciones de *P. caldenia*, en La Pampa, que tampoco presentaron diferencias significativas en la relación de C:N entre parches con y sin caldén (Uribe Echevarria 2014). Según la autora la calidad de la MO y la disponibilidad para los microorganismos sería similar en los diferentes parches medidos.

Si se parte del concepto de que las islas de fertilidad en zonas áridas y semiáridas se forman bajo el dosel de las plantas, constituyen un microclima, en comparación con los

espacios abiertos o interespacios; las islas tendrían suelos con mayor humedad y nutrientes, incluyendo el nitrógeno disponible. Sin embargo los estudios realizados por Oliva *et al.* (1993) indican que aún los interespacios cercanos a una leguminosa mostraron más nitrógeno en el suelo que los interespacios cercanos a especies no leguminosas. Habría evidencias de que las especies de plantas presentes influyen el contenido de nitrógeno del suelo y que la presencia de ciertos tipos de cubierta vegetal en ecosistemas de zonas áridas favorece el contenido de nitrógeno total disponible y la tasa de mineralización de nitrógeno, de acuerdo a las características funcionales de las especies existentes (Celaya-Michel y Castellanos-Villegas 2011).

Según los análisis estadísticos de los datos de suelo, éste factor no estaría promoviendo una fragmentación del hábitat en las poblaciones analizadas. Si bien hay diferencias significativas para algunos parámetros medidos, estas diferencias no llegan a constituir una barrera que genere discontinuidades respecto a este recurso.

En contraposición de las características propuestas para los parches o micrositios de alta cobertura de plantas, esparcidos en una matriz con baja cobertura, con diferentes contenidos de humedad y de nutrientes; en este estudio las condiciones del suelo resultaron muy homogéneas hasta los 40 cm de profundidad y entre parches y suelo desnudo en la mayoría de las poblaciones analizadas. Podría ser que la evaluación de parches con leguminosas no permita detectar diferencias en la composición de nutrientes entre el parche y el sitio desnudo; otra hipótesis sería que haya presencia de costras biológicas que aportan nutrientes a los espacios interparches, o que la escala de percepción del parche difiera respecto del tamaño utilizado en las poblaciones de *P. denudans*, cambiando la heterogeneidad percibida.

20. Fitogeografía

Dada la característica endémica de la especie, conocer su distribución es fundamental para proponer una regionalización biogeográfica adecuada, que sirva como base para priorizar sitios destinados a la conservación. El carácter endémico de las especies

aumenta significativamente su grado de vulnerabilidad y riesgo de extinción, principalmente por encontrarse en áreas geográficas restringidas y/o presentar poblaciones pequeñas (Beeskow *et al.* 2005).

Las poblaciones naturales de *P. denudans* se ubicaron en cuatro unidades de vegetación diferentes. De Norte a Sur encontramos el Ecotono Rionegrino (La Negra, La Esperanza y Sierra Colorada), la Estepa de Zigofilaceas (Dique F. Ameghino), el Distrito del Golfo San Jorge (Diadema) y el Distrito Central- Erial (Cerro Dragón, El Guadal y Puerto Deseado) (Oyarzabal *et al.* 2018).

Las poblaciones del Ecotono Rionegrino (La Negra, La Esperanza y Sierra Colorada) constituyen matorrales abiertos ubicados en las mayores altitudes medidas en el presente estudio (650-1020 msnm), con suelos jóvenes, sin horizontes definidos, del Orden *Entisol*; considerados por Pereyra (2012) el segundo orden de importancia en suelos áridos de Patagonia. Poseen las mayores temperaturas medias anuales (10,26-11,79 °C), los menores valores de CE en el suelo (0,03-0,74 dS.m⁻¹) y los menores % de nutrientes, identificados como CO (0,04-1,2%), MO (0,07-2%) y N total (0,02-0,12%). Similar a lo que describe Panigatti (2010) para estos suelos con el horizonte superficial afectado por erosión hídrica y sobrepastoreo y muy pobres en materia orgánica.

La población del Distrito del Golfo San Jorge (Diadema) forma parte de un matorral abierto de Duraznillo (*Coliguaja intejerrima*) y Malaspina (*Retanilla patagónica*), muy característico de esta unidad de vegetación (Rueter y Bertolami 2010). Se encuentra en el valle de un cañadón que forma parte de una red de drenaje que se descuelga de la Pampa de Castillo. Esto le proporciona una disponibilidad de agua importante a la vegetación que, además de recibir la mayor precipitación media anual detectada (300 mm), permitió lograr buenas tallas de crecimiento en las plantas, a pesar de estar en un ambiente de baja temperatura media anual (9,7 °C). A esto se suma que presentó los mayores valores de nutrientes medidos en suelo, representados en %CO (0,9-22,3%), %MO (1,5-3,9%) y %N total (0,047-0,168%). Los estudios realizados en la estepa de Patagonia por Bucci *et al.* (2009) confirman que los suelos arenosos en las laderas de los cañadones ejercen

influencia sobre el movimiento vertical y la disponibilidad temporal del agua, favoreciendo el desarrollo de especies que poseen sistemas radicales profundos.

Las poblaciones del Distrito Central- Erial (Cerro Dragón, El Guadal y Puerto Deseado) se encuentran ubicadas en terrazas de distintos niveles, de suaves pendientes, vinculadas al Sistema Valle Hermoso-Río Chico. Se hallan expuestas a las menores temperaturas medias anuales encontradas (9,55-9,9 °C) y muy bajas precipitaciones medias anuales (143-206 mm). Presentaron suelos moderada a fuertemente alcalinos (7,57-9,7); en general no salinos, con salinidad moderada en algunos sitios de muestreo (0,076-5,95 dS.m⁻¹). La textura del suelo es variada, encontramos desde gravas arenosas (del nivel terrazado alto) hasta materiales finos (arcilitas y chonitas), destacándose los mayores % de arcilla encontrados (El Guadal 54%). Mazzoni y Vazquez (2004) describen las mesetas sedimentarias de este Distrito, que se disponen escalonadamente hacia la costa atlántica, como seriamente afectadas por procesos de desertificación, por los fuertes vientos que soplan en la región, que dan origen a extensos pavimentos de erosión.

La población de Dique F. Ameghino es la única que corresponde a la Provincia del Monte, con una vegetación dominante y constante que es la estepa de arbustos xerofíticos de follaje perenne (a veces caedizo en sequías extremas) y resinoso, pertenecientes en su mayoría a la familia Zigoofiláceas, representados especialmente por el género *Larrea*, con escasez de gramíneas y árboles (Morello 1958; Roig *et al.* 2009). Desde los 32° de latitud hacia el sur esta región fitogeográfica está asociada a llanuras y mesetas con lluvias invernales o régimen isohigro en la porción más oriental (Morello 1958; León *et al.* 1998; Burkart *et al.* 1999; Abraham *et al.* 2009). Entre las variables climáticas registradas en esta localización, podemos decir que presentó una de las mayores temperaturas anuales medias, las menores precipitaciones anuales medias, por lo tanto registró el menor balance hídrico directo respecto de los otros siete sitios.

Esta población se ubica en la meseta de Montemayor, con material granular poco consolidado, con un nivel superior cementado con carbonato de Calcio responsable de elevados valores de pH (8,11-9,18). Posee de las mayores temperaturas medias anuales

medidas (11,79 °C), que combinadas con los menores valores de balance hídrico directo (-537), generan un índice de aridez muy bajo (7). El elevado valor de CE medido (7,02dS.m⁻¹) podría ser el resultado de la combinación de la gran demanda de humedad por parte de la atmósfera, que genera movimientos de humedad verticales ascendentes, provocando la acumulación de sales en los niveles superficiales del suelo por evapotranspiración. Este proceso es favorecido por la textura fina de los sedimentos que componen la zona no saturada del suelo (FA-F-FaA).

De acuerdo al estudio realizado puede decirse que *P. denudans* se desarrolla formando poblaciones en la región austral de la reconocida Diagonal Árida Argentina, que integra la Diagonal Árida Sudamericana (Martínez Carretero 2013). Se describe como una franja que se extiende en Patagonia, desde la cordillera hasta el Atlántico, abarcando desde los 37° hasta los 52° de latitud Sur; con escasas precipitaciones, mayormente invernales y de origen Pacífico. Con predominio de suelos Aridisoles y Entisoles, ocupa principalmente mesetas o llanuras de relieves suaves, en altitudes que oscilan entre 1000 y 200 msnm y decrecen hacia el Este. Forma parte de una vegetación de estepa arbustiva cuya cobertura varía desde muy baja, en áreas con precipitación anual menor a 200 mm y con mayor deterioro antrópico; hasta más de 80%, en áreas con mayor precipitación. Sus fisonomías dominantes están definidas como hemicriptófitas y caméfitas con frecuentes adaptaciones a la sequía y a la herbivoría, como arbustos áfilos o con hojas pequeñas (*Ephedra ochreatea*), espinosos, gramíneas cespitosas (*Pappostipa spp.*) y arbustos semiesféricos laxos (*Azorella prolifera*) o en cojines compactos (*Brachyclados caespitosum*).

21. Caracterización biológica de las poblaciones

21.1 Marcadores morfométricos

El tamaño de las plantas analizadas en este trabajo, así como las características observadas en hojas, espinas y frutos coinciden con la caracterización de la especie realizada por Correa (1984), quien la describe como un arbusto de 1-2 m de alto, espinoso, glabro y de hojas pequeñas, bipinnadas y caedizas, 1-yugadas, con 1-3 (4) pares

de foliolos por pinna, los inferiores alternos. Las medidas morfométricas se hallaron en los rangos referidos, si bien se midieron plantas de más de 4 m de alto y frutos más largos de los citados.

El análisis de PCA de los parámetros morfométricos analizados mostró en la especie una variabilidad muy amplia en cada subpoblación, sin embargo, todos los grupos se solapan alrededor de caracteres comunes. La amplia variabilidad encontrada coincide con los resultados obtenidos en *P. denudans* por Stronati *et al.* (2002), comparando talla de plantas, hojas, espinas y frutos. Con el Análisis Discriminante de Componentes Principales (DAPC) se pudo corroborar que estos rasgos no son suficientes para discriminar a estas poblaciones como tales.

Las condiciones particulares de los micrositios serían las responsables de la variabilidad que ofrecen las plantas de *P. denudans*, en las poblaciones analizadas, respecto a la talla los individuos, a las hojas, espinas y frutos. Similares resultados fueron encontrados por Coronato y Bertiller (1997) cuando compararon la humedad del suelo y la temperatura entre las partes planas de las mesetas, más expuestas al viento y las laderas protegidas, con orientación noreste. La textura del suelo está asociada a características del relieve y la topografía e influye en el régimen de humedad del suelo (Abbot *et al.* 1991, Buxbaum y Vanderbilt 2007). Estas diferencias ecológicas entre los micrositios traen consigo diferencias en la estructura y el funcionamiento de las plantas y generan cambios significativos en la estructura de la comunidad (Bucci *et al.* 2011).

21.2 Marcadores moleculares

Una de las desventajas de los marcadores morfométricos es que en que no son neutros y, lo más importante, son usualmente plásticos mostrando diferente expresión en diferentes ambientes. Sin embargo, cuando se combinan con técnicas moleculares, estas herramientas pueden ser muy poderosas para obtener la caracterización precisa de una población (Ferreyra *et al.* 2013).

La variación de repeticiones comúnmente ejerce una influencia funcional en la estructura del ADN y su transcripción, incluso cuando los SSRs están ubicados en intrones u otros sitios no codificantes, donde no afectan la estructura de una proteína directamente (Kashi y King 2006). Cualquiera que sea el papel que desempeñe un SSR dentro de los genes, el cambio en el número de repeticiones puede modular su función genética. Cualquier variable genómica que rutinariamente afecte la función genética es probable que desempeñe un papel evolutivo. Por lo tanto, los SSRs pueden proporcionar un suministro prácticamente inagotable de nuevas variaciones cuantitativas para una rápida adaptación evolutiva (Kashi y King 2006). Zeng *et al* (2012) demostraron en camarones peneidos que los SSR impulsan la plasticidad del genoma y la evolución adaptativa. Con sus estudios revelaron que los elementos transponibles sirven como portadores para la expansión de SSR; mediante análisis multi-ómicos concluyeron que los SSR regulan la expresión génica, impulsando así la adaptación evolutiva, en procesos tales como la capacidad osmorregulatoria variable bajo condiciones de baja salinidad estrés. Este es un ejemplo de un organismo con alto porcentaje de SSR en su genoma, que permite llegar a estas conclusiones.

En el presente estudio los SSR diseñados en *P. alba*, *P. chilensis* y *P. flexuosa* fueron óptimamente transferibles a *P. denudans*, con algunas modificaciones en los protocolos. Coincidiendo con los resultados obtenidos por Pomponio *et al.* (2015) con el 100% de transferencia de 11 SSR de *Prosopis alba* a *P. denudans*, *P. hassleri*, *P. flexuosa*, *P. chilensis*. La transferencia de marcadores SSRs de origen genómico, entre especies, se ha demostrado en numerosos géneros; *Glycine* (Peakall *et al.* 1998), árboles frutales (*Citrus*, *Malus*, *Pyrus*, *Prunus*) y especies maderables (*Quercus*, *Pinus*, *Acer*) (Kijas *et al.* 1995, Pierantoni *et al.* 2004, Wünsch y Hormaza 2002, Isagi y Suhandono 1997, González-Martínez *et al.* 2004, Pandey *et al.* 2004); con tasas de transferencia que varían de 17% a 100% en *Pinus* (Echt *et al.* 1999), de 22% a 78% en *Quercus* (Isagi y Suhandono 1997) y 59% en *Prunus* (Cipriani *et al.* 1999). SSR de *Prosopis chilensis* fueron exitosamente transferidos a otras seis especies del género (*P. alba*, *P. caldenia*, *P. flexuosa*, *P. nigra*, *P. hassleri*, *P. ruscifolia*, *P. juliflora* y *P. pallida*) (Mottura *et al.* 2005, Mottura 2006, Sherry *et*

al. 2011, Bessega *et al.* 2013) y se logró el 100% de transferencia de 11 SSR de *Prosopis alba* a *P. denudans*, *P. hassleri*, *P. flexuosa*, *P. chilensis* (Pomponio *et al.* 2015).

De los ocho SSRs que se transfirieron a *P. denudans* cinco corresponden a motivos funcionales, presentes en secuencias de transcriptoma de hoja (ST) y tres a secuencias genómicas (Mo y GL). La identificación de loci SSR funcionales, en secuencias similares a genes conocidos, podría ser útil para probar la asociación de alelos de SSR con la variación de rasgos adaptativos en las poblaciones (Qingzhang *et al.* 2013), como por ej, los SSR ST24 y ST73 que están vinculados a estés salino; o ST89 con actividad peroxidasa, que permite mitigar el daño producido por las especies reactivas del oxígeno (ROS) (Meloni *et al.* 2008); o a secuencias que brindan estabilidad a proteínas (ST11). Por otro lado, los SSR en regiones neutras son particularmente útiles en estudios del sistema de reproducción de las plantas (Mottura 2006).

Una de las primeras estimaciones de la diversidad genética a tener en cuenta dentro de una población es el número de variantes alélicas por locus (Gillet *et al.* 2005). En la población global analizada de *P. denudans* (Sección Algarobia) se detectó una elevada diversidad genética (N: 160; Na: 3-17) y riqueza Alélica (Rs: 2,88-17 ajustada a N: 140), con valores similares a los niveles detectados en poblaciones de especies arbóreas de *Prosopis*, como *P. flexuosa* y *P. chilensis* (incluyendo híbridos) en Argentina (N: 100; Na: 3-15 y Rs: 2,28-8,8; ajustado a N: 10) (Mottura 2006). Si bien la riqueza alélica es sensiblemente menor en este último caso, el muestreo para este cálculo consideró 14 veces menos individuos. Similares resultados se obtuvieron cuando analizamos las subpoblaciones de *P. denudans* (N: 20; Na: 1-13) respecto de *P. flexuosa* (N: 20; Na: 2-13) y *P. chilensis* (N: 20; Na: 3-7) (Mottura *et al.* 2005).

Los parámetros analizados en la población global de *P. denudans* (N: 160; I: 1,265; Ho media: 0,341 y la He media: 0,554) presentaron menor diversidad respecto a los medidos en otras poblaciones, como *P. flexuosa* y *P. chilensis* en Argentina (incluyendo híbridos) (N: 180; Ho media: 0,732; He media: 0,516) (Mottura 2006); si bien estos datos se obtuvieron sobre un N mayor, en *P. denudans* algunos loci presentaron valores mayores de Ho y He.

También en las subpoblaciones de *P. denudans* (N: 20; I: 0-2,05; Ho: 0-0,8; He: 0-0,837) (Anexo I. Tabla 7) pudimos observar valores similares a los obtenidos en *P. flexuosa* (N: 20; He: 0,46-0,86) y en *P. chilensis* (N: 20; He: 0,14-0,73) (Mottura *et al.* 2005) o *P. nigra* en el noroeste Argentino (N: 14; I: 0-1,738; Ho: 0-0,857; He: 0-0,796) (Vega *et al.* 2020).

Los loci SSR resultaron altamente polimórficos en todas las subpoblaciones, con un total de 31 alelos en La Negra, 34 en Puerto Deseado, 35 en La Esperanza, 37 en Diadema y Cerro Dragón, 38 en El Guadal, 40 en Dique F. Ameghino y 42 en Sierra Colorada. El más polimórfico de los SSRs resultó ser GL16, con 17 alelos. Pero si comparamos algunos SSR genómicos utilizados en otras especies de *Prosopis*, como Mo9 en *P. flexuosa* (N: 192; Na: 10; Ho: 0,62; He: 0,82) (Bessega *et al.* 2017b); la diversidad resultó similar respecto de *P. denudans* (N:158; Na: 6; Ho: 0,449; He: 0,560 - N: 20; Na: 2-5; Ho: 0,25-0,55 –siendo el valor 0,55 el predominante–; He: 0,34-0,62) (Anexo I. Tabla 7); pero en *P. alba* resultó tener mayor variabilidad (N:60; Rs: 5; Ho: 0,93; He: 0,67- N: 30; Rs: 4,73; Ho: 0,53; He: 0,66) (Bessega *et al.* 2018). En el caso de GL16 en *P. flexuosa* (N: 12; Na: 8; Ho: 0,67; He: 0,85) (Bessega *et al.* 2017b) presentó mayor diversidad que *P. denudans* (N: 20; Na: 6-10; Ho: 0,056-0,526; He: 0,73-0,837) especialmente en la Heterocigosis observada. GL24 en cambio resultó mucho más variable en *P. denudans* (N: 20; Na: 3-8; Ho: 0,15-0,8; He: 0,3-0,79) (Anexo I. Tabla 7) que en *P. alba* (N: 15-16; Na: 2-3; Ho: 0,2-0,31; He: 0,18-0,53 respectivamente) (Bessega *et al.* 2018).

Cuando se compararon los 4 SSR funcionales ST11, 24, 73 y 89 (Pomponio *et al.* 2015) con las muestras de las 8 subpoblaciones de *P. denudans* (N: 20) (Tabla 31) se vio que en general la diversidad de *P. denudans* para ST11 (Na: 2-3; Ho: 0,45-0,55; He: 0,375-0,499) (Anexo I. Tabla 7) resultó mucho mayor que la de *P. flexuosa* (N: 20; Na: 2; Ho: 0,05; He: 0,049), *P. alba* (N: 20; Na: 3; Ho:0,154; He: 0,143) y *P. hasleri* (N: 20; Na: 2; Ho: 0,05; He: 0,049). En el caso de ST24 la diversidad en *P. denudans* (N: 20; Na: 2-6; Ho: 0,158-0,500; He: 0,500-0,793) (Anexo I. Tabla 7), por lo menos en algunas subpoblaciones, resultó muy similar a *P. flexuosa* (N: 20; Na: 2; Ho: 0,450; He: 0,439); *P. alba* (N: 20; Na: 5; Ho:0,712; He: 0,693); *P. chilensis* (N: 20; Na: 2; Ho: 0,526; He: 0,388) y *P. hasleri* (N: 20; Na: 4; Ho: 0,600; He:

0,629). También la diversidad de ST73 en *P. denudans* (N: 20; Na: 1-6; Ho: 0-0,400; He: 0-0,485) (*Anexo I. Tabla 7*) en algunas subpoblaciones resultó muy similar a *P. flexuosa* (N: 20; Na: 3; Ho: 0,200; He: 0,184); *P. alba* (N: 20; Na: 6; Ho:0,569; He: 0,608); *P. chilensis* (N: 20; Na: 4; Ho: 0,500; He: 0,431) y *P. hasleri* (N: 20; Na: 3; Ho: 0,600; He: 0,499). Pero ST89 en *P. denudans* (N: 20; Na: 1-3; Ho: 0-0,300; He: 0-0,255) (*Anexo I. Tabla 7*) resultó menos diverso que *P. flexuosa* (N: 20; Na: 2; Ho: 0,450; He: 0,439); *P. alba* (N: 20; Na: 4; Ho: 0,596; He: 0,556); *P. chilensis* (N: 20; Na: 2; Ho: 0,350; He: 0,439) y *P. hasleri* (N: 20; Na: 5; Ho: 0,550; He: 0,605).

Tabla 31. Análisis comparativo de diversidad genética utilizando los mismos SSR en especies de *Prosopis*.

Especies	Locus	ST11 I-P00930d	ST24 I-P03211	ST73 I-P10500	ST89 S-P1EPIV2
<i>P. alba</i>	Na	3	5	6	4
	Ho	0,154	0,712	0,569	0,596
	He	0,143	0,693	0,608	0,558
<i>P. flexuosa</i>	Na	2	2	3	2
	Ho	0,05	0,45	0,2	0,45
	He	0,049	0,439	0,184	0,439
<i>P. chilensis</i>	Na	-	2	4	2
	Ho	-	0,526	0,5	0,35
	He	-	0,388	0,431	0,439
<i>P. hasleri</i>	Na	2	4	3	5
	Ho	0,05	0,6	0,6	0,55
	He	0,049	0,629	0,499	0,605
<i>P. denudans</i>	Na	2-3	2-6	1-6	1-3
	Ho	0,45-0,55	0,158-0,50	0-0,40	0-0,30
	He	0,375-0,499	0,50-0,739	0-0,485	0-0,255

La estructura genética de una población, se refiere a cómo se organiza la variación genética en el espacio y el tiempo. Está determinada por las características ambientales y del paisaje, por la distribución de las poblaciones en relación con dicho paisaje y por los procesos microevolutivos asociados, tales como selección, recombinación, mutación y flujo génico. El primer paso para poder establecer la estructura genética es determinar la variación genética de los individuos de cada población. Para ello se utilizan los

estimadores de diversidad genética. En estudios de variabilidad genética realizados sobre 11 especies de *Prosopis* sudamericanas se encontró que aquellas pertenecientes a la Sección Algarobia resultaron más variables que las de la Sección Monilicarpa y la Sección Strombocarpa (Bessega 2001).

En *P. denudans* se encontró una diferenciación genética moderada pero significativa (*PhyPT* 0,092) (Hartl y Clark 1997, Frankham *et al.* 2002, 2010) entre las distintas subpoblaciones, la mayor parte de la variación se halló dentro de ellas. Menores valores se encontraron en esta especie que los detectados en varias especies de *Prosopis* en el desierto de Atacama (Bessega *et al.* 2021).

En el presente estudio, cuando todos los individuos fueron agrupados en una sola población global, se pudo observar un desvío significativo del equilibrio de Hardy Weinberg (exceso de homocigotas respecto de lo esperado bajo panmixia) para más de la mitad de los loci, con un *F_{IS}* global significativo y positivo (0,385). Esto podría sugerir efecto Wahlund (Castric *et al.* 2002), endogamia (Wright 1921) o un artefacto causado por alelos nulos (DeWoody *et al.* 2006). Trabajos previos también reflejaron un exceso significativo de homocigotas en poblaciones de esta sección usando diversas técnicas (Saidman 1985, 1986; Saidman y Vilardi 1987; Saidman 1988, 1990; Saidman y Vilardi 1993; Keys y Smith 1994; Verga 1995; Saidman *et al.* 1997; Bessega *et al.* 2011, 2015, 2021; Roser 2015). Luego de los análisis de todos los aspectos se comprobó en *P. denudans* la existencia de subestructuración (*PhyPT* > 0 significativo), la presencia significativa de alelos nulos en la mayoría de los loci (ST11: 0,024 – GL16: 0,339), con excepción de ST73 y endogamia en algunas subpoblaciones (La Negra, Dique F. Ameghino, Cerro Dragón, El Guadal y Puerto Deseado).

Los valores de *F_{IS}* globales para cada una de las subpoblaciones también mostraron exceso de homocigotas. Incluso se detectaron elevados niveles de endogamia (>0,25) luego de la corrección por alelos nulos (26,5% de los loci), en las poblaciones que ajustaron mejor a modelos con endogamia: El Guadal (modelo *nfb*) y La Negra, Dique F. Ameghino, Cerro Dragón y Puerto Deseado (modelo *nf*). Los mayores valores medidos de *F_{IS}*(IIM): 0,39;

0,424; 0,536; 0,214 y 0,547 en las poblaciones El Guadal, La Negra, Dique F. Ameghino, Cerro Dragón y Puerto Deseado, respectivamente, fueron marcadamente superiores a los detectados en otras especies de árboles polinizados por insectos, como las leguminosas *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* del norte argentino (Fis: 0,03) (Barrandeguy *et al.* 2014), *Dalbergia nigra* (Fis: 0,08) principalmente polinizada por abejas (Buzatti *et al.* 2012), u otras especies de *Prosopis* (*P. alba*, *P. chilensis* y *P. flexuosa*) del norte argentino (Fis(IIM): 0,119) (Bessegá *et al.* 2021) que mostraron valores no tan marcados como en el presente trabajo. Sin embargo, también se ha demostrado que en algunas especies una variedad de condiciones puede llevar a un aumento de endogamia debido a apareamientos entre individuos emparentados y/o a cierto grado de autofecundación (Boshier y Young 2000), generando elevados niveles de endogamia (Fis(IIM): 0,40) (Gonçalves 2019).

Estudios realizados en el sistema de fecundación en siete especies de la Sección Algarobia (*P. glandulosa*, *P. velutina*, *P. chilensis*, *P. nigra*, *P. alba*, *P. flexuosa* y *P. ruscifolia*) (Bessegá *et al.* 2000b) mostraron que los valores de tasa de fecundación cruzada varían entre 0,72 a 1, indicando que las especies son predominantemente alógamas, pero que puede ocurrir hasta un 28 % de autogamia, originando así un aumento de endogamia.

Bajo escenarios de largas distancias de dispersión por semillas o polen, con flujo génico ilimitado, no debería presentarse estructura genética en la población, ya que los individuos emparentados estarían bastante dispersos. En cambio, bajo dispersión restringida siempre se espera una estructura genética a escala fina, incluso si el movimiento de polen es aleatorio y de larga distancia, debido a que los hermanos tendrían un patrón espacial agregado. En varios estudios de *Prosopis*, se propone que tanto la dispersión por polen como por semillas se encontraría limitada. Estos dos factores son claves en el establecimiento de estructura genética espacial (Wright 1943, Schnabel y Hamrick 1995, Streiff *et al.* 1998, Vekemans y Hardy 2004).

En regiones áridas los vientos juegan un papel muy importante, principalmente debido a que los vientos son intensos y pueden abarcar varios miles de kilómetros con pocas

barreras en su camino. Estos vientos juegan un rol importante sobre el espectro polínico (Horowitz 1992). En Patagonia los vientos son permanentes y muy fuertes, predominantemente del Oeste; con mayor ocurrencia del Sudoeste durante la primavera y el verano (en coincidencia con la floración) y, con menor incidencia, del Oeste-Noroeste. Esto podría hacer presumir que fuera un factor responsable del alto flujo génico, llevando una lluvia de polen para fecundar flores de otras localizaciones. Trabajos realizados en el sur de Chubut (Burry *et al.* 2001) demostraron que una alta cobertura vegetal está asociada a un alto porcentaje de polen. Esto es, que existe una relación estrecha entre el polen hallado en el sedimento superficial y la fuente de emisión, pero esa relación varía según la especie y, en el caso de las papilionoideas esa relación es baja.

Dado que las especies de *Prosopis* son entomófilas (Genise *et al.* 1990) y que se asume que el polen no es usualmente capaz de migrar largas distancias, se favorecería el cruzamiento recíproco entre plantas cercanas (Bessega *et al.* 2000b). Bessega *et al.* (2012) detectaron una distancia de polinización promedio de 5 a 30 m, con un vecindario de polinización efectivo de 22 m de radio alrededor de cada árbol madre.

El sistema de fecundación cruzada (alogamia) es una fuente importante de dispersión de polen que, por lo general, cubre un área mayor que el flujo génico mediado por semillas (Smouse y Sork 2004, Robledo-Arnuncio y Gill 2005). Aun así, el flujo génico mediado por semillas cobra relevancia en la determinación del tamaño efectivo poblacional y en los niveles de subdivisión de la población, debido a que las semillas contienen los genomas biparentales mientras que los granos de polen portan sólo el genoma paterno (Hamilton y Miller, 2002; García *et al.*, 2007), influyendo sobre los patrones espaciales de diversidad genética poblacional mediante fenómenos tales como la colonización de nuevos hábitats, la regeneración y las sucesiones (Hamrick *et al.* 1993).

El sistema de dispersión de semillas endozoico en especies de *Prosopis*, mediado por herbívoros nativos y ganado (Mares *et al.* 1977), determina que las semillas de la misma planta madre sean comidas, transportadas y finalmente depositadas todas juntas con las heces de los animales. Este mecanismo causa la germinación de hermanos o medios

hermanos en áreas estrechas (Keys 1993, Bessega *et al.* 2012, 2021) y, en consecuencia, un elevado parentesco entre plantas cercanas que tenderían a compartir alelos idénticos por descendencia con mayor probabilidad que las distantes. Por lo tanto, los valores positivos de Fis observados, luego de la corrección por alelos nulos, en las subpoblaciones analizadas en este estudio podrían ser explicados por la autogamia parcial y la subestructuración poblacional dada por el modo de dispersión de semillas y polen que generan poblaciones formadas por manchones de individuos emparentados, ocasionando cruzamientos endogámicos.

Los frutos de *P. denudans* se han detectado en la dieta de varias especies de herbívoros que habitan la Patagonia: guanacos (*Lama guanicoe* Müller, 1776), ñandúes (*Pterocnemia pennata* Gray, 1871), maras (*Dolichotis patagonum* Zimmerman, 1780), vizcachas (*Lagostomus maximus* Brookes, 1828) y cuises (*Microcavia australis* (Geoffroy & d'Orbigny, 1833)) y algo de ganado de cría (equino, ovino, caprino) (Pelliza *et al.* 1997). Si bien el guanaco ha sido descrito como un posible dispersor de *P. flexuosa* y *P. chilensis* (Campos *et al.* 2012), de las especies mencionadas ninguna realiza muy amplios desplazamientos, a pesar de ser migradoras algunas de ellas.

Investigaciones recientes han destacado a los loros barranqueros (*Cyanoliseus patagonus* (Vieillot, 1818)) como dispersores de semillas de leguminosas, incluidas varias especies de *Prosopis* (de la Peña 2015, Blanco *et al.* 2015, Tella *et al.* 2015) que pueden llegar a cubrir un área de acción de 1541,6 km² (Bolgeri 2016), por lo que esta ave podría ser un buen candidato. La suposición de que las especies de aves que consumen Algarrobos y vainas de otras leguminosas son exclusivas depredadores de semillas (Milesi *et al.* 2004, Villagra *et al.* 2002) o dispersores de corta distancia, como es el caso del ñandú mayor no volador (*Rhea americana* (Linnaeus, 1758)) (Pratolongo *et al.* 2003, Renison *et al.* 2010), colisionan con las reconstrucciones moleculares que sugieren una dispersión a larga distancia, con las aves como la hipótesis más probable para explicar la distribución y la diversidad genética del género *Prosopis* y de otras leguminosas en América (Stoll *et al.* 2020). Por lo

que se considera que esta estrategia no pareciera que alcancen para explicar la amplia dispersión de *P. denudans* en Patagonia.

El ser humano también puede haber sido vehículo de la especie, dado que el registro etnohistórico de Patagonia muestra que los frutos de *P. denudans* se consumían de diversas maneras desde momentos prehispánicos (Capparelli y Prates 2015). La presencia del ser humano en Patagonia ha sido datada a través de estudios arqueológicos y refiere aproximadamente 15.500 años AP. Estas poblaciones se reconocen como cazadores-recolectores, con hábitos de vida nómada, que recorrían ampliamente la región. El intercambio sistemático de herramientas de obsidiana y otros materiales (metales y cerámica) posiblemente refleja la intensificación de redes de intercambio por lo menos a partir del Holoceno tardío (Campbell *et al.* 2017a, 2017b).

Hay evidencias que *Prosopis* apareció en Atacama a fines del Holoceno (ca. 4000 años AP), si bien las vainas de algarrobo eran conocidas en la Puna Argentina cerca de 10.000 años AP; que los vectores más probables eran humanos y su rápida expansión probablemente fue el resultado de una combinación de factores naturales (geodispersión, endozoocoria) y del ser humano (cultivo, invasión de árboles debido a camélidos domésticos que esparcen sus semillas cerca de los asentamientos) (McRostie *et al.* 2017). Lema *et al.* (2012) registró la molienda de *Prosopis* sp. en artefactos provenientes del sitio Aquihucó (Neuquén) asociados a entierros de una antigüedad de 4172 ± 52 años AP y 3817 ± 59 años AP. Respecto al uso y consumo de *P. denudans*, Capparelli y Prates (2010, 2015) demostraron su explotación por grupos cazadores recolectores del noreste de Patagonia con una cronología de 938 ± 45 años AP. El registro etnohistórico de Patagonia muestra que los frutos de *Prosopis* se consumían de diversas maneras desde momentos poshispánicos más o menos tempranos (i.e. Flakner 1774). Las vainas se habrían carbonizado por accidente mientras eran tostadas en cenizas calientes, probablemente como una etapa previa al molido. Esta práctica de tostado determinó la asociación de los frutos de *Prosopis* al área residencial, y más específicamente al fogón, y ofreció, por medio de la carbonización, las condiciones para su preservación y visibilidad arqueológicas.

La distribución de obsidiana (artefactos prehistóricos) en la Patagonia proporcionó una fuerte evidencia para demostrar los contactos físicos y culturales en grandes regiones, como lo indica la observación de múltiples tipos de obsidiana, derivados tanto de lejanas distancias (>300 km, llegando a 900km), que ha ocurrido poco después de las primeras ocupaciones de la Patagonia, en el Pleistoceno tardío, como de fuentes muy separadas, que se encuentran juntas en muchos sitios arqueológicos (Stern 2018). El Análisis geoquímico realizado en material geológico y arqueológico indica que todos los diferentes tipos de obsidiana encontrados hasta ahora en Patagonia son distinguibles químicamente, lo que permitió documentar bien su distribución espacial y temporal.

La evidencia más temprana de uso de obsidiana, encontrado en el Pleistoceno tardío de Pilauco (ca. 15.500 AP), en centro-sur de Chile (Osorno actual), sugiere que la obsidiana de este sitio fue derivada localmente de las rocas volcánicas de los depósitos fluviales del mismo sitio que fue ocupado. Sin embargo, otros sitios algo más jóvenes del Pleistoceno, como Tres Tetas (ca. 12.000 AP) en la Patagonia central, y muchos yacimientos del Holoceno temprano, como Chorillo Malo (11.000-7.000 AP), Epullan Grande (ca. 11.535 AP), Casa de Piedra (ca. 10.800 AP), Baño Nuevo (10.870-9.460 AP) y El Chueco (ca. 10.200 AP), contienen evidencia de transporte de obsidiana a larga distancia (**Fig. 60**) (Stern 2018).

La presencia de diferentes tipos de obsidiana procedente de múltiples sitios lejanos (>300 km), implica que distintos grupos o individuos, con acceso a diferentes fuentes de obsidiana, muy separadas entre sí, visitaron los mismos sitios durante períodos de tiempo más o menos cercanos. Este sugiere la posibilidad de un intercambio, tanto material como cultural, entre grupos de cazadores-recolectores terrestres a través de grandes regiones de la Patagonia a partir de al menos el Holoceno medio. El intercambio sistemático de obsidiana y otros materiales (metales y cerámica) posiblemente refleja la intensificación de redes de intercambio por lo menos a partir del Holoceno tardío (Campbell *et al.* 2017a, 2017b).

Este antecedente nos lleva a proponer que las vainas de *P. denudans* habrían sido trasladadas, y tal vez intercambiadas, por los grupos de cazadores-recolectores, de hábito

nómade, en Patagonia. Los circuitos de movimiento de población humana de antigua data en la región pueden utilizarse como indicador de propagación de la especie, explicando los altos valores de flujo génico histórico registrado entre algunas subpoblaciones como La Negra y La Esperanza (Nm: 1478,375) o Dique F. Ameghino y El Guadal (Nm: 90,316). Incluso los mayores valores de riqueza alélica observados podrían ser la consecuencia del alto tránsito de estos pueblos nómades. Tal sería el caso de Dique F. Ameghino (Rs: 36,658) donde confluyen varias de las vías de circulación propuestas por Stern (2018); la de Pampa del Asador (PDA), la de Sacanana (S) y la de Telsen/Sierra Negra (T/SN) (*Fig. 59*).



Fig. 59: Mapa de ubicación de las fuentes principales de obsidiana en la Patagonia (círculos grandes de sur a norte: SO Seno Otway; CB Cordillera Baguales; PDA Pampa del Asador; CH Chaiten; S Sacana; T/SN Telsen/Sierra Negra; CP/LL Cerro de la Planicies/Lago Lolog; NS Nevadas de Sollipulli; PC Portada Covunco,) e indicaciones generales de su distribución espacial en sitios arqueológicos que contienen artefactos elaborados a partir de estos diferentes tipos de obsidiana. También se muestran las ubicaciones de algunos de los sitios con las primeras evidencias de herramientas de obsidiana, edades dadas en años AP. Pilauco (círculo abierto) es el sitio con la evidencia más temprana de uso de obsidiana en la Patagonia (Stern 2018). Se superponen las poblaciones de P. denudans como estrellas blancas.

Sierra Colorada (Rs: 37,78) estaría en el circuito de Portada Covunco (PC) pero podría estar vinculada a las rutas de Sacanana (S), de Cerro de la Planicies/Lago Lolog (CP/LL) y de Telsen/Sierra Negra (T/SN) (**Fig. 60**). Incluso indirectamente todas ellas pueden llegar a establecer contacto, tal como demostraron los estudios de Campbel *et al.* (2017a, 2017b) en la costa atlántica, Golfo de San Matías, cerca de Puerto Madryn, donde se encontraron diferentes tipos de obsidiana provenientes de múltiples sitios, tan lejanos como Pali Aike y Cueva Fell, El Chueco, Tapera Moreira, cerca de Cholila, en la Isla Mocha.

Según los métodos de ordenación (DAPC) utilizando los SSR con todos los individuos (N=160) y sin consideraciones a priori de geolocalización de las procedencias, volvemos a apreciar que hay una gran dispersión genética en todas las subpoblaciones (K= 9), ya que cada grupo genético cuenta con alelos de al menos cuatro poblaciones geográficas. Por otro lado, la prueba de Mantel reveló una muy baja correlación entre distancia genética y distancia geográfica en la población global ($r: 0,017$ $p: 0,046$), por lo que se podría suponer que no hay aislamiento entre las subpoblaciones. A una escala fina, solo en algunas subpoblaciones, como Diadema y El Guadal, se pudo detectar una estructura genética espacial, es decir una similitud genética mayor entre vecinos que entre individuos más distantes. Frecuentemente esto ocurre por la formación de las estructuras familiares locales, como resultado de la dispersión limitada de genes (Gonçalves 2019). La teoría del aislamiento por distancia predice un patrón esperado de estructura genética espacial en equilibrio deriva-dispersión ya que el flujo génico en plantas (polen y semillas) a menudo muestra una restricción espacial de moderada a fuerte en su dispersión. Por lo tanto, se espera con frecuencia que ocurra una estructura genética espacial dentro de las poblaciones (Vekerman y Hardy 2004).

En la población natural de *P. denudans* no encontramos fragmentación del hábitat, respecto de las variables analizadas, ni barreras al flujo génico que estén subdividiendo las subpoblaciones en grupos discretos que gradualmente puedan separarse y evolucionar de forma independiente; pero si se pudo apreciar en algunas subpoblaciones el apareamiento por proximidad. Ambos factores deben ser considerados cuando se analizan

agrupamientos de individuos y se efectúan comparaciones entre grupos de individuos que presentan distintos grados de aislamiento en un gradiente de distancias (Gonçalves 2019).

Cuando se integraron los análisis considerando los marcadores morfométricos y moleculares se pudo verificar que no hay estructuración genética importante de la población global de *P. denudans*, tal como se observó previamente, corroborando los resultados. Considerando incluso las características del fruto que utiliza la bibliografía para determinar las variedades (Burkart 1976, Correa 1984); *denudans*, *patagónica* y *stenocarpa*, sumado a los caracteres morfométricos y moleculares que se analizaron en esta tesis, se detectaron poblaciones genéticamente homogéneas. Sería necesario hacer otros estudios más exhaustivos de barrido de marcadores y/o evaluar aquellos posibles involucrados en características del fruto.



CONCLUSIONES

La evaluación ambiental de las poblaciones analizadas de *Prosopis denudans* evidencia su adaptación al clima Árido, templado frío, con una Temperatura Media Anual que disminuye de Norte a Sur, desde 11,79 °C a 9,55 °C, una Precipitación Media Anual que oscila entre 143 y 300 mm, valores negativos de Balance Hídrico Directo, en altitudes ubicadas entre 188 y 1030 msnm.

Los suelos estudiados resultaron con predominio de arena, mayoritariamente alcalinos, con baja salinidad, bajo % CO, con pobre a muy pobre % MO y altamente desprovistos de N, coincidiendo con los Ordenes Aridisol y Entisol. Si bien hubo diferencias entre los sitios, éstas no son suficientes para evidenciar una ventaja adaptativa de las plantas.

La diferenciación morfométrica encontrada en las plantas no alcanza para diferenciar las poblaciones de las distintas procedencias ni las variedades.

Los SSRs funcionales y neutros diseñados en *P. alba*, *P. chilensis* y *P. flexuosa* resultaron óptimamente transferibles a *P. denudans* y con capacidad para detectar variabilidad genética, aun con la presencia de alelos nulos, reflejando cierta cercanía filogenética entre las especies.

Se detectó endogamia moderada, aun con la corrección para alelos nulos, en las subpoblaciones La Negra, Dique F. Ameghino, Cerro Dragón, El Guadal y Puerto Deseado.

A una escala fina, solo en Diadema y El Guadal se pudo detectar una estructura genética espacial, generada por el apareamiento por proximidad.

La falta de estructuración genética fuerte entre las subpoblaciones sugiere un elevado flujo génico dentro de la población global de *P. denudans*, posiblemente sustentado por el transporte realizado por los grupos de cazadores-recolectores, de hábito nómada, en Patagonia y en menor medida por la zoocoria o la lluvia de polen.



BIBLIOGRAFÍA

Abbot M.L., Fraley J. & Reynolds T.D. 1991. Root profiles of select cold desert shrubs and grasses in disturbed and undisturbed soils. *Environmental and Experimental Botany* 31: 165-178.

Abraham E., del Valle H.F., Roig F., Torres L., Ares J. O., Coronato F. & Godagnone R. 2009. Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *Journal of Arid Environments* 73:144-153.

Aguiar M.R. & Sala O.E. 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends Ecol. Evol.*, 14(7): 273-277.

Aguilera S.M. 2000. Importancia de la protección de la materia orgánica en suelos. Simposio Proyecto Ley Protección de Suelo. Boletín N° 14. Valdivia, Chile. p. 77- 85

Alhamad M.N. & Alrababah M.A. 2013. The impacts of biologically induced micro-environments on biodiversity in a dry Mediterranean grassland. *Plant Ecology y Diversity*, 6 (2): 279-288.

Allison L.E. ; Brown, J.H. ; Hayward, H.E. ; Richards, L.A. ; Berntein, L. ; Fireman, M. ; Pearson, G.A. ; Wilcox, L.V. ; Bower, C.A. ; Hatcher, J.T. & Reeve, R.C. 1973. Diagnóstico y rehabilitación de suelos salinos y sódicos. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América. Editorial Limusa, México. 172pp.

Almorox J. 2009. Climatología aplicada al Medio Ambiente y Agricultura. <http://ocw.upm.es/ingenieria-agroforestal/climatologia-aplicada-a-la-ingenieria-y-medio-ambiente/contenidos/indicesclimaticos/indicessimples.pdf1>

Alves F.M., Zucchi M.I., Azevedo-Tozzi A.M.G., Sartori A.L.B. & Souza A.P. 2014. Characterization of microsatellite markers developed from *Prosopis rubriflora* and *Prosopis ruscifolia* (Leguminosae - Mimosoideae), legume species that are used as models for genetic diversity studies in Chaquenan areas under anthropization in South America. *BMC Research Notes* 7:375. 2- 6.

Ambrústolo P. & Ciampagna M.L. 2015. Study of Alero 4 rock shelter, North coast of Deseado Estuary (Patagonia, Argentina): Hunter-gatherer mobility strategies during the Late Holocene. *Quaternary International* 373: 17-25.

Anderson V.L. & Mc Lean R.A. 1974. Design of Experiments: A Realistic Approach. Marcel Dekker Inc., New York. 363 pp.

Angueira de Prieto C. 2016. Tesis Doctoral: Revelamiento de suelos utilizando las nuevas técnicas de Geomática: un caso de Santiago del Estero, Argentina. Editor: Servicio de Publicaciones de la Universidad de Córdoba. España.

Arvind K., Sanjay K.Y., Satyawan S. & Pandeya S.N. 2011. Analgesic activity of ethanolic extract of roots of *Prosopis cineraria* (L.) Druce. *Journal of Applied Pharmaceutical Science* 01(08):158-160.

Bandyopadhyay B., Nandy A.K., Mallik R. & Chatterjee A. 1990. A comparative study on the effect of gamma irradiation on growth and biomass yield in certain fuelwood species. *Indian Forester* 116: 393-402.

- Barow M. 2006.** Endopolyploidy in seed plants. *BioEssays*, 28(3), 271-281.
- Barrandeguy M.E., García M.V., Prinz K., Rivera Pomar R. & Finkeldey R. 2014.** Genetic structure of disjunct Argentinean populations of the subtropical tree *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Fabaceae). *Plant. Syst. Evol.* 300: 1693-1705.
- BassiriRad H., Tremmel D.C., Virginia R.A., Reynolds J.F., Soyza A.G. & Brunei M.H. 1999.** Short-term patterns in water and nitrogen acquisition by two desert shrubs following a simulated summer rain. *Plant Ecol.* 145: 27-36.
- Beeskow A. M., Monsalve M. A. & Duro V. 2005.** Identificación de áreas de mayor diversidad en endemismos vasculares en la región Patagónica argentina. *Anales del Instituto de la Patagonia* 33: 5-20.
- Belnap J. 2006.** The potential roles of biological soil crusts in dryland hydrologic cycles. *Hydrological Processes* 20: 3159-3178.
- Besega C., Vilardi J.C. & Saidman B.O. 2000a.** Isozyme and RAPD studies in *Prosopis glandulosa* and *P. velutina* (Leguminosae, Mimosoideae). *Genet Mol Biol* 23:639-648.
- Besega C., Ferreyra L., Julio N., Montoya S., Saidman B. O. & Vilardi J.C. 2000b.** Mating system parameters in species of genus *Prosopis* (Leguminosae) . *Hereditas* 132: 19 – 27.
- Besega C. 2001.** Estructura poblacional y relaciones filogenéticas (Distancia y Parsimonia) en especie de *Prosopis* (Leguminosae) en base a marcadores moleculares. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_3422_Besega.pdf
- Besega C., Saidman B. O. & Vilardi J. C. 2005.** Genetic relations among American species of *Prosopis* (Leguminosae) based on enzyme markers. *Genetics and Molecular Biology* 28: 277–286.
- Besega C., Vilardi J.C. & Saidman B.O. 2006.** Genetic relationships among American species of the genus *Prosopis* (Mimosoideae, Leguminosae) inferred from ITS sequences: evidence for long-distance dispersal *Journal of Biogeography* 33: 1905–1915.
- Besega C., Saidman B.O., Darquier M.R., Ewens M., Sánchez I., Rozenberg P. & Vilardi J.C. 2009.** Consistency between marker and genealogy-based heritability estimates in an experimental stand of *Prosopis alba* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 96:458-465 .
- Besega C.F., Saidman B.O., Darquier R., Ewens M., Felker P. & Vilardi J. C. 2010.** Accuracy of dominant markers for estimation of relatedness and heritability in an experimental stand of *Prosopis alba* (Leguminosae). *Tree Genetics & Genomes*; 1 – 13.
- Besega C.F., Saidman B.O., Darquier M. R., Ewens M., Felker P. & Vilard J. C. 2011.** Accuracy of dominant markers for estimation of relatedness and heritability in an experimental stand of *Prosopis alba* (Leguminosae). *Tree Genetics & Genomes* 7:103–115.
- Besega C.F., Pometi C.L., Ewens M, Saidman B. O. & Vilardi J. C. 2012.** Strategies for conservation for disturbed *Prosopis alba* (Leguminosae, Mimosoidae) forests based on mating system and pollen dispersal parameters. *Tree Genetics & Genomes*. 8(2): 277-288.

Besega. C.F., Pometti C.L., Miller J.T., Watts R., Saidman B.O. & Vilardi J.C. 2013. New microsatellite loci for *Prosopis alba* y *P. chilensis* (Fabaceae). Applications in Plant Sciences. 1(5): 1200324.

Besega C., Pometti C., Ewens M., Saidman B. & Vilardi J. 2015. Improving initial trials in tree breeding using kinship and breeding values estimated in the wild: the case of *Prosopis alba* in Argentina. New Forests 46, 427-448.

Besega. C.F., Pometti C.L., Saidman B.O. & Vilardi J.C. 2017a. Contribución de estudios genético poblacionales a la conservación de especies nativas de argentina de interés forestal. Ciencia E Investigación 67: 25-35.

Besega. C.F., Pometti C.L., Campos C., Saidman B.O. & Vilardi J.C. 2017b. Implications of mating system and pollen dispersal indices for management and conservation of the semi-arid species *Prosopis flexuosa* (Leguminosae). Forest Ecology and Management 400:218-227.

Besega. C.F., Pometti C.L., Pablo López R., Larrea-Alcázar D., Fortunato R.H., Saidman B. & Vilardi J.C. 2018. Genetic diversity and differentiation among *Prosopis alba* (Leguminosae) populations from dry valleys of Bolivia with different levels of human disturbance and altitude. Ecology and Evolution. 1–13.

Besega. C.F., Pometti C.L., Fortunato R., Greene F., Santoro C.M. & McRostie V. 2021. Genetic studies of various *Prosopis* species (Leguminosae, Section Algarobia) co-occurring in oases of the Atacama Desert (northern Chile). Ecology and Evolution 11:2375–2390.

Bianchi A.R., Nieva I.J. & Yáñez C.E. 1994. Un modelo simple de regresión lineal para la estimación de temperaturas medias mensuales regionales. RIA 25 (3): 35-54. INTA. Argentina.

Bianchi A. R. & Cravero S.A.C. 2009. Modelo de regresión lineal para la estimación de temperatura media mensual del aire en Argentina. Actas de las V Jornadas de Ciencia y Tecnología de Facultades de Ingeniería del NOA, Universidad Nacional de Salta.

Bir S.S. & Sidhu S. 1967. Cytological observations on the North Indian members of family Leguminosae. *Nucleus* 10: 47–63.

Blakemore L.C., Searle P.L. & Daly B.K. 1987. Methods for chemical analysis of soils. Lower Hutt, NZ: Soil Bur. Sci. Rep. 80. N.Z.

Blanco G., Hiraldo F., Rojas A., Dénes F.V. & Tella J.L. 2015. Parrots as key multilinkers in ecosystem structure and functioning. Ecol. Evol. 5: 4141–4160.

Blasco C., Carenzo S. & Astrada E. 2005. Evaluación de un sistema silvopastoril sobre vinalares en Formosa, Argentina. Revista Iberoamericana de Economía Ecológica 2: 57-68.

Bolgeri M.J. 2016. Tesis Doctoral: Caracterización de movimientos migratorios en Guanacos (*Lama Guanicoe*) y patrones de depredación por Pumas (*Puma Concolor*) en la Payunia, Mendoza. Universidad Nacional de Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche. 248pp.

Boshier D.H. 2000. Mating systems. Forest conservation genetics: principles and practice, 63-79.

Bouyoucos G.J. 1927. The hydrometer as a new method for the mechanical analysis of soils. *Soil Sci.* 23:343-353.

Bremmer J M. 1960. Determination of Nitrogen in soil by the Kjeldahl method. *J.Agr.Sci.* 55:1-23.

Bremmer J.M. & Mulvaney C.S. 1982. Nitrogen total. En Page at al.(eds). *Methods of soil analysis. Part.2. 2nd.Edition Agronomy 9:595-624. Am.Soc.of Agron., Inc., Madison, Wis.*

Brizuela M.M., Burghardt A.D., Tanoni D. & Palacios R.A. 2000. Estudio de la variación morfológica en tres procedencias de *Prosopis flexuosa* y su manifestación en cultivo bajo condiciones uniformes. *Multequina* 9: 7-15

Broadbent F.E., 1953. The soil organic fraction. *Advan. Agron.* 5: 153-183.

Brooks T. M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A.B., Rylands A.B. & Bouyoucos GJ. 1927. The hydrometer as a new method for the mechanical analysis of soils. *Soil Sci.* 23:343-353.

Brooks T. M., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., Da Fonseca G.A.B., Rylands A.B., Konstant W.R., Flick P., Pilgrim J.D., Oldfield S., Magin G. & Hilton-Taylor C. 2002. Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conserv Biol* 16:909-923.

Boshier D.H. & Young A. 2000. Forest conservation genetics: limitations and future directions. In: *Forest Conservation Genetics: Principles and Practice* (Edited by Young, A.; Boshier, D.; Boyle, T.). CSIRO Publishing, Melbourne, Australia.

Bucci S.J., Scholz F.G., Goldstein G., Meinzer F.C. & Arce M.E. 2009. Soil Water Availability and Rooting Depth as Determinant of Hydraulic Architecture of Patagonian Woody Species. *Oecologia* 160:631-641.

Bucci S.J., Scholz F.G., Iogna P. & Goldstein G. 2011. Economía del agua de especies arbustivas de las Estepas Patagónicas. *Ecología Austral* 21(1):043-060.

Bukhari YM. 1997. Possible ancestry and the systematics of the Sudan's common Mesquite (*Prosopis*). *Indian Journal of Forestry* 20: 341–345.

Burghardt A.D. 1996. La identidad de cuatro especies de *Prosopis* L. expresada a través de sus patrones electroforéticos. *Mendeliana* 12 (1): 38-50.

Burghardt A.D. & Palacios R.A. 1997. Electrophoretic characterization of the American sections of *Prosopis* L. (Leguminosae: Mimosoideae). *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae* 20:71-83.

Burkart A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. (Mimosoideae). (Parts 1 & 2). Catalogue of the recognised species of *Prosopis*. *Journal of the Arnold Arboretum.* 57: 219–249, 450–525.

Burkart R., Bárbaro N., Sánchez R. O. & Gómez D.A. 1999. Ecorregiones de la Argentina, APN, PRODIA. 43 pp.

Burkart S. E., Garbulsky M. F., Ghera C. M., Guerschman J. P., León R. J. C., Oesterheld M., Paruelo J. M. & Perelman S. B. 2005. Las comunidades potenciales del pastizal pampeano bonaerense. Pp. 379-399 en M. Oesterheld, M. R. Aguiar, C. M. Ghera and J. M. Paruelo (eds.). La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León. Editorial Facultad de Agronomía, Buenos Aires.

Burkart S. E., León R. J. C., Conde M. C. & Perelman S. B. 2011. Plant species diversity in remnant grasslands on arable soils in the cropping Pampa. *Plant Ecology* 212:1009-1024.

Burry I.S., Trivi de Mandri M.E., Palacio P.I. & Lombard M.C. 2001. Relaciones polen-vegetación de algunos taxa de la estepa patagónica (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural*. 74:419-427, 2001

Buxbaum C.A.Z. & Vanderbilt K. 2007. Soil heterogeneity and the distribution of desert and steppe plant species across a desertgrassland ecotone. *Journal of Arid Environments* 69: 617-632.

Buzatti R.S., Ribeiro R.A., Lemos Filho J.P.D. & Lovato M.B. 2012. Fine-scale spatial genetic structure of *Dalbergia nigra* (Fabaceae), a threatened and endemic tree of the Brazilian Atlantic Forest. *Genet Mol Biol* 35(4):838–846

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

Cabrera A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-42.

Cabrera A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería* (2da. ed). Tomo II, Fase 1 ACME, Buenos Aires. 85 pp.

Calabrese G. M., Rovere A.E. & Zeberio J.M . 2013. Costras biológicas en sitios de monte con diferentes niveles de perturbación. En: *Restauración Ecológica de la Diagonal Árida de Argentina*. Editores: Daniel Roberto Perez; Adriana Edit Rovere; Maria Emilia Rodriguez Araujo. 1a ed. Vazquez Mazzini. 112-120.

Caminos R. 2001. Hoja geológica 4166-I. Valcheta. Provincia de Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR (Servicio Geológico Minero Argentino). Buenos Aires. *Boletín* 310. 73 pp.

Campanella M.V., Rostagno C.M., Videla L.S. & Bisigato A.J. 2015. Efecto de las precipitaciones sobre el nitrógeno disponible en suelos con degradación contrastante en el NE de Chubut. *Cienc. Suelo (Argentina)* 33(2): 323-330.

Campbell R., Stern C.R. & Peñaloza A. 2017a. Obsidian from Isla Mocha, Chile. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 13, 617e624.

Campbell R., Carrión H., Figueroa V., Peñaloza A., Plaza M.T. & Stern C.R., 2017b. Materias primas líticas, artefactos metálicos y cuentas en Isla Mocha (1000e1700 B.C.). *Actas del XIX Congreso Nacional de Arqueología Argentina*. Tucumán. 1389-1393.

Campos C. M., Campos V. E., Velez M. S., Albanese M. S., Rodríguez M. D. & Giannoni S. M. 2012. Interacciones entre *Prosopis flexuosa* y la fauna: Animales dispersores y depredadores de semillas. Conference Paper, Reunión Nacional Del Algarrobo, at Universidad Nacional De Córdoba, Facultad De Ciencias Agropecuarias, Secretaría De Extensión. https://www.researchgate.net/publication/264672490_

Capparelli A. & Prates L. 2010. Identificación específica de frutos de algarrobo (*Prosopis* spp., Fabaceae) y mistol (*Ziziphus mistol* Grises., Rhamnaceae) en un sitio arqueológico de Patagonia. En: Pochettino ML, A. Ladio, Arenas P. (Eds.) Traditions 460 and transformations in Ethnobotany (ICEB 2009). San Salvador de Jujuy, Argentina. 13-19.

Capparelli A. & Prates L. 2015. Explotación de frutos de algarrobo (*Prosopis* spp.) por grupos cazadores recolectores del noreste de Patagonia. Chungara, Revista de Antropología Chilena. Volumen 47 (4): 549-563.

Carevic F.S. 2014. The role of ecophysiological studies in the genus *Prosopis*: implications for the conservation of drought-prone species. IDESIA Vol.32 (4). 77-81. Chile.

Carrasco M. A. 1992. El suelo como sistema químico. En Vera W (Ed.): Suelos, una visión actualizada del recurso. Publicaciones Miscelaneas Agrícolas N° 38, Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, 345 p.

Casalini A.I. & Bisigato A.J. 2017. Geomorphology and soils control vegetation heterogeneity through differential species establishment at an arid ecotone. Journal of Arid Environments 147:83-89.

Castillo-Morales M., Linares-Fleites G., Valera-Pérez M. A., García-Calderón N. E. & Acevedo-Sandoval O. A. 2009. Modelación de la materia orgánica en suelos volcánicos de la región de Teziutlán, Puebla, México. Rev. Latinoam. Rec. Nat. 5: 148-154.

Castric V., Bernatchez L., Belkhir K. & Bonhomme F. 2002. Heterozygote deficiencies in small lacustrine populations of brook charr *Salvelinus fontinalis* Mitchill (Pisces, Salmonidae): a test of alternative hypotheses. Heredity 89, 27-35.

Catalano S.A., Vilardi J.C., Tosto D. & Saidman B.O. 2008. Molecular phylogeny and diversification history of *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae). Biological Journal of the Linnean Society 93, 621-640.

Catalano S.A., Saidman B.O. & Vilardi J.C. 2009. Evolution of small inversions in chloroplast genome: a case study from a recurrent inversion in angiosperms. Cladistics 25:93-104.

Cavagnaro J.B. & Passera C.B. 1993. Relaciones hídricas de *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce) en el Monte, Argentina. In: 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, 73-78.

Celaya-Michel H. & Castellanos-Villegas A.E. 2011. Mineralización de nitrógeno en el suelo de zonas áridas y semiáridas Nitrogen Mineralization on Arid and Semi-Arid Land Soil. Terra Latinoamericana 29: 343-356.

Césari O., Simeoni A. & Beros C. 1986. Geomorfología del Sur de Chubut y Norte de Sta. Cruz. Revista UNPSJB N° 1, Comodoro Rivadavia.

Césari O., Beros C. & Simeoni A. 1988. Geología y Geomorfología del NE de Sta. Cruz. Informe final Convenio CFI – UNPSJB. Comodoro Rivadavia. (Inédito)

Chapin F.S. III, Matson P.A. & Mooney H.A. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer, New York, USA.

Chapuis M.P. & Estoup A. 2007. Microsatellite null alleles and estimation of population differentiation. *Molecular Biology and Evolution* 24(3):621–631.

Cherubini C. 1954. Numeros de cromosomas de algunas especies del genero *Prosopis* (Leguminosae - Mimosoidae). *Darwiniana* 10: 637–643.

Chybicki I.J. & Burczyk J. 2009. Simultaneous estimation of null alleles and inbreeding coefficients. *J. Heredity*. 100:106–113. <https://doi.org/10.1093/jhered/esn088>

Chybicki I.J., 2015. INEST 2.0 User's manual. Department of Genetics, Kazimierz Wielki University, Chodkiewicza 30, Bydgoszcz, Poland. Available at www.ukw.edu.pl/pracownicy/strona/igor_chybicki/ (Verificado Junio 2021).

Chybicki I.J. 2017. INEST 2.2. The user manual. Available at https://www.ukw.edu.pl/pracownicy/strona/igor_chybicki/software_ukw (Julio 2021).

Ciampagna M.L. 2014. Tesis Doctoral: Estudio de la interacción entre grupos cazadores recolectores de Patagonia y las plantas silvestres: el caso de la costa norte de Santa Cruz durante el Holoceno medio y tardío. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Cingolani A. M., Bran D., López C. & Ayesa J. 2000. Comunidades vegetales y ambiente en el ecotono boreal entre los distritos patagónicos Central y Occidental (Río Negro, Argentina). *Ecología Austral* 10:47-61.

Cipriani G., Lot G., Huang W.G., Marrazzo M.T., Peterlunger E. & Testolin R. 1999. AC/GT and AG/CT microsatellite repeats in peach (*Prunus persica* (L) Batsch): isolation, characterization and cross-species amplification in *Prunus*. *Theoretic and Applied Genetics* 99: 65-72.

Cisneros J.M., Degioanni A., Cantero J.J. & Cantero A. 2008. Caracterización y manejo de suelos salinos en el área pampeana. En: Taleisnik, E; K Grunberg & G. Santa María (eds.). La salinización de suelos en la Argentina: su impacto en la producción agropecuaria. EDUCC (Editorial Universidad Católica de Córdoba), Córdoba. 17-46.

Cochran W.G. & Cox G.M. 1957. Experimental Designs. John Wiley & Sons, Inc. London. 615 pp.

Conover W.J. 1999. Practical Nonparametric Statistics. John Wiley & Sons, Inc., New York.

Cony M. 1996. Genetic variability in *Prosopis flexouosa* D.C. a native tree of Monte phytogeography province, Argentina. *Forest Ecology and Management* 87: 41-49.

- Coronato A., Mazzoni E., Vázquez M. & Coronato F. 2017.** Patagonia: una síntesis de su geografía física. Eds. Universidad Nacional de la Patagonia Austral. 1a ed. Río Gallegos. 218pp.
- Coronato F. R. 1993.** Wind chill factor to Patagonian climatology”, *International Journal of Biometeorology*, 37: 1-6.
- Coronato F.R. & Bertiller M.B. 1997.** Climatic controls of soil moisture dynamics in an arid steppe of northern Patagonia, Argentina. *Arid Soil Res Rehab.*, 11:277–2
- Correa M.N. 1984.** Flora Patagónica. Dicotyledoneas dialipétalas (Droseeae a Leguminosae). INTA Colección Científica. Tomo VII, parte IV b, Buenos Aires. 309 pp.
- Cuchi R., Busteros A. & Lema H. 2001.** Hoja Geológica 4169-II, Los Menucos. Provincia de Río Negro. Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR (Servicio Geológico Minero Argentino). Buenos Aires. Boletín 265, 67 pp.
- Cunningham G.L., Syvertsen J.P., Reynolds J.F. & Willson J.M. 1979.** Some effects of soil moisture availability on above ground production and reproductive allocation in *Larrea tridentate* (DC) Cov. *Oecologia* 40: 113-123.
- Dalmasso A. 1994.** Fenología de cinco gramíneas nativas de interés forrajero: *Pappohorum caespitosum*, *Trichloris crinita*, *Setaria leucopila*, *Digitaria californica* y *Diplache dubia*. *Multequina*, 3: 9-34.
- D’antoni H.L, Solbrig OT. 1977.** Algarrobos and South America cultures: past and present. En: Simpson B.B. (ed.). *Mesquite. Its Biology in two desert ecosystem*. US/IBP. Series 4: 189-200.
- DeBano L.F. 1981.** Water repellent soils: a state-of-the art. USDA Forest Service, General Technical Report PSW-46. Berkeley, California. 21pp.
- de la Peña M. R. 2015.** Aves Argentinas. Ed. Eudeba. 494 pp.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Gallardo A, Quero JL, Ochoa V, et al. 2013.** Aridity Modulates N Availability in Arid and Semiarid Mediterranean Grasslands. *PLoS ONE* 8(4): e59807. doi:10.1371/journal.pone.0059807.
- del Valle H.F. 1998.** Patagonian soils: a regional synthesis. *Asociación Argentina de Ecología. Ecología Austral*: 8:103-123.
- De Martonne E. 1927.** Regions of interior-basin drainage. *Geographical Review*. Vol. 17(3). 397-414.
- DeWoody J., Nason J. & Hipkins V. 2006.** Mitigating scoring errors in microsatellite data from wild populations. *Molecular Ecology Notes*, 6, 951–957.
- Di Rienzo J., Casanoves F., Gonzalez L., Tablada E., Díaz M., Robledo C. & Balzarini M. 2001.** *Estadística para las Ciencias Agropecuarias*. 4ta Ed. Triunfar. Córdoba, Argentina.
- Di Rienzo, J.A.; Casanoves, F.; Balzarini, M.G.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C.W. 2008.** *InfoStat*, versión 2008, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

- Doerr S.H., Shakesby R.A. & Walsh R.P.D. 2000.** Soil water repellency, its characteristics, causes and hydro-geomorphological consequences. *Earth Sci. Rev.* 51: 33-65.
- Donahue R.L., Miller R.W. & Shickluna J.C. 1997.** Soils: An introduction to soil and plant growth. Prentice Hall, Englewood, New Jersey.
- Dossa E.L., Diedhiou S., Compton J.E., Assigbetse K.B. & Dick R.P. 2009.** Spatial patterns of P fractions and chemical properties in soils of two native shrub communities in Senegal. *Plant and Soil*, 327 (1-2): 185-198.
- East R. & Felker P. 1993.** Forage production and quality of 4 perennial grasses grown under and outside canopies of mature *Prosopis glandulosa* Torr. var. *glandulosa* (mesquite). <http://www.bashanfoundation.org/felker/felkergrasses.pdf>
- Echt C.S., Vendramin G.G., Nelson C.D. & Marquardt P. 1999.** Microsatellite DNA as shared genetic markers among conifer species. *Canadian Journal of Forest Research* 29: 3-365.
- Elder J.K. & Southern E.M. 1987.** Computer-aided analysis of onedimensional restriction fragment gels. In: Bishop MJ, Rawlings CJ (eds) *Nucleic acid and protein sequence analysis*. IRL Press, Oxford, pp 165–172.
- Elias T.S. 1981.** Mimosoideae. pp. 143-151. In: *Advances in Legume Systematics*. (Eds.) R. M. Polhill and P. H. Raven. *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Ellis J.R. & Burke J.M. 2007.** EST-SSRs as a resource for population genetic analyses. *Heredity* 99: 125–132.
- El Mousadik A. & Petit R.J. 1996.** High Level of Genetic Differentiation for Allelic Richness among Populations of the Argan Tree (*Argania spinosa* (L.) Skeels) Endemic to Morocco. *Theoretical and Applied Genetics*, 92: 832-839.
- Excoffier L., Smouse P.E. & Quattro J.M. 1992.** Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction sites. *Genetics* 131, 479-491.
- Fagg C.W. & Steward J.L. 1994.** The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semi-arid environments. *Journal of Arid Environments* 27: 3-25.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2004.** Carbon sequestration in drylands. Report on World Soil Resources, No.102. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. ISBN 92-5-105230-1
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2017.** Soil Organic Carbon the hidden potential. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. ISBN 978-92-5-109681-9.
- Felde V., Peth S., Uteau-Puschmann D., Drahorad S. & Felix-Henningsen P. 2014.** Soil microstructure as an under-explored feature of biological soil crust hydrological properties: case study from the NW Negev Desert. *Biodiversity and Conservation* 23: 1687–1708.

Felker P. & Clark P.R. 1980. Nitrogen fixation (acetylene reduction) and cross inoculation in 12 *Prosopis* (mesquite) species. *Plant and Soil* 57,177-186

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

Ferreya L.I., Bessega C., Vilardi J.C. & Saidman B.O. 2004. First report on RAPD patterns able to differentiate some Argentinean species of section Algarobia (*Prosopis*, Leguminosae). *Genetica* 121: 33-42.

Ferreya L.I., Bessega C., Vilardi J.C. & Saidman B.O. 2007. Consistency of population genetics parameters estimated from isozyme and RAPDs dataset in species of genus *Prosopis*. *Genetica* 131:217-230.

Ferreya L.I., Vilardi J.C., Tosto D., Julio N. & Saidman B.O. 2010. Adaptive genetic diversity and population structure of the "algarrobo" [*Prosopis chilensis* (Molina) Stuntz] analysed by RAPD and Isozyme markers *European Forest Research*.

Ferreya L.I., Vilardi J.C., Verga A., López V. & Saidman, B.O. 2013. Genetic and morphometric markers are able to differentiate three morphotypes belonging to Section Algarobia of genus *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Plant Syst Evol* 299:1157-1173.

Fondon III J.W. & Garner H.R. 2004. Molecular origins of rapid and continuous morphological evolution. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences, USA* 101:18058-18063.

Fontana, M.L.; Pérez, V.R. & Luna, C.V. 2018. Características evolutivas en *Prosopis* spp.: citogenética, genética e hibridaciones. *Rodriguésia* 69(2): 409-421.

Forcone, A. 2003. Floración y utilización de la flora apícola en el Valle inferior del río Chubut (Patagonia Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 38 (3-4): 301 - 310.

Fortunato, R.H. y Grupo de Trabajo en Filogenia de Leguminosas (LPWG) 2017. Leguminosae: Nueva clasificación de subfamilias basada en una taxonomía filogenética. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 52: 86-87.

Fraley C. & Raftery A. 1998. How many clusters? Which clustering method? Answers via model-based cluster analysis. *Computer Journal.* 41:578-588.

Frankham R., Briscoe D. A. & Ballou J. D. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, New York, New York, USA.

Frankham R., Ballou J.D. & Briscoe D.A. 2010. Introduction to Conservation Genetics, 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Galera, M.F; Trevisson, M. & Bruno, S.A. 1992. *Prosopis* in Argentina: Initial results on Cultivation in Greenhouses and Orchards, and Pod Quality for Food or Feed of Native *Prosopis* Species of Córdoba Province. *Prosopis Species Aspects of their Value, Research and Development-CORD.* pp 145-156.

Gamarra Lezcano C.C., Díaz Lezcano M.I., Vera de Ortíz M, María del Pilar Galeano M.P & Antero José Nicolás Cabrera Cardús A.J. 2017. Relación carbono-nitrógeno en suelos de sistemas silvopastoriles del Chaco paraguayo. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* Vol. 9 (46): 4-26.

García C., Jordano P. & Godoy J.A. 2007. Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* population: patterns in distance and direction. *Mol Ecol* 16(9):1947-1955.

GBIF.org. Global Biodiversity Information Facility. 2021. Disponible en: <https://www.gbif.org/species/search?q=prosopis%20denudans> (Consultado julio 2021).

Genise J., Palacios R., Hoc P., Carrizo R., Moffat L., Mom M., Agullo M., Agullo L., Picca P. & Torregrosa S. 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). II. Fases florales y visitantes en el Distrito Chaqueño Serrano. *Darwiniana* 30:71-85.

Giacosa R.E., Césari O. & Genini A. 1998. Hoja Geológica 4766-III y IV Puerto Deseado. Provincia de Santa Cruz. Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR (Servicio Geológico Minero Argentino). Buenos Aires. Boletín 240, 72 pp.

Gill B.S., Bir S.S., Sidhu M.S. & Singhal V.K. 1984. Chromosome number reports LXXXIV. *Taxon* 33: 536-539.

Gillet E., Gomory D. & Paule L. 2005. Measuring genetic variation within and among populations at marker loci. In: Geburek T, Turok J (eds) Conservation and Management of forest genetic resource in Europe. Arbor Publishers, Zvolen. 237-270.

Giordano C. V. , Guevara A., Boccalandro H.E., Sartor C. & Villagra P.E. 2011. Water status, drought responses, and growth of *Prosopis flexuosa* trees with different access to the water table in a warm South American desert. *Plant Ecol.*212:1123-1134.

Gonçalves A.L. 2019. Tesis Doctoral: Estructura genética espacial en paisajes fragmentados: un estudio en poblaciones de curupay (Leguminosae: *Anadenanthera colubrina* var. cebil). Facultad de Ciencias Naturales y Museo. La Plata.

González-Martínez S.C., Robledo-Arnuncio J.J., Collada C., Díaz A., Williams C.G., Alía R. & Cervera M.T. 2004. Cross-amplification and sequence variation of microsatellite loci in Eurasian hard pines. *Theoretic and Applied Genetics* 109: 103-111.

Goudet J. 1995. F-stat version 1.2: A computer program to calculate F-statistics. *Journal of Heredity*. 86: 485-486.

Goudet J. 2003. Fstat (ver. 2.9.4), a program to estimate and test population genetics parameters. Disponible en: <http://www.unil.ch/izea/software/fstat>. html Updated from Goudet [1995]

Guevara A., Giordano C.V., Aranibar J., Quiroga M. & Villagra P.E. 2010. Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa*, a phreatophyte tree, in the Monte Desert (Argentina). *Plant Soil*, 330: 447-464

- Hamilton M. & Miller J.R. 2002.** Comparing relative rates of pollen and seed gene flow in the island model using nuclear and organelle measures of population structure. *Genetics*, 162(4): 1897-1909.
- Hamrick J.L., Murawski D.A. & Nason J.D. 1993.** The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio*, 107(1): 281-297.
- Harris P.J.C., Pasiecznik N.M., Smith S.J., Billington J.M. & Ramirez L. 2003.** Differentiation of *Prosopis juliflora* (Sw.) DC and *P. pallida* (H & B ex Willd.) H.B.K. using foliar characters and ploidy. *Forest Ecology and Management* **180**: 153–164.
- Hartl D.L. & Clark G.C. 1997.** Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Sunderland. 542pp.
- Hillel D. 1998.** Environmental Soil Physics. Academic Press, Londres. 771 pp.
- Hillis D.M., Moritz C. & Mable B.K. 1996.** Molecular Systematics, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland.
- Hinkelmann K. & Kempthorne O. 1994.** Design and Analysis of Experiments. Volume 1: Introduction to Experimental Design. John Wiley Sons, Inc., New York. 495pp.
- Hoc P.S. 1994.** Notulae ad Floram paraquariensem 49. Sinonimia en el género *Inga* Miller (Leguminosae, Ingeae). *Candollea* 49: 261-268.
- Horowitz A. 1992.** Palynology of arid lands. Elsevier. The Netherlands. 546pp.
- Housman D.C., Yeager C.M., Darby B.J., Sanford R.L., Kuske C.R., Neher D.A. & Belnap J. 2007.** Heterogeneity of soil nutrients and subsurface biota in a dryland ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 39 (8): 2138-2149.
- Hunziker J.H., Poggio L., Naranjo C.A., Palacios R.A. & Andrada A.B. 1975.** Cytogenetics of some species and natural hybrids in *Prosopis* (Leguminosae). *Canadian Journal of Cytology* **17**: 253–262.
- Hunziker J., Naranjo C., Palacios R.A. & Poggio L. 1977.** Chromosomal cytology and hybridization. In: Simpson B (ed) Mesquite, Its biology in two desert ecosystems, US/IBP, Series 4 Ch.3. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. pp 56-59.
- Hunziker J.H., Saidman B.O., Naranjo C.A., Palacios R.A., Poggio L. & Burghardt A.D. 1986.** Hybridization and genetic variation of Argentine species of *Prosopis*. *Forest Ecol Manag* 16:301–315.
- INTA. 1990.** Suelos de la República Argentina. mapa Escala 1:500.000 y 1:1.000.000. IDE GeOINTA. <http://geointa.inta.gov.ar/geoserver/wms> (25/03/2019)
- IPNI-International Plant Names Index.** <https://www.ipni.org/> (accessed January 2020)
- Isagi Y. & Suhandono S. 1997.** PCR primers amplifying microsatellite loci of *Quercus myrsinifolia* Blume and their conservation between oak species. *Molecular Ecology* 6:897-899.

- Jackson M.L., 1964.** Análisis químico de suelos. Ediciones Omega, S. A. Barcelona, España. 662 pp.
- Jaramillo Jaramillo D.F. 2002.** Introducción a la ciencia del suelo. Ed. Universidad Nacional de Colombia. 53 pp.
- Jaramillo Jaramillo D.F. 2006.** Repelencia al agua en suelos: una síntesis. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 30(115):215-232.
- Jobbágy E.G. & Jackson R.B. 2001.** The distribution of soil nutrients with depth: Global patterns and the imprint of plants. *Biogeochemistry* 53: 51-77.
- Jobbágy E.G., Nosoetto M.D., Villagra P.E. & Jackson R.B. 2011.** Water subsidies from mountains to deserts: Their role in sustaining groundwater-fed oases in a sandy landscape. *Ecological Applications*, 21:678-694.
- Jombart T. 2008.** adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics*, 24:1403-1405.
- Jombart T., Devillard S., Dufour A.B. & Pontier D. 2008.** Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a new multivariate method. *Heredity*. 101(1):92-103.
- Josse J. & Husson F. 2016.** missMDA: a package for handling missing values in multivariate data analysis. *Journal of Statistical Software*, 70(1), 1-31.
- Juárez-Muñoz J., Carrillo-Castañeda G., Arreguin R. & Rubluo A. 2002.** Inter and Intragenetic variation of four wild populations of *Prosopis* using RAPD-PCR fingerprints. *Biod Conserv* 11:921-930
- Juarez Muñoz J. & Carrillo Castañeda G. 2005.** Manual de marcadores moleculares (RAPD, isoenzimas y proteínas) Para el estudio de *Prosopis* y especies forestales afines. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 50pp.
- Julio N.B. 2000.** Estudios alozímicos sobre variabilidad, estructura y diferenciación genética en *Prosopis chilensis* (Leguminosae, Mimosoideae) y especies relacionadas. PhD Thesis, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina
- Karlin U, Díaz R. 1988.** Sistemas agroforestales. En: *Prosopis* en la Argentina. Documento preliminar elaborado para el Primer Taller Internacional sobre Recursos Genéticos y Conservación de Gemoplasma de *Prosopis*. FAO, FCA-UNC y FCE y N-UBA. Cosquín, Córdoba.
- Karlin U.O., Coirini R., Catalán L. & Zapata R. 1997.** Especies arbóreas y arbustivas para OEA. Programa conjunto FAO/PNMA de Control de la Desertificación en América Latina y el Caribe. pp. 41-51.
- Kashi Y. & King D. G. 2006.** Simple sequence repeats as advantageous mutators in evolution. *Trends in Genetics* 22: 253-259.
- Keys R. 1993.** Mating systems and pollination biology of velvet mesquite (*Prosopis velutina* Wooten). University of Arizona, Arizona, Estados Unidos. 124 pp.

- Keys R.N. & Smith S. 1994.** Mating system parameters and population genetic structure in pioneer populations of *Prosopis velutina* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* 81: 1013 – 1020.
- Kidron G.J. 2007.** Millimeter-scale microrelief affecting runoff yield over microbiotic crust in the Negev Desert. *Catena* 70: 266–273.
- Kijas J.M.H., Fowler J.C.S. & Thomas M.R. 1995.** An evaluation of sequence tagged microsatellite site markers for genetic analysis within *Citrus* and related species. *Genome* 38: 349-355.
- Kissling W.D., Böhning-Gaese K. & Jetz W. 2009.** The global distribution of frugivory in birds. *Global Ecology and Biogeography* 18(2): 150-162.
- Knapp S. 2002.** Assessing patterns of plant endemism in Neotropical uplands. *The Botanical Review* 68: 22-37. DOI: [http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0022:APOPEI\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0022:APOPEI]2.0.CO;2)
- Koenen E.J.M., Ojeda D.I., Steeves R., Migliore J., Bakker F.T., Wieringa J.J., Kidner C., Hardy O.J., Pennington R.T., Anne Bruneau A & Hughes C.H. 2020.** Large-scale genomic sequence data resolve the deepest divergences in the legume phylogeny and support a near-simultaneous evolutionary origin of all six subfamilies. *New Phytologist* 225: 1355–1369.
- Kumari S., Saggio M.I.S. & Kaur J. 1989.** In: Bir SS, ed. SOGCI plant chromosome number reports VIII. *Journal of Cytology and Genetics* 24: 179–183
- Laban P., Metternicht G. & Davies J. 2018.** Biodiversidad de suelos y carbono orgánico en suelos: cómo mantener vivas las tierras áridas. Gland, Suiza: UICN. viii 24pp. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2018.03.es>
- Lambers H., Chapin F.S. III & Pons T.L. 2000.** *Plant Physiological Ecology*. Springer Verlag, New York, 540 pp.
- Lavado R., Taleisnik E., Grunberg K. & Santa Maria G. 2008.** Visión sintética de la distribución y magnitud de los suelos afectados por salinidad en la Argentina. La salinización de suelos en la Argentina: Su Impacto en la producción agropecuaria. Editorial Universidad Católica de Córdoba, Córdoba.
- Leanza H. & Hugo C. 1997.** Hoja geológica 3969-III Picun Lufú. Provincias de Neuquén y Río Negro. SEGEMAR (Servicio Geológico Minero Argentino). Subsecretaría Minería de Nación. Boletín 265. 75 pp.
- Lema V., Della Negra C. & Bernal V. 2012.** Explotación de recursos vegetales silvestres y domesticados en Neuquén: implicancias del hallazgo de restos de maíz y algarrobo en artefactos de molienda del Holoceno tardío. *Magallania* 40 (1): 229-249.
- León R.J.C., Bran D., Collantes M., Paruelo J.M. & Soriano A. 1998.** Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*: 8:125-144.
- Lewis G. P. & Elias T.S. 1981.** Mimosaceae. pp. 155-168. In: *Advances in Legume Systematics*. (Eds.) R. M. Polhill and P. H. Raven. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.

Lexow C., Scherger L., Pera Vallejos G. & Bauer E. 2018. Movilidad de sales por ascenso capilar a partir del acuífero freático en el sector sudoeste de la ciudad de Bahía Blanca. *Revista de Geología Aplicada a la Ingeniería y al Ambiente* N° 41. Buenos Aires. 23-31.

Li F.-R., Liu J.-L., Liu C.-A., Liu Q.-J. & Niu R.-X. 2012. Shrubs and species identity effects on the distribution and diversity of ground-dwelling arthropods in a Gobi desert. *Journal of Insect Conservation*, 17 (2), 319-331.

Li C., Shi X., Lei J. & Xu X. 2013. The scale effect on the soil spatial heterogeneity of *Haloxylon ammodendron* (C.A. Mey.) in a sandy desert. *Environmental Earth Sciences*, 71 (9): 4199-4207.

LPWG. 2017. Phylogeny and classification of the Leguminosae. *TAXON* 66 (1): 44-77. MacGinitie.

Marchelli P., Thomas E., Azpilicueta M.M., van Zonneveld M. & Gallo L. 2017. Integrating genetics and suitability modelling to bolster climate change adaptation planning in Patagonian *Nothofagus* forests. *Tree Genetics & Genomes*, 13, 119.

Marconetto M.B. 2002. Análisis de vestigios de combustión de los sitios Alero don Santiago y Campo Moncada. En: *Plantas y Cazadores en Patagonia*, compilado por C. Pérez de Micou, pp. 33-54. Facultad de Filosofía y Letras, UBA, Buenos Aires.

Mares M., Enders F., Kingsolver J., Neff J. & Simpson B. 1977. *Prosopis* as a niche component. En: Simpson B. (Ed.), *Mesquite: Its Biology in Two Desert Scrub Ecosystems*. Hutchinson & Ross Inc., Dowden, Pensilvania, pp. 123-149.

Martínez Carretero E. 2013. La diagonal árida Argentina: entidad bio-climática. En: *Restauración ecológica en la diagonal árida de la Argentina*. Eds. Pérez DR, Rovere AE & Rodríguez Araujo ME. Vázquez Mazzini Editorial. 14-31.

Martínez V.E., López S. & Felipe M. 2001. Efecto de hidrocarburos en las propiedades físicas y químicas de suelo arcilloso Terra Latinoamericana. *Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo*, Mejico. vol. 19: 9-17

Mazzoni E. & Vázquez M. 2004. Ecosistemas de mallines y paisajes de la Patagonia Austral (Provincia de Santa Cruz). Ed. INTA. 63pp.

Mazzoni E. & Vázquez M. 2010. Desertificación en la Patagonia. *Developments in Earth Surface Processes*. Volume 13: 351-377.

Meloni D A., Gulotta M.R. & Oliva Cano M.A. 2008. El estrés salino incrementa la actividad de enzimas antioxidantes y la concentración de polifenoles en Vinal (*Prosopis ruscifolia* G.) *Quebracho* 15: 27-31.

Menon M, Yuan Q, Jia X, Dougill AJ, Hoon SR, Thomas AD, Williams RA. 2011. Assessment of physical and hydrological properties of biological soil crusts using X-ray microtomography and modeling. *Journal of Hydrology* 397: 47-54.

McRostie V. B., Gayó E. M., Santoro C. M., De Pol-Holz R. & Latorre C. 2017. The pre-Columbian introduction and dispersal of Algarrobo (*Prosopis*, Section *Algarobia*) in the Atacama Desert of northern Chile. *PLoS ONE*, 12(7), e0181759. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181759>

al.pone.0181759

Milesi F.A. & Lopez De Casenave J. 2004. Unexpected relationships and valuable mistakes: Non-myrmecochorous *Prosopis* dispersed by messy leafcutting ants in harvesting their seeds. *Austral Ecol.* 29, 558–567.

Montesinos-Navarro A., Hiraldo F., Tella J.L. & Blanco G. 2017. Network structure embracing mutualism-antagonism continuums increases community robustness. *Nat. Ecol. Evol.* 1, 1661.

Morales M.S., Villalba R., Grau H.R., Villagra P.E., Boninsegna J.A., Ripalta A. & Paolini L. 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.

Morello J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. Opera Lilloana II. Univ. Nac. del Tucumán. Instituto M. Lillo. Tucumán, 155 pp.

Morrone J. J. & Crisci J. V. 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y anbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evolución Biológica* 6: 53-66.

Morrone J. J. 2008. Endemism, en S. E. Jorgensen & B. D.Fath (eds.), *Encyclopedia of ecology*. Oxford: Elsevier.

Mosiño A. P. 1983. Climatología de las zonas áridas y semiáridas de México pp. 9-36. In: *Memorias del simposio "Caracterización, uso actual y potencial de los recursos agrícolas de zonas áridas y semiáridas de México"*. Colegio de Postgraduados, Chapingo. México.

Mottura M. C., Finkeldey R., Verga A. R. & Gailing O. 2005. Development and characterization of microsatellite markers for *Prosopis chilensis* and *Prosopis fl exuosa* and cross-species amplification. *Molecular Ecology Notes* 5: 487 – 489.

Mottura M.C. 2006. Tesis Doctoral: Development of microsatellites in *Prosopis* spp. and their application to study the reproduction system. Institute of Forest Genetics and Forest Tree Breeding Faculty of Forest Sciences and Forest Ecology Georg-August University of Göttingen Germany. 206 pp.

Naranjo C., Poggio L. & Enus Zeiger S. 1984. Phenol chromatography, morphology and cytogenetics in three species and natural hybrids of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *PL Syst. Evol.*, 144:2577-276.

Neale D.B. & Kremer A. 2011. Forest tree genomics: growing resources and applications. *Nature Reviews Genetics* Vol. 12: 111–122.

Nei M. 1977. F-Statistics and Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *Annals of Human Genetics*, 41: 225-233.

Noy-Meir I. 1973. Desert Ecosystems: Environment and producers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 25-51.

- Ocampo S.M., Valenzuela M. F., Castro I. P. & Rack, M. 2010.** Geomorfología y suelos en un sector de la Pampa del Castillo (Depto. Escalante, Chubut). Actas XXII Congreso Argentino de Ciencias del Suelo. Rosario. 1-4.
- Oesterheld M., Aguiar M.R. & Paruelo J.M. 1998.** Ecosistemas patagónicos. *Ecología Austral*: 8:75-84.
- Oliva L., Mazzarino M. J., Nuñez G., Abril A. & Acosta M. 1993.** Dinámica del nitrógeno y del agua del suelo en un desmonte selectivo en el Chaco Árido Argentino. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira* 28: 709-718.
- Oliva M., Alfaro C. & Palape I. 2010.** Evaluación del potencial tecnológico de galactomananos del endospermo de semillas de *Prosopis sp.* para el uso en la industria de alimentos. *Agriscientia XXVII* (2): 107-113.
- Ostle B. 1977.** Estadística Aplicada. Técnicas de la Estadística Moderna, cuando y donde aplicarlas. Editorial Limusa, México.
- Oyarzabal M., Clavijo J., Oakley L., Biganzoli F., Tognetti P., Barberis I., Maturo H.M., Aragón R., Campanello P.I., Prado D., Oesterheld M. & León R.J.C. 2018.** Vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28:040-063.
- Palacios R.A. & Bravo L.D. 1984.** On some Argentine species of *Prosopis*. *Bull.IGSM* 12:103-112.
- Palacios R.A. 2006.** Los Mezquites Mexicanos: Biodiversidad y Distribución Geográfica. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 41 (1-2): 99-121.
- Palomino G., Martínez J., Muñoz-Urías A. & Pimienta-Barrios E. 2010.** Tamaño del genoma, número cromosómico y poliploidía de algunas especies de *Opuntia* (Cactaceae). *Memorias XVIII Congreso Mejicano de Botánica*. Guadalajara. 53-54.
- Pandey M., Gailing O., Fischer D., Hattemer H.H. & Finkeldey R. 2004.** Characterization of microsatellite markers in sycamore (*Acer pseudoplatanus* L.). *Molecular Ecology Notes* 4: 253-255.
- Paniego N., Echaide M., Muñoz M., Fernández L., Torales S.L., Faccio P., Fuksan I., Carrera M., Zandomeni R., Suarez E.Y. & Hopp E. 2002.** Microsatellite isolation and Characterization in Sunflower (*Heliantus annus*). *Genome* 45(1): 34-43.
- Panigatti J.L. 2010.** Argentina 200 años, 200 suelos. Ed. INTA Buenos Aires. 345 pp.
- Paruelo, J. M.; Beltrán, A.; Sala, O.; Jobbágy, E. & Golluscio, R. A. 1998.** The climate of Patagonia general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-104.
- Paruelo J.M., Guerschman J.P. & Verón S.R. 2005.** Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo. *Ciencia Hoy* 15, 14-23.
- Pasiecznik N.M., Felker, P., Harris, P.J.C., Harsh, L.N., Cruz, G., Tewari, J.C., Cadoret, K. y Maldonado, L.J. 2001.** The *Prosopis juliflora* - *Prosopis pallida* Complex: A Monograph. HDRA, Coventry, UK. pp.172.

Pasiecznik N.M., Harris P.J.C. & Smith S.J. 2004. Identifying tropical *Prosopis* species. A field guide. HDRA, Coventry, UK.

Pastorino M.J. & Gallo L.A. 2009. Preliminary operational genetic management units of a highly fragmented forest tree species of southern South America. *Forest Ecology and Management*, 257, 2350–2358.

Pastorino M.J. & Marchelli P. 2021. Eds. Low Intensity Breeding of Native Forest Trees in Argentina. Genetic Basis for their Domestication and Conservation. Springer Nature Switzerland AG. Part IV New Tools and Final Considerations. 512pp.

Peakall R., Smouse P.E. & Huff D.R. 1995. Evolutionary implications of allozyme and RAPD variation in diploid populations of Buffalograss (*Buchloë dactyloides* (Nutt.) Engelm.). *Mol Ecol*, 4: 135–147.

Peakall R., Gilmore S., Keys W., Morgante M. & Rafalski A. 1998. Cross-species amplification of soybean (*Glycine max*) simple sequence repeats (SSRs) within the genus and other legume genera: implications for the transferability of SSRs in plants. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1275-1287.

Peakall R. & Smouse P.E. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*. 6, 288-295.

Peakall R. & Smouse PE. 2012. GenALEX 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update. *Bioinformatics* 28, 2537-2539. (Freely available from: <http://bioinformatics.oxfordjournals.org/content/28/19/2537>)

Pelliza A, Willems V., Nakamatsu V. & Manero A. 1997. Atlas dietario de herbívoros patagónicos. PRODESAR- INTA- GTZ. Ed. Somlo R. 110pp.

Pentreath V., Stronati M. & González E. 2010. *Prosopis denudans*: una especie promisoría en el ambiente árido de Patagonia. X Congreso Latinoamericano de Botánica. La Serena. Chile. 976.

Pereyra F.X. 2012. Suelos de la Argentina Geografía de suelos, factores y procesos formadores. Ed. SEGEMAR-AACS-GAEA, ANALES N° 50, 178 pp.

Petit R.J., El Mousadik A. & Pons O. 1998. Identifying populations for conservation on the basis of genetic markers. *Conserv. Biol.* 12: 844–855.

Pierantoni L., Cho K.H., Shin I.S., Chiodini R., Tartarini S., Dondini L., Kang S.J. & Sansavini S. 2004. Characterization and transferability of apple SSRs to two European pear F-1 populations. *Theoretical and Applied Genetics* 109: 1519-1524.

Pometti, C., Pizzo, B., Brunetti, M., Macchioni, N., Ewens, M. & Saidman BO. 2009. Argentinean native wood species: Physical and mechanical characterization of some *Prosopis species* and *Acacia aroma* (Leguminosae; Mimosoideae). *Bioresource Technology*. 100(6): 1994-2000.

Pomponio M.F., Acuña C., Pentreath V., López Lauenstein D., Marcucci Poltri S. & Torales S. 2015. Resource communication: Characterization of functional SSR markers in *Prosopis alba* and their transferability across *Prosopis* species. *Forest System*. Vol. 24(2). eRC04, 4 pp.

Pratolongo P., Quintana R., Malvárez I. & Cagnoni M. 2003. Comparative analysis of variables associated with germination and seedling establishment for *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron and *Acacia caven* (Mol.) Mol. For. Ecol. Manag. 179, 15–25.

Prescott C. E. 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiology* 22, 1193- 1200. Heron Publishing- Victoria, Canada.

Prokopiuk R., Cruz G., Grados N. & Garros O. 2000. Estudio comparativo entre frutos de *Prosopis alba* y *Prosopis pallida*. *Multequina* 9: 35-45.

Pulido Madrigal L. 2016. Cambio climático, ensalitramiento de suelos y producción agrícola en áreas de riego. *Terra Latinoam. Chapingo*. v. 34 (2), p. 207-218

QGIS Development Team (YEAR). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

Qinmei Z., Cheng Z., Maosong L., Wen Y., Chi X. & Hanjie W. 2007. The influences of arboraceous layer on spatial patterns and morphological characteristics of herbaceous layer in an arid plant community. *Acta Ecologica Sinica*, 27 (4): 1265-1271.

Qingzhang D., Chenrui G., Wei P. & Deqiang Z. 2013. Development and Application of Microsatellites in Candidate Genes Related to Wood Properties in the Chinese White Poplar (*Populus tomentosa* Carr.) *DNA Research* 20: 31–44.

R Development Core Team. 2009. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.R-project.org>.

R Development Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Ramanathan, K. 1950. Addendum to list of chromosome numbers in economic plants. *Current Science* 19: 155.

Ramírez, L.; De La Vega, A.; Razkin, N.; Luna, V. & Harris, J.C. 1999. Analysis of the relationships between species of the genus *Prosopis* revealed by the use of molecular markers. *Agronomie* 19:31–43.

Renison D., Valladares G. & Martella M.B. 2010. The effect of passage through the gut of the Greater Rhea (*Rhea americana*) on germination of tree seeds: Implications for forest restoration. *Emu Austral Ornithol.* 110, 125–131.

Rhymer, J. & Simberloff, D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 83-109.

Robledo-Arnuncio, J.J. & Gil L. 2005. Patterns of pollen dispersal in a small population of *Pinus sylvestris* L. revealed by total exclusion paternity analysis. *Heredity* 94:12-22.

- Rodríguez-Caballero E, Cantón Y, Chamizo S, Afana A, Solé-Benet A. 2012.** Effects of biological soil crusts on surface roughness and implications for runoff and erosion. *Geomorphology* 145–146: 81–89.
- Roig F.A. 1985.** Transecta Botánica de la Patagonia Austral. Boelcke, Moore y Roig eds. CONICET-Inst. De La Patagonia- Royal Society . 733 pp.
- Roig F. A. 1987.** Árboles y Arbustos de *Prosopis flexuosa* y *P. alpataco*. *Parodiana* 5 (1):49-64.
- Roig F.A. 1993a.** Informe Nacional para la Selección de Germoplasma en Especies de *Prosopis* en la República Argentina” En: Contribuciones Mendocinas a la quinta Reunión Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del CIID. IADIZA-CIID. Mendoza. Argentina. pp. 1-36.
- Roig F.A. 1993b.** Aportes a la Etnobotánica del Género *Prosopis*. En: Contribuciones Mendocinas a la quinta Reunión Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del CIID. IADIZA-CIID. Mendoza. Argentina. pp. 99-119.
- Roig F.A., Roig-Juñent S. & Corbalán V. 2009.** Biogeography of the Monte Desert. *Journal of Arid Environments* 73:164-172.
- Rosell R.A. 1999.** Materia orgánica, fertilidad de suelos y productividad de cultivos. *Proceed. Actas XIV Congreso Latinoamericano de la Ciencia del Suelo*. Pucón, Chile. 835pp.
- Roser L.G. Ferreyra L.I., Ewens M., Vilardi J.C. & Saidman B.O. 2014.** Genetic and morphometric characterization of clones of *Prosopis alba*, Algarobia, selected for salt tolerance. *Tree Genetics & Genomes* <https://www.researchgate.net/publication/260522991>
- Roser L.G. 2015.** Tesis doctoral: Genética del paisaje en poblaciones de *Prosopis alba* de la provincia de Santiago del Estero. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Rossi F, Potrafka RM, Garcia Pichel F, De Philippis R. 2012.** The role of the exopolysaccharides in enhancing hydraulic conductivity of biological soil crusts. *Soil Biology and Biochemistry* 46: 33–40.
- Rostagno C.M., del Valle H.F. & Videla L. 1991.** The influence of shrubs on some chemical and physical properties of an aridic soil in north-eastern Patagonia, Argentina. *J. Arid Environm.* 20: 179-188.
- Royston P. 1995.** A remark on AS 181: The W-test for normality. *Applied Statistics* 44: 547-551.
- Rubí Bianchi A. & Cravero S.A.C. 2010.** Atlas climático digital de la república argentina. INTA. 55 pp.
- Rueter B.L. & Bertolami M. 2010.** Comunidades vegetales y factores ambientales en los cañadones costeros de Patagonia. *Ecología Austral* 20:19-32.
- Ruiz T.G., Zaragoza S.R. & Cerrato R.F. 2008.** Fertility islands around *Prosopis laevigata* and *Pachycereus hollianus* in the drylands of Zapotitlán Salinas, México. *Journal of Arid Environments*, 72 (7): 1202-1212.

Sacomani L.E. & Panza J.L. 2007. Hoja Geológica 4366-III Las Plumas. Provincia de Chubut. Instituto de Geología y Recursos Minerales, SEGEMAR (Servicio Geológico Minero Argentino). Buenos Aires. Boletín 291, 74 pp.

SAMLA -Sistema de Apoyo Metodológico de Laboratorios de Análisis de Suelos y Aguas-. 2004. SAGyP -Asociación Argentina de la Ciencia del Suelo-. Versión electrónica. ISBN 987-9184-40-8.

Saidman B.O. 1985. Estudio de la variación alozímica en el género *Prosopis*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Saidman BO. 1986. Isoenzymatic studies of alcohol dehydrogenase and glutamate oxalacetate transaminase in four Southamerican species of *Prosopis* and their natural hybrids. *Silvae Genetica* 35: 3-10.

Saidman BO, Vilardi JC. 1987. Analysis of the genetic similarities among seven species of *Prosopis* (Leguminosae: Mimosoideae). *Theoretical Applied Genetics* 75: 109-116.

Saidman B. 1988. La electroforesis de isoenzimas para la medición de la variabilidad genética en especies de *Prosopis*. En: FAO - PIRB, (Ed.). *Prosopis en Argentina*. Documento preliminar elaborado para el I Taller Internacional sobre Recurso Genético y Conservación de Germoplasma en *Prosopis*. Facultad de Cs. Agrarias. U. N. Córdoba, Argentina. pp. 107-118.

Saidman B.O. 1990. Isozyme studies on hybrid swarms of *Prosopis caldenia* and sympatric species. *Silvae Genet.* 39: 5-8.

Saidman B.O. 1993. Las isoenzimas en el estudio de la variación genética y las afinidades entre especies de *Prosopis*. *Bol. Genético Inst. Fitotécnico Castelar* 16:25-37.

Saidman B. & Vilardi J. 1993. Genetic variability and germplasm conservation in the genus *Prosopis*. Winrock-Oxford & IBH Publishing Co. PVT. Ltd., New Delhi, Bombay, Calcuta.

Saidman B.O., Vilardi J.C., Pocovi M.I. & Acreche N. 1996. Genetic divergence among species of the section *Strombocarpa*, genus *Prosopis* (Leguminosae). *J. Genet.* Vol 75(2): 139-149.

Saidman B., Vilardi J., Montoya S. & Poggio L. 1997. Genetic variability and ploidy level in species of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 32, 217-225.

Saidman B.O., Bessega C., Ferreyra L.I. & Vilardi J.C. 1998. Random amplified polymorphic DNA (RAPDs) variation in hybrid swarms and pure populations of genus *Prosopis* (Leguminosae). In In Bruns, S. Sinclair M.C. and Viana A.M., *Recent Advances in Biotechnology for tree conservation and Management*, International Foundation for Sciences, Stockholm, Sweden. pp. 122- 134.

Saidman B.O., Vilardi J.C., Montoya S., Dieguez M.J. & Hopp H.E. 1998. Molecular Markers: A tool for the understanding of the relationships among species of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). In: *Tree Improvement: Applied Research and Technology Transfer* (ed S Puri), Science Publishers Inc. U. S. A. 21: 311-324.

Saidman B.O., Bessega C., Ferreyra L.I. & Vilardi J.C. 2000. The use of genetic markers to assess populations structure and relationships among species of the genus *Prosopis* (Leguminosae). *Bol. Soc. Arg. Bot.* 35(3-4): 315-324.

SAGPyA. Asociación Argentina de la Ciencia del Suelo. 2004. Sistema de Apoyo Metodológico de Laboratorios de Análisis de Suelos y Aguas (SAMLA). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación de la Nación Argentina. Dirección de Producción Agrícola. Versión Electrónica. ISBN 987-9184-40-8.

Sala A., Woodruff D. R. & Meinzer F. C. 2012. Carbon dynamics in trees: feast or famine. *Tree Physiol.* 32: 764–775

Schlesinger W.H 1991. Biogeochemistry: An Analysis of Global Change. Academic Press, San Diego. 308pp.

Schnabel A. & Hamrick J. 1995. Understanding the population genetic structure of *Gleditsia triacanthos* L.: the scale and pattern of pollen gene flow. *Evolution* 49, 921–931.

Sciutto J.C., Césari O., Escribano V. & Pezzuchi H., 2000. Hoja geológica 4566-III. Comodoro Rivadavia, Provincia del Chubut. Secretaría de Energía y Minería. Boletín 244. 53pp, Buenos Aires.

Sciutto J.C., Césari O. & Iantanos N., 2008. Hoja Geológica 4569-IV Escalante, Provincia del Chubut. Servicio Geológico Minero Argentino, Boletín 351, 76 pp, Buenos Aires.

Shapiro S. S. & Wilk M. B. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52:591–611.

Sherry M., Smith S., Patel A., Harris P., Hand P., Trenchard L. & Henderson J. 2011. RAPD and microsatellite transferability studies in selected 15302 Afr. J. Biotechnol. species of *Prosopis* (section *Algarobia*) with emphasis on *Prosopis juliflora* and *P. pallida*. *J. Gen.* 90:251-264.

Singhal V.K., Gill B.S. & Sidhu M.S. 1990. Cytological explorations of Indian woody legumes. *Proceedings of the Indian Academy of Science (Plant Sciences)* 100: 319–331.

Singh S.K., Sheth N., Sigh S. & Dodia R. 2010. Pharmaceuticla characterization of *Prosopis juliflora* (SW) seed mucilage-xipient. *Acta Pharmaceutica Scientia* 52: 486-493.

Smouse P.E., Long J.C. & Sokal R.R. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35, 627-632.

Smouse P.E. & Long J.C. 1992. Matrix correlation analysis in anthropology and genetics. *Yearbook Phys. Anthropol.* 35, 187-213.

Smouse P. & Peakall R. 1999. Spatial autocorrelation analysis of individual multiallele and multilocus genetic structure. *Heredity* 82: 561–573.

Smouse P. E. & Sork V. L. 2004. Measuring pollen flow in forest trees: an exposition of alternative approaches. *Forest Ecology and Management*, 197(1-3), 21–38.

- Smouse P., Peakall R. & Gonzales E. 2008.** A heterogeneity test for fine-scale genetic structure. *Molecular Ecology*. 17, 3389-3400.
- Sneath P.H.A. & Sokal R.R. 1973.** Numerical taxonomy. W. H. Freeman and Company, San Francisco.
- Sokal R.R. & Rohlf F.J. 1986.** Introducción a la bioestadística. Ed. Reverté. 362 pp.
- Solbrig O.T. & Bawa K.S. 1975.** Isozyme variation in species of *Prosopis* (Leguminosae). *Journal of the Arnold Arboretum*. Harvard University 56: 398-412.
- Solbrig O., Barbour M.A., Cross J., Goldstein G., Lowe C.H., Morello J. & Yang T.W. 1977.** The Strategies and Community Patterns of Desert Plants. En: G.H. Orians & Solbrig, O.T. (Ed.). *Convergent Evolution in Warm Deserts*. US/IBP
- Soriano A., León R.J.C., Sala O.E., Lavado R.S., Deregibus V.A., Cahuepé M.A., Scaglia O.A., Velázquez C.A. & Lemcoff J.H. 1991.** Río de la Plata grasslands. En: R. T. Coupland (ed.). *Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere*. Elsevier, New York. 367-407.
- Spiegelhalter D.J., Best N.G., Carlin B.P. & Van der Linde A. 2002.** Bayesian measures of model complexity and fit. *Journal of the Royal Statistical Society* 64(4):583–639.
- Stern Ch.R. 2018.** Obsidian sources and distribution in Patagonia, southernmost South America. *Quaternary International* 468: 190-205.
- Stoll A., Harpke D., Schütte C., Jimenez L., Letelier L., Blattner F.R. & Quandt D. 2020.** Landscape genetics of the endangered Atacama Desert shrub *Balsamocarpon brevifolium* in the context of habitat fragmentation. *Glob. Planet. Chang.* 184, 103059.
- Streff R., Labbe T., Bacilieri R., Steinkellner H., Gloessl J. & Kremer A. 1998.** Within-population genetic structure in *Quercus robur* L. and *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. assessed with isozymes and microsatellites. *Molecular Ecology* 7, 317-328.
- Stronati M., Arce M.E. & Feijóo M.S. 2002.** Diversidad morfológica de *Prosopis denudans* en la patagonia central. *Naturalia patagónica* 1: 72-82.
- Swift R.S. 2001.** Sequestration of carbon by soil. *Soil Sci.*, 166, 858-871.
- Taleisnik E. & Lopez Launestein D. 2011.** Leñosas perennes para ambientes afectados por salinidad: Una sinopsis de la contribución argentina a este tema. *Ecología Austral* 21: 3-14.
- Tapia E.V. 1999.** Proyecto Revegetación de cuencas degradadas por erosión hídrica en la Provincia del Chubut, PICT Nro. 13-04096. <http://www.repositorio.cenpat-conicet.gob.ar/>
- Tavera G.G. 1985.** Criterios para la interpretación y aprovechamiento de los reportes de laboratorio para las áreas de asistencia técnica. Publicación 3. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, Delegación de la Laguna, Matamoros, Coahuila. 258 pp.
- Teich I. 2012.** Tesis Doctoral: Análisis de la estructura genética espacial de especies arbóreas y su asociación con la variabilidad fenotípica y ambiental. Facultad de Ciencias Exactas y

Naturales. Universidad de Buenos Aires. 173pp.

Teich I., Verga A. & Balzarini M. 2014. Assessing spatial genetic structure from molecular marker data via principal component analyses: A case study in a *Prosopis* sp. *Forest. Advances in Bioscience and Biotechnology* Vol.5: 89-99.

Tella J.L., Baños-Villalba A., Hernández-Brito D., Rojas A., Pacífico E., Díaz-Luque J.A., Carrete M., Blanco G. & Hiraldo F. 2015. Parrots as overlooked seed dispersers. *Front. Ecol. Environ.* 13, 338–339.

The Plant List. 2013. Version 1.1. Published on the Internet <http://www.theplantlist.org/> (accessed 1st January 2020)

Tighe M., Haling R.E., Flavel R.J. & Young I.M. 2012. Ecological succession, hydrology and carbon acquisition of biological soil crusts measured at the micro-scale. *PLoS ONE* 7: e48565.

Torales S.L., Rivarola M., Pomponio M.F., Fernández P., Acuña C.V., Marchelli P., Gonzalez S., Marcucci Poltri S.N. 2012. Transcriptome survey of Patagonian southern beech *Nothofagus nervosa* (= *N. Alpina*): assembly, annotation and molecular marker discovery. *BMC Genomics*, 13(1).

Torales S.L., Rivarola M., Pomponio M.F., Gonzalez S., Acuña C.V., Fernández P., Lauestein D.L., Verga A.R., Hopp H.E., Paniego N.B. & Marcucci Poltri S.N. 2013. De novo assembly and characterization of leaf transcriptome for the development of functional molecular markers of the extremophile multipurpose tree species *Prosopis alba*. *BMC Genomics*.2013, 14:705.DOI: 10.1186/1471-2164-14-705 URL: <http://www.biomedcentral.com/1471-2164/14/705>

Torales S.L., Rivarola M., Gonzalez S., Inza M.V., Pomponio M.F., Fernández P., Acuña C.V., Zelener N., Fornés L., Hopp H.E., Paniego N.B., Marcucci Poltri S.N. 2018. De novo transcriptome sequencing and SSR markers development for *Cedrela balansae* C.DC., a native tree species of northwest Argentina. *PLoS ONE* 13(12):e0203768.<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203768>

Trenchard L.J., Harris P.J.C., Smith S.J. & Pasiecznik N.M. 2008. A review of ploidy in the genus *Prosopis* (Leguminosae). *The Linnean Society of London, Botanical Journal of the Linnean Society* 156, 425–438.

Trexler J.C. 1988. Hierarchical organization of genetic variation in the sailfin molly, *Poecilia latipinna* (Pisces: Poeciliidae). *Evolution* 42(5):1006-1017.

Uribe Echevarria J. 2014. Evaluación del efecto de residuos vegetales aportados por *Prosopis caldenia* sobre propiedades químicas y físicas del suelo. Tesina presentada para la obtención del grado académico de Ingeniera en Recursos Naturales y Medio Ambiente. Santa Rosa (La Pampa), Argentina. 34 pp.

USDA. Soil Survey Division Staff. 1999. Guía para la Evaluación de la Calidad y Salud del Suelo. Soil Conservation Service. U.S. Department of Agriculture Handbook 18.

Valla J.J. 2000. Botánica. Morfología de las plantas superiores. 1a ed. 28 reimp. 2020. Buenos Aires. Hemisferio Sur. 352pp.

Valenzuela M. F., Castro I. P., Arce M. E., Mazzuca M. & Ocampo M. 2011. Propiedades físicas y químicas de suelos con *Acantholippia seriphoides* (tomillo) en los alrededores de Comodoro Rivadavia. Actas II Congreso Nacional de Ecología y Biología de Suelos. Mar del Plata. 1-3.

Varshney R. K., Graner A. & Sorrells M. E. 2005. Genic microsatellite markers in plants: features and applications. TRENDS in Biotechnology Vol.23 No.1.

Vazquez-Lobo A. & Morales A. 2014. Microsatélites. en: Herramientas moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos. Editor Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Mejiro. Pag. 75-100.

<http://www.publicaciones.inecc.gob.mx/libros/710/microsatelites.pdf>

Vega C.D., Teich I., Acosta M.C., Lopez Lauenstein D., Verga A.R. & Cosacov A. 2020. Morphological and molecular characterization of a hybrid zone between *Prosopis alba* and *P. nigra* in the Chaco region of northwestern Argentina. *Silvae Genetica* 69: 44–54.

Vekemans X. & Hardy O. 2004. New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Molecular Ecology* 13, 921–935.

Verga A. 1995. “Genetische Untersuchungen an *Prosopis chilensis* und *P. flexuosa* (Mimosaceae) im trockenen Chaco Argentinien”. Göttingen Research Notes in Forest Genetics. Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen ISSN. 0940-7103, Nro. 19, 96 pp.

Verga A., López Lauenstein D., López C., Navall M., Joseau J., Gómez C., Royo O., Degano W. & Marcó M. 2009. Caracterización morfológica de los algarrobos (*Prosopis* sp.) en las regiones fitogeográficas Chaqueña y Espinal norte de Argentina. *Revista de Ciencias Forestales, Quebracho* Vol.17(1,2): 31-40.

Verga A. 2010. Programa HOJA. Instituto de Fisiología y Recursos Genéticos Vegetales, CIAP, INTA. De distribución gratuita a pedido de los usuarios: anibal.r.verga@gmail.com

Vilela A.E. & Palacios R.A. 1997. Distribucion y actividad de nectarios extraflorales en especies sudamericanas del genero *Prosopis* (Mimosaceae) *Bol. Soc. Argent. Bot.* 32 (3-4): 163-170.

Villagra P.E. & Roig Juñent F.A. 1997. Wood structure of *Prosopis alpataco* and *P. argentina* growing under different edaphic conditions. *IAWA Journal* 18 (1): 37- 51.

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

Villagra P. E. 2000. Aspectos ecológicos de los algarrobales argentinos. *Multequina* 9 (2):35-51.

Villagra P.E., Marone L. & Cony M.A. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. *Austral Ecol.* 27, 416–421.

- Villagra P., Giordano C., Alvarez J.A., Cavagnaro J.B., Guevara A., Sartor C., Passera C.B. & Greco S. 2011.** Ser planta en el desierto: estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología Austral* 21:29-42.
- Villegas D.C. & Pereyra F.X. 2008.** Suelos con horizontes iluviales en patagonia extrandina austral. *Actas XXI Congreso Argentino de la Ciencias del Suelo*. San Luis. 1-5.
- Walkley A. & Black I.A. 1934.** An examination of the Degtjareff method for determining soil organic matter and proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Sci.* 37: 29-38.
- Wallis M.G. & Horne D.J. 1992.** Soil water repellency. *Adv. Soil Sci.* 20: 91–146.
- Weir B. & Cockerham C. 1984.** Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38: 1358-1370. Whitmore D.H. & Bragg L.H. 1979. Isozymal differentiation between two species of *Prosopis*. *Biochem. System. Ecol.*, 7: 299-302.
- Whitford W.G. 2002.** Ecology of desert systems. Academic Press. London. 343 pp.
- Wright S. 1921.** Correlation and causation. *Journal of Agricultural Research* 20, 557–585.
- Wright S. 1943.** Isolation by distance. *Genetics* 28(2): 114-138.
- Wright S. 1951.** The Genetical Structure of Populations. *Annals of Eugenics*, 15: 323-354.
- Wright S. 1965.** The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution* 19(3):395–420.
- Wright S. 1978.** Evolution and the Genetics of Natural Populations, Vol. 4: Variability within and among Natural Populations. Chicago, USA: University of Chicago Press.
- Wünsch A. & Hormaza J.I. 2002.** Molecular characterization of sweet cherry (*Prunus avium* L.) genotypes using peach *Prunus persica* (L.) Batsch SSR sequences. *Heredity* 89: 56-63.
- Xu W., Liu W., Yang W., Tang C. & Blank D. 2012.** *Rhombomys opimus* contribution to the “fertile island” effect of tamarisk mounds in Junggar Basin. *Ecological Research*, 27 (4): 775-781.
- Yang Z.P., Zhang Q., Wang Y.L., Zhang J.J. & Chen M.C. 2011.** Spatial and temporal variability of soil properties under *Caragana microphylla* shrubs in the northwestern Shanxi Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments*, 75 (6): 538-544
- Young K. R., Ulloa C., Luteyn J. L. & Knapp S. 2002.** Plant evolution and endemism in Andean South America: an introduction. *The Botanical Review* 68: 4-27. DOI: [http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101\(2002\)068\[0004:PEAEIA\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1663/0006-8101(2002)068[0004:PEAEIA]2.0.CO;2)
- Zaady E., Arbel S., Barkai D. & Sarig S. 2013.** Long-term impact of agricultural practices on biological soil crusts and their hydrological processes in a semiarid landscape. *Journal of Arid Environments*, 90: 5-11.

Zallocchi E., Palacios R. & Brizuela M. 1990. Interpopulational variation in *Prosopis flexuosa* DC from Northern Chile. Bull. IGSM, 18:135-149.

Zeng X., Michalski S., Fischer M. & Durka W. 2012. Species diversity and population density affect genetic structure and gene dispersal in a subtropical understory shrub. Journal of Plant Ecology 5, 270-278

ANEXO I - Tablas

Tabla 1: Protocolo de extracción de ADN según DNAeasy Plant Mini Kit (QUIAGEN)

- 1- Transferir 20 mg de tejido de planta a un tubo de tamaño apropiado.
- 2- Agregar 500 µl de **Buffer de lisis AP1** y 4 µl de solución de RNasa y agitar en vortex **MS1 Mini Shaker IKA** para lograr una mezcla homogénea.
- 3- Incubar la mezcla por 10 minutos a 65 °C. Agitar en vortex 2 o 3 veces durante el proceso de incubación.
- 4- Añadir 160 µl de **Buffer AP2** e incubar durante 10 minutos en hielo.
- 5- Volcar el lisado de la columna de centrifugación *QIAshredder* introducida en un tubo de 2 ml y centrifugar a 13.000 rpm durante 5 minutos.
- 6- Transferir el líquido recolectado en el tubo de 2 ml a un nuevo tubo, agregar 1.5 volúmenes de buffer de unión con etanol **AP3/E** y mezclar pipeteando.
- 7- Transferir a una nueva columna *DNAeasy* y centrifugar por un minuto a 8000 rpm y descartar el líquido recolectado en el tubo.
- 8- Repetir el paso 7 con la muestra remanente y descartar el líquido recolectado en el tubo.
- 9- Colocar la columna *DNAeasy* en un nuevo tubo de 2 ml, agregar 500 µl de **Buffer AW** (conteniendo alcohol absoluto) centrifugar 1 minuto a 8000 rpm,
- 10- Repetir el paso 9 y centrifugar 2 minutos a 13000 rpm.
- 11- Transferir la columna a un tubo de 1.5 ml agregamos 100 µl de **Buffer AE**, incubar 5 minutos a temperatura ambiente y centrifugar 1 minuto a 8000 rpm para eluir.
- 12- Repetir el procedimiento 11 para obtener una segunda elución de ADN.

Tabla 2: Marcadores SSR utilizados para transferir en *Prosopis denudans*.

N°	Identificación	Motivo	Forward	Reverse	T °C
ST	Torales et al, 2013				
1	I-P06477	(TGC) ₅	GCTGTGTTGCATCTGTGTAA	GTCTCTGATAAAGCCTGCCG	60/50
2	I-PO5163a	(CT) ₅	TTTGCCGTTTTACCTTGCTC	TCGCATAAATAGGAACAGCA	60/50
3	I-PO5163b	(TC) ₅	TTTGCCGTTTTACCTTGCTC	TCGCATAAATAGGAACAGCA	60/50
4	I-P08760	(AAAT) ₃	AAATTAGGAAAGCCGATCCAA	GCCAAGCTTGTTAGCAGTCC	60/50
5	I-P05584	(ATTA) ₃	CCCTCACCATCACCAGAAAT	ATGGGTGGAAGGATACGTTG	60/50
6	I-P03551	(TGA) ₄	ATTGACGAGATTGGAATGC	ACTTGAGCTTGCTCCCGTAA	60/50
7	I-P07133	(GAT) ₄	GAAACTGATCTCGTACTGGG	CAGAAGACGAGGATAAGCGG	60/50
8	I-P07473	(CAAG) ₃	GCAAACAAGCCAACCAAGAT	TTCTGAAAGGCATAAACGG	60/50
9	I-P02386	(TCACCG) ₃	TTTCGCATGTAGGATCACA	TCTCTGTTCCTTTGCGGT	60/50
10	I-P06435	(TCTTC) ₃	GCTAGTGCTCCTGCTGCTCT	TGGCTTCTCTGTTCACTCCA	60/50
11	I-P09547	(AG) ₅	AGGCCGTGAGAGGTAGGAAT	ACGCATGCTCCAGCTTCTAT	60/50
12	I-P08217	(GGA) ₄	CCATCGGTGGAGGAGTTAAA	GCTCTGTGCAATGATTGAA	60/50
13	I-P00432	(GCT) ₄	ATTAGGGGGACCGAATTGAA	TATGGGAAGCAGAGGCCTTA	60/50
14	I-P02144	(AT) ₅	TCTGGGAAGCGTTAGCAACT	AATGTCTGCACAGTTTCCCC	60/50
15	I-P01243	(GA) ₅	GTGGTTCATTATTGGGGTCG	TTTCTCTCCGGTGACTTCG	60/50
16	I-P07178	(TTC) ₄	CCACATTTGCATCGATCTTG	TTGATCTTTGCTGGCAAGTG	60/50
17	I-P02145	(AT) ₁₀	TCTGGGAAGCGTTAGCAACT	AATGTCTGCACAGTTTCCCC	60/50
18	I-P01241	(GA) ₅	GGTCTTCTTGGCATCGGTTA	TTTCTCTCCGGTGACTTCG	60/50
19	I-P10583a	(GCG) ₄	CAGTGAGCTTATGTCCAGCG	CCGCTTTCAGACTCACCTTC	60/50
20	I-P10583b	(GA) ₅	GGTCTTCTTGGCATCGGTTA	TTTCTCTCCGGTGACTTCG	60/50
21	I-P03211	(AAT) ₄	TTGCTTCAGAAAGCTGCTCA	AACCTTCGAAGATGATGGTG	57
22	I-P10500	(TTC) ₆	CTCCGACAGATTCAGCATCA	TTCTTTCAAACCTCGCCATCA	57
23	I-P14132	(TCT) ₄	CACAAGGCATTTGCTTCTCA	TGCTCTGAACAGGACCACAG	60/50
24	I-P05770	(CTC) ₄	GGAATTTCTGATTCCTGCCA	AGCCCAAGAAGAGGAGGAAG	60/50
25	I-P07982	(CAAC) ₃	GGCACGGCTAATCCAACTA	AGAAAAGGGACAGGGCAGAT	60/50
26	I-P07500	(AGC) ₄	CAGCAAAAACAGCTGCTACG	GGCTATGCGTCTAAGGCTG	60/50
27	I-P06046	(GAA) ₄	CGTGAGACGAAGAAGAAGGG	TCTCTCCTCACGTCTCGAT	60/50
28	I-P07643	(TCT) ₄	CACAATGTCACCGGAAGTA	CATGATCCTTGGTGTATGCG	60/50
29	I-P12048	(CGG) ₄	TTCCACAATCGTCTTGTGA	CCCAAGAGTTCAGCATTGT	60/50
30	I-P01176	(TTC) ₄	GATGATGAAACTGCTCGCAA	TATTGGAACACTGGGGGAAG	60/50
31	I-P07459	(CTTT) ₃	CCGTTGGCAAGACCAATAGT	GAAGGCAGACTTCCTGATGC	60/50
32	I-P03326	(CT) ₅	TTCAACCACATCTGCTCTGC	TGGATTCCACAAGAAGGACC	60/50
33	I-P02908	(TA) ₅	CTTCAGCTCCTCGTAAACGC	CGTGCTTCCGCTTTTAACAT	60/50
34	I-P03325a	(CA) ₅	CGTGCATGAATGTCACAGAC	AGGGTGAGATCAGAAGGCAA	57
35	I-P03325b	(CT) ₅	TTCAACCACATCTGCTCTGC	TGGATTCCACAAGAAGGACC	60/50
36	I-P13583	(ATAA) ₃	ATGAAGACACCAAAGCCACC	GGAAGCACTGTGCAGTCGTA	60/50
37	I-P00810a	(CTC) ₆	AACGAGGTGGTACTATGCC	ACAGGTGGATCGGCTACAAG	60/50
38	I-P00810b	(CTC) ₆	CCCAGATGCAACCTTTTGTT	ACTCCACACTGCTGCTTCT	60/50
39	I-P01497	(CTTCT) ₃	TCAGATTGTTCCAGAACCCC	CGAAGCATACAACCTGCAGGA	60/50
40	I-P01498	(CTTCT) ₃	TCAGATTGTTCCAGAACCCC	CGAAGCATACAACCTGCAGGA	60/50
41	I-P08217	(GGA) ₄	CCATCGGTGGAGGAGTTAAA	GCTCTGTGCAATGATTGAA	60/50
42	I-P00809a	(CTC) ₆	AACGAGGTGGTACTATGCC	ACAGGTGGATCGGCTACAAG	60/50
43	I-P00809b	(GAA) ₄	CCCTGAGACATCACAATGGC	CTTTTCCGTTGAGGAGCTTG	60/50
44	I-P05057	(TCA) ₄	CTCTCCACGGTCTCTTCTG	TCACCAAATTTCCACAGA	60/50
45	I-P07993	(ATG) ₄	AGTGCACAGCAGTCGTCATC	ACATCACCATCGTCTCTCTC	60/50
46	I-P08013	(CT) ₆	CGAACTGCTCCTTCTGGAAC	AACTTTTCATCCTGACCGAAG	60/50
47	I-P09547	(AG) ₅	AGGCCGTGAGAGGTAGGAAT	ACGCATGCTCCAGCTTCTAT	60/50
48	I-P05346	(GAAA) ₃	CGCACTTTATGTGGGATGTG	ATGCCAGCGAACTCAAAGAT	60/50
49	I-P05460	(AGG) ₄	TAACTTCTGCCACGGAAACC	GCCATACTTGAGGAAGCTGG	60/50
50	I-P05885	(CCA) ₄	AATTATTGTTCCCTCGTCTG	ATTTTGCTGACGAAGTTGGC	60/50
51	I-P07320	(ATG) ₄	CCAACCATTACTCCAACGCT	TGAGGATCACAGCACCATC	60/50

52	I-P10988	(CCT) ₄	ACCAAGCAGTGGGCTAACAC	ACCTCGTCTTTCCCTAAGCG	60/50
53	I-P15117	(CAAT) ₃	CTTTTGTCCAAATGCCCT	AGAAAGCATTGGAATTGGGC	60/50
54	I-P14377	(AAGA) ₃	GGGTTGGGTGAATGTGAGAG	TTTGGTGGCACTTAGGGTTC	60/50
55	I-P05057	(TCA) ₄	CTCTCCACGGTCTCTTCTCTG	TCACCAAATTTTCCCACAGA	60/50
56	I-P07320	(ATG) ₄	CCAACCATTACTCCAACGCT	TGAGGATCACAAGCACCATC	60/50
57	I-P03408a	(AT) ₆	GTTCTGAAGAAGTTTTTGCGG	AGGGTTTGGTCAAGCATTG	55
58	I-P03408b	(AG) ₇	GTTCTGAAGAAGTTTTTGCGG	AGGGTTTGGTCAAGCATTG	55
59	I-P07768	(CTTT) ₃	TTTTTAATCAATCTGCGCC	CTCAAATCACGAATCAGCGA	60/50
60	I-P03082a	(AT) ₁₀	GTCGGCACTTTGTGTCCTCT	GAGGAACAACGCAAGCACA	60/50
61	I-P03082b	(TCC) ₉	CTGCCTCCTGCCAGTATAGC	GGTTTGTAGCTTCCAACTGC	60/50
62	I-P07350	(TG) ₅	TTCTGGGTTGGACCTTTCAC	TTTGACACACAAAGGAAGAGG	60/50
63	I-P06639	(AT) ₅	CATCCCGTTCAAGTCCAAGT	AGCCCCCTTCCAACCTCTAA	57
64	I-P05850	(AT) ₅	CGCATCAGATCCTAGCTTCC	ATCTGGGCTTCAGGATGTTG	60/50
65	I-P02283	(ATC) ₄	TGTTGTCTGGAATGTGCCA	GCGGTAGAGGTGAAAGATGG	60/50
66	I-P05593	(AGC) ₄	TGCCGTTGTGTTTGTTCATT	AGTACTGGAAGCTCAGCCCA	60/50
67	I-P00807	(GCT) ₄	TTGGTGCAAATGATGCTGAT	TTGGGATGGGCTGAAAATAC	60/50
68	I-P05174	(TCA) ₄	CTGAAGGTGACGATCAGCA	TCAAACAGGCAAGTCAAGTC	60/50
69	I-P07126	(AATGT) ₃	AAACTCACAGAATGGCACCC	GCAAGCATAACGAGCCTAGC	60/50
70	I-P07653	(GTT) ₄	AGTGATGATTCGGATCCTGG	GAGAGACGAGGACTTGGTGC	55
71	I-P00930a	(AGA) ₄	GCTTTACAAGGCCAAAGCAG	CGCCATATCAGCAGATAGCA	60/50
72	I-P00930b	(ACC) ₅	GCAACAGCACTGCTTCAAAA	TGAATGCGTTTTCATCAAGTCC	55
73	I-P00930c	(GTC) ₄	TATGGCGCTATTTTTGGAGG	TCATGCTCCTCACAACTGTC	60/50
74	I-P00930d	(AAC) ₆	TCGAGATTTTCTTGGGGTTG	AAATTCCTCCTCCTCCAAA	57
75	I-P05593a	(AGC) ₄	TGCCGTTGTGTTTGTTCATT	AGTACTGGAAGCTCAGCCCA	60/50
76	I-P05593b	(TCCTGC) ₄	TAGATTCAGCAGCCGGTCTT	AAATGGGGCAACTACTGCTG	60/50
77	I-P06276a	(AG) ₅	CTCCGGATGGACGTTTCTA	AGCACTTCTGCCGCAATTAT	60/50
78	I-P06276b	(TCA) ₅	CCCCAGTACCCAATACTGA	GCACAAGGGTAAAGATGGGA	55
79	I-P06276c	(TC) ₅	CCCCAGTACCCAATACTGA	GCACAAGGGTAAAGATGGGA	60/50
80	I-P06276d	(CGC) ₄	CCTGAACGAGTTCCTTGAG	CTATGTCTCGCTCTTGCTCG	60/50
81	I-P00070	(GCGCCG) ₃	TACTCCCCTAACGATGGCTC	CTCCTCAAGGACTTCAACGC	60/50
82	S-P2HMITZ	(CCAAT) ₃	CCCAAATCCCTCTTTCACAA	TCAGCACAACCAACTGGAAA	60/50
83	S-P1EDKM4	(TGA) ₄	TGAGGACACAGTTCAGCCAG	GCTTGCTGAGCAGCATACAA	60/50
84	S-P2HMJWX	(TA) ₈	ATTTCACTCCAGCGGACATT	TCAACTTTTCCACCCCAAAG	60/50
85	S-P1D7K6T	(AAT) ₅	TTGGAATTCGTTTGTGGTGA	AGTGTACTGCAGGGAAGCGT	60/50
86	S-P1ETK70	(AGA) ₆	AATGAGGCTGCTGAGAAGGA	TCCAGATCCAAGCCATTACC	60/50
87	S-P2GOJQ8	(AAAG) ₄	CCTCAACCATCATGCCTTCT	AGGATGAAATTCCTGTGCGG	60/50
88	S-P1BBSYP	(AAG) ₄	GTTTGAGTCTTGTGAGGAGG	CAGAAGGAACAAGACCCTCG	60/50
89	S-P1D9QKS	(GGAT) ₃	CATGTTGCCACCGTATAGGA	CAGATGCCGAACACTACTGCCT	60/50
90	S-P2IXXN3	(GGAT) ₃	CGCTTGCTGTTTTGCATAGT	ATGGTTGTGCAAGGAGGAAG	60/50
91	S-P1DKSFA	(TTTA) ₃	GTTTACCATTGCAGGTCGT	CCCCATATGCAGAATCACCT	57
92	S-P1EPIV2	(TAA) ₄	TAAGCATTCATAGCCAGCCC	GACCAGGTCCTGTTTACCGA	57
93	S-P1EJYAZ	(TCAA) ₃	GACATCCGACAAAAGTGTGG	ACTTCTTCGCTTGCAATTTGG	60/50
94	S-P2HKCJO	(GCT) ₄	TGTTAGGACTCGGCCTTGT	CATGACGCGTGGTCTGFACT	60/50
95	S-P1CLIM7	(AC) ₈	CTTTGCAGCAGCAACAGAAC	TCCTCAAGCTGCAGGTTTTT	60/50
96	S-P2FI300	(CCA) ₄	ATGCCCTGACTTGAACCTTG	AAATCATAACCATCGCCAGC	60/50
97	S-P2GLHET	(TAAA) ₃	AGGGTAAATGTGCATCCAGC	TCCAACCCAAATTTTACGGA	60/50
98	S-P2HMJWX	(TA) ₈	ATTTCACTCCAGCGGACATT	TCAACTTTTCCACCCCAAAG	60/50
99	S-P2IC856	(TGGA) ₃	GAAGAGGAGCAGGTCTTCCC	CCTATCCCCTGTGTGCCCTT	57
100	S-P2HNFHT	(CTG) ₄	ATGGACTGACGGCAAATAGG	TGATGGAGCCCCTTATGAAT	60/50
N°	Identificación		Forward	Reverse	
Mo	Mottura <i>et al.</i> , 2005				
1	Mo05	(CT) ₃ (T) ₁ (CT) ₂	AATTTCTGCAGTCTCTTCGCC	GATCCCTCGTGACTCCTCAG	64
2	Mo07	(GC) ₈	GAAGCTCCCTCACATTTTGC	CTATTTGCGCAACACACAGC	59
3	Mo08	(AC) ₉	TATCCTAAACGCCGGGCTAC	TCCATTTCATGCATACTTAAACC	59

4	Mo09	TG ₁₇	ATTCCCTCCCTCACATTTTGC	CATTATGCCAGCCTTTGTTG	59
5	Mo13	(GT) ₁₀ (CT) ₁ (GT) ₂	TTGATTAGAGTTGCATGTGGATG	TGCAGTCCCAAGTGCAGAG	58
6	Mo16	(CA) ₁₂	CATTGCCCAATATCACTCC	GGTCCATCCAGAGTAGTGG	60
N°	Identificación		Forward	Reverse	
GL	Besega <i>et al</i> , 2013				
1	GL3	(AAT) ₅	CACCGATCTCACAAAGCTGC	AATGGATCTGGTGTGTCGC	58
2	GL8	(AT) ₁₂	CAGGTGGGCATGAAGTTTCC	CCAAGAACAACCTGCCGAAG	58
3	GL12	(CT) ₅ (ATCT) ₃ (CT) ₅	GAGTGAAGGTCGGGAAGAGG	CCATGGACCAAGGCAGAAC	58
4	GL15	(AG) ₁₂	GTGTTATGGTCCCAACAGCC	TGAAGAGGGAGGAATCGCAG	58
5	GL16	(AT) ₁₆	GTTGGATTTACGGAAGGGC	TCAGCTAAGTGGCCATACGG	58
6	GL18	(AT) ₈	GAGAATCTGGAGCAGCAACG	AAGGTAGCGTCCCAGGTATG	58
7	GL23	(AT) ₁₀	GTCTTCTCTCCCGTGGATCC	TGAGGCAAAGGAAGAGCAAC	58
8	GL24	(AC) ₁₁	CCTTAATCTCCCTCTCGGCC	AACCAGGCTCTGCAGAAATG	58
9	GL26	(GT) ₈	CGAATGTGGATCTTCTGCGG	TTAAGCGGCCCAAGTTTCTC	58

Tabla 3: Solución del Gel de poliacrilamida

Solución	Cantidad
TBE 10X	3.5 ml
Acrilamida	4.2 gr
Bisacrilamida	0.21 gr
Urea	29.4 gr
TEMED	33 µl
Persulfato de amonio (APS) 10 %	330 µl
H ₂ O bidestilada	hasta 70 ml

Tabla 4: Protocolo de tinción de PAGE

1. Fijar el gel de poliacrilamida en Ácido acético al 10%, durante 20 minutos con agitación, a fin de remover los restos de buffer de electroforesis, la urea y evitar la difusión de los pequeños productos de amplificación.
2. Teñir con Nitrato de plata 0,1% (m/v) y formaldehído 0,056% (m/v) durante 30 minutos con agitación.
3. Revelar con solución alcalina de Carbonato de sodio al 3% (m/v) con Formaldehído 0,056% (m/v) y Tiosulfato de sodio 10 mg.ml⁻¹.
4. En todos los casos se debe enjuagar varias veces con agua bidestilada para eliminar reactivos antes de pasar al siguiente paso.

Tabla 5. Características del suelo en los sitios donde se ubican la poblaciones de *P. denudans*

Población	Ubicación	Profundidad	% H	pH 1:1	CE dS/m	% MO	% CO	% N total	C/N	*% arcilla	*% limo	*% arena	Textura	
La Negra	Bajo Parche	Superficie	1,8	8,02	0,237	1,35	0,78	0,104	7,50	-	-	-	-	
			1,47	7,56	0,086	0,53	0,31	0,057	5,44	-	-	-	-	
			1,29	7,78	0,101	0,70	0,41	0,124	3,31	-	-	-	-	
		Bajo superficie	8,4	8,02	0,206	0,79	0,46	0,044	10,45	13,6	18,5	67,9	FA	
			4,86	8,04	0,114	1,41	0,82	0,042	19,52	8,6	12,3	79,2	AF	
			6,06	8,10	0,164	0,59	0,34	0,081	4,20	9,8	17,1	73,1	FA	
	Entre parches	Superficie	1,89	7,85	0,030	0,57	0,33	0,055	6,00	-	-	-	-	
			1,49	8,01	0,063	0,89	0,52	0,043	12,09	-	-	-	-	
			3,7	8,00	0,087	0,35	0,2	0,052	3,85	-	-	-	-	
		Bajo superficie	6,23	8,11	0,125	0,42	0,24	0,054	4,44	10,9	12,1	77,0	FA	
			7,02	8,00	0,089	0,60	0,35	0,070	5,00	12,2	20,8	67,0	FA	
			12,20	8,13	0,248	0,62	0,36	0,045	8,00	16,0	20,5	63,5	FA	
	La Esperanza	Bajo Parche	Superficie	2,29	6,58	0,115	1,12	0,65	0,070	9,29	-	-	-	-
				2,31	7,27	0,087	0,78	0,45	0,067	6,72	-	-	-	-
				3,29	7,31	0,053	1,04	0,6	0,070	8,57	-	-	-	-
Bajo superficie			7,56	7,53	0,085	1,00	0,58	0,056	10,36	8,2	28,5	63,3	FA	
			10,84	8,00	0,145	0,74	0,43	0,060	7,17	22,7	27,0	50,4	FaA	
			10,86	7,58	0,099	0,86	0,5	0,064	7,81	18,0	28,5	53,5	FA	
Entre parches		Superficie	1,86	7,45	0,039	0,07	0,04	0,051	0,78	-	-	-	-	
			3,89	8,10	0,119	1,44	0,84	0,098	8,57	-	-	-	-	
			4,18	7,00	0,111	0,54	0,31	0,060	5,17	-	-	-	-	
		Bajo superficie	8,75	8,19	0,116	0,90	0,52	0,041	12,68	13,0	27,1	59,9	FA	
			12,84	8,03	0,133	0,52	0,3	0,060	5,00	21,9	28,8	49,3	F	
			19,63	8,15	0,277	0,13	0,08	0,046	1,74	51,4	18,0	30,5	a	
Sierra Colorada	Bajo Parche	Superficie	1,3	9,09	0,101	0,5	0,3	0,020	15,00	-	-	-	-	
			0,9	8,12	0,102	2,0	1,2	0,081	14,81	-	-	-	-	
			2,4	8,76	0,145	2,0	1,1	0,064	17,19	-	-	-	-	
		Bajo superficie	6,9	9,44	0,552	0,6	0,4	0,030	13,33	13,1	19,9	66,9	FA	
			6,8	10,02	0,749	1,2	0,7	0,079	8,86	13,0	19,2	67,8	FA	
			6,5	8,85	0,255	1,5	0,9	0,055	16,36	17,9	12,5	69,6	FA	
	Entre parches	Superficie	1,6	8,63	0,093	0,9	0,5	0,051	9,80	-	-	-	-	
			1,0	8,15	0,097	0,9	0,5	0,045	11,11	-	-	-	-	
			0,8	8,11	0,051	1,1	0,6	0,038	15,79	-	-	-	-	
		Bajo superficie	4,7	8,69	0,151	0,6	0,3	0,046	6,52	16,3	19,8	63,9	FA	
			6,5	9,02	0,224	1,3	0,8	0,053	15,09	11,9	19,9	68,2	FA	
			3,0	8,65	0,115	0,8	0,4	0,046	8,70	4,5	14,2	81,3	AF	
Dique Florentino Ameghino	Bajo Parche	Superficie	3,6	9,07	0,090	2,0	1,2	0,034	35,29	-	-	-	-	
			4,4	9,18	0,417	0,9	0,5	0,054	9,26	-	-	-	-	
			2,5	8,87	0,167	1,9	1,1	0,043	25,58	-	-	-	-	
		Bajo	6,9	8,72	1,052	1,8	1,0	0,040	25,00	13,2	16,3	70,5	FA	

	superficie	9,4	8,89	0,760	1,4	0,8	0,045	17,78	25,6	18,0	56,5	FaA	
		11,4	8,62	1,461	1,6	0,9	0,047	19,15	15,0	31,6	53,3	FA	
	Entre parches	Superficie	9,1	8,80	3,340	0,3	0,1	0,015	6,67	-	-	-	-
			4,5	8,11	2,325	0,9	0,5	0,011	45,45	-	-	-	-
			1,8	8,77	0,134	1,2	0,7	0,035	20,00	-	-	-	-
		Bajo superficie	17,4	8,25	7,020	0,9	0,5	0,016	31,25	22,7	30,2	47,1	F
			9,5	8,50	5,125	1,7	1,0	0,103	9,71	10,8	18,0	71,3	FA
13,0	8,39	3,455	0,5	0,3	0,049	6,12	17,4	29,6	53,0	FA			
Diadema	Bajo Parche	Superficie	6,6	9,38	1,625	2,2	1,3	0,136	9,56	-	-	-	-
			13,2	8,59	1,372	3,9	2,3	0,146	15,75	-	-	-	-
			3,6	8,26	0,087	2,2	1,3	0,106	12,26	-	-	-	-
		Bajo superficie	16,9	9,22	2,315	2,0	1,2	0,047	25,53	10,5	15,1	74,4	FA
			21,2	9,15	3,385	3,2	1,8	0,104	17,31	20,3	33,4	46,3	F
			3,6	8,31	0,156	1,5	0,9	0,168	5,36	8,1	10,3	81,6	AF
	Entre parches	Superficie	9,6	8,48	0,540	3,1	1,8	0,093	19,35	-	-	-	-
			16,9	9,24	1,144	2,4	1,4	0,092	15,22	-	-	-	-
			4,9	9,18	0,269	3,9	2,3	0,132	17,42	-	-	-	-
		Bajo superficie	13,4	8,45	3,055	1,9	1,1	0,106	10,38	13,0	10,3	76,7	FA
			19,5	9,29	2,665	2,2	1,3	0,064	20,31	20,2	17,6	62,2	FaA
			21,9	9,47	3,930	3,0	1,8	0,118	15,25	16,9	25,4	57,7	FA
	Cerro Dragón	Bajo Parche	Superficie	2,0	8,92	0,228	2,6	1,5	0,068	22,06	-	-	-
4,4				8,73	0,278	2,2	1,3	0,074	17,57	-	-	-	-
2,2				8,44	0,137	3,4	2,0	0,097	20,62	-	-	-	-
Bajo superficie			5,3	9,02	0,514	2,8	1,7	0,098	17,35	10,0	6,5	83,6	AF
			12,1	9,41	0,597	2,4	1,4	0,070	20,00	36,2	6,6	57,3	aA
			3,1	8,83	0,210	1,9	1,1	0,060	18,33	35,1	9,4	55,5	aA
Entre parches		Superficie	8,6	9,70	0,686	0,8	0,5	0,039	12,82	-	-	-	-
			2,5	8,78	0,076	1,1	0,6	0,025	24,00	-	-	-	-
			3,1	9,09	0,096	1,1	0,7	0,037	18,92	-	-	-	-
		Bajo superficie	7,7	8,72	3,180	1,0	0,6	0,008	75,00	27,3	9,0	63,8	FaA
			11,4	9,31	1,178	0,9	0,5	0,031	16,13	26,0	5,2	68,8	FaA
4,3	9,45	0,194	2,2	1,3	0,040	32,50	12,3	5,2	82,5	FA			
El Guadal	Bajo Parche	Superficie	4,4	8,43	0,214	4,0	2,3	0,066	34,85	-	-	-	-
			6,4	8,52	0,382	3,6	2,1	0,158	13,29	-	-	-	-
			7,2	8,91	0,371	1,6	0,9	0,068	13,24	-	-	-	-
		Bajo superficie	10,2	9,02	0,745	1,8	1,0	0,086	11,63	30,5	21,9	47,5	a
			24,2	9,20	2,102	2,2	1,3	0,040	32,50	47,6	21,1	31,3	Fa
			16,6	9,26	1,167	1,5	0,9	0,032	28,13	37,0	27,5	35,4	a
	Entre parches	Superficie	3,6	9,14	0,353	3,0	1,7	0,081	20,99	-	-	-	-
			11,1	8,14	0,970	1,5	0,9	0,062	14,52	-	-	-	-
			9,9	8,16	0,561	1,3	0,8	0,062	12,90	-	-	-	-
		Bajo superficie	20,8	9,46	2,370	1,6	0,9	0,060	15,00	47,3	20,4	32,2	a
			26,0	8,38	5,000	2,0	1,1	0,059	18,64	54,0	9,2	36,9	A
			30,4	9,06	1,871	1,0	0,6	0,043	13,95	53,0	16,7	30,3	A
Puerto	Bajo	11,2	9,03	0,842	1,4	0,8	0,086	9,30	-	-	-	-	

Deseado	Parche	Superficie	2,4	8,01	0,184	1,4	0,8	0,070	11,43	-	-	-	-
			8,6	8,26	0,093	0,8	0,4	0,084	4,76	-	-	-	-
Bajo superficie	18,1	8,21	5,955	2,2	1,3	0,092	14,13	5,0	30,2	64,9	FA		
	3,8	7,68	0,243	0,5	0,3	0,062	4,84	9,0	21,3	69,7	FA		
	8,5	8,80	0,893	1,7	1,0	0,070	14,29	16,6	21,7	61,7	FA		
Entre parches	Superficie	1,7	7,57	0,089	2,0	1,2	0,054	22,22	-	-	-	-	
		1,6	6,95	0,084	2,4	1,4	0,122	11,48	-	-	-	-	
		11,1	8,98	0,435	3,1	1,8	0,126	14,29	-	-	-	-	
	Bajo superficie	4,5	8,05	0,290	2,0	1,2	0,071	16,90	11,5	13,5	75,0	FA	
		4,4	7,98	0,059	1,4	0,8	0,065	12,31	13,9	12,2	73,9	FA	
		12,5	9,03	0,229	1,4	0,8	0,093	8,60	5,5	25,0	59,4	FA	

*Los valores de textura del suelo se obtuvieron en la muestra de profundidad, no en la de superficie. Las iniciales de textura se leen según se detalla; F: Franco, A: Arenoso, a: arcilloso.

Tabla 6: Identificación de los individuos de *P. denudans* en las ocho poblaciones

Planta	Geoposición		N° marca	Altura (m)	Diámetro dosel (m)
La Negra					
1	39° 33' 23,9" S	70° 20' 09,1" O	2383	2,1	4,0 x 4,1
2	39° 33' 23,2" S	70° 20' 08,8" O	2311	1,6	4,0 x 4,1
3	39° 33' 23,62" S	70° 20' 11,64" O	2315	2,1	6,6 x 5,9
4	39° 33' 22,1" S	70° 20' 11,6" O	2355	2	4,0 x 2,5
5	39° 33' 21,7" S	70° 20' 13,1" O	2358	1,5	4,3 x 3,8
6	39° 33' 23,3" S	70° 20' 13,6" O	2342	0,9	3,1 x 3,0
7	39° 33' 22,5" S	70° 20' 14,3" O	2359	1,3	4,4 x 5,1
8	39° 33' 22,5" S	70° 20' 15,9" O	2365	1,5	7,6 x 4,2
9	39° 33' 21,2" S	70° 20' 17" O	2400	1,1	3,9 x 3,5
10	39° 33' 22" S	70° 20' 19" O	2334	1,5	2,5 x 3,1
11	39° 33' 23,2" S	70° 20' 08" O	2393	1,7	3,5 x 3,2
12	39° 33' 22,1" S	70° 20' 08,3" O	2323	1,3	3,3 x 3,1
13	39° 33' 21,7" S	70° 20' 10,1" O	2333	1,5	3,7 x 3,8

14	39° 33' 20,9" S	70° 20' 10,9" O	2366	0,8	3,8 x 2,6
15	39° 33' 20,5" S	70° 20' 12,5" O	2309	1,3	1,7 x 1,7
16	39° 33' 19,7" S	70° 20' 14,7" O	2314	1,5	2,4 x 2,0
17	39° 33' 18,2" S	70° 20' 14,8" O	2317	1,5	2,6 x 2,5
18	39° 33' 16,9" S	70° 20' 17" O	2322	1,4	6,2 x 4,7
19	39° 33' 16" S	70° 20' 17,5" O	2389	1,2	4,2 x 4,2
20	39° 33' 16,3" S	70° 20' 19,8" O	2330	1,4	2,9 x 2,6
La Esperanza					
1	40° 16' 15" S	68° 28' 47,2" O	2369	0,85	1,8 x 2,0
2	40° 16' 15" S	68° 28' 48,6" O	2397	1,2	2,5 x 2,2
3	40° 16' 15,6" S	68° 28' 49,6" O	2375	1,3	4,6 x 3,4
4	40° 16' 15,1" S	68° 28' 51,9" O	2398	1,3	3,3 x 2,9
5	40° 16' 14,5" S	68° 28' 54,3" O	2376	1,8	2,8 x 2,4
6	40° 16' 15,8" S	68° 28' 55,5" O	2327	1,7	2,9 x 2,9
7	40° 16' 14,4" S	68° 28' 57,8" O	2307	1,5	4,4 x 3,5
8	40° 16' 15,5" S	68° 28' 59,5" O	2361	1,2	3,4 x 1,8
9	40° 16' 15" S	68° 29' 01,4" O	2336	1,8	8,0 x 8,0
10	40° 16' 15,4" S	68° 29' 03,5" O	2335	1,3	4,7 x 3,4
11	40° 16' 16,3" S	68° 28' 47,9" O	2378	1,6	2,1 x 2,1
12	40° 16' 16,7" S	68° 28' 49,4" O	2388	1,5	2,8 x 2,7
13	40° 16' 18,1" S	68° 28' 51,2" O	2381	1,6	4,4 x 4,1
14	40° 16' 19,2" S	68° 28' 53,1" O	2386	1,5	3,1 x 3,1
15	40° 16' 20,6" S	68° 28' 52,5" O	2399	1,1	1,7 x 1,4
16	40° 16' 21,6" S	68° 28' 52,6" O	2379	1	3,3 x 3,3

17	40° 16' 22,7" S	68° 28' 52,9" O	2349	0,7	2,1 x 1,7
18	40° 16' 23,4" S	68° 28' 53,7" O	2380	1,7	3,6 x 3,6
19	40° 16' 23" S	68° 28' 55,1" O	2326	1	2,0 x 2,3
20	40° 16' 21,4" S	68° 28' 58,1"	2351	0,8	2,7 x 1,8
Sierra Colorada					
1	40° 33' 52,6" S	67° 41' 57,5" O	800	1,45	2,0 x 2,0
2	40° 33' 52,4" S	67° 41' 56,4" O	799	1,6	3,5 x 3,0
3	40° 33' 51,9" S	67° 41' 57" O	750	1,75	1,7 x 1,7
4	40° 33' 50,9" S	67° 41' 57,3" O	755	1,5	1,6 x 1,7
5	40° 33' 49,4" S	67° 41' 55" O	753	1,7	1,6 x 1,7
6	40° 33' 50,3" S	67° 41' 54,6" O	793	1,6	1,6 x 1,5
7	40° 33' 51,2" S	67° 41' 53,7" O	769	1,7	1,7 x 1,5
8	40° 33' 51,1" S	67° 41' 52,6" O	746	1,5	1,6 x 1,7
9	40° 33' 51,4" S	67° 41' 53,3" O	714	1,8	1,5 x 2,4
10	40° 33' 50,5" S	67° 41' 51,1" O	722	1,7	1,7 x 1,65
11	40° 33' 51" S	67° 41' 50,4" O	790	1,8	1,6 x 1,7
12	40° 33' 50,4" S	67° 41' 50,6" O	715	1,4	1,6 x 1,5
13	40° 33' 49,9" S	67° 41' 50,3" O	770	1,4	1,2 x 1,1
14	40° 33' 49,4" S	67° 41' 49,7" O	708	1,75	1,8 x 1,6
15	40° 33' 48,4" S	67° 41' 45" O	780	1,55	1,5 x 1,5
16	40° 33' 47,4" S	67° 41' 43,7" O	726	1,7	1,7 x 1,7
17	40° 33' 45,6" S	67° 41' 42,1" O	744	1,2	1,4 x 1,6
18	40° 33' 44,9" S	67° 41' 42,1" O	730	1,4	1,6 x 1,7
19	40° 33' 45,7" S	67° 41' 40,5" O	766	1,6	1,7 x 2,2
20	40° 33' 47" S	67° 41' 40,1" O	747	1,4	1,5 x 1,7
Dique Florentino Ameghino					

1	43° 37' 13,4" S	66° 31' 39,7" O	720	1,6	2,0 x 2,5
2	43° 37' 14,3" S	66° 31' 39,5" O	723	1,6	2,0 x 2,0
3	43° 37' 21,8" S	66° 31' 32,3" O	759	1,5	2,2 x 2,3
4	43° 37' 22,7" S	66° 31' 32" O	706	1,6	2,4 x 2,5
5	43° 37' 25,5" S	66° 31' 29,8" O	791	1,8	1,7 x 2,5
6	43° 37' 27,7" S	66° 31' 28,4" O	777	2,2	1,8 x 1,8
7	43° 37' 53,5" S	66° 31' 10,4" O	739	1,6	1,7 x 1,6
8	43° 37' 56" S	66° 31' 08,3" O	789	1,6	1,7 x 1,6
9	43° 38' 01,4" S	66° 31' 04,4" O	702	2,5	3,2 x 4,0
10	43° 38' 07,1" S	66° 31' 00,3" O	778	1	1,5 x 2,1
11	43° 38' 17,8" S	66° 30' 52,8" O	728	1,2	1,7 x 1,5
12	43° 38' 23,7" S	66° 30' 48,3" O	798	1	2,2 x 2,5
13	43° 38' 31,8" S	66° 30' 42,7" O	720	1,5	2,0 x 2,5
14	43° 38' 49,4" S	66° 30' 30,7" O	727	1,6	2,0 x 2,8
15	43° 39' 04,3" S	66° 30' 20,3" O	794	1,7	1,7 x 1,4
16	43° 39' 16,3" S	66° 30' 11,7" O	731	1,8	1,7 x 1,8
17	43° 39' 22,6" S	66° 30' 07,5" O	699	1,5	2,5 x 3,0
18	43° 39' 23,6" S	66° 30' 05" O	712	1,3	2,0 x 2,2
19	43° 39' 39" S	66° 29' 55,9" O	733	1,5	1,6 x 1,8
20	43° 39' 50" S	66° 29' 46,2" O	782	1,8	1,6 x 1,7
Diadema					
1	45° 46' 26,6" S	67° 42' 51,8" O	1	2,30	3,7 x 4,5
2	45° 46' 27" S	67° 42' 51,8" O	2	2	3,1 x 2,9
3	45° 46' 26,7" S	67° 42' 52,5" O	3	2	6,8 x 7,9
4	45° 46' 26,4" S	67° 42' 53" O	4	1,9	3,0 x 2,5

5	45° 46' 26,4" S	67° 42' 53,8" O	5	2,2	3,0 x 5,4
6	45° 46' 26" S	67° 42' 54,3" O	6	1,5	5,1 x 5,0
7	45° 46' 25,8" S	67° 42' 54,9" O	7	1,8	8,1 x 5,6
8	45° 46' 25,7" S	67° 42' 55,4" O	8	1,2	1,7 x 1,5
9	45° 46' 25,2" S	67° 42' 55,8" O	9	2,7	7,8 x 5,9
10	45° 46' 24,8" S	67° 42' 56,8" O	10	1,8	5,2 x 4,9
11	45° 46' 30,72" S	67° 42' 18,72" O	1652	1,6	3,0 x 3,5
12	45° 46' 30,7" S	67° 42' 16,5" O	1665	2	2,7 x 2,5
13	45° 46' 30,5" S	67° 42' 19,2" O	1645	1,3	2,0 x 2,0
14	45° 46' 29,15" S	67° 42' 21,71" O	1608	0,9	1,0 x 0,8
15	45° 46' 29,9" S	67° 42' 21,4" O	1641	1,5	1,5 x 1,5
16	45° 46' 27,8" S	67° 42' 29,6" O	1642	2,5	2,7 x 2,0
17	45° 46' 25,7" S	67° 42' 35,4" O	2341	2	3,5 x 3,2
18	45° 46' 25,2" S	67° 42' 41" O	1674	4	3,5 x 3,7
19	45° 46' 24,6" S	67° 42' 48,6" O	1629	1,2	2,5 x 1,8
20	45° 46' 23,4" S	67° 42' 52,7" O	1678	1,3	1,3 x 1,5
Cerro Dragón					
1	45° 43' 38,3" S	68° 23' 25,7" O	1	1,3	2,0 x 2,0
2	45° 43' 37" S	68° 23' 16,7" O	2	1	1,5 x 1,7
3	45° 43' 37,5" S	68° 23' 17" O	3	1,2	1,7 x 2,0
4	45° 43' 37,3" S	68° 23' 16,7" O	4	1,5	2,0 x 3,0
5	45° 43' 36,8" S	68° 23' 16,3" O	5	1,6	2,0 x 3,0
6	45° 43' 37,9" S	68° 23' 24,2" O	6	2	2,0 x 3,1
7	45° 43' 36,6" S	68° 23' 12,8" O	7	1,6	2,5 x 2,5
8	45° 43' 36,7" S	68° 23' 13,7" O	8	2	5,0 x 4,5

9	45° 43' 36,8" S	68° 23' 14,3" O	9	2	2,0 x 3,0
10	45° 43' 36,2" S	68° 23' 11" O	10	1,7	2,0 x 3,0
11	45° 43' 43,3" S	68° 23' 59,9" O	2302	1,3	2,0 x 2,0
12	45° 43' 43" S	68° 23' 56,8" O	2303	1	1,5 x 1,7
13	45° 43' 41,21" S	68° 23' 44,7" O	2328	1,2	1,7 x 2,0
14	45° 43' 40,8" S	68° 23' 42,04" O	2364	1,5	2,0 x 3,0
15	45° 43' 39,6" S	68° 23' 35,1" O	2337	1,6	2,0 x 3,0
16	45° 43' 39" S	68° 23' 31,6" O	1985	2	2,0 x 3,1
17	45° 43' 38,4" S	68° 23' 25,8" O	1680	1,6	2,5 x 2,5
18	45° 43' 37,5" S	68° 23' 19,6" O	1672	2	5,0 x 4,5
19	45° 43' 33,2" S	68° 22' 59,8" O	1687	2	2,0 x 3,0
20	45° 43' 35" S	68° 23' 15,3" O	2391	1,7	2,0 x 3,0
El Guadal					
1	46° 34' 52,3" S	69° 14' 45" O	1657	0,9	1,6 x 2,5
2	46° 34' 51" S	69° 14' 53,1" O	1694	1,6	4,5 x 3,6
3	46° 34' 51" S	69° 14' 53,3" O	1613	0,6	1,7 x 1,5
4	46° 34' 55,7" S	69° 14' 54" O	1622	1,8	2,0 x 3,0
5	46° 34' 55,1" S	69° 14' 50,9" O	1615	0,5	1,6 x 1,7
6	46° 34' 50" S	69° 14' 48,8" O	1609	0,8	1,2 x 1,5
7	46° 34' 48,3" S	69° 14' 49" O	1618	1,6	2,5 x 3,0
8	46° 34' 47,5" S	69° 14' 45,7" O	1667	0,4	1,6 x 1,5
9	46° 34' 46,6" S	69° 14' 39,1" O	1606	1,3	2,0 x 2,0
10	46° 34' 46,5" S	69° 14' 31,1" O	1607	0,8	3,0 x 3,2
11	46° 34' 46" S	69° 14' 26,7" O	1617	0,6	1,5 x 1,7
12	46° 34' 43,7" S	69° 14' 26,4" O	1630	1	2,2 x 2,5

13	46° 34' 42,2" S	69° 14' 20,3" O	1601	0,9	1,4 x 1,5
14	46° 34' 42,3" S	69° 14' 20,3" O	1626	1,7	1,6 x 2,5
15	46° 34' 41,7" S	69° 14' 17,2" O	1623	1,7	2,0 x 3,2
16	46° 34' 41,5" S	69° 14' 15,6" O	1603	1,7	3,0 x 2,2
17	46° 34' 40,2" S	69° 14' 12,7" O	1616	1	2,0 x 2,5
18	46° 34' 40,7" S	69° 14' 11" O	1647	1,4	2,0 x 2,2
19	46° 34' 34,5" S	69° 14' 08,1" O	1614	1,2	1,6 x 1,7
20	46° 34' 40,8" S	69° 14' 02,3" O	1621	1,4	2,1 x 2,5
Puerto Deseado					
1	47° 09' 32,5" S	67° 13' 32,6" O	1662	1,6	2,0 x 1,6
2	47° 09' 32,4" S	67° 13' 33,3" O	1676	1,6	1,5 x 1,7
3	47° 09' 34,5" S	67° 13' 40,3" O	1684	2	1,6 x 2,0
4	47° 09' 36,5" S	67° 13' 40,3" O	1637	2	1,6 x 2,0
5	47° 09' 37,6" S	67° 13' 40,3" O	1689	2,5	2,0 x 2,0
6	47° 09' 37,3" S	67° 13' 41,1" O	1691	2	4,0 x 4,5
7	47° 09' 37,8" S	67° 13' 44,6" O	1632	2	4,0 x 3,5
8	47° 09' 39,5" S	67° 13' 45" O	1653	2,6	4,0 x 2,5
9	47° 09' 38,9" S	67° 13' 42,3" O	1612	2	2,0 x 2,3
10	47° 09' 34,8" S	67° 13' 36,3" O	1681	1,5	1,5 x 2,0
11	47° 09' 35,4" S	67° 13' 37,8" O	1628	1	1,0 x 1,0
12	47° 09' 44" S	67° 13' 50" O	1668	1,6	2,0 x 2,2
13	47° 09' 43,5" S	67° 13' 51,3" O	1611	2,3	3,0 x 3,0
14	47° 09' 41,2" S	67° 13' 53" O	1673	2	2,0 x 4,0
15	47° 09' 40,1" S	67° 13' 53,1" O	1699	2	1,5 x 2,0
16	47° 09' 39,8" S	67° 13' 54,9" O	1624	2	1,5 x 2,0

17	47° 09' 40,7" S	67° 13' 55,3" O	1669	2	2,5 x 2,5
18	47° 09' 43,1" S	67° 13' 53,9" O	1636	0,8	1,5 x 1,7
19	47° 09' 43,8" S	67° 13' 52,1" O	1656	1,6	2,0 x 2,0
20	47° 09' 41,2" S	67° 13' 26,7" O	1675	2,5	3,0 x 4,0

**Tabla 7: Diversidad genética de los ocho SSR transferidos a las ocho subpoblaciones de *P. denudans*.
N: número de individuos; Na: número de alelos; I: índice de Información; Ho: Heterocigosidad
observada; He: Heterocigosidad esperada; F: índice de Fijación. (Genalex 6.5)**

Población	Locus	N	Na	I	Ho	He	F
La Negra	ST11	20	2	0,692	0,550	0,499	-0,103
	ST24	19	2	0,693	0,158	0,500	0,684
	ST28	20	8	1,597	0,500	0,716	0,302
	ST73	20	2	0,325	0,200	0,180	-0,111
	ST89	20	2	0,117	0,050	0,049	-0,026
	Mo 9	20	4	0,680	0,250	0,341	0,267
	GL16	20	6	1,476	0,350	0,737	0,525
	GL24	20	5	1,321	0,600	0,706	0,150
La Esperanza	ST11	20	2	0,611	0,500	0,420	-0,190
	ST24	19	3	0,914	0,158	0,569	0,723
	ST28	20	6	1,220	0,450	0,575	0,217
	ST73	20	3	0,381	0,200	0,184	-0,088
	ST89	20	1	0,000	0,000	0,000	#N/A
	Mo 9	20	5	1,138	0,550	0,566	0,029
	GL16	19	8	1,729	0,526	0,789	0,333
	GL24	20	7	1,605	0,300	0,763	0,607
Sierra Colorada	ST11	20	2	0,631	0,650	0,439	-0,481
	ST24	18	5	1,365	0,444	0,698	0,363
	ST28	20	13	2,056	0,650	0,805	0,193
	ST73	20	6	0,799	0,400	0,350	-0,143
	ST89	17	1	0,000	0,000	0,000	#N/A
	Mo 9	20	5	1,214	0,550	0,611	0,100
	GL16	14	7	1,839	0,143	0,832	0,828
	GL24	20	3	0,568	0,150	0,301	0,502
Dique F Ameghino	ST11	19	2	0,688	0,474	0,494	0,042
	ST24	18	5	1,177	0,222	0,613	0,637
	ST28	18	7	1,317	0,167	0,594	0,719
	ST73	20	4	0,509	0,250	0,229	-0,093
	ST89	20	1	0,000	0,000	0,000	#N/A
	Mo 9	20	5	1,211	0,550	0,625	0,120
	GL16	20	8	1,906	0,150	0,837	0,821

Diadema	GL24	20	8	1,755	0,450	0,790	0,430
	ST11	20	2	0,562	0,500	0,375	-0,333
	ST24	20	6	1,670	0,400	0,793	0,495
	ST28	19	8	1,347	0,526	0,579	0,091
	ST73	20	1	0,000	0,000	0,000	#N/A
	ST89	20	2	0,423	0,300	0,255	-0,176
	Mo 9	20	4	1,108	0,450	0,597	0,247
	GL16	20	8	1,692	0,450	0,755	0,404
Cerro Dragón	GL24	20	6	1,458	0,800	0,730	-0,096
	ST11	20	3	0,719	0,550	0,454	-0,212
	ST24	19	6	1,616	0,474	0,778	0,391
	ST28	20	7	1,255	0,350	0,576	0,393
	ST73	20	3	0,791	0,300	0,485	0,381
	ST89	20	1	0,000	0,000	0,000	#N/A
	Mo 9	18	2	0,562	0,278	0,375	0,259
	GL16	16	10	1,994	0,500	0,828	0,396
El Guadal	GL24	20	5	1,544	0,800	0,775	-0,032
	ST11	20	2	0,682	0,550	0,489	-0,125
	ST24	16	5	1,214	0,500	0,639	0,217
	ST28	20	8	1,120	0,300	0,489	0,386
	ST73	20	2	0,266	0,150	0,139	-0,081
	ST89	17	3	0,444	0,118	0,215	0,452
	Mo 9	20	5	1,217	0,550	0,626	0,122
	GL16	18	6	1,527	0,056	0,748	0,926
Puerto Deseado	GL24	20	7	1,564	0,300	0,736	0,593
	ST11	20	2	0,692	0,450	0,499	0,098
	ST24	20	3	0,907	0,200	0,566	0,647
	ST28	17	7	1,464	0,118	0,685	0,828
	ST73	20	2	0,325	0,200	0,180	-0,111
	ST89	20	1	0,000	0,000	0,000	#N/A
	Mo 9	20	5	1,066	0,400	0,550	0,273
	GL16	13	7	1,721	0,385	0,790	0,513
	GL24	20	7	1,687	0,250	0,790	0,684

ANEXO II – Análisis Estadísticos

1. DATOS FISICOS DE SUELO (TEXTURA)

Tabla 1. ANOVA (Kruskal Wallis) % arcilla de cada población comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches.

Variable	H	p
% arcilla	25,40	0,0447

Pobl:Ubicación	Medianas	Ranks
PD:1	9,00	12,00 A
LN:1	9,80	12,00 A
PD:2	11,50	13,00 A
SC:2	11,90	13,67 A
DI:1	10,50	15,67 A
LN:2	12,20	17,33 A
SC:1	13,10	22,67 A B
LE:1	18,00	23,83 A B
DFA:2	17,40	25,17 A B C
DI:2	16,90	26,00 A B C
DFA:1	15,00	27,33 A B C
CD:1	35,10	30,67 A B C
CD:2	26,00	31,00 A B C
LE:2	21,90	32,67 A B C
EG:1	37,00	42,67 B C
EG:2	53,00	46,33 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Tabla 2. ANOVA (Kruskal Wallis) % limo de cada población comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches.

Variable	H	p
% limo	27,79	0,0228

Pobl:Ubicación	Medianas	Ranks
CD:2	5,20	2,67 A
CD:1	6,60	4,67 A
EG:2	16,70	17,67 A B
LN:1	17,10	18,33 A B C
PD:2	13,50	20,33 A B C
DI:2	17,60	21,83 A B C
SC:1	19,20	21,83 A B C
SC:2	19,80	22,83 A B C
LN:2	20,50	23,67 A B C
DI:1	15,10	24,17 A B C
DFA:1	18,00	28,67 B C
LE:2	27,10	34,67 B C
EG:1	21,90	35,67 B C
DFA:2	29,60	37,17 B C
PD:1	21,70	37,50 B C
LE:1	28,50	40,33 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

Tabla 3. ANOVA (Kruskal Wallis) % arena de cada población comparando. Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches.

Variable	H	p
% arena	26,06	0,0374

Pobl:Ubicación	Medianas	Ranks				
EG:2	32,20	3,67	A			
EG:1	35,40	5,67	A	B		
LE:2	49,30	10,67	A	B	C	
LE:1	53,50	16,00	A	B	C	D
DFA:2	53,00	19,00	A	B	C	D
DFA:1	56,50	21,67	A	B	C	D
CD:1	57,30	26,67		B	C	D
DI:2	62,20	27,33		B	C	D
PD:1	64,90	27,67		B	C	D
SC:1	67,80	30,67			C	D
DI:1	74,40	31,00			C	D
LN:2	67,00	32,00			C	D
PD:2	73,90	33,00			C	D
SC:2	68,20	34,33				D
CD:2	68,80	35,00				D
LN:1	73,10	37,67				D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

2. DATOS QUIMICOS DE SUELO DE LAS OCHO POBLACIONES

Tabla 4. ANOVA % Humedad (%H) (transf. \log_{10}) de muestras de suelo de las ocho poblaciones comparando Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches y Profundidad: 1- Superficie, 2-40 cm de profundidad.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Población	3,95	7	0,56	10,66	<0,0001
Ubicación	0,08	1	0,08	1,57	0,2150
Profundidad	4,70	1	4,70	88,70	<0,0001
Población*Ubicación	0,46	7	0,07	1,24	0,2962
Población*Profundidad	0,61	7	0,09	1,63	0,1424
Ubicación*Profundidad	0,01	1	0,01	0,13	0,7160
Población*Ubicación*Profun.	0,04	7	0,01	0,12	0,9970
Error	3,39	64	0,05		
Total	13,25	95			

Tabla 5. Test de Tukey % Humedad (%H) (transf. Log₁₀) de suelo de las ocho poblaciones, comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Profundidad: 1-Superficie, 2-40 cm profundidad.

Población	Profundidad	Medias	n	E.E.						
EG	2	1,30	6	0,09	A					
DI	2	1,14	6	0,09	A	B				
LE	2	1,05	6	0,09	A	B	C			
DFA	2	1,03	6	0,09	A	B	C			
DI	1	0,90	6	0,09	A	B	C	D		
PD	2	0,86	6	0,09	A	B	C	D		
LN	2	0,85	6	0,09	A	B	C	D		
EG	1	0,82	6	0,09		B	C	D		
CD	2	0,81	6	0,09		B	C	D		
SC	2	0,74	6	0,09		B	C	D		
PD	1	0,64	6	0,09			C	D	E	
DFA	1	0,58	6	0,09			C	D	E	
CD	1	0,52	6	0,09				D	E	F
LE	1	0,45	6	0,09				D	E	F
LN	1	0,26	6	0,09					E	F
SC	1	0,09	6	0,09						F

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 6. ANOVA pH de suelo de muestras de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD; Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches y Profundidad: 1- Superficie, 2-40 cm de profundidad.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Población	22,19	7	3,17	17,36	<0,0001
Ubicación	0,04	1	0,04	0,20	0,6584
Profundidad	1,82	1	1,82	9,94	0,0025
Población*Ubicación	2,49	7	0,36	1,95	0,0763
Población*Profundidad	1,88	7	0,27	1,47	0,1947
Ubicación*Profundidad	2,2E-03	1	2,2E-03	0,01	0,9129
Población*Ubicación*Profun.	0,62	7	0,09	0,48	0,8445
Error	11,69	64	0,18		
Total	40,72	95			

Tabla 7. Test de Tukey pH de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Profundidad: 1-Superficie, 2-Profundidad.

Población	Profundidad	Medias	n	E.E.					
CD	2	9,12	6	0,17	A				
SC	2	9,11	6	0,17	A				
EG	2	9,06	6	0,17	A				
DI	2	8,98	6	0,17	A	B			
CD	1	8,94	6	0,17	A	B	C		
DI	1	8,86	6	0,17	A	B	C		
DFA	1	8,80	6	0,17	A	B	C		
DFA	2	8,56	6	0,17	A	B	C	D	
EG	1	8,55	6	0,17	A	B	C	D	
SC	1	8,48	6	0,17	A	B	C	D	
PD	2	8,29	6	0,17	A	B	C	D	
PD	1	8,13	6	0,17		B	C	D	E
LN	2	8,07	6	0,17			C	D	E
LE	2	7,91	6	0,17				D	E
LN	1	7,87	6	0,17				D	E
LE	1	7,29	6	0,17					E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 8. Test de Tukey pH de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Población	Medias	n	E.E.				
LE	7,60	12	0,12	A			
LN	7,97	12	0,12	A	B		
PD	8,21	12	0,12		B	C	
DFA	8,68	12	0,12			C	D
SC	8,79	12	0,12				D
EG	8,81	12	0,12				D
DI	8,92	12	0,12				D
CD	9,03	12	0,12				D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 9. ANOVA (Kruskal Wallis) Conductividad Eléctrica (CE) de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD; Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches y Profundidad: 1-Superficie, 2-40 cm profundidad.

Variable	H	p
CE dS/m	67,62	0,0002

Tabla 10. ANOVA (Kruskal Wallis) Conductividad Eléctrica (CE) de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD; Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches

Variable H p
CE dS/m 50,20 <0,0001

Población:Ubicación	Medianas	Ranks
LE:1	0,09 18,17	A
LN:2	0,09 19,25	A B
SC:2	0,11 25,17	A B C
LE:2	0,12 28,67	A B C D
LN:1	0,14 31,58	A B C D
PD:2	0,16 32,08	A B C D E
SC:1	0,20 44,50	A B C D E F
CD:2	0,44 50,00	B C D E F G
CD:1	0,25 51,33	C D E F G
DFA:1	0,59 56,50	C D E F G
PD:1	0,54 57,75	D E F G
DI:1	1,50 63,50	E F G
EG:1	0,56 64,67	F G
EG:2	1,42 75,67	F G
DI:2	1,90 76,00	F G
DFA:2	3,40 81,17	G

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 11. ANOVA (Kruskal Wallis) Conductividad Eléctrica (CE) de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Profundidad: 1-Superficie, 2-40 cm profundidad.

Variable H p
CE dS/m 57,35 <0,0001

Población:Prof.	Medianas	Ranks
LN:1	0,09 16,75	A
LE:1	0,10 16,75	A
SC:1	0,10 20,42	A B
LE:2	0,12 30,08	A B C
LN:2	0,14 34,08	A B C D
PD:1	0,14 35,50	A B C D
CD:1	0,18 38,17	A B C D
SC:2	0,24 49,25	B C D E
DFA:1	0,29 53,67	C D E F
PD:2	0,27 54,33	C D E F
EG:1	0,38 59,50	C D E F
DI:1	0,84 60,17	C D E F
CD:2	0,56 63,17	D E F
DI:2	2,86 79,33	E F
EG:2	1,99 80,83	F
DFA:2	2,46 84,00	F

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 12. ANOVA (Kruskal Wallis) Conductividad Eléctrica (CE) comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
CE dS/m	41,76	<0,0001

Pobl.	Medianas	Ranks
LE	0,11	23,42 A
LN	0,11	25,42 A
SC	0,13	34,83 A B
PD	0,24	44,92 A B
CD	0,25	50,67 B C
DFA	1,26	68,83 C
DI	1,50	69,75 C
EG	0,86	70,17 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 13. ANOVA % Carbono Orgánico (%CO) (transf. V) de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD. Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches y Profundidad: 1-Superficie, 2-Profundidad.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Población	3,83	7	0,55	15,31	<0,0001
Ubicación	0,38	1	0,38	10,76	0,0017
Profundidad	0,08	1	0,08	2,22	0,1415
Población*Ubicación	0,79	7	0,11	3,17	0,0061
Población*Profundidad	0,16	7	0,02	0,64	0,7193
Ubicación*Profundidad	1,0E-03	1	1,0E-03	0,03	0,8651
Población*Ubicación*Profun..	0,14	7	0,02	0,57	0,7765
Error	2,29	64	0,04		
Total	7,68	95			

Tabla 14. Test de Tuckey % Carbono Orgánico (%CO) (transf. V) de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches

Población	Ubicación	Medias	n	E.E.
DI	2	1,26	6	0,08 A
CD	1	1,22	6	0,08 A B
DI	1	1,20	6	0,08 A B C
EG	1	1,17	6	0,08 A B C
PD	2	1,08	6	0,08 A B C D
EG	2	0,99	6	0,08 A B C D E
DFA	1	0,95	6	0,08 A B C D E F
SC	1	0,85	6	0,08 B C D E F G
PD	1	0,85	6	0,08 B C D E F G
CD	2	0,82	6	0,08 C D E F G
LE	1	0,73	6	0,08 D E F G
SC	2	0,71	6	0,08 D E F G
LN	1	0,71	6	0,08 D E F G
DFA	2	0,69	6	0,08 E F G
LN	2	0,57	6	0,08 F G
LE	2	0,54	6	0,08 G

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 15. Test de Tuckey % Carbono Orgánico (%CO) (transf. V) de suelo comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD

Población	Medias	n	E.E.	
LE	0,63	12	0,05	A
LN	0,64	12	0,05	A
SC	0,78	12	0,05	A B
DFA	0,82	12	0,05	A B
PD	0,97	12	0,05	B C
CD	1,02	12	0,05	B C D
EG	1,08	12	0,05	C D
DI	1,23	12	0,05	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 16. ANOVA % Materia Orgánica (%MO) (transf. V) de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD; Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches y Profundidad: 1-Superficie, 2-Profundidad.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Población	6,40	7	0,91	15,32	<0,0001
Ubicación	0,62	1	0,62	10,44	0,0019
Profundidad	0,15	1	0,15	2,53	0,1165
Población*Ubicación	1,31	7	0,19	3,14	0,0065
Población*Profundidad	0,26	7	0,04	0,62	0,7361
Ubicación*Profundidad	3,1E-03	1	3,1E-03	0,05	0,8194
Población*Ubicación*Profun..	0,23	7	0,03	0,54	0,8022
Error	3,82	64	0,06		
Total	12,80	95			

Tabla 17. Test de Tukey % Materia Orgánica (%MO) (transf. V) de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches.

Población	Ubicación	Medias	n	E.E.	
DI	2	1,65	6	0,10	A
CD	1	1,59	6	0,10	A B
DI	1	1,56	6	0,10	A B C
EG	1	1,54	6	0,10	A B C
PD	2	1,42	6	0,10	A B C D
EG	2	1,30	6	0,10	A B C D
DFA	1	1,26	6	0,10	A B C D
PD	1	1,13	6	0,10	B C D E
SC	1	1,11	6	0,10	B C D E
CD	2	1,07	6	0,10	C D E
SC	2	0,96	6	0,10	D E
LE	1	0,96	6	0,10	D E
LN	1	0,93	6	0,10	D E
DFA	2	0,93	6	0,10	D E
LN	2	0,75	6	0,10	E
LE	2	0,70	6	0,10	E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 18. Test de Tukey % Materia Orgánica (%MO) (transf. V) de suelo comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Población	Medias	n	E.E.	
LE	0,83	12	0,07	A
LN	0,84	12	0,07	A
SC	1,03	12	0,07	A B
DFA	1,09	12	0,07	A B
PD	1,27	12	0,07	B C
CD	1,33	12	0,07	B C D
EG	1,42	12	0,07	C D
DI	1,60	12	0,07	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 19. ANOVA % Nitrógeno total (%N total) (transf. V) de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD; Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches y Profundidad: 1-Superficie, 2-Profundidad.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Población	0,14	7	0,02	9,64	<0,0001
Ubicación	0,02	1	0,02	9,12	0,0036
Profundidad	0,01	1	0,01	3,25	0,0761
Población*Ubicación	0,03	7	4,0E-03	1,89	0,0850
Población*Profundidad	0,02	7	2,6E-03	1,25	0,2891
Ubicación*Profundidad	3,1E-03	1	3,1E-03	1,48	0,2290
Población*Ubicación*Profun..	0,01	7	1,6E-03	0,77	0,6166
Error	0,13	64	2,1E-03		
Total	0,36	95			

Tabla 20. Test de Tukey % Nitrógeno total (%N total) (transf. V) de suelo de las ocho poblaciones comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD y Ubicación: 1-Bajo parche, 2-Entre parches

Población	Ubicación	Medias	n	E.E.	
DI	1	0,34	6	0,02	A
DI	2	0,32	6	0,02	A B
PD	2	0,29	6	0,02	A B C
CD	1	0,28	6	0,02	A B C
PD	1	0,28	6	0,02	A B C
LN	1	0,27	6	0,02	A B C D
EG	1	0,26	6	0,02	A B C D
LE	1	0,25	6	0,02	A B C D E
EG	2	0,25	6	0,02	A B C D E
LE	2	0,24	6	0,02	B C D E
LN	2	0,23	6	0,02	B C D E
SC	1	0,23	6	0,02	B C D E
SC	2	0,22	6	0,02	C D E
DFA	1	0,21	6	0,02	C D E
DFA	2	0,18	6	0,02	D E
CD	2	0,17	6	0,02	E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 21. Test de Tukey % Nitrógeno total (%N total) (transf. V) de suelo comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Población	Medias	n	E.E.			
DFA	0,19	12	0,01	A		
SC	0,22	12	0,01	A	B	
CD	0,22	12	0,01	A	B	
LE	0,25	12	0,01	A	B	C
LN	0,25	12	0,01	A	B	C
EG	0,26	12	0,01		B	C
PD	0,29	12	0,01			C D
DI	0,33	12	0,01			D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 22. ANOVA (Kruskal Wallis) Carbono/Nitrógeno (C/N) de suelo comparando Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD

Variable	H	p
C/N	46,83	<0,0001

Población	Medianas	Ranks			
LE	7,49	19,63	A		
LN	5,72	20,88	A		
PD	11,89	41,25	A	B	
SC	14,07	45,79		B	C
DI	15,50	56,58		B	C D
DFA	19,57	64,13			C D
EG	14,76	64,17			C D
CD	19,46	75,58			D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

3. DATOS MORFOMETRICOS DE PLANTA

Tabla 23. ANOVA (Kruskal Wallis) Alto de planta (m) de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
Alto m	34,99	<0,0001

Población	Medianas	Ranks			
EG	1,10	44,88	A		
LE	1,30	56,08	A	B	
LN	1,50	67,43	A	B	C
SC	1,60	84,38		B	C D
CD	1,60	86,20			C D E
DFA	1,60	88,48			C D E
DI	1,85	104,20			D E
PD	2,00	113,63			E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 24. ANOVA (Kruskal Wallis) Diámetro dosel 1 (m) de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
Diámetro1	61,61	<0,0001

Población	Medianas	Ranks
SC	1,60	36,85 A
EG	2,00	61,43 A B
PD	2,00	62,53 A B
DFA	2,00	65,26 B
CD	2,00	74,05 B
DI	3,00	104,10 C
LE	3,00	112,70 C
LN	3,85	126,95 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 25. ANOVA (Kruskal Wallis) Diámetro dosel 2 (m) de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
Diámetro	43,13	<0,0001

Población	Medianas	Ranks
SC	1,70	34,35 A
DFA	2,20	67,55 B
EG	2,35	69,15 B C
PD	2,00	70,18 B C
LE	2,80	92,40 B C D
CD	3,00	94,35 B C D
DI	3,05	97,15 C D
LN	3,35	119,00 D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

4. DATOS MORFOMETRICOS DE HOJA

Tabla 26. ANOVA Longitud del peciolo (PEL) (transf. \log_{10}) de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Población	6,82	7	0,97	40,21	<0,0001
Individuo	2,56	19	0,13	5,56	<0,0001
Error	38,10	1573	0,02		
Total	47,47	1599			

Tabla 27. Test de Tukey Longitud del peciolo (PEL) (transf. \log_{10}) de hojas de plantas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Población	Medias	n	E.E.
PD	-0,06	200	0,01 A
DI	-0,06	200	0,01 A
CD	-0,07	200	0,01 A
DFA	-0,07	200	0,01 A
EG	-0,10	200	0,01 A
LN	-0,19	200	0,01 B
LE	-0,21	200	0,01 B
SC	-0,22	200	0,01 B

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 28. ANOVA (Kruskal Wallis) número de pares de foliólulos por pinna (NPL) de hojas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
NPL	153,71	0,0415

Población	Medianas	Ranks
DI	1,00	650,73 A
DFA	1,00	665,46 A B
CD	1,00	673,66 A B
EG	1,00	750,17 B C
PD	1,00	808,90 C
SC	1,00	825,74 C
LE	1,00	936,18 D
LN	2,00	1093,17 E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 29. ANOVA Longitud de la pinna (PIL) (transf. Log_{10}) de hojas de plantas de las ocho poblaciones.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Poblacion	3,56	7	0,51	23,05	<0,0001
Individuo	2,22	19	0,12	5,30	<0,0001
Error	34,68	1573	0,02		
Total	40,46	1599			

Tabla 30. Test de Tukey Longitud de la pinna (PIL) (transf. Log_{10}) de hojas de plantas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Población	Medias	n	E.E.
PD	-0,12	200	0,01 A
DI	-0,15	200	0,01 A B
CD	-0,16	200	0,01 A B
EG	-0,18	200	0,01 B
LN	-0,18	200	0,01 B
DFA	-0,19	200	0,01 B
LE	-0,24	200	0,01 C
SC	-0,28	200	0,01 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 31. ANOVA Longitud del foliólulo (LEL) (transf. Ln) de hojas de plantas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

F.V.	SC	gl	CM	F	p-valor
Poblacion	75,52	7	10,79	150,11	<0,0001
Individuo	5,84	19	0,31	4,28	<0,0001
Error	113,05	1573	0,07		
Total	194,41	1599			

Tabla 32. Test de Tuckey Longitud del foliólulo (LEL) (transf. Ln) de hojas de plantas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Población	Medias	n	E.E.	
DI	-0,40	200	0,02	A
DFA	-0,49	200	0,02	B
CD	-0,49	200	0,02	B
PD	-0,59	200	0,02	C
EG	-0,70	200	0,02	D
LN	-0,90	200	0,02	E
SC	-0,97	200	0,02	E
LE	-0,97	200	0,02	E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 33. ANOVA (Kruskal Wallis) ancho del foliólulo (LEW) de hojas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
LEW	379,95	<0,0001

pOBLACION	Medianas	Ranks	
LE	0,07	482,76	A
SC	0,08	554,64	A
EG	0,09	677,69	B
LN	0,09	730,13	B C
PD	0,09	802,16	C
CD	0,11	974,01	D
DFA	0,11	979,89	D
DI	0,14	1202,74	E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 34. ANOVA (Kruskal Wallis) área del foliólulo (LEA) de hojas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
LEA	115,75	<0,0001

Trat.	Medianas	Ranks	
LN	6,32	655,76	A
EG	6,39	657,15	A
DI	6,49	727,81	A B
DFA	6,76	773,52	B C
CD	7,13	810,35	B C D
SC	6,97	823,54	C D
PD	7,29	899,07	D
LE	8,39	1056,80	E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 35. ANOVA (Kruskal Wallis) ápice (LEX) de hojas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
LEX	26,49	0,0004

Trat.	Medianas	Ranks	
PD	0,65	701,41	A
LE	0,68	735,97	A B
SC	0,70	776,45	A B C
EG	0,69	787,19	A B C D
CD	0,70	802,64	B C D
DI	0,72	851,61	C D
LN	0,73	872,96	D
DFA	0,72	875,78	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 36. ANOVA (Kruskal Wallis) relación largo/ancho del foliólulo (LEL/LEW) de hojas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
LEL/LEW	458,66	<0,0001

Trat. Medianas Ranks

EG	1,34	220,21	A
LN	4,54	691,15	B
SC	4,81	772,47	B C
DI	5,02	826,95	C
LE	5,28	859,67	C
CD	5,70	970,56	D
DFA	5,84	1020,81	D
PD	5,95	1042,19	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 37. ANOVA (Kruskal Wallis) relación ápice/área del foliólulo (LEX/LEA) de hojas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
LEX/LEA	143,87	<0,0001

Trat. Medianas Ranks

LE	0,08	603,20	A
EG	0,08	630,84	A
PD	0,09	692,27	A
SC	0,10	812,97	B
CD	0,09	816,87	B
DI	0,11	912,86	C
DFA	0,11	915,97	C
LN	0,12	1019,03	D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

5. DATOS MORFOMETRICOS DE ESPINAS

Tabla 38. ANOVA (Kruskal Wallis) Espinas de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
Espinas	322,28	<0,0001

Trat. Medianas Ranks

SC	11,97	452,50	A
LN	12,29	497,07	A
LE	17,55	853,56	B
EG	17,82	856,43	B
DI	17,84	857,58	B
DFA	18,40	875,16	B
PD	18,66	879,99	B
CD	22,91	1131,73	C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

6. DATOS MORFOMETRICOS DE FRUTOS

Tabla 39. ANOVA (Kruskal Wallis) Largo fruto de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
Largo	404,03	<0,0001

Población	Medianas	Ranks
LE	5,50	183,13 A
SC	5,70	190,97 A
LN	5,50	212,50 A
DFA	8,80	417,65 B
EG	8,70	463,45 B
PD	10,00	524,22 C
CD	11,00	553,99 C D
DI	12,00	634,99 D

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 40. ANOVA (Kruskal Wallis) Ancho fruto de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
Ancho	331,67	<0,0001

Población	Medianas	Ranks
DI	4,66	175,13 A
PD	5,22	199,34 A
EG	5,53	231,30 A
CD	6,49	380,86 B
DFA	6,57	386,55 B
LN	7,16	429,10 B
SC	8,06	537,36 C
LE	8,41	580,59 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 41. ANOVA (Kruskal Wallis) Grosor fruto de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
GrosorF	195,43	<0,0001

Población	Medianas	Ranks
PD	7,35	230,04 A
EG	8,04	310,78 B
DI	8,29	327,18 B C
DFA	8,23	347,52 B C
CD	8,52	390,58 C D
SC	9,00	442,44 D E
LN	9,99	479,64 E
LE	11,35	620,39 F

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 42. ANOVA (Kruskal Wallis) relación Ancho/Grosor fruto de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
Ancho/Grosor	467,51	<0,0001

Población	Medianas	Ranks
DI	0,62	127,79 A
LE	0,66	173,17 A
SC	0,73	201,59 A B
LN	0,93	264,83 B
DFA	1,29	434,96 C
CD	1,46	493,05 C D
EG	1,62	547,30 D E
PD	1,94	592,78 E

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Tabla 43. ANOVA (Kruskal Wallis) Curvatura del fruto de las ocho Poblaciones: 1-LN, 2-LE, 3-SC, 4-DFA, 5-Di, 6-CD, 7-EG, 8-PD.

Variable	H	p
CurvaF	325,85	<0,0001

Trat.	Medianas	Ranks
LE	1,00	127,60 A
LN	1,00	194,83 A B
SC	2,00	239,09 B
PD	3,00	494,00 C
EG	3,00	494,00 C
CD	3,00	494,00 C
DI	3,00	494,00 C
DFA	3,00	494,00 C

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Clasificación infragenérica del género <i>Prosopis</i>	10
Tabla 2. Índice de Aridez de De Martonne.....	33
Tabla 3. Caracteres morfométricos de hoja.....	40
Tabla 4. Caracteres morfométricos de fruto.....	41
Tabla 5. Marcadores SSR (microsatélites) polimórficos transferidos a <i>P. denudans</i> . Se detalla el tamaño esperado según bibliografía, los motivos de repetición, las secuencias de los cebadores y la entrada del Gene Bank	44
Tabla 6. Programa de amplificación utilizado para el ADN de <i>P. denudans</i>	45
Tabla 7. Datos climáticos de cada población, expresados como Promedio de los datos Medios Anuales (M.A.) de 40 años de análisis (Atlas Climático INTA 1970-2010)	59
Tabla 8. Clasificación de suelos en el área de estudio Tomado del Mapa de Suelos de la República Argentina (ref. Fig. 28)	79
Tabla 9. Análisis de Componentes Principales (CP) en suelo. Autovalores, porcentaje de varianza explicada por cada autovalor y varianza acumulada	89
Tabla 10. Análisis de Componentes Principales en suelo. Valores de los componentes de los autovectores asociados a los primeros cuatro Componentes.....	90
Tabla 11: Referencias de color de las unidades de vegetación señaladas en el mapa fitogeográfico (Oyarzabal et al. 2018).....	96
Tabla 12. Números de registro de los ejemplares de herbario de <i>P. denudans</i> resguardados en el HRP	97
Tabla 13. Análisis de Componentes Principales (CP). Autovalores, porcentaje de varianza explicada por cada autovalor y varianza acumulada	104
Tabla 14. Análisis de Componentes Principales. Valores de los componentes de los autovectores asociados a los primeros cuatro Componentes Principales. En negritas se resaltan los valores más elevados por componente	105
Tabla 15. Marcadores SSR (microsatélites) selectos transferidos a <i>P. denudans</i> : Se detalla el tamaño esperado según bibliografía, el observado luego de la amplificación en 160 muestras, los motivos de repetición, las secuencias de los oligonucleótidos y la entrada del Gene Bank con la información de las secuencias	108
Tabla 16. Desequilibrio genotípico de los loci estudiados en la población general de <i>P. denudans</i>	109
Tabla 17. Estadísticos poblacionales de los 8 SSR en la población global de <i>P. denudans</i> . Referencias: N= número de individuos, Na= número de alelos diferentes; I= Índice de Shannon; Ho= Heterocigosidad observada; He= Heterocigosidad esperada; Rs= Riqueza alélica (N=140), Fis: Coeficiente de endogamia de Wright (1-Ho/He) y Null: frecuencia de alelos nulos.* indica significativo	111
Tabla 18. Valores de P para el desequilibrio genotípico de los loci estudiados en las subpoblaciones de <i>P. denudans</i>	112
Tabla 19. Valores de diversidad considerando a los 8 loci por población geográfica. Referencias: %P: Porcentaje de loci polimórficos; Rs= Riqueza alélica (N: 13); No. Alelos Privados; I= Índice de Shannon promedio; He= Heterocigosidad esperada promedio; Ho= Heterocigosidad observada promedio; Fis= Coeficiente de endogamia de Wright (1-Ho/He), DIC Modelo de mejor ajuste Inest para estimación de la presencia de alelos nulos.....	113
Tabla 20. Riqueza Alélica (Rs) por marcador y población. N: 13 estandarizado.....	114
Tabla 21. Pesos Moleculares de los Alelos privados expresados por locus y por población.....	115
Tabla 22. Valores de Fis: Coeficiente de endogamia poblacional.....	117
Tabla 23. Frecuencia de Alelos nulos por locus por población, estimado según el mejor modelo de ajuste de IIM (Individual Inbreeding Model)(INEst2.2).	118

Tabla 24. Valores de FIS sin corregir (s/c) y con corrección (c/c) utilizando el mejor modelo de distribución al que ajustan-INEst, para cada locus y cada subpoblación de <i>P. denudans</i>	119
Tabla 25. Tabla de AMOVA entre poblaciones utilizando todos los marcadores SSR.....	120
Tabla 26. Matriz triangular PhyPT comparando la diferenciación genética entre las ocho poblaciones geográficas. * Valores significativos. Se resaltan los valores >0,15.....	121
Tabla 27. Valores significativos de FST con corrección ENA para alelos nulos (FreNA).....	121
Tabla 28. Número de migrantes Nm, basados en valores PhyPT (GenAlEx 6.5), entre pares de poblaciones.....	122
Tabla 29. Correlaciones entre distancias geográficas y genéticas para distintas clases de distancia (0,02 Log(1+x)) en subpoblaciones de <i>P. denudans</i> . Se especifican los coeficientes de correlación (r), el número de pares de entidades evaluadas (n) y el valor p.....	131
Tabla 30. Correlaciones entre distancias geográficas y genéticas para distintas clases de distancia (0,05 Log(1+x)) en el Dique F. Ameghino. Se especifican los coeficientes de correlación (r), el número de pares de entidades evaluadas (n) y el valor p.....	132
Tabla 31. Análisis comparativo de diversidad genética utilizando los mismos SSR en especies de <i>Prosopis</i>	155

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1: Unidades Fisonómico Florísticas de Patagonia	6
Fig. 2: Ejemplar de <i>Prosopis denudans</i> Bentham	19
Fig.3: Frutos de <i>Prosopis denudans</i> a) variedad patagónica.....	19
Fig. 4: Composición de una región SSR.....	23
Fig. 5: Área de estudio; provincias patagónicas Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz...	31
Fig. 6: Mapas de rutas recorridas para localizar las poblaciones en la Patagonia extraandina	32
Fig.7: Esquema de rama (izq.) y hoja (der.) de <i>P. denudans</i> mostrando algunas mediciones morfométricas	40
Fig. 8: Ápice del foliolulo de <i>P. denudans</i>	40
Fig. 9: Esquema de la Amplificación del ADN mediante PCR, separación electroforética de los fragmentos amplificados y visualización de éstos en el gel de poliacrilamida.....	46
Fig. 10: Localización de las poblaciones de <i>P. denudans</i> en el área de estudio.....	56
Fig. 11: Vista general del paisaje de las Poblaciones localizadas de <i>P. denudans</i>	58
Fig. 12: Temperatura Media Anual.....	60
Fig. 13: Precipitación Media Anual.....	60
Fig. 14: Balance Hídrico Directo Medio Anual.....	60
Fig. 15: Índice de Aridez de De Martonne.....	60
Fig. 16: Ubicación de las poblaciones LN, LE, y SC en Imagen de radar SRTM.....	62
Fig. 17: Imagen satelital de la geomorfología de la población LN.....	63
Fig. 18: Imagen satelital de la geomorfología de la población LE.....	64
Fig. 19: Imagen satelital de la geomorfología de la población SC.....	66
Fig. 20: Ubicación de la población DFA en Imagen de radar SRTM.....	67
Fig. 21: Imagen satelital de la geomorfología de la población DFA.....	68
Fig. 22 Ubicación de las poblaciones Di, CD, PD y EG en Imagen de radar SRTM.....	69
Fig. 23: Imagen satelital de la geomorfología de la población Di.....	70
Fig. 24: Imagen satelital de la geomorfología de la población CD.....	72
Fig. 25: Imagen satelital de la geomorfología de la población EG.....	73
Fig. 26: Imagen satelital de la geomorfología de la población PD.....	75
Fig. 27: Corte transversal del perfil mostrando la geomorfología local de las poblaciones seleccionadas. Imagen de radar SRTM.....	76
Fig. 28: Ubicación de las poblaciones de <i>P. denudans</i> estudiadas, en el mapa de Suelos de la República Argentina (IDE GeoINTA)	78
Fig. 29: Mediana de los % de Arcilla, Limo y Arena en las distintas poblaciones muestreadas de <i>P. denudans</i> y sus desvíos estándar.....	81
Fig. 30: Mediana de los valores de Humedad (%H) en las muestras de suelo de cada población	82
Fig. 31: Mediana de los valores de pH 1:1 en las muestras de suelo de cada población.....	83
Fig. 32: Mediana de los valores de Conductividad Eléctrica (CE) en las muestras de suelo de cada población.....	84
Fig. 33: Mediana de los valores de Carbono Orgánico (%CO) en las muestras de suelo de cada población.....	85
Fig. 34: Mediana de los valores de Materia Orgánica (%MO) en las muestras de suelo de cada población.....	85
Fig. 35: Mediana de los valores de Nitrógeno total (%N total) en las muestras de suelo de cada población.....	86
Fig. 36: Mediana de los valores de relación Carbono/Nitrógeno (C/N) en las muestras de suelo de cada población	87
Fig. 37: Gráfico biplot obtenido a partir del Análisis de Componentes Principales de las poblaciones de <i>P. denudans</i> considerando los 9 descriptores de suelo	90

Fig. 38: a) Gráfico unidimensional obtenido a partir del DAPC de las poblaciones de <i>P. denudans</i> considerando los 9 descriptores de suelo. b) Distribución de muestras en cada uno de los grupos obtenidos por DAPC.....	91
Fig. 39: Unidades de vegetación del área de estudio (Oyarzabal et al. 2018)	
Fig. 40: Mediana de las Tallas de las plantas y su desvío standard de <i>P. denudans</i> de cada población.....	96
Fig. 41: Hojas de <i>P. denudans</i> de diferentes poblaciones.....	98
Fig. 42: Mediana de las mediciones morfométricas y sus desvíos standard, en hojas de las ocho poblaciones de <i>P. denudans</i> . PEL: longitud del pecíolo, PIL: longitud de la pinna, LEL: longitud del foliólulo, LEA: área del foliólulo, LEL/LEW: relación largo/ancho del foliólulo ...	99
Fig. 43: Mediana de las mediciones morfométricas y sus desvíos standard, en hojas de las ocho poblaciones de <i>P. denudans</i> . NPL número de pares de foliólulos por pinna, LEW: ancho del foliólulo, LEX: ápice, LEX/LEA: relación ápice/área del foliólulo	100
Fig. 44: Rama con espinas de <i>P. denudans</i>	100
Fig. 45: Mediana del largo de las espinas y su desvío standard, de plantas de <i>P. denudans</i> de cada población	101
Fig. 46:lzq: Frutos de <i>P. denudans</i> curvos y rectos en una misma rama (Población LN). Der: racimo	101
Fig. 47: Medianas y sus desvíos estándar de los frutos de <i>P. denudans</i> de cada población ..	102
Fig. 48: Diferente morfología encontrada de frutos de <i>P. denudans</i> : rectos (izquierda) y falcados o curvos (derecha)	103
Fig. 49: Gráfico biplot obtenido a partir del Análisis de Componentes Principales de las poblaciones de <i>P. denudans</i> considerando los 16 descriptores morfométricos de planta	103
Fig. 50: a) Gráfico unidimensional obtenido a partir del DAPC de las poblaciones de <i>P. denudans</i> considerando los 16 descriptores morfométricos de planta. b) Distribución de individuos en cada uno de los grupos obtenidos por DAPC	106
Fig. 51: Riqueza alélica (Rs) expresada por locus y por población	107
Fig. 52: Representación del Flujo génico entre subpoblaciones indicado según la dirección de los vientos de Oeste predominantes en la Patagonia, a) NorOeste y b) SurOeste	115
Fig. 53: Curva donde se establece el número más probable de grupos genéticos (K=9) según el criterio de información bayesiano (BIC) para los diferentes números de grupos ...	123
Fig. 54: a) Gráfico de dispersión del análisis discriminante de componentes principales (DAPC) de individuos utilizando siete SSR reteniendo 49 componentes principales (PCs) y siete funciones discriminantes (dimensiones) con subgrupos genéticos inferidos. El gráfico de dispersión muestra solo las primeras dos PCs del análisis DAPC explicando el 55,3 % de la variación. b) Asignación de individuos a las poblaciones inferidas K-means	124
Fig. 55: a) Gráfico de dispersión del análisis discriminante de componentes principales (DAPC) de individuos utilizando siete SSR reteniendo 49 componentes principales (PCs) y siete funciones discriminantes (dimensiones) con asignación de las subpoblaciones geográficas. El gráfico de dispersión muestra solo las primeras dos PCs del análisis DAPC. b) Asignación de individuos de las poblaciones geográficas	125
Fig. 56: Autocorrelación de la estructura genética espacial de <i>P. denudans</i> en las subpoblaciones. Se muestra el coeficiente de correlación genética r como una función de la distancia geográfica en km transformada ($\text{Log}(1+GGD)$). Las líneas punteadas representan los límites de confianza del 95%	126
Fig. 57: Gráfico biplot obtenido a partir del PCA de las poblaciones de <i>P. denudans</i> considerando los descriptores morfométricos (con excepción de fruto) y moleculares de planta	130
Fig. 58: Gráfico biplot obtenido a partir del PCA de plantas con frutos rectos y plantas con frutos falcados de <i>P. denudans</i> considerando los descriptores morfométricos y moleculares.....	133
Fig. 59: Mapa de ubicación de las fuentes principales de obsidiana en la Patagonia (círculos	134

grandes de sur a norte: SO Seno Otway; CB Cordillera Baguales; PDA Pampa del Asador; CH Chaiten; S Sacanana; T/SN Telsen/Sierra Negra; CP/LL Cerro de la Planicies/Lago Lolog; NS Nevadas de Sollipulli; PC Portada Covunco,) e indicaciones generales de su distribución espacial en sitios arqueológicos que contienen artefactos elaborados a partir de estos diferentes tipos de obsidiana. También se muestran las ubicaciones de algunos de los sitios con las primeras evidencias de herramientas de obsidiana, edades dadas en años AP. Pilauco (círculo abierto) es el sitio con la evidencia más temprana de uso de obsidiana en la Patagonia (Stern 2018). Se superponen las poblaciones de *P. denudans* como estrellas blancas.....

Glosario

Alogamia: reproducción sexual en plantas consistente en la polinización cruzada y fecundación entre individuos genéticamente diferentes.

Aluvial: de origen fluvial, en suelos; poco evolucionados.

Autogamia: modo de reproducción sexual consistente en la fusión de gametos femeninos y masculinos producidos por el mismo individuo.

Caméfitos: plantas herbáceas o leñosas que viven varios años y con las yemas por encima del suelo pero a menos de 25 cm de altura. Normalmente son matas. Se pueden reconocer subtipos: fruticosos, sufruticosos, pulvinulados, suculentos, trepadores, reptantes, graminoides, etc.

Cárcavas: socavones producidos en rocas y suelos de lugares con pendiente a causa de las avenidas de agua de lluvia.

Chonitas: rocas sedimentarias piroclásticas semejantes a los sedimentos depositados mecánicamente, que deben su origen a las explosiones volcánicas.

Ecotono: zona de transición entre dos o más comunidades ecológicas distintas.

Electroforesis: técnica para la separación de moléculas según la movilidad de estas en un campo eléctrico. La separación puede realizarse sobre la superficie hidratada de un soporte sólido, a través de una matriz porosa, o bien en disolución.

Estipitado: con estípites; estructura de soporte que puede comportarse como un tallo.

Euclidiano: se refiere a cualquier dimensión entera no negativa, incluyendo el espacio tridimensional y el plano euclidiano.

Formamida: amida derivada del ácido fórmico.

Hemicriptófitos: plantas herbáceas con las yemas de recambio en la superficie del suelo o inmediatamente debajo. Pueden ser cespitosos, rosulados, erectos, trepadores, etc.

Epistático: cuando la expresión de uno o más genes dependen de la expresión de otro gen.

Exsiccata: Colección de plantas cuidadosamente desecadas, sometidas a la acción de una prensa entre papel secante, acompañadas de sendas etiquetas. En las que constan los nombres genérico, específico, etc. De cada una, la localidad en que fue colectada, la fecha, el nombre del colector, etc.

Fluoróforo: componente de una molécula que hace que ésta sea fluorescente.

Introgresión: movimiento de genes de una especie a otra a consecuencia de un proceso de hibridación interespecífica seguido de retrocruzamiento.

Isoyeta: es una isolínea que une los puntos en un plano cartográfico que presentan la misma precipitación en la unidad de tiempo considerada.

Leucogranítico: roca ígnea, granítica, de color claro, casi sin minerales oscuros.

Loci: plural de Locus.

Locus: posición fija en un cromosoma, que determina la posición de un gen o de un marcador.

Macroblastos o ramas largas, ejes con importante crecimiento de entrenudos y por lo tanto hojas bien separadas entre sí.

Meteorización: descomposición de minerales y rocas que ocurre en la superficie terrestre cuando estos materiales entran en contacto con la atmósfera, hidrosfera y la biósfera.

Mesocarpo: Parte media del pericarpo, comprendida entre el epicarpo y el endocarpo.

Polimorfismo: implica una de dos o más variantes de una secuencia particular de ADN.

Monofilético: En filogenia, un grupo es monofilético si todos los organismos incluidos en él han evolucionado a partir de una población ancestral común, y todos los descendientes de ese ancestro están incluidos en el grupo.

Panmixia: apareamiento aleatorio. En una población panmíctica no hay restricciones de apareamiento.

Pinna: Se dice del foliolo u hojuela en las hojas compuestas

Pleiotrópico (efectos): es el fenómeno por el cual un solo gen o alelo es responsable de efectos fenotípicos o caracteres distintos y no relacionados.

Poliacrilamida: es un homopolímero de acrilamida.

Polifenoles: grupo de sustancias químicas encontradas en plantas caracterizadas por la presencia de más de un grupo fenol por molécula.

Sedimentitas: rocas que se forman por acumulación de sedimentos.

Silica gel: forma granular y porosa de dióxido de silicio, sólido, fabricado sintéticamente a partir de silicato sódico.

Simpatría: especies o poblaciones que viven en la misma área geográfica o en áreas que se solapan y son capaces de encontrarse entre ellas.

Singameon: se refiere a grupos de taxones que con frecuencia se involucran en la hibridación natural y carecen de fuertes barreras reproductivas que eviten el mestizaje.

Tectónica: es la rama de la geología que estudia las estructuras geológicas producidas por deformación de la corteza terrestre, las que las rocas adquieren después de haberse formado, así como los procesos que las originan.

Termociclador: equipo usado en biología molecular que permite realizar los ciclos de temperaturas necesarios para una reacción en cadena de la polimerasa de amplificación de ADN o para reacciones de secuencia con el método de Sanger.

Transcriptoma: es el conjunto de todas las moléculas de ARN presentes en una célula o grupo de células en un momento determinado.

Vicarianza: es el proceso de surgimiento de barreras geológicas o de otro tipo, que fragmentan las distribuciones de las especies ancestrales, luego de lo cual las especies descendientes pueden evolucionar separadamente.

Viloso: provisto de largos pelos.

Xerico: Relativo o perteneciente a un hábitat con un suministro bajo o moderado de humedad.

Abreviaturas

ADN: Acido Desoxirribonucleico

AMOVA: Análisis Molecular de la Varianza

AP: Antes del presente

BPB: Bromophenol Blue: Azul de bromofenol

ca: Circa: cerca de

CD: Cerro Dragón

CE: Conductividad eléctrica

C/N: Relación Carbono/Nitrógeno

CO: Carbono orgánico

DAPC: Análisis Discriminante de Componentes Principales

DFA: Dique Florentino Ameghino

DI: Diadema

DIC: Criterio de información de desviación (InEst-IIM)

EG: El Guadal

EHW: Equilibrio Hardy-Weinberg

ENA: Excluding Null Alleles: Exclusión de alelos nulos

EST: Secuencias de ADN expresadas

Fis: Índice de Fijación de las frecuencias genotípicas dentro de una población (endogamia)

FST: Índice de Fijación que expresa la varianza genética entre poblaciones

GD: Distancia GenéticaGL: Microsatélites de Besega *et al.* 2013

He: Heterocigosidad esperada

Ho: Heterocigosidad observada

I: Índice de Shannon

LE: La Esperanza

LEA: Área del foliólulo

LEL: Longitud del foliólulo

LEX: Ápicedel foliólulo

LEW: Ancho del foliólulo

LN: La Negra

Log: Logaritmo

Mo: Microsatélites de Mottura *et al.* 2005

MO: Materia orgánica

Na: Número de alelos diferentes

nfb: Modelo de ajuste del programa InEst; con alelos nulos (n), endogamia (f) y fallas de genotipado (b)

NGT: Nivel Gradacional Terrazado

Nm: Número efectivo de migrantes

NPI: Número de pinnas

NPL: Número de pares de foliólulos por pinna

Pb: Pares de bases

PCA: Análisis de Componentes Principales

PCR: Reacción en Cadena de la Polimerasa

PD: Puerto Deseado

PEL: Longitud del pecíolo

pH: Concentración de iones de hidrógeno

PIL: Longitud de la pinna

PM: Peso molecular

RAPD: AND polimorfico amplificado al azar

RFLP: fragmentos de restricción de longitud polimorfica

Rs: Riqueza alélica

SC: Sierra Colorada

snm: sobre nivel del mar

SSR: Simple Sequence Repeat: Microsatélites

ST: Microsatélites de Torales *et al.* 2013

TAE: Tris, Acetato y EDTA