



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental

Ecofisiología de especies leñosas del Monte Central: aportes para la selección de especies y métodos de cultivo para la restauración de tierras secas

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

Lucía Nadia Biruk

Directora de tesis: Dra. Carla Valeria Giordano

Codirectora de tesis: Dra. María Elena Fernández

Consejero de estudios: Dr. Pedro Flombaum

Lugar de trabajo: IADIZA - CCT CONICET Mendoza

Lugar y fecha de defensa: Ciudad Autónoma de Buenos Aires, 2021

Ecofisiología de especies leñosas del Monte Central: aportes para la selección de especies y métodos de cultivo para la restauración de tierras secas

La desertificación es un problema global ante el que la revegetación cobra relevancia. Su éxito depende principalmente del establecimiento de los plantines que, en ambientes áridos, deben sortear la marcada escasez de agua. Investigamos la plasticidad de la morfología y fisiología de especies leñosas de ambientes áridos en respuesta a la disponibilidad de agua, para determinar si el régimen de cultivo en vivero modifica los caracteres morfo-fisiológicos de resistencia a la sequía, y si esto impacta en la supervivencia y crecimiento de los plantines en planes de revegetación. Para ello caracterizamos ambientes del Monte Central (Argentina) degradados y en buen estado de conservación. En cuatro especies leñosas nativas, *Bulnesia retama*, *Prosopis argentina*, *Prosopis flexuosa* y *Prosopis alpataco*, evaluamos la plasticidad de caracteres de resistencia a la sequía ante dos regímenes de riego contrastantes. Finalmente, implementamos un plan de revegetación piloto en un área degradada. Los sitios degradados presentaron diferencias en la cobertura y composición vegetal, el ambiente edáfico y superficial con respecto a sitios bien conservados, presentando características más estresantes para el desarrollo de la vida vegetal. Las especies mostraron plasticidad de caracteres morfológicos, fisiológicos y bioquímicos. Cada especie presentó respuestas particulares, independientemente del grupo funcional al que pertenecía (xerófitas o freatófitas). No observamos diferencias en su supervivencia a campo, sin embargo, aquellas cultivadas con estrés hídrico presentaron mayor crecimiento relativo a su tamaño inicial. Concluimos que la disponibilidad hídrica modela el desarrollo de los individuos, aunque no de la misma manera en todas las especies. Estas diferencias se ven reflejadas a campo en mayor crecimiento relativo, pero no en una mayor supervivencia de individuos. Estos resultados podrían conducir a optimizar los procesos de revegetación de zonas áridas a partir de la elección del régimen de cultivo más adecuado según la especie.

Palabras clave

Restauración - Estrés hídrico - Estrés abiótico - Ambientes áridos - Bosques de algarrobo

**Ecophysiology of Woody Species in Monte Central:
A contribution to Species Selection and Culture Methods Aimed at
Revegetation of Arid Zones**

In the framework of global desertification, revegetation efforts are acquiring increased relevance. Success is mainly dependent on the ability of saplings to become established in the face of severe water scarcity in arid lands. We have investigated the plasticity of morphological and physiological traits of woody species of arid environments in response to water availability, in order to determine if the nursery culture regime modifies seedling morpho-physiological traits, and affect the survival and growth potential of the plants in revegetation plans. To this end, we characterized both degraded and well-conserved sites in the Monte Central (Argentina). We assessed the plasticity of drought resistance traits of four different native woody species, *Bulnesia retama*, *Prosopis argentina*, *Prosopis flexuosa* and *Prosopis alpataco*, subjected to contrasting irrigation schemes. Finally, we implemented a pilot revegetation plan in a degraded area. The degraded sites displayed differences in vegetation cover and composition, and edaphic and aerial conditions with respect to the well-conserved areas, presenting as a whole more stressful conditions for vegetation development. All the species presented plasticity in biochemical, physiological and morphological traits, but each species showed particular responses, irrespective of its functional group (xerophytes vs. phreatophytes). We concluded that the water availability modulates the plant development, although not in the same way in the studied species. These differences are reflected -when subjected to field conditions- in a higher relative growth (to the initial plant size), but a similar survival rate, of the plants grown previously under water-stress compared to high-water conditions. These results could contribute to optimize revegetation programs of arid lands by means of a proper selection of the culture regime of each-species' seedlings.

Keywords:

Restoration – Water stress - Abiotic stress – Arid environments – Carob forests

- **Ecofisiología de especies leñosas nativas del Monte Central. Contribuciones para el desarrollo de tecnologías aplicadas a la restauración de zonas áridas degradadas**
Gonzalez C, Guevara A, Giordano CV & Biruk LN.
XXV Jornadas de Investigación de la Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza 2018.
Modalidad: Resumen - Póster

- **Allometry of phreatophyte and non phreatophyte woody species from the Central Monte Desert in response to water availability**
Biruk LN, Guevara A, Gonzalez C, Fernández ME & Giordano CV.
XIII Summer Colloquium on Plant Ecophysiology. Chile, 2018.
Modalidad: Oral, comunicaciones cortas.

- **Estudio de la densidad e índice estomático, y del tamaño de estomas en respuesta al estrés hídrico en especies leñosas del Monte Central**
Giuffrè N, Biruk LN, Guevara A, Gonzalez C, Fernández ME & Giordano CV.
Jornada Internacional: XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica - XXVIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile. Mendoza, 2017.
Modalidad: Resumen – Poster.

- **Variaciones en el consumo de agua de especies leñosas del Monte Central cultivadas bajo dos regímenes de riego contrastantes**
Biruk LN, Guevara A, Gonzalez C, Fernández ME & Giordano CV.
Jornada Internacional: XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica - XXVIII Reunión Anual de la Sociedad de Botánica de Chile. Mendoza, 2017.
Modalidad: Resumen – Oral, sesión libre.

- **Plasticidad fenotípica y tolerancia a estrés hídrico en especies leñosas del Monte Central. Aporte de conocimientos teóricos para la producción de plantines aptos para la re-vegetación de bosques de algarrobo degradados**
Biruk LN, Gonzalez C, Guevara A, Fernández ME & Giordano CV.
Congreso Internacional: VI Reunión Binacional de Ecología – XXVII Reunión Argentina de Ecología – XXIII Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Iguazú, 2016.
Modalidad: Resumen – Oral, sesión libre.

A Ara, por estar

CONTENIDO



Resumen	i
<i>Abstract</i>	ii
Publicaciones derivadas de la tesis	iii
Dedicatoria	iv
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
Los ecosistemas áridos	2
Los procesos de degradación, la desertificación	3
La importancia de los planes de revegetación	4
La selección de las especies y las prácticas de cultivo en vivero	5
El sitio y las especies de estudio	8
El desierto del Monte Central	8
Las especies de estudio	11
1. <i>Bulnesia retama</i> – Retamo	11
2. <i>Prosopis argentina</i> – Algarrobo del guanaco	12
3. <i>Prosopis flexuosa</i> – Algarrobo dulce	13
4. <i>Prosopis alpataco</i> – Alpataco	14
OBJETIVOS e HIPÓTESIS	16
Objetivo general	17
Objetivos específicos e hipótesis	18
CAPÍTULO 1: Caracterización del sitio de estudio	20
INTRODUCCIÓN	21
MATERIALES y MÉTODOS	24
Sitios de muestreo	24
Vegetación y signos de uso	27
Ambiente aéreo	27
Ambiente edáfico	28

RESULTADOS	32
Vegetación y signos de uso	32
Ambiente aéreo	35
Ambiente edáfico	35
Relaciones entre las variables medidas y la degradación del sitio	38
DISCUSIÓN	42
<u>CAPÍTULO 2: Estudios de la plasticidad fenotípica de caracteres anatomo-</u> <u>morfológicos y bioquímicos</u>	<u>49</u>
INTRODUCCIÓN	50
MATERIALES y MÉTODOS	53
Selección de especies y cultivo en invernáculo	53
Mediciones realizadas en los ejemplares	56
Potencial agua en pre-alba	56
Caracteres de desempeño	57
Caracteres funcionales	58
Plasticidad fenotípica	61
RESULTADOS	63
DISCUSIÓN	71
<u>CAPÍTULO 3: Estudios de la plasticidad fenotípica de caracteres fisiológicos</u>	<u>79</u>
INTRODUCCIÓN	80
MATERIALES y MÉTODOS	83
Tasas de transpiración en función de distintos pre-tratamientos	84
Comportamiento estomático	86
Regulación del estado hídrico de las plantas	90
Capacidad de ajuste osmótico y elástico de tejidos foliares	90
RESULTADOS	92
Tasas de transpiración en función de distintos pre-tratamientos	92
Comportamiento estomático	96
Regulación del estado hídrico de las plantas	104
Capacidad de ajuste osmótico y elástico de tejidos foliares	106
DISCUSIÓN	108

<u>CAPÍTULO 4: Plan de revegetación piloto</u>	<u>116</u>
INTRODUCCIÓN	117
MATERIALES y MÉTODOS	120
Cultivo en invernáculo	120
Rusticación de los plantines	121
Armado de la clausura a campo	122
Trasplante y acondicionamiento de los ejemplares a campo	123
Mediciones realizadas en los ejemplares	126
RESULTADOS	128
Sobrevida	128
Estado hídrico	129
Crecimiento	130
Biomasa aérea	134
DISCUSIÓN	135
<u>CONCLUSIONES</u>	<u>141</u>
<u>AGRADECIMIENTOS</u>	<u>146</u>
<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	<u>150</u>
<u>ANEXOS</u>	<u>167</u>



INTRODUCCIÓN GENERAL

Los ecosistemas áridos

Los ecosistemas áridos, o tierras secas, ocupan alrededor del 41% de la superficie terrestre (Figura IG.1) y abarcan más de mil millones de hectáreas de bosques, superficie similar a la reportada para los bosques húmedos tropicales, almacenando el 45% del carbono global (Bastin *et al.* 2017; James *et al.* 2013; Reynolds *et al.* 2007). Son áreas que presentan déficit hídrico, es decir que el aporte de agua proveniente de las precipitaciones anuales (P) es menor a la pérdida potencial por evapotranspiración (ETP, indicador de la demanda evaporativa atmosférica, D'Odorico *et al.* 2012). Se clasifican, de menor a mayor deficiencia hídrica, en cuatro categorías: ecosistemas hiper-áridos, áridos, semiáridos, y secos sub-húmedos (Figura IG.1).

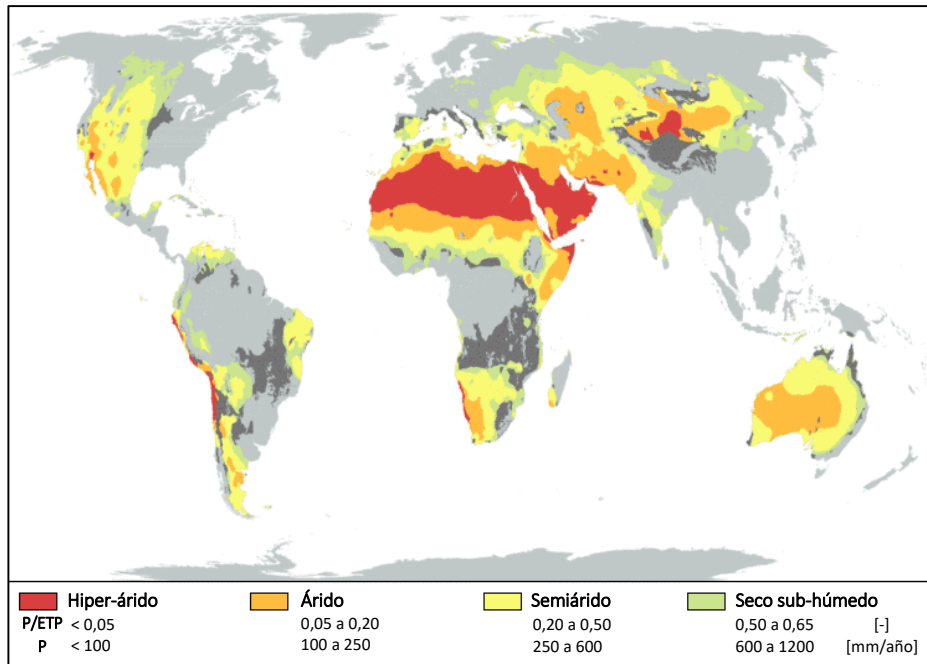


Figura IG.1: Distribución mundial de los ecosistemas áridos basada en la relación climática entre las precipitaciones anuales (P) y la evapotranspiración potencial anual (ETP).
Fuente: mapa modificado de FAO 2021 con información de D'Odorico *et al.* 2012.

Las precipitaciones de los ecosistemas áridos se caracterizan por ser, además de escasas (Figura IG.1), muy variables tanto estacional como interanualmente, y presentarse en forma de eventos discretos, poco frecuentes y altamente impredecibles (Gurevitch *et al.* 2002; Noy-Meir 1973). De esta manera, se genera un sistema de pulsos que se caracteriza por ciclos de humedad y de sequía en el suelo, los cuales regulan la actividad biológica, y el flujo de materia y energía en el ecosistema. El efecto que generan estos

pulsos de lluvia sobre el ecosistema depende de varios factores, como la textura del suelo, la densidad y composición de la vegetación, así como de las características del pulso, es decir, su duración e intensidad, que determina, en parte, la profundidad que puede alcanzar el agua en el perfil del suelo (Schwinning & Sala 2004). Si la precipitación es discreta y poco abundante, sólo llega a mojar las capas más superficiales del suelo, las cuales se secan rápidamente por evaporación (Nicholson 2000). En cambio, si las precipitaciones se agrupan temporalmente, pueden generarse pulsos de mayor magnitud, permitiendo la percolación del agua hacia capas del suelo más profundas y, si no es absorbida por la vegetación, la generación de reservorios más estables en el tiempo (Gates *et al.* 2008).

La extrema escasez de agua de los ecosistemas áridos, principal limitante en el desarrollo de la vegetación (Sponseller 2007), sumada a otras condiciones ambientales estresantes, como la baja disponibilidad de nutrientes, las temperaturas elevadas y la alta irradiación, entre otras, hacen que estos ecosistemas sean muy susceptibles a la degradación frente a disturbios naturales o antrópicos, y limitan significativamente su recuperación natural después de una perturbación (Bainbridge 2007; Reynolds *et al.* 2007). Se estima que más del 20% de las tierras secas a nivel mundial presentan signos severos de degradación y que esta proporción aumenta a una tasa de millones de hectáreas al año (Yirdaw *et al.* 2017 y trabajo de Brauch & Spring 2009 según estos autores).

Los procesos de degradación, la desertificación

El término desertificación hace referencia a la degradación de las tierras de zonas áridas, semiáridas y subhúmedas secas (United Nations Convention to Combat Desertification 2021). Es decir, los cambios en las propiedades del suelo, la vegetación o el clima que resultan en una degradación de estos ecosistemas y, en consecuencia, en una pérdida de los servicios ecosistémicos (D'Odorico *et al.* 2013). En las tierras secas, las principales causas de degradación están vinculadas a prácticas humanas - como la deforestación y el sobrepastoreo - que reducen drásticamente la cubierta vegetal y la biodiversidad, aumentan la erosión del suelo, y alteran los ciclos biogeoquímicos a un nivel en el cual el ecosistema se desequilibra y se acerca al colapso (Holmgren & Scheffer 2001). Entre

el ambiente prístino y el colapso, pueden existir diferentes estados alternativos en los que el ecosistema puede estabilizarse (Friedel 1991; Holmgren & Scheffer 2001). El paso del estado inicial al alternativo suele estar gobernado por una serie de cambios que se retroalimentan positivamente entre sí, y permiten que el sistema se establezca en un nuevo escenario (D'Odorico *et al.* 2013). Estos cambios (o transiciones) pueden involucrar procesos de degradación de la tierra (pérdida de nutrientes o salinización), cambios en el régimen de lluvias resultantes de la interacción tierra - atmósfera (reciclaje de precipitaciones, emisiones de polvo) o cambios en la composición de la comunidad vegetal (invasión de arbustos, disminución de la cubierta vegetal, D'Odorico *et al.* 2013). Asimismo, pueden ocurrir cambios en el sentido inverso, de reversión de las condiciones ambientales en el sentido de volver a un estado más conservado. En este sentido, las prácticas de manejo sustentables de los recursos vegetales y maniobras de restauración pueden recuperar en algún grado el sistema degradado, estabilizándolo en un nuevo estado alternativo. Sin embargo, dada la fragilidad que presentan los ecosistemas de zonas áridas producida por la escasez de recursos, las condiciones ambientales sumamente estresantes y la heterogeneidad espacial y temporal de las precipitaciones (años de mayor o menor sequía), la intervención humana cobra particular importancia en su restauración, contribuyendo a una mejora en la biodiversidad, estructura y función en un menor tiempo (Kildisheva *et al.* 2016). Para abordar este problema, la Convención de las Naciones Unidas de Lucha contra la Desertificación (CNULD) definió en 1994 una serie de principios, prioridades y programas de acción que tienen como objetivo prevenir la degradación, rehabilitar ecosistemas parcialmente degradados y recuperar tierras desertificadas. En este sentido, el Marco Estratégico de la CNULD 2018-2030 establece la necesidad de implementar prácticas de restauración y rehabilitación en el terreno para ayudar con la recuperación de las funciones y servicios de los ecosistemas (United Nations Convention to Combat Desertification 2021).

La importancia de los planes de revegetación

Uno de los primeros pasos posibles para gestionar la restauración ecológica de ecosistemas áridos consiste en la revegetación con especies leñosas clave, ya que permite recuperar el suelo, recobrar los procesos ecosistémicos y promover

interacciones de facilitación para la regeneración de la vegetación a largo plazo (Cowie *et al.* 2011; King & Hobbs 2006; Rey Benayas *et al.* 2009). Sin embargo, el principal desafío de los planes de reforestación de tierras secas es producir plantines capaces de superar el *shock* post-trasplante (Chirino *et al.* 2009; Vallejo *et al.* 2012). Así, varios estudios han demostrado que plantar ejemplares en tierras secas y suelos degradados generalmente es desalentador por la alta tasa de mortalidad y el exiguo crecimiento de los mismos (Cortina *et al.* 2004; Vilagrosa *et al.* 1997). La obtención de los escasos recursos del suelo por las raíces y la resistencia a las condiciones aéreas de alta demanda de agua atmosférica, radiación y temperatura superficial resultan vitales para el establecimiento y supervivencia de los plantines en estos ambientes. Por ello, generar conocimiento sobre los factores ambientales susceptibles de ser manejados en un cultivo en vivero, que aumenten la tolerancia o evasión de plántulas a los múltiples estreses de ecosistemas áridos degradados, puede aumentar el éxito de planes de revegetación (Padilla *et al.* 2009). Por lo tanto, para mejorar los resultados de campo, es recomendable utilizar especies nativas (es decir, adaptadas evolutivamente a las tierras secas) acondicionadas adecuadamente mediante técnicas de vivero, de manera de inducir en ellas la expresión de caracteres que les confieran una mayor resistencia a la sequía, y de esta manera, superar el *shock* post-trasplante (Burdett 1990). Sin embargo, el uso de la flora nativa se ve obstaculizado con frecuencia por la baja disponibilidad de semillas y el escaso conocimiento de la autoecología y ecofisiología de las especies (Vallejo *et al.* 2012).

La selección de las especies y las prácticas de cultivo en vivero

A pesar del hecho de que se utilicen especies que son resistentes a la sequía - ya que están evolutivamente adaptadas a las tierras secas - la escasa disponibilidad de agua para los plantines constituye uno de los principales factores limitantes en el éxito de las acciones de reforestación / revegetación en el estadio de establecimiento (Chirino *et al.* 2009). Por ello, por medio del empleo de diversas técnicas de cultivo en vivero se puede mejorar la calidad de los plantines (Burdett 1990) con el fin de aumentar sus probabilidades de superar el *shock* post-trasplante y optimizar los resultados de la revegetación. Las mismas se centran en favorecer la pre-aclimatación a las condiciones

desventajosas que se dan en el campo a través de la manipulación del régimen de riego (Duryea & McClain 1984).

Los plantines para programas de revegetación, o bien para la producción forestal u ornamental, se producen de manera intensiva en invernáculos, aplicando distintas tecnologías de acuerdo al destino de la planta. En esta etapa inicial, el tiempo y las condiciones de cultivo tienen un efecto significativo en el desarrollo del ejemplar, afectando el crecimiento post-trasplante de un gran número de especies.

En vivero se puede regular el riego de manera de restringir la disponibilidad de agua a las plantas para inducir el desarrollo de caracteres morfo-funcionales de tolerancia o evasión de la sequía, y así propiciar el establecimiento de las plantas a campo (Bañón *et al.* 2006; Sánchez-Blanco *et al.* 2004; Valliere *et al.* 2019; Villagrosa *et al.* 2003). Sin embargo, las características funcionales de cada especie pueden determinar el efecto relativo de esta práctica. La duración del período de riego diferencial en la aclimatación a la sequía también puede influenciar los resultados obtenidos. Así, por lo general se reconoce que períodos largos (más de 3 meses) producen mejores resultados que períodos cortos. La aplicación de estrés hídrico durante el cultivo en vivero es una técnica muy utilizada para la aclimatación a la sequía de plantines antes de ser trasplantados (Sanchez-Blanco *et al.* 2019). Una gran cantidad de estudios han demostrado que la aplicación de sequía en la producción de leñosas (ya sea durante todo el cultivo o en etapas previas al trasplante a campo) aumenta el potencial de establecimiento de los plantines en zonas áridas y semi-áridas (Bañón *et al.* 2006; Franco *et al.* 2006; Sanchez-Blanco *et al.* 2019; 2004; Valliere *et al.* 2019; Vilagrosa *et al.* 2003). Esto sugiere que la resistencia a la sequía podría mejorar con la aplicación de un simple tratamiento de estrés hídrico, sin embargo, el éxito del método depende, entre otros factores, del tamaño y forma del plantín trasplantado (Liptay *et al.* 1998), de la especie de planta utilizada (Valliere *et al.* 2019) y de la intensidad, la duración y el momento de aplicación del estrés hídrico.

En cuanto al efecto de la especie, la aclimatación de las plantas a la sequía depende de la plasticidad de caracteres morfológicos, anatómicos, fisiológicos y bioquímicos en respuesta a la disponibilidad de agua. La plasticidad es la capacidad del genotipo de expresar variaciones fenotípicas según el ambiente. En esta tesis, nos referiremos a ella en sentido amplio, al analizarla a nivel de especie (grupo de plantas de una misma población, donde cada individuo es un genotipo distinto), en contraposición con evaluaciones en sentido estricto en las que se analiza la respuesta de clones (un único

genotipo) a un determinado rango ambiental (Valladares *et al.* 2006). En términos generales, la aclimatación a la sequía lleva a disminuir la transpiración, a aumentar la capacidad de absorción de agua para evitar la desecación, y a incrementar la tolerancia de los tejidos a la deshidratación y sus consecuencias metabólicas. Esto puede involucrar cambios en la distribución de la biomasa (por ejemplo, aumento de la relación biomasa raíz / biomasa vástago - R:V), en la morfología (por ejemplo, disminución del área foliar y del tamaño de las hojas), en la anatomía (por ejemplo, cambios en la estructura del xilema para aumentar su eficiencia - estrategia de evasión - o su seguridad - estrategia de tolerancia), o en la fisiología (por ejemplo, aumento del control estomático sobre el potencial agua foliar, disminución del punto de pérdida de turgencia, ajuste osmótico y elástico, Bartlett *et al.* 2012; Plavcová & Hacke 2012; Poorter *et al.* 2012; St Paul *et al.* 2017). Al mismo tiempo, el estrés hídrico puede inducir cambios a nivel bioquímico que aumentan la tolerancia al estrés oxidativo, la fotoprotección foliar y la impermeabilidad, mediante la síntesis de compuestos fenilpropanoides, ceras cuticulares o epicuticulares (González-Villagra *et al.* 2017; Sharma *et al.* 2019; Shepherd & Griffith 2006). El grupo de caracteres que se modifiquen en respuesta a la sequía, así como la magnitud de sus cambios, dependerá de la respuesta de cada especie y de su plasticidad, así como también de la intensidad y duración del estrés aplicado.

Una adecuada selección de especies junto con un protocolo de cultivo en vivero que produzca plantines de alta calidad (adecuadamente aclimatados) para la revegetación, son pasos iniciales que permiten aumentar la eficiencia de las prácticas restaurativas. Para poder realizar estas elecciones, es necesario conocer el impacto que tienen las distintas especies y las formas de cultivarlas en el proceso de restauración ecológica, que excede al evento de revegetación en sí, e involucra la recuperación de procesos del ecosistema. Para ello, no solo es necesario documentar el éxito de la revegetación (permanencia de las plantas en el tiempo) sino también diversos aspectos de la recuperación de las interacciones y los procesos ecosistémicos. Estos últimos aspectos escapan a los objetivos de esta tesis, pero deben ser tomados en cuenta a la hora de gestionar la restauración y valorar su éxito.

*El sitio y las especies de estudio*El desierto del Monte Central

Un 70 % del territorio argentino está ocupado por ecosistemas áridos, entre los cuales se encuentran los bosques xerófitos dominados por árboles del género *Prosopis*, que se desarrollan en las llanuras y bolsones de la provincia fitogeográfica del Monte (Morello 1958). Este es un ecosistema de semiárido a árido, con precipitaciones medias anuales que varían entre <100 y 450 mm (Abraham *et al.* 2009), centradas mayoritariamente a fines de la primavera y el verano. El Monte Central es un área dentro de la provincia fitogeográfica del Monte, que se extiende desde la provincia de La Rioja hasta el norte de Neuquén (Figura IG.2). Comprende una amplia franja de tierra (casi 200 km de este a oeste), con amplio contacto con el Chaco al noreste y el Espinal al este (Rundel *et al.* 2007).

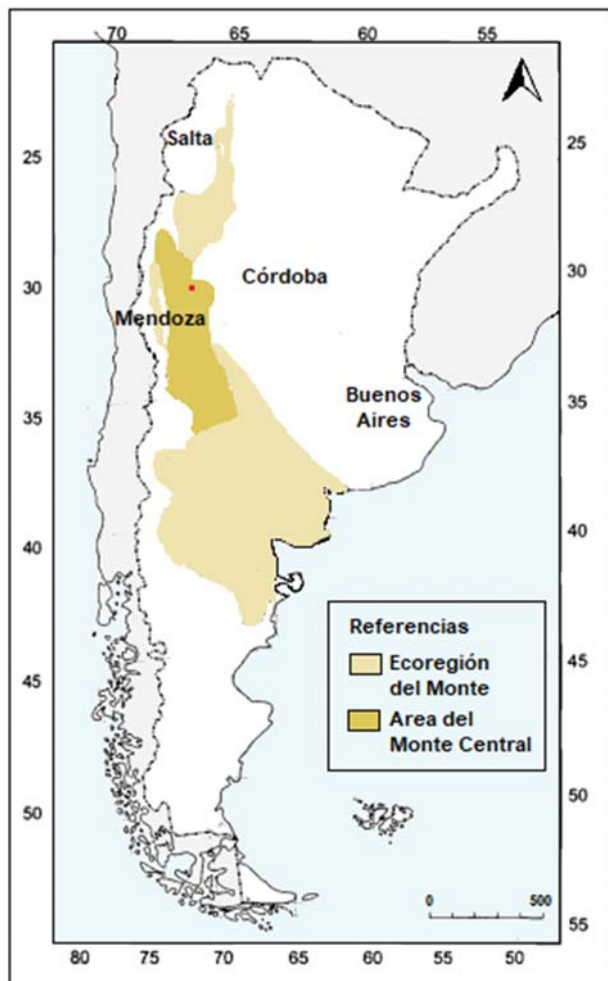


Figura IG.2: Ubicación de la Provincia Fitogeográfica del Monte y el área del Monte Central. El cuadrado rojo representa la ubicación de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (32° 20' S; 68° 00' O). Indicamos los nombres de algunas provincias de la República Argentina a modo de referencia espacial. Adaptado de Rundel *et al.* 2007.

Los algarrobales del Monte Central se desarrollan en un desierto medanoso formado por tres unidades de paisaje que presentan distintas comunidades vegetales, y constituyen una misma unidad funcional en el ciclo hidrológico y de nutrientes (Jobágy *et al.* 2011): los valles intermedanos, los médanos (~ 20 m de alto), y las zonas bajas o ramblones (Figuras IG.3, IG.4 e IG.5). En los valles intermedanos ocurre el mayor desarrollo de los bosques, asociado al acceso del agua freática (entre 7 y 15 m de profundidad) de recarga remota por precipitaciones en los Andes Centrales.

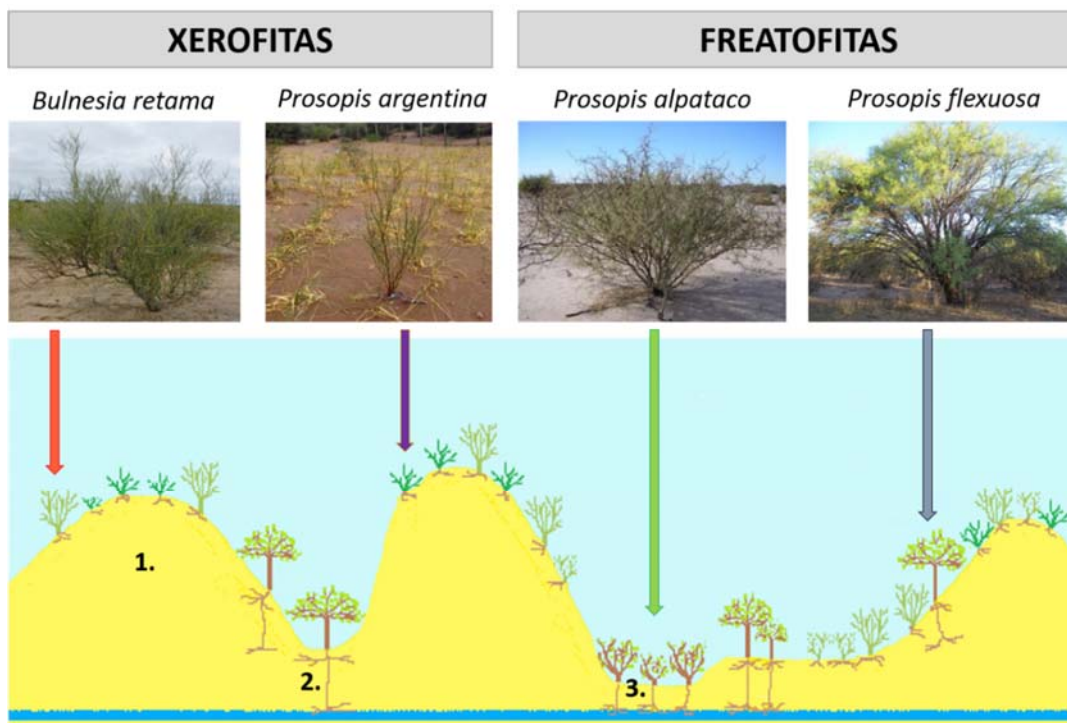


Figura IG.3: Esquema del relieve medanoso de los Bosques de Telteca. Los números indican las tres unidades del paisaje: 1. Médano, 2. Valle intermedano y 3. Bajos o ramblones. En la parte superior se encuentran fotografías representativas de las especies de estudio, agrupadas por grupo funcional en cuanto a la explotación del recurso agua, en xerófitas y freatófitas. Cada especie se corresponde con una representación gráfica que indica en qué unidades del paisaje es más frecuente encontrarla. La línea azul indica la presencia de la napa freática.

Estos bosques, dominados por *Prosopis flexuosa*, brindan numerosos servicios ecosistémicos y fueron intensamente talados en el siglo XX durante la instalación del ferrocarril, y la expansión del oasis agrícola (Villagra *et al.* 2009). Si bien están actualmente protegidos de la tala, enfrentan problemas como sobrepastoreo y desertificación (Roig *et al.* 1991). En la provincia de Mendoza han sido clasificados por el Ordenamiento de Bosques Nativos en las tres categorías indicadas en la Ley de Bosques, perteneciendo el 88% de los mismos a la categoría II (sectores de mediano valor de conservación, que no deben transformarse a otro uso del suelo, y que - con la

implementación de actividades de restauración - pueden alcanzar un alto valor de conservación; Villagra *et al.* 2010). Actualmente una parte de los remanentes de estos bosques se encuentra dentro de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (32° 20' S; 68° 00' O, Figura IG.2), un área protegida de aproximadamente 20.000 ha (Villagra *et al.* 2010). Este ecosistema presenta alternancia impredecible de pulsos de agua y sequía, y la coexistencia de especies que explotan reservorios de agua de distinta magnitud y dinámica: xerófitas áfilas con hojas temporarias y freatófitas foliadas (Figura IG.3).



Figura IG.4: Paisaje característico de los Bosques de Telteca. En el margen inferior izquierdo se encuentra una camioneta como unidad de referencia. Referencias según Figura IG.3.

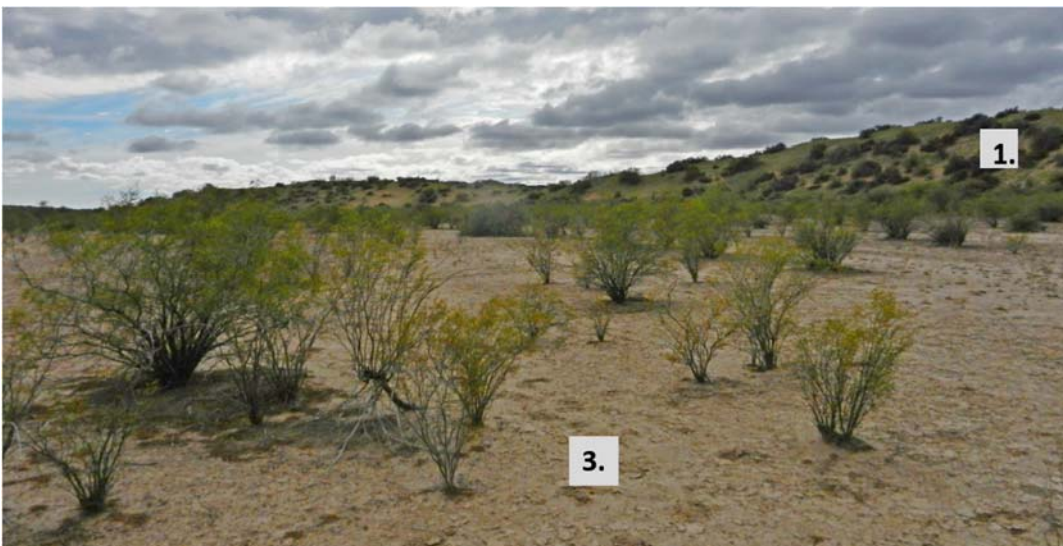


Figura IG.5: Paisaje de los Bosques de Telteca. Referencias según Figura IG.3.

Las especies de estudio

Estudiamos cuatro especies leñosas, nativas del Monte Central, que se diferencian entre sí en dos grupos funcionales en cuanto a la utilización del reservorio de agua. Por un lado, *Bulnesia retama* y *Prosopis argentina*, son especies xerófitas y su crecimiento depende por completo del agua de lluvia, dado que no tienen acceso a la napa freática (Jobbágy *et al.* 2011). Ambas especies presentan tallos fotosintéticos y suelen encontrarse sin hojas en su ambiente natural (Figura IG.3). Por otra parte, *Prosopis flexuosa* y *Prosopis alpataco*, son especies freatófitas, es decir que, en algún momento en el desarrollo de la planta, sus raíces alcanzan la napa freática y absorben el agua de ésta para su crecimiento. Sin embargo, se diferencian entre sí en el grado de dependencia que presentan con la napa. *P. flexuosa* es una especie freatófita facultativa, es decir que puede crecer asociada o no a la napa freática, mientras que *P. alpataco* es una freatófita obligada, es decir, que crece obligatoriamente asociada a la napa freática (Giordano *et al.* 2011; Jobbágy *et al.* 2011). Ambas especies son caducifolias, presentando hojas en la estación húmeda, es decir, el verano, las cuales pierden en los meses de invierno.

1. Bulnesia retama (Gillies ex Hook. & Arn.) Griseb.

El “Retamo”, como se la conoce popularmente, pertenece a la familia Zygophyllaceae y es una especie endémica de América del Sur, mostrando una distribución geográfica discontinua, desde Ica hasta Nazca en Perú y de Catamarca a La Pampa en Argentina (Debandi *et al.* 2002; Palacios & Huzinker 1984). Presenta un porte arbustivo o arbóreo, y alcanza normalmente entre 1,5 y 3 m de altura, aunque se han reportado ejemplares de hasta 6 m (Debandi *et al.* 2002), de copa globosa, compuesta por ramas verde-grisáceas, fotosintéticas, muy ramificadas y de aspecto áfilo (Ruiz Leal 1972). El color grisáceo de sus ramas se debe a que las mismas se encuentran recubiertas por una capa de ceras, cuyo grosor depende del diámetro de las ramas y el estrés hídrico experimentado por la planta durante su crecimiento (Dalmasso & Llera 1996, y trabajo de Tinto & Pardo 1957 según estos autores). Sus hojas, cuando posee, son compuestas y se ubican de a pares sobre los nudos. Crece sobre una gran variedad de suelos: pedregosos, arenosos y arcillosos, estos últimos con cierto grado de salinidad (Dalmasso & Llera 1996). En el desierto del Monte Central se la encuentra asociada a las tres unidades de paisaje anteriormente descriptas (Figura IG.3), presentando porte arbóreo tanto en médanos como en valles intermédanos.

La calidad de su madera y su alta producción de ceras, hacen que *B. retama* sea una especie muy utilizada en la provincia fitogeográfica del Monte, con diferentes usos: postes para construcción, estacas para viñedos, ceras para la industria, leña y forrajera, entre otros (Ladio & Lozada 2009).

Existen escasos antecedentes en la utilización de *B. retama* para la revegetación de zonas áridas. Dalmaso *et al.* (2014) realizaron un ensayo de revegetación piloto con plantines cultivados en vivero en una zona afectada por las labores de una empresa cementera en la zona de Sierra Chica de Zonda en la provincia de San Juan, reportando una alta supervivencia, mayor al 90%, a los cuatro años de haber trasplantado los plantines a campo.

El género *Prosopis* pertenece a la familia Leguminosae o Fabaceae subfamilia Mimosoideae. Comprende alrededor de 40 especies de porte arbóreo o arbustivo que se distribuyen en las zonas más secas y cálidas de América, África y oeste de Asia. Su nombre proviene del griego (*Pro*: hacia y *Oopis*: esposa de Saturno, diosa de la abundancia) y hace referencia a la valiosa fuente de recursos que, históricamente, representan las especies del género para las poblaciones rurales de ambientes áridos y semi-áridos (Fagg & Stewart 1994; Ladio & Lozada 2009; Villagra *et al.* 2009).

2. *Prosopis argentina* Burkart

Conocida comúnmente con el nombre de “Algarrobo del guanaco”, es una especie endémica de Argentina y se distribuye en las ecorregiones del Chaco y el Monte, siendo más frecuente en esta última. Es un arbusto que alcanza comúnmente entre 1,5 y 2 m de altura, aunque se han reportado individuos asociados a los médanos de hasta 4 m de alto, y de 10 a 15 m de diámetro de copa (Meglioli *et al.* 2012). Este marcado crecimiento en diámetro es posible dado que presenta una profusa ramificación desde la base de su tallo, generando un gran número de ramas que al entrar en contacto con el suelo enraízan, generando un nuevo tallo erecto a partir del cual repiten el mismo proceso (Ruiz Leal 1972). Posee ramas cilíndricas, fotosintéticas, glabras a la madurez, que presentan espinas caulinares, solitarias, de 0,2 a 3,5 cm de longitud. Sus hojas son compuestas, formadas por dos folíolos de 1 a 3 cm de longitud, los cuales a su vez se dividen en un gran número de folíolos secundarios - entre 5 y 20 pares - (Meglioli *et al.* 2012; Ruiz Leal 1972). En el Monte, suele observarse asociada a las cimas y laderas de los médanos (Villagra *et al.* 2010) (Figura IG.3).

Sus usos no están muy difundidos. Se ha reportado que posee un fruto comestible y que el mismo, junto a sus ramas, se utiliza en la elaboración de productos medicinales por parte de las poblaciones locales (Montani 2012).

En cuanto a su rol ecológico, son buenas fijadoras de médanos, evitando de esta manera la erosión del suelo (Ruiz Leal 1972; Villagra & Roig 2010). Si bien varios autores proponen a la especie por utilidad potencial para ser utilizada en planes de revegetación para la restauración de zonas áridas (Meglioli *et al.* 2012; Ruiz Leal 1972), no existen antecedentes de su implementación para tal fin.

3. *Prosopis flexuosa* DC

Conocida comúnmente bajo el nombre de “Algarrobo dulce”, es una especie nativa de América del Sur. Su distribución abarca las regiones áridas del oeste chileno y Argentina, encontrándose en las ecorregiones del Monte, oeste del Chaco seco y sur del Espinal (Álvarez & Villagra 2009 y trabajo de Roig 1987 según estos autores). Puede presentar un porte arbóreo o arbustivo, llegando a medir 15 m de alto en su madurez. Sin embargo, en el norte de la región del Monte Central, zona de mayor aridez en su distribución, los ejemplares son más bajos, alcanzando alturas entre 3 y 7 m y diámetros de copa de hasta 6 m (Álvarez & Villagra 2009). Se caracteriza por sus ramas péndulas, arqueadas y flexuosas (lo que le da nombre a la especie), con un gran número de nudos y espinas cónicas, fuertes, dispuestas de a pares en ellos. Sus hojas son compuestas, conformadas por uno o dos pares de folíolos de 5 a 13 cm de longitud que, a su vez, se dividen en numerosos folíolos secundarios (10 a 20). Sin embargo, se ha reportado una gran variabilidad en cuanto a las características que pueden presentar sus frutos y hojas, así como una gran diversidad de formas y tamaños que pueden presentar los individuos de acuerdo a influencias ambientales (Álvarez & Villagra 2009; Giordano *et al.* 2011). A su vez, *P. flexuosa* posee capacidad de hibridar con otros *Prosopis*, generando ejemplares de características intermedias entre especies (Verga & Gregorius 2007). Estos comportamientos, hacen que *P. flexuosa* presente muchas formas diversas y sea una especie difícil de identificar.

Presenta un sistema radical dimórfico, formado por una raíz pivotante bien desarrollada de crecimiento en profundidad, y una corona de raíces laterales relativamente superficiales, las cuales exhiben una diferente exploración del suelo de acuerdo a si los ejemplares crecen o no asociados a la napa freática (Guevara *et al.* 2010). En la zona de estudio, *P. flexuosa* se encuentra en los valles intermédanos, explotando la napa freática,

y en los flancos de los médanos, sin acceso a la misma, siendo una especie dominante en los algarrobales del Monte Central (Figura IG.3; Giordano *et al.* 2011; Jobbágy *et al.* 2011).

En cuanto a sus usos, *P. flexuosa* es una especie muy apreciada por las comunidades del Monte, tanto por la calidad y poder calórico de su madera - la misma es apreciada comercialmente, mientras que se utiliza para la construcción de viviendas, corrales y pozos de agua, así como leña, por las poblaciones locales del secano - como por sus frutos, es decir, las algarrobas - utilizadas para la elaboración de comidas y bebidas, así como para alimentar al ganado doméstico en los meses de invierno (Ladio & Lozada 2009).

P. flexuosa es la principal especie arbórea del Monte Central y desempeña un rol ecológico fundamental en las comunidades de plantas, a tal punto que es considerada una de las especies estructurantes del ecosistema (Cesca *et al.* 2012; Rossi & Villagra 2003). Por ejemplo, se ha reportado que *P. flexuosa* modifica las cantidades de materia orgánica y nutrientes en los parches en los que se encuentra, presentando generalmente mayores niveles de nitrógeno en comparación al suelo desnudo o parches asociados a otras especies vegetales (ver revisión de Bisigato *et al.* 2009).

Catalán *et al.* (1994) realizaron un ensayo de revegetación en el Chaco Seco, en el cual probaron el efecto de utilizar ejemplares producidos en vivero de *P. flexuosa* de diferentes edades, y diferentes fechas de trasplante, sobre la supervivencia de los mismos una vez trasplantados a campo, obteniendo una alta supervivencia de los ejemplares, entre el 60 y 80%, independientemente de la edad de los mismos y período en que se hizo el trasplante. Asimismo, esta especie ha sido probada en dos ensayos de revegetación piloto en el mismo ecosistema por López Lauenstein *et al.* (2012), también con una alta supervivencia y efectos diferenciales del tratamiento de cultivo en vivero de acuerdo al nivel de restricción hídrica del sitio de implantación (efecto beneficioso del cultivo con restricción hídrica sólo en el sitio más seco).

4. *Prosopis alpataco* Phil.

El “alpataco” o “lámara”, términos empleados para referirse a la especie, es nativa de la Argentina, encontrándose principalmente en la ecorregión del Monte (Villagra & Roig 2002). Puede presentar porte arbóreo o arbustivo según la variedad. En la región del Monte Central se la encuentra con porte arbustivo, presentando ejemplares que pueden llegar a medir 4 m de alto a su madurez (Vega Riveros *et al.* 2011). Posee ramas

horizontales que dan lugar a ramas erectas, rojizas, flexuosas, con espinas axilares, robustas, de 0,3 a 6 cm de longitud. Presenta hojas compuestas, más grandes en relación a las de otras especies del mismo género, las cuales se dividen en uno o dos pares de folíolos, que a su vez se dividen en numerosos folíolos de segundo orden (17 a 25) (Ruiz Leal 1972; Vega Riveros *et al.* 2011). Posee una raíz profunda, bien desarrollada, que le permite alcanzar la napa freática y crecer asociada a la misma. Es una especie freatófita obligada. En el área del Monte Central se la encuentra principalmente en los bajos, asociada a suelos más arcillosos (Figura IG.3).

En comparación a las otras especies de *Prosopis*, sus usos son menores. Ladio y Lozada (2009) la reportan como especie forrajera para el ganado vacuno, mientras que Montani (2012) la describe como especie de uso medicinal por las poblaciones locales.

Si bien Vega Riveros *et al.* (2011) reportan a la especie como de potencial uso para reforestación, no hay antecedentes reportados de tal uso, ni de su utilidad en planes de revegetación de zonas áridas.

OBJETIVOS e
HIPÓTESIS

OBJETIVO GENERAL

Estudiar la plasticidad de la morfología y fisiología de especies leñosas de ambientes áridos en respuesta a la disponibilidad de agua. De esta manera, buscamos determinar las condiciones de cultivo en vivero que permitan diseñar plantines con alta eficiencia en el uso de recursos edáficos, alta resistencia a los múltiples estreses abióticos propios de los desiertos, y altas probabilidades de supervivencia en planes de revegetación para favorecer la restauración de ambientes áridos degradados. Los bosques de *P. flexuosa* (algarrobo dulce) del Monte Central constituyen nuestro modelo de estudio.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS E HIPÓTESIS ASOCIADAS

Objetivo Específico 1:

Caracterizar la cobertura vegetal, el ambiente edáfico (propiedades físicas, químicas y biogeoquímicas del suelo) y el ambiente aéreo (demanda atmosférica, radiación solar) de bosques de algarrobo del desierto del Monte Central con distintos grados de conservación, de manera de comparar el escenario ambiental al cual están adaptadas las plantas nativas con el escenario ambiental al cual deberán enfrentarse en una situación de revegetación de ambientes degradados.

Hipótesis 1.1:

El ambiente degradado presenta una serie de valores de variables edáficas y aéreas (relacionadas con recursos y fuentes de estrés abiótico), que, en su conjunto, representan una situación ambiental más estresante para la vida vegetal que la del ambiente más conservado.

Objetivo Específico 2.1:

Determinar si las potenciales ventajas de cultivar especies de desierto en vivero con alta disponibilidad de agua (por ejemplo, alta velocidad de crecimiento, alta supervivencia, lo que se conocen como caracteres de “desempeño” *sensu* Violle *et al.* 2007) se ven contrarrestadas por cambios morfo-fisiológicos que puedan disminuir potencialmente la resistencia a la sequía de las plantas una vez que son trasplantadas en el campo.

Hipótesis 2.1:

Al ser cultivadas con alta disponibilidad de agua, todas las especies incrementan su desempeño (crecimiento y sobrevivencia de los plantines) en el vivero, pero al mismo tiempo, presentan un fenotipo potencialmente menos resistente a la sequía comparado con sus fenotipos cultivados en condiciones de restricción hídrica (que son normales en su ambiente natural).

Objetivo Específico 2.2:

Determinar si las especies pertenecientes al mismo hábitat ecológico o grupo funcional (xerofitas vs freatófitas) muestran respuestas plásticas en caracteres morfo-fisiológicos similares o divergentes en respuesta a la disponibilidad hídrica.

Hipótesis 2.2:

Dentro de las especies estudiadas, las xerófitas son menos plásticas que las freatófitas, debido a que sus ciclos de vida se desarrollan en un medio ambiente más homogéneo que el de las freatófitas, las cuales en un punto de su ciclo de vida acceden a la napa freática, un reservorio de agua más abundante y estable que el del suelo superficial.

Objetivo Específico 3:

Evaluar si el régimen hídrico utilizado en el cultivo de ejemplares en vivero modifica la sobrevida y crecimiento de las especies a campo.

Hipótesis 3.1: En las especies que son plásticas a la disponibilidad de agua en vivero, y que cambian su fenotipo morfológico y/o fisiológico en el sentido de disminuir la resistencia a la sequía cuando son cultivadas con alta disponibilidad de agua, los individuos cultivados en esta condición presentan menor sobrevida y crecimiento relativo (al tamaño inicial) luego del trasplante a campo que los individuos cultivados con restricción hídrica. En contraste, en las especies poco plásticas, hay una menor diferenciación de desempeño a campo entre individuos cultivados con distinto régimen de riego.

CAPÍTULO 1

Caracterización del sitio de estudio

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas áridos, tal como lo detallamos en la Introducción General, se caracterizan por tener escasas lluvias, que ocurren en pulsos discretos y de una forma altamente variable tanto estacional como interanualmente (Gurevitch *et al.* 2002). De esta manera, se genera un sistema de pulsos caracterizado por ciclos de humedad y de sequía que tienen una cierta dinámica tanto dentro de la misma estación húmeda como entre estaciones húmeda y seca. Estos ciclos regulan la actividad biológica y el flujo de materia y energía en el ecosistema, resultando en un sistema “pulsante” en varios aspectos (Noy-Myer 1973; Gebauer & Ehleringer 2000, Schwinning & Sala 2004). Los pulsos de disponibilidad de nutrientes, especialmente nitrógeno (N - el más estudiado) asociados a las precipitaciones, siguen una dinámica compleja que depende de muchas variables: la magnitud de las lluvias, la comunidad de micro-organismos del suelo, la comunidad de plantas, la textura del suelo, entre otros (Austin *et al.* 2004). A modo general, en los ecosistemas áridos, los períodos secos se caracterizan por un aumento de la reserva de materia orgánica lábil y de las reservas de nitrato (NO_3^-), y un aumento de la volatilización de amoníaco (NH_3). Durante los períodos húmedos estas reservas disminuyen, aumentando la biomasa microbiana, las reservas de amonio (NH_4^+), la fijación de gas nitrógeno (N_2), y la pérdida de N del sistema por volatilización de N_2 , óxido nítrico (NO) y óxido de nitrógeno (N_2O), y por percolación de NO_3^- (Austin *et al.* 2004; Walvoord *et al.* 2003). Además de esta dinámica de pulsos de los nutrientes, éstos se encuentran distribuidos espacialmente en forma heterogénea, asociados a los canopeos de las plantas que proveen la materia orgánica (islas de fertilidad) y a la presencia de costras biológicas del suelo (CBS). Las CBS son comunidades superficiales (primeros 1-2 mm de suelo) de cianobacterias, micro-hongos, líquenes, musgos, que se activan rápidamente con las lluvias (incluso con niveles de lluvias bajos, que no pueden ser utilizados por las plantas), y que fijan N_2 y disminuyen la velocidad de desecación del suelo (Evans & Ehleringer 1993; George *et al.* 2003; Singh *et al.* 1989). Además, la sincronía entre las lluvias y la estación de crecimiento que permite que el agua y los nutrientes puedan ser utilizados por las plantas para su crecimiento, agrega una dimensión más de complejidad a estos sistemas que puede generar complejas retroalimentaciones entre el ciclo hidrológico, los ciclos biogeoquímicos, y la productividad primaria neta (Austin & Sala 2002; D’Odorico *et al.* 2013; Schwinning & Sala 2004).

Las escasas precipitaciones propias de los ambientes áridos van de la mano de una baja nubosidad, lo cual implica una alta radiación solar, altas temperaturas (en los desiertos cálidos), baja humedad relativa del aire, alta amplitud térmica diaria y estacional y alta demanda evaporativa (fuerza desecante del aire, Gurevitch *et al.* 2002). Todo este conjunto de variables ambientales propias de los desiertos, conforman un desafío para la vida vegetal, y ha llevado, a través de procesos evolutivos, a las adaptaciones propias de las plantas de desierto. La alta demanda evaporativa produce lo que se llama “sequía atmosférica”, que se suma a la sequía del suelo. Esto hace que la fuerza impulsora del movimiento del agua dentro de la planta a través del continuo suelo-planta-atmósfera (que es la diferencia de concentración de vapor de agua entre la atmósfera y las cámaras subestomáticas de la hoja) sea muy grande en los desiertos, lo cual aumenta la tensión xilemática ya que el agua disponible en el suelo para compensar esa demanda atmosférica, es escasa (Taiz *et al.* 2015a). Esto es resuelto por las plantas a través de diversos mecanismos que tienden a disminuir las tensiones xilemáticas (hojas pequeñas, control estomático), a aumentar el aporte de agua a las hojas a través de la osmorregulación o de extensos sistemas radicales y a disminuir la cavitación a través de la anatomía del sistema conductor, entre otros. Cuando la sequía se combina con cierre estomático y alta radiación fotosintéticamente activa (PAR, por su sigla en inglés *Photosynthetically Active Radiation*), esa alta radiación no puede ser utilizada para hacer fotosíntesis, pues se detiene el ciclo de Calvin por disminución de CO₂ disponible (asociado al cierre estomático), lo cual disminuye la producción de NADP⁺ que se utiliza como aceptor final de electrones en la cadena de transporte de electrones fotosintética (Taiz *et al.* 2015b; 2015c). Un exceso de electrones que no puede ser canalizado a través de la cadena de transporte de electrones, ni disipado mediante los mecanismos de disipación de energía, produce un aumento de las especies reactivas de oxígeno (EROs, superóxido, oxígeno singulete, peróxido) causando daño celular y molecular, lo que se conoce como daño foto-oxidativo. Además, tanto el cierre estomático como las altas temperaturas favorecen la actividad oxigenasa de la Rubisco (la enzima que fija el CO₂ en el ciclo de Calvin) reduciendo la relación CO₂ : O₂, derivando CO₂ hacia el proceso de fotorrespiración y disminuyendo la producción de biomasa, es decir el crecimiento vegetal (Taiz *et al.* 2015c). El impacto de la fotorrespiración en la disminución del crecimiento es mayor en plantas de metabolismo C3 (como las que estudiamos en esta Tesis), que en las de metabolismo C4 o CAM, ya que estos últimos favorecen la concentración de CO₂ (Taiz *et al.* 2015c). Por otro lado, la luz ultravioleta - B (UVB)

también es una fuente de estrés para el crecimiento vegetal, ya que induce daño oxidativo al ADN a través de EROs (Bandurska *et al.* 2013; Czégény *et al.* 2016; Kataria *et al.* 2013; Rousseaux *et al.* 1999).

Como vimos en la Introducción General, estas condiciones ambientales estresantes propias de los ambientes áridos pueden intensificarse frente a procesos de degradación y desertificación, disminuyendo los ya bajos niveles de recursos edáficos, y aumentando la irradiancia solar y la temperatura, en estricta relación con la disminución de la cobertura vegetal (D'Odorico *et al.* 2013; Holmgren & Scheffer 2001; McLauchlan *et al.* 2014). Por lo tanto, es importante estudiar las características de los ambientes edáfico y aéreo de los sitios factibles de ser revegetados, a fin de conocer las circunstancias que los plantines deberán sortear para su establecimiento a campo en búsqueda del éxito del plan de revegetación.

Los algarrobales del Monte Central fueron intensamente talados en el siglo XX durante la instalación del ferrocarril y la expansión del oasis agrícola (Villagra *et al.* 2009), de la cual aún se observan signos. Actualmente presentan alto riesgo de desertificación, asociado a las características del hábitat, la intensa tala en el pasado, el sobrepastoreo actual y las desigualdades sociales y económicas entre la población del secano y la población del oasis. El desvío histórico y actual del agua del río Mendoza hacia la ciudad y el oasis agrícola irrigado anuló el caudal del mismo hacia el este, afectando las poblaciones vegetales riparias, y reduciendo las lagunas de Guanacache. Esto hizo que los habitantes del secano que se dedicaban a la pesca y al cultivo en los bordes de las lagunas, tuvieran que cambiar su actividad de subsistencia hacia la cría del ganado (Abraham 2000; Sosa & Vallvé 1999). Actualmente una parte de los remanentes de estos bosques se encuentra dentro de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (32° 20' S; 68° 00' O), un área protegida de aproximadamente 20.000 ha (Villagra *et al.* 2010), en la cual sólo está permitido el uso de la madera como leña y material de construcción para la subsistencia por parte de las comunidades locales. Estas comunidades se organizan en “puestos” - asentamientos ganaderos tradicionales, unifamiliares, compuestos generalmente por una casa, un pozo donde tienen acceso al agua de la napa freática para consumo del ganado, y uno o dos pequeños corrales - y se dedican a la cría de ganado, principalmente caprino y en menor medida vacuno, mayoritariamente para el autoconsumo. Esto conlleva a que, en la actualidad, esta región se enfrente a problemas de degradación por sobrepastoreo y, dada la fragilidad de

estos ambientes, presente riesgo de desertificación (Roig *et al.* 1991). Estudios previos en dicha región indican que se observan signos de degradación asociados al pastoreo del ganado doméstico (mayoritariamente caprino). Se observa una gran disminución en la cobertura vegetal en los puestos hasta un radio de hasta 2 km de distancia de los mismos (García *et al.* 2015; Goirán *et al.* 2012), es decir, existe un gradiente de degradación inverso desde el centro de los puestos hacia el bosque, encontrándose la zona más afectada a 50 m alrededor de los corrales y bebederos de agua para el ganado (Meglioli *et al.* 2014). Asimismo, Meglioli *et al.* 2017 reportan una redistribución de agua, nutrientes y solutos en suelo, tanto en profundidad como en distancia al puesto, provocada por la acción del ganado alrededor de diferentes asentamientos ganaderos.

En este Capítulo nuestro objetivo fue caracterizar la cobertura vegetal, el ambiente edáfico (propiedades físicas, químicas y biogeoquímicas del suelo) y el ambiente aéreo (temperatura, demanda atmosférica, radiación solar) de bosques de algarrobo del desierto del Monte Central con distinto grado de conservación. El propósito de esta caracterización fue comparar el escenario ambiental al cual están adaptadas las plantas nativas con el escenario ambiental al cual deberán enfrentarse en una situación de revegetación de ambientes degradados. En relación a estos últimos, consideramos zonas intermedias de degradación (a 600 m del puesto, en función a la ubicación en el gradiente continuo de degradación Puesto-Bosque detallado anteriormente, reportado por Goirán *et al.* 2012), que serían plausibles de ser revegetadas, y las comparamos con zonas no degradadas, es decir, ubicadas a 2 km de los puestos. Nuestra hipótesis fue que el ambiente degradado presenta una serie de valores de variables edáficas y aéreas (relacionadas con recursos y fuentes de estrés abiótico), que, en su conjunto, representan una situación ambiental más estresante para la vida vegetal que la del ambiente más conservado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de muestreo

Seleccionamos 5 puestos, es decir, pequeños asentamientos ganaderos, ubicados dentro de la llanura eólica, tres de ellos pertenecientes a la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (La Primavera, Las Delicias y El Diamante) y dos externos, cercanos a los

límites de la misma (Santa Lucia y La Esperanza) (Figura 1.1). Sin embargo, al tratarse de un área protegida abierta, es decir, sin cierre perimetral, no hay una marcada diferencia de las condiciones ambientales y de uso dentro y en las inmediaciones de la Reserva, observándose una continuidad en el paisaje. En relación a cada puesto, seleccionamos un sitio a aproximadamente 600 m del mismo (sitio degradado) y su sitio pareado control, relativamente sin perturbaciones, en la misma dirección puesto-bosque, a aproximadamente 2000 m de distancia (Figuras 1.1 y 1.2) basándonos en Goirán *et al.* 2012. Dado que existe un gradiente inverso y continuo de degradación desde el puesto hacia el bosque prístino, definimos la distancia a la cual establecer el ambiente degradado basándonos en exploraciones preliminares en los alrededores de los puestos. Buscamos sitios que presentaran signos de posible degradación (menor cobertura, heces de animales domésticos, presencia de animales) pero que a la vez fueran factibles de ser revegetados, por lo cual no debían ubicarse muy cerca del puesto. Debido a que nuestra área de estudio presenta diferentes unidades de paisaje (médanos, valles, depresiones), buscamos que todos los sitios estuvieran ubicados en valles inter-médanos con el fin de estudiar el mismo relieve topográfico.

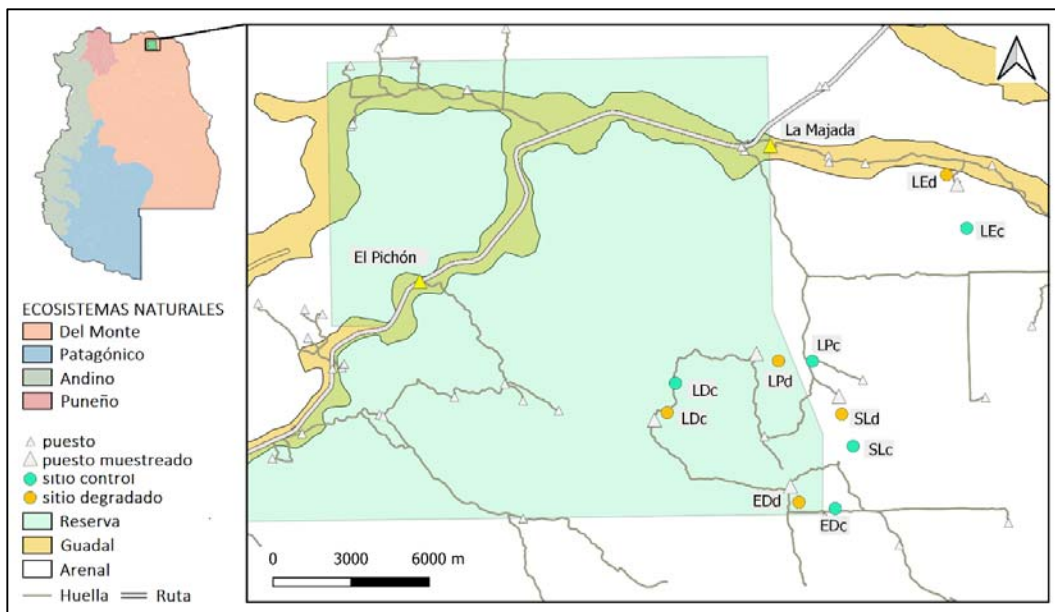


Figura 1.1: Mapa de los sitios muestreados, dentro y fuera de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca, Lavalle, Provincia de Mendoza. Las letras indican el grado de conservación de los sitios muestreados (c: control y d: degradado) asociados a 5 puestos diferentes (LP: La Primavera, LD: Las Delicias, SL: Santa Lucia, ED: El Diamante y LE: La Esperanza). El Pichón: Puesto de Guardaparques y La Majada: Pequeño asentamiento, entrada desde la ruta a los puestos muestreados. Elaborado con el *Software* QGIS (Equipo de desarrollo de QGIS, 2021. Sistema de información geográfica QGIS. Proyecto de Fundación Geoespacial de código abierto. <https://qgis.org/es/site/>) empleando capas extraídas de SIAT (2021) y aportadas por personal del LADYOT - IADIZA - CONICET (2021).

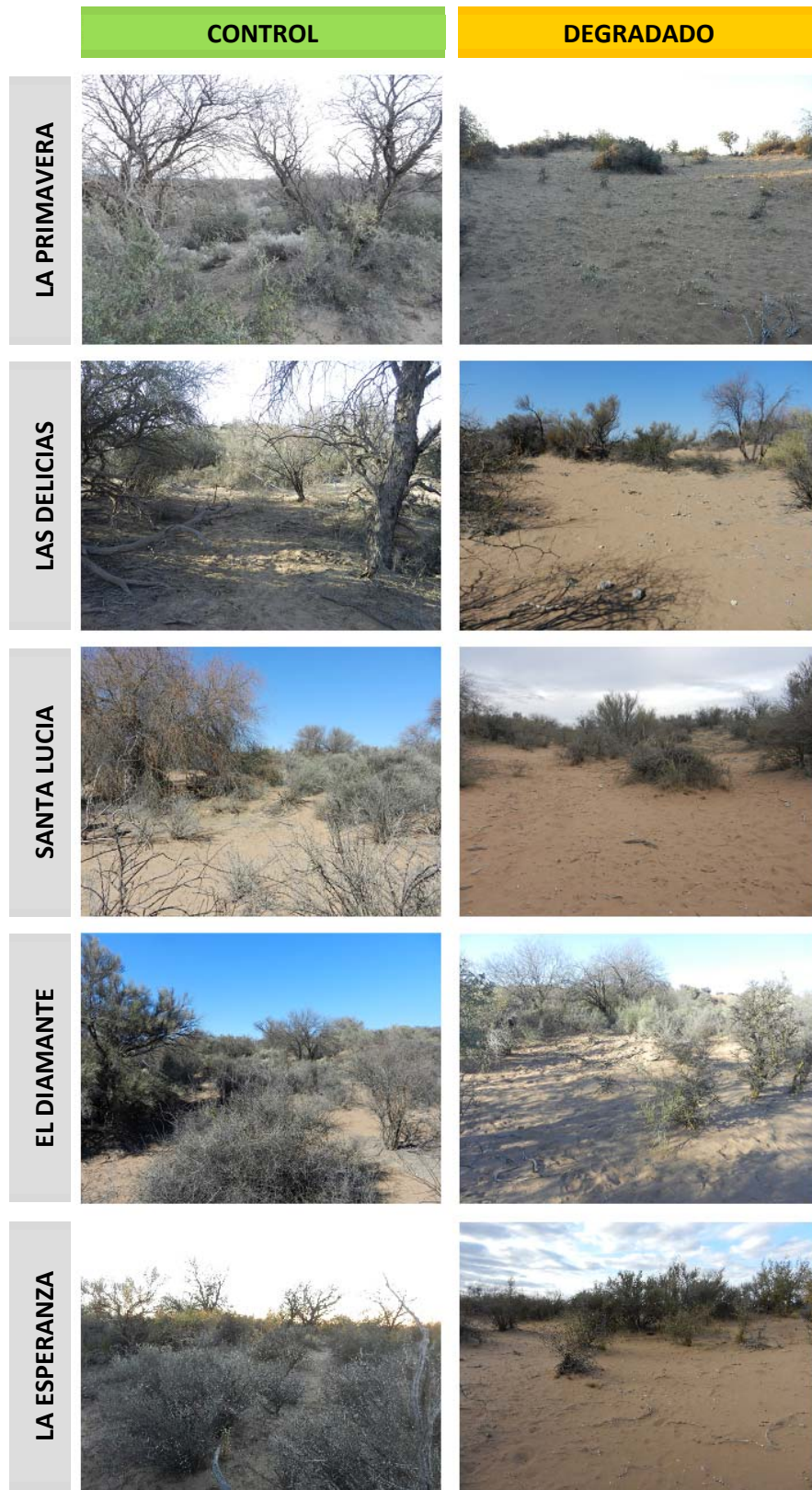


Figura 1.2: Sitios de estudio control (en buen estado de conservación) y degradados alrededor de 5 puestos diferentes dentro de o en las inmediaciones de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca, Lavalle, Provincia de Mendoza.

Vegetación y signos de uso

Determinamos la composición florística y la cobertura vegetal en cada uno de los sitios. Para ello aplicamos el método de Point-quadrat modificado, adaptado a comunidades con escasa cobertura vegetal, y predominancia de especies arbustivas (Passera *et al.* 1983). En cada sitio, trazamos 3 transectas de 50 m de largo, perpendiculares a la dirección puesto-sitio, paralelas entre sí, separadas 6 m una de otra. Tomamos datos de presencia de vegetación (a nivel de especie), hojarasca o suelo desnudo cada 0,5 m, sumando un total de 100 observaciones por transecta. Expresamos los datos de cobertura por sitio como un promedio de las tres transectas.

Por otra parte, recorrimos una transecta en franja de 6 m de ancho y 50 m de largo, abarcando una superficie de 300 m² por sitio, en torno a la transecta central (3 metros para ambos lados) observando y cuantificando la presencia de signos de uso: heces de animales domésticos (ganado caprino, vacuno y equino), cicatrices de poda y tocones.

Ambiente aéreo

Luz: Medimos la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y la ultravioleta - B (UVB). Para ello, nos situamos sobre la transecta central utilizada para medir cobertura vegetal (ver apartado “Vegetación y signos de uso”) y registramos la radiación solar cada 2,5 m, sumando un total de 20 puntos por sitio. Utilizamos una barra integradora de 1 m de largo conectada a un sensor cuántico LI-190SB (Li-Cor, Lincoln, Estados Unidos) y un sensor hemisférico Skye SKU 430 (280-315 nm) conectado a un SpectroSense2 (Skye Instruments Ltd, Powys, Reino Unido). Dispusimos la barra de forma perpendicular a la transecta en cada uno de los puntos, y luego tomamos 10 medidas puntuales sobre la barra, cada 10 cm, con el sensor de UVB. Promediamos estos 10 valores, obteniendo un valor de UVB promedio por punto. Luego promediamos los 20 puntos, obteniendo un valor promedio por sitio. Realizamos las mediciones en días completamente despejados, en un rango de tres horas alrededor del mediodía solar (Earth System Research Laboratories, 2018), analizando dos sitios por día: el control y el degradado relacionados a un mismo puesto. En días consecutivos alternamos el orden de los sitios, es decir, si un día comenzamos midiendo un sitio control y luego, el degradado, al día siguiente comenzamos con un sitio degradado y luego medimos el control.

Lluvias: Instalamos un pluviómetro en cada uno de los sitios. El mismo consistió en un tubo de PVC de 110 mm de diámetro interno, de 1 m de alto, al cual le colocamos una tapa plástica en el fondo y un embudo del mismo material en la parte superior. Lo

dispusimos en un lugar abierto, es decir, no cubierto directamente por vegetación, y enterramos 30 cm de su base. Luego colocamos un volumen fijo de aceite en cada uno (altura de 2 cm), a fin de evitar la evaporación del agua acumulada. Medimos el nivel de agua almacenado durante el período de un año (del 30/08/2018 al 15/08/2019), cada 60 días, mediante el empleo de una cinta métrica. Cabe destacar que, dado que las precipitaciones en el lugar de estudio son espacialmente heterogéneas, instalamos los pluviómetros con el fin de caracterizar todos los sitios en general y no porque esperáramos registrar diferencias en cuanto a las lluvias recibidas producidas por el estado de conservación del sitio. Ya que el agua es el factor más limitante en estos ambientes, una diferencia apreciable en la cantidad de agua recibida podría explicar diferencias de cobertura vegetal entre sitios por sí sola, sin estar asociado al grado de conservación de los mismos.

Demanda atmosférica: se cuantificó por el Déficit de Presión de Vapor (DPV), como la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (kPa), considerando que el aire en el interior de la hoja está saturado de agua y que la temperatura de la misma es igual a la medida en el aire (Ewers & Oren, 2000). Para ello, instalamos un sensor de temperatura y humedad relativa (Hygrobutton, iButton DS1923, Maxim Integrated, San José, Estados Unidos) protegido de la radiación solar directa, a 50 cm sobre la superficie del suelo en cada sitio. Programamos el sensor para que tomara mediciones en intervalos de media hora, durante un período de 2 días. Calculamos el valor máximo promedio, promediando los valores alcanzados entre las 13:30 (momento en que teníamos los sensores instalados en todos los sitios) y las 18 hs del primer día y las 10:30 y 18 hs del segundo día. Elegimos estos rangos horarios debido a que en los mismos se registraron los picos máximos diarios.

Tanto el pluviómetro como el sensor de temperatura y humedad relativa, estuvieron ubicados en el centro de la parcela delimitada por las transectas trazadas para la medición de cobertura vegetal (ver apartado “Vegetación y signos de uso”).

Ambiente edáfico

Temperatura: Colocamos un sensor de temperatura en el suelo (Thermochron iButton DS1921, Maxim Integrated, San José, Estados Unidos) enterrado a 15 cm de profundidad, adyacente al pluviómetro y al sensor de temperatura y humedad en cada uno de los sitios. Es importante destacar que colocamos el sensor a esa profundidad,

similar a la que tomamos las muestras de suelo, dado que queríamos censar la temperatura que experimentarían las raíces de un plantín trasplantado durante un plan de revegetación. En este sentido, entre la parte superficial y los 50 cm de profundidad del suelo es la sección donde las plantas más interactúan con el sustrato, dado que se da el mejor desarrollo de las raíces finas en este ambiente (Aranibar *et al.* 2011; Guevara *et al.* 2018). Además, tuvimos en cuenta que, al tratarse de arena, la capa superficial del suelo es muy dinámica, dado que el sustrato es fácilmente movido por las lluvias y los vientos, por lo cual si lo colocábamos a una altura más superficial corríamos el riesgo de que el sensor quedara expuesto, a la intemperie. Programamos el sensor para que tomara mediciones en intervalos de media hora durante un período de 2 días y realizamos las mediciones en todos los sitios de forma simultánea.

Empleando como referencia la transecta central utilizada para la determinación de cobertura vegetal (ver apartado “Vegetación y signos de uso”), tomamos muestras de suelo a 15-25 cm de profundidad, cada 5 m. De esta manera sumamos un total de 10 muestras por sitio, con las cuales realizamos las determinaciones de pH, conductividad eléctrica, cloruros, porcentaje de humedad, materia orgánica, textura y nutrientes, que se indican a continuación.

pH y conductividad eléctrica (CE): Colocamos 25 g de suelo en 50 g de agua destilada y agitamos por 30 min. Luego filtramos, y sobre la fase líquida realizamos las mediciones de pH y conductividad eléctrica empleando un sensor UP-25 (Denver Instrument, Nueva York, Estados Unidos) y un conductímetro LF 91 (WTW, Weilheim, Alemania).

Cloruros: La distribución de cloruros en el suelo se utiliza como indicador del transporte de agua, particularmente en sistemas áridos y semiáridos (Herczeg & Leaney 2011). En sistemas desérticos, bajas reservas de cloruro en el suelo indican bajas tasas de absorción de agua por parte de la vegetación y drenaje profundo de la misma (Scanlon *et al.* 2006). Determinamos la concentración de cloruros en la muestra mediante el método argentométrico. El mismo consistió en la titulación de una solución acuosa, obtenida a través de la agitación de sustrato en agua destilada, con una solución de nitrato de plata.

Humedad: Para la determinación del porcentaje de humedad retenida en el suelo, fue necesario el pesaje inmediato de las muestras a campo. Para ello tomamos un grupo de sub-muestras de aproximadamente 100 g de suelo, las cuales colocamos en bolsas

cerradas herméticamente y las pesamos a campo utilizando una balanza portátil de 3 dígitos (Scout SPX223, Ohaus Corporation, Parsippany, Estados Unidos). Luego, las secamos en estufa a 105 °C por 48 hs, y determinamos el porcentaje de humedad por el método gravimétrico.

Materia orgánica (MO): Determinamos el porcentaje de materia orgánica por medio del método de combustión seca (Davies, 1974). El mismo consistió en la obtención del peso seco de una muestra de suelo y la posterior ignición de la materia orgánica en mufla a 430 °C por 2 horas. Luego, calculamos la cantidad de materia orgánica por medio del método gravimétrico utilizando una balanza de alta precisión (Pioneer™ InCal PA214, Ohaus Corporation, Parsippany, Estados Unidos).

Textura: Obtuvimos una muestra única de 100 g para cada sitio, a partir de la mezcla de 10 g de cada una de las muestras tomadas. Eliminamos los restos de materia vegetal por medio del tamizado de la muestra con una malla de 2 mm de poro. Luego, determinamos el tamaño de las partículas de suelo por medio de un tamizado mecánico en seco (American Society for Testing and Materials, 1993). Es decir, colocamos la muestra preparada en el tamiz superior de una batería de 5 tamices, de apertura de malla decreciente. Colocamos los tamices en un agitador mecánico y los hicimos vibrar por 5 minutos. Luego pesamos en balanza de alta precisión (Pioneer™ InCal PA214, Ohaus Corporation, Parsippany, Estados Unidos) cada una de las fracciones de la muestra inicial retenidas en los diferentes tamices. Cuantificamos la muestra en diferentes clases de arena, según la apertura de la malla del tamiz en que había quedado retenida la fracción: muy gruesa (1,05 mm), gruesa (0,50 mm), mediana (0,25 mm), fina (0,125 mm) y muy fina (0,063 mm), y la fracción fina correspondiente a limo y arcilla, con tamaño de grano menor a 0,063 mm.

Nutrientes: Calculamos el nitrógeno total por medio del método Kjeldahl (Pearcy *et al.* 1989), consistente en la digestión de la muestra en medio ácido, su posterior destilación y titulación de la solución resultante. Luego calculamos la concentración de nitratos y fosfatos por espectrofotometría. Los nitratos se estimaron mediante el método del cadmio esponjoso (Jones 1984) y los fosfatos, por extracción carbónica siguiendo la técnica de Arizona (Mc George 1939).

Repetimos los protocolos para cada una de las muestras obtenidas. Expresamos el resultado por sitio como un promedio de las 10 muestras por sitio. Todas las mediciones a campo anteriormente descriptas y la toma de muestras se llevaron a cabo entre el 27 y

el 31/08/2018. Cabe destacar que, debido a la gran heterogeneidad espacial y temporal que presentan las variables medidas en el sitio de estudio, en especial las relacionadas al ambiente edáfico y de cobertura, decidimos llevar a cabo las determinaciones en invierno. Esta decisión se debió a que es la estación del año más estable en cuanto a las variables consideradas, dado que las precipitaciones registradas son casi nulas y la mayor parte de la vegetación no se encuentra en activo crecimiento. Esto nos permitió disminuir la heterogeneidad en las determinaciones realizadas tanto intra como inter-sitio. Es por ello que los valores de radiación y demanda evaporativa, si bien son adecuados para describir las diferencias entre tratamientos control-degradado en un momento dado, no cuantifican los valores máximos de estas variables alcanzados en verano, que es el momento de mayor estrés abiótico. En las figuras suplementarias del anexo A1.1 y A1.2 mostramos valores de PAR y DPV registrados por nuestro grupo en estudios previos, entre los meses de octubre de 2007 y abril de 2008 (datos no publicados).

Análisis estadísticos

Analizamos los datos a través de su ajuste a Modelos Lineales Generalizados (GLM, del inglés *Generalized Linear Models*), considerando a los sitios (control y degradado) como factores fijos y a los puestos como factor aleatorio. Para analizar el contenido de humedad en suelo, materia orgánica y porcentajes de cobertura utilizamos una distribución de errores binomial con función de enlace *logit*, observamos la vida o muerte de los individuos (variable binaria) en el caso de la sobrevida y tomamos como variable respuesta el porcentaje obtenido de la variable en el resto de los casos. Para el número de especies y signos (conteos) utilizamos una distribución de errores del tipo *Poisson* con función de enlace logaritmo natural y consideramos como variable respuesta el número de especies o signos relevados. Para el resto de las mediciones (variables continuas), utilizamos una distribución de errores gaussiana con función de enlace identidad y consideramos como variable respuesta el valor obtenido para cada atributo. En los modelos seleccionados, testeamos la homocedasticidad y la normalidad de los residuos por evaluación visual de los gráficos. Consideramos el valor convencional de probabilidad $p < 0,05$ para determinar la presencia de diferencias significativas.

Con el fin de poder realizar los análisis multivariados, imputamos los datos faltantes de lluvia y DPV (0,87 % del total de los datos). Realizamos dos Análisis de Componentes

Principales (PCA, del inglés *Principal Component Analysis*). El primero, con el fin de estudiar la relación entre todas las variables medidas y el estado de conservación de los sitios, por lo cual consideramos como variables las mediciones de cobertura de vegetación, hojarasca y suelo desnudo, el número de especies relevadas, los signos de uso y todas las mediciones relacionadas con los ambientes edáfico y aéreo realizadas en cada uno de los sitios de estudio. El segundo análisis tuvo como fin estudiar la relación entre la vegetación presente, es decir, tanto composición florística y cobertura vegetal, con el estado de conservación de los sitios, por lo cual consideramos como variables a las mediciones de cobertura de cada una de las especies vegetales, hojarasca y suelo desnudo relevadas en cada uno de los sitios de estudio. Utilizamos el software estadístico INFOSTAT, versión 2018b (Grupo InfoStat, Córdoba, Argentina) y su interfaz con R (R versión 3.6.1 software, R Core Team, Vienna, Austria).

RESULTADOS

Vegetación y signos de uso

Los sitios control y los degradados, tal como esperábamos, difirieron significativamente en cuanto a la cobertura vegetal. Por otra parte, también difirieron en algunos aspectos de la composición florística y en la cantidad de signos de uso identificados (Tabla 1.1). Observamos una cobertura vegetal en promedio 20,2 % más alta en los sitios control que en los sitios degradados. Lo mismo ocurrió con la cobertura de especies leñosas (árboles y arbustos), que fue en promedio 22,71 % más alta en los sitios control que en los degradados. El porcentaje de suelo desnudo y la cobertura de especies herbáceas fue mayor en los sitios degradados. Sin embargo, la cobertura relativa de cada forma de vida, es decir árboles, arbustos y herbáceas, en función de la cobertura vegetal total no varió entre sitios, como tampoco lo hizo la cobertura neta de hojarasca. El estrato herbáceo estuvo compuesto en su totalidad de gramíneas, y su cobertura fue baja en ambos tipos de sitios, sin embargo, los sitios degradados presentaron una cobertura en promedio 1,92 % mayor en este estrato con respecto a los sitios control (Tabla 1.1). Del total de las especies muestreadas, la mayoría fueron relevadas en ambos tipos de sitios, con la excepción de *Atriplex lampa*, *Senna aphylla*, *Leptochloa crinita* y *Setaria leucopila* que sólo fueron muestreadas en sitios control, y de *Larrea divaricata*, *Mulgoraea aspera* y *Panicum urvilleanum*, que sólo se observaron en sitios degradados

Tabla 1.1: Cobertura vegetal, composición florística, número de especies relevadas y signos de uso en sitios control (C) y degradados (D) de los diferentes puestos estudiados. La cobertura vegetal se expresa en frecuencia porcentual, los valores indican la media de las tres transectas ± SEM. El número de especies relevadas y los signos se expresan en números absolutos por sitio, en el caso de estos últimos relevados en una superficie de 300 m². Los valores de *p* reportados resultan de un ajuste de los datos a un GLM con $\alpha = 0,05$.

Puesto Sitio	La Primavera		Las Delicias		Santa Lucía		El Diamante		La Esperanza		Estadística	
	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D	<i>p</i>	Comp.
Suelo desnudo	42,57 ± 6,74	66,01 ± 4,44	19,80 ± 5,51	59,74 ± 7,15	21,78 ± 4,12	47,52 ± 3,02	40,92 ± 7,19	54,13 ± 7,24	40,26 ± 5,12	51,49 ± 9,20	<i>p</i> < 0,0001	C < D
Hojarasca	8,58 ± 0,66	7,92 ± 0,57	13,53 ± 3,89	5,61 ± 0,33	8,91 ± 2,49	5,61 ± 1,32	9,24 ± 2,16	5,61 ± 1,65	8,25 ± 1,75	14,19 ± 3,63	0,230	C = D
Cobertura vegetal	48,84 ± 7,37	26,07 ± 4,33	63,67 ± 8,03	34,65 ± 6,95	69,31 ± 4,00	46,86 ± 3,68	49,83 ± 9,29	40,26 ± 6,89	51,49 ± 3,48	34,32 ± 6,06	<i>p</i> < 0,0001	C > D
Cobertura leñosas	48,51 ± 7,14	21,45 ± 4,93	66,67 ± 8,03	29,04 ± 8,27	69,31 ± 4,00	46,86 ± 3,68	49,83 ± 9,29	40,26 ± 6,89	50,83 ± 3,63	33,99 ± 5,75	<i>p</i> < 0,0001	C > D
Cobertura árboles	25,41 ± 9,74	14,19 ± 2,38	61,06 ± 8,86	12,56 ± 3,68	24,09 ± 10,94	34,65 ± 3,18	33,33 ± 2,58	22,77 ± 7,30	23,76 ± 6,02	21,78 ± 1,51	0,034	C > D
<i>Bulnesia retama</i>	2,31 ± 2,31	3,30 ± 1,75	11,22 ± 9,31	7,92 ± 4,68	7,92 ± 4,00	7,26 ± 3,89	9,90 ± 0,99	11,55 ± 5,64	8,91 ± 0,57	6,93 ± 2,62		
<i>Geoffrea decorticans</i>	12,54 ± 2,38	7,26 ± 1,19				8,25 ± 0,87	0,33 ± 0,33		3,96 ± 2,06	7,26 ± 2,58		
<i>Prosopis flexuosa</i>	10,56 ± 8,66	3,63 ± 2,31	44,55 ± 5,14	4,62 ± 1,19	16,17 ± 7,44	19,14 ± 1,84	23,10 ± 2,16	11,22 ± 2,16	10,89 ± 3,75	7,59 ± 2,16		
Cobertura arbustos	32,67 ± 2,62	8,91 ± 2,97	31,35 ± 12,45	20,79 ± 8,93	53,47 ± 7,92	17,82 ± 0,57	26,73 ± 11,03	24,75 ± 8,30	29,04 ± 1,19	12,87 ± 4,68	0,001	C > D
<i>Atamisquea emarginata</i>	2,31 ± 1,32		17,16 ± 4,06		2,97 ± 0,99	0,66 ± 0,66	6,27 ± 4,44	0,99 ± 0,99	0,33 ± 0,33	3,30 ± 3,30		
<i>Atriplex lampa</i>	4,95 ± 0,99				5,28 ± 2,70				0,66 ± 0,66			
<i>Bougainvillea spinosa</i>	1,65 ± 0,87	0,33 ± 0,33		3,63 ± 2,01	2,64 ± 1,44	2,31 ± 1,44	4,29 ± 2,31	6,93 ± 2,49	4,62 ± 1,32			
<i>Larrea divaricata</i>		2,97 ± 2,97		1,35 ± 1,30				3,96 ± 2,49		9,24 ± 2,88		
<i>Lycium tenuispinosum</i>	12,21 ± 4,93	2,31 ± 2,31	14,19 ± 8,43	1,65 ± 1,65	13,53 ± 0,87	8,58 ± 1,65	4,62 ± 1,65	6,27 ± 2,31	4,62 ± 3,15	0,30 ± 0,30		
<i>Mulguraea aspera</i>		1,32 ± 0,87		3,63 ± 3,15				2,64 ± 1,32				
<i>Senna aphylla</i>	0,99 ± 0,57									1,65 ± 1,65		
<i>Suaeda divaricata</i>	1,65 ± 0,66				6,93 ± 1,71	0,99 ± 0,57				2,31 ± 1,44		
<i>Trichomania usillo</i>	8,91 ± 1,51	1,98 ± 1,51		10,23 ± 3,81	22,11 ± 5,43	4,30 ± 2,30	11,55 ± 3,45	3,96 ± 3,96	14,85 ± 2,62			
Cobertura herbáceas	0,33 ± 0,33	4,62 ± 1,19		5,61 ± 1,75	0,33 ± 0,33			0,66 ± 0,66	2,97 ± 1,14	2,31 ± 1,84	0,021	C < D
<i>Aristida mendocina</i>								0,66 ± 0,66	2,31 ± 0,66	2,31 ± 1,84		
<i>Leptochloa crinita</i>					0,33 ± 0,33				0,66 ± 0,66			
<i>Panicum urvilleanum</i>		4,62 ± 1,19		5,61 ± 1,75								
<i>Setaria leucopila</i>	0,33 ± 0,33											
Especies relevadas	11	9	4	8	9	8	7	9	12	7	0,801	C = D
Signos												
Heces totales	7	21	9	17	6	17	6	13	13	15	0,011	C < D
Caprino	1	5	0	2	0	5	0	2	3	2		
Vacuno	4	11	0	10	3	4	4	3	5	4		
Equino	2	5	9	5	3	8	2	8	5	9		

Tabla 1.2: Características del ambiente aéreo y edáfico en cada sitio control (C) y degradados (D) de los diferentes puestos estudiados. Los valores indican la media \pm SEM, menos en el caso de las lluvias, temperatura máxima y mínima y textura del suelo que se expresan en números absolutos por sitio. Los valores de *p* reportados resultan de un ajuste de los datos a un GLM con $\alpha = 0,05$. El sitio degradado del puesto Las Delicias no registra valores de DPV, así como el sitio degradado del puesto Santa Lucía no registra valores de lluvias, por inconvenientes con el instrumental de medición.

Puesto	La Primavera		Las Delicias		Santa Lucía		El Diamante		La Esperanza		Estadística	
Sitio	C	D	C	D	C	D	C	D	C	D	<i>p</i>	Comp.
Ambiente aéreo												
PAR ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	969 \pm 64	1298 \pm 35	496 \pm 76	1246 \pm 43	962 \pm 68	1099 \pm 81	931 \pm 91	1052 \pm 89	955 \pm 90	974 \pm 76	< 0,0001	C < D
UVB (watts)	1,19 \pm 0,06	1,68 \pm 0,05	0,72 \pm 0,19	1,28 \pm 0,04	0,91 \pm 0,05	0,98 \pm 0,07	1,15 \pm 0,11	1,29 \pm 0,07	1,06 \pm 0,08	1,37 \pm 0,06	< 0,0001	C < D
Lluvias (mm)	228	227	180	238	159	-	158	116	308	282	0,996	C = D
DPV (kPa)												
Máximo promedio	2,7 \pm 0,3	3,0 \pm 0,3	2,0 \pm 0,2	-	2,5 \pm 0,2	2,6 \pm 0,3	2,5 \pm 0,3	3,2 \pm 0,2	2,2 \pm 0,2	2,8 \pm 0,3	< 0,0001	C < D
Promedio	1,4 \pm 0,1	1,4 \pm 0,1	1,2 \pm 0,1	-	1,3 \pm 0,1	1,3 \pm 0,1	1,3 \pm 0,1	1,5 \pm 0,1	1,2 \pm 0,1	1,4 \pm 0,1	0,345	C = D
Ambiente edáfico												
<i>Temperatura (°C)</i>												
Media	15,4 \pm 0,3	17,6 \pm 0,3	14,1 \pm 0,3	16,1 \pm 0,5	14,9 \pm 0,4	17,1 \pm 0,5	17,2 \pm 0,6	19,0 \pm 0,4	15,3 \pm 0,4	16,6 \pm 0,3	< 0,0001	C < D
Máxima	20,7	22,2	19,7	24,8	21,7	25,0	27,0	26,5	22,4	22,0	0,171	C = D
Mínima	10,8	13,6	9,0	9,1	8,7	10,5	9,5	13,1	8,2	11,4	0,021	C < D
pH (-)	7,96 \pm 0,13	8,07 \pm 0,12	8,21 \pm 0,08	7,88 \pm 0,10	8,05 \pm 0,21	8,00 \pm 0,11	7,94 \pm 0,12	7,63 \pm 0,09	7,57 \pm 0,09	7,85 \pm 0,08	0,426	C = D
CE (uS/cm)	226 \pm 42	113 \pm 10	227 \pm 20	125 \pm 11	206 \pm 26	177 \pm 20	232 \pm 65	170 \pm 19	176 \pm 14	112 \pm 11	< 0,0001	C > D
Cloruros ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	42,8 \pm 2,2	39,0 \pm 3,4	56,6 \pm 6,8	45,6 \pm 3,2	45,8 \pm 5,6	44,4 \pm 4,2	49,0 \pm 12,2	37,4 \pm 2,2	40,0 \pm 1,6	36,4 \pm 2,4	0,045	C > D
Humedad (%)	1,19 \pm 0,09	1,62 \pm 0,23	1,46 \pm 0,15	0,86 \pm 0,06	1,64 \pm 0,16	1,48 \pm 0,07	1,65 \pm 0,15	1,10 \pm 0,09	1,27 \pm 0,06	1,50 \pm 0,18	0,156	C = D
Materia orgánica (%)	0,64 \pm 0,05	0,47 \pm 0,03	0,94 \pm 0,10	0,59 \pm 0,04	0,72 \pm 0,08	0,73 \pm 0,07	0,92 \pm 0,08	0,63 \pm 0,06	0,69 \pm 0,05	0,54 \pm 0,03	< 0,0001	C > D
<i>Textura (%)</i>												
Arena fina	61,74	71,14	52,65	72,01	48,55	58,47	49,41	61,29	51,88	70,54	0,003	C < D
Arena muy fina	22,21	12,30	23,44	18,41	30,59	24,23	25,88	14,16	28,45	20,39	0,002	C > D
Limo y arcilla	10,52	2,95	16,60	3,02	14,45	11,84	14,69	6,48	11,26	5,37	0,013	C > D
<i>Nutrientes ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)</i>												
Nitrógeno total	202 \pm 21	95 \pm 15	277 \pm 21	129 \pm 15	182 \pm 19	207 \pm 46	255 \pm 25	174 \pm 31	174 \pm 19	101 \pm 10	< 0,0001	C > D
Nitratos	6,0 \pm 1,3	3,6 \pm 0,5	17,4 \pm 1,9	7,7 \pm 2,4	9,4 \pm 3,6	8,0 \pm 2,6	15,3 \pm 6,2	3,4 \pm 0,9	3,9 \pm 1,1	4,6 \pm 0,9	0,005	C > D
Fosfatos	7,2 \pm 2,1	4,8 \pm 1,4	24,1 \pm 2,8	3,0 \pm 0,7	18,4 \pm 1,6	12,5 \pm 1,6	13,7 \pm 2,3	8,0 \pm 1,7	8,9 \pm 1,6	6,8 \pm 1,6	< 0,0001	C > D

(Tabla 1.1). Es decir, la composición florística varió entre sitios control y degradados, si bien no detectamos diferencias estadísticamente significativas en el número de especies relevadas. En cuanto a los signos de uso, detectamos heces de animales domésticos en todos los sitios. Sin embargo, su abundancia fue estadísticamente mayor en sitios degradados que en los sitios control. No observamos cicatrices de poda ni tocones en ninguno de los sitios muestreados.

Ambiente aéreo

Ambos tipos de sitios difirieron significativamente en cuanto a la calidad e intensidad de luz recibida. Los sitios degradados presentaron mayores niveles tanto de PAR (en promedio, 31,43 % más altos) como de UVB (en promedio, 31,21 % más altos) que los sitios control (Tabla 1.2). Las precipitaciones anuales entre sitios asociados a un mismo puesto variaron entre 1 y 58 mm, sin embargo, no observamos diferencias estadísticamente significativas entre sitios degradados y control. Por otra parte, observamos que la diferencia de DPV entre sitios fue más grande en los rangos horarios de mayor demanda atmosférica (Figura 1.3). Promediando estos valores, obtuvimos que los sitios degradados presentaron mayores niveles de DPV máximo promedio que los sitios control (entre 4 y 28 % más altos), si bien el DPV promedio, considerando todo el período de tiempo analizado, no varió entre sitios (Tabla 1.2). Cabe aclarar que el sitio degradado de Las Delicias no registra valores de DPV, así como el sitio degradado de Santa Lucia no registra valores asociados a lluvias debido a que tuvimos inconvenientes con los instrumentos de medición.

Ambiente edáfico

Registramos diferentes temperaturas del suelo en sitios control y degradados. En la Figura 1.4 podemos ver la temperatura en función del tiempo a lo largo de dos días consecutivos. En general, las temperaturas fueron mayores en los sitios degradados que en los sitios control durante el período de tiempo considerado. Esto se vio reflejado en las temperaturas media y mínima, que fueron mayores en los sitios degradados que en los sitios control. Sin embargo, no obtuvimos diferencias estadísticamente significativas en cuanto a las temperaturas máximas registradas en ambos sitios (Tabla 1.2).

La concentración de sales, cloruros y nutrientes, así como la proporción de materia orgánica en suelo se vio afectada por el grado de conservación del sitio (Tabla 1.2). La

concentración de sales del suelo de los ambientes control, indicada como la CE, fue, en promedio, un 35 % mayor a la de los ambientes degradados. Asimismo, la concentración de cloruros fue un 14 % menor en estos últimos. Por otra parte, si bien el porcentaje de MO fue bajo en todos los sitios (entre 0,47 y 0,94 %), los sitios control presentaron mayores proporciones de MO así como de nutrientes (nitrógeno total,

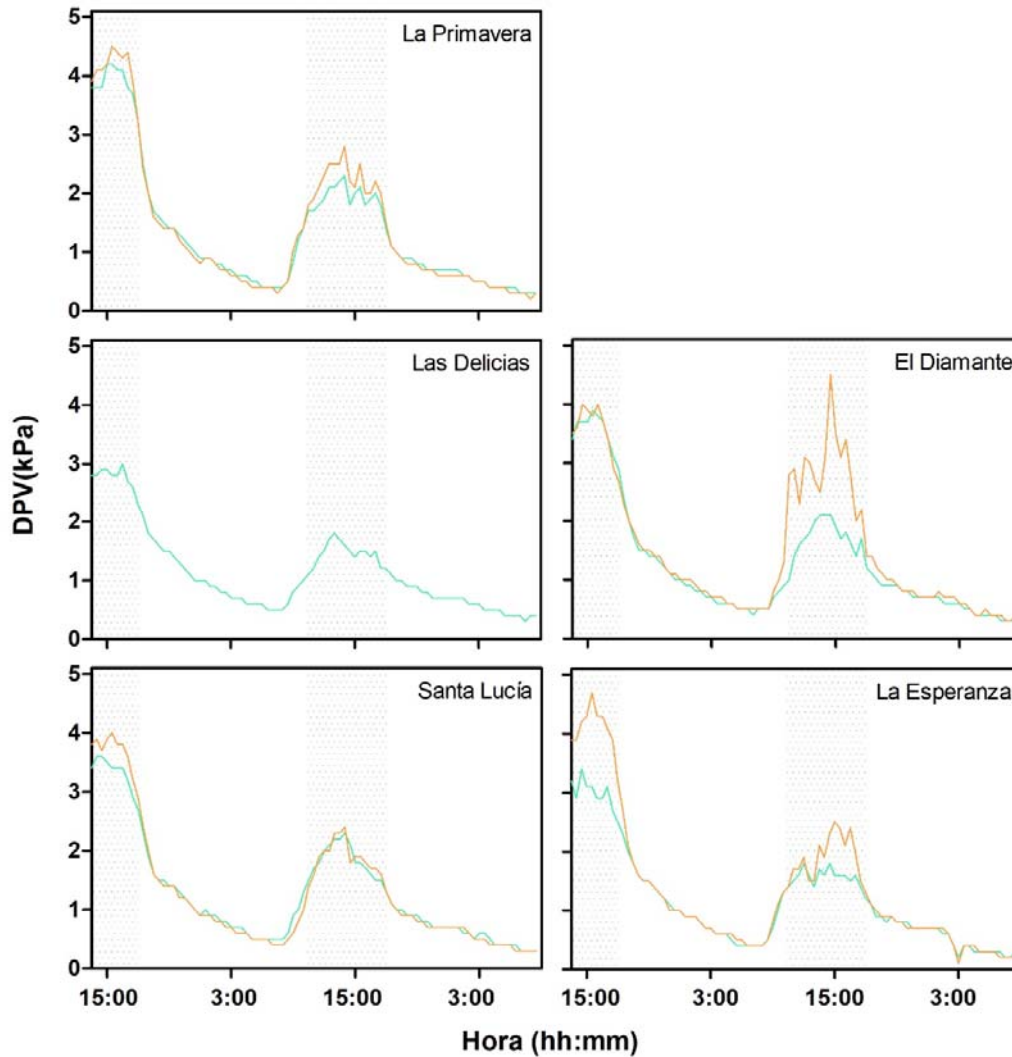


Figura 1.3: Déficit de Presión de Vapor (DPV) medido durante dos días en sitios control (línea verde) y degradados (línea naranja) asociados a 5 puestos diferentes ubicados dentro o alrededor de la Reserva Telteca, Pcia. de Mendoza. Las mediciones van desde las 13:30 hs del 29/08 hasta las 8:30hs del 31/08. La zona sombreada indica los valores que empleamos para calcular el DPV máximo. El puesto Las Delicias no posee valores asociados al sitio degradado por inconvenientes con el instrumental de medición.

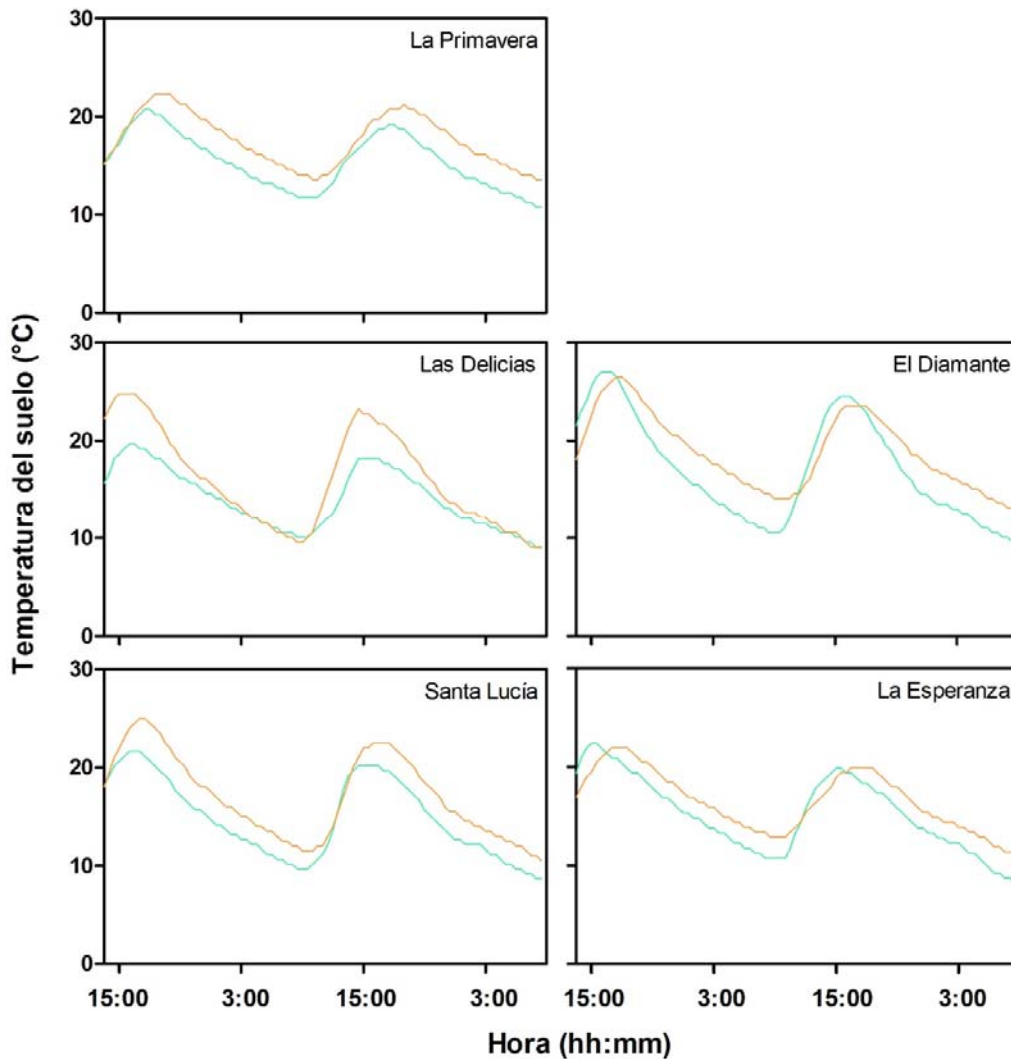


Figura 1.4: Temperatura del suelo a través del tiempo medida en sitios control (línea verde) y degradados (línea naranja) asociados a 5 puestos diferentes ubicados dentro o alrededor de la Reserva. Las mediciones van desde las 13:30hs del 29/08 hasta las 8:30hs del 31/08.

nitratos y fosfatos), que los sitios degradados. La humedad del suelo fue muy baja (entre 0,86 y 1,65 %) y el pH fue alcalino (entre 7,57 y 8,21) en todos los sitios.

En cuanto a la textura del suelo a la profundidad medida (entre 15 y 20 cm de profundidad), la misma también se vio afectada según el grado de conservación del sitio. Los sitios control presentaron una mayor proporción de partículas de tamaño pequeño, es decir, de arena fina, limo y arcilla, que los degradados (Tabla 1.2).

Relaciones entre las variables medidas y la degradación del sitio

Los dos primeros componentes principales del PCA de las variables correspondientes al ambiente aéreo, el ambiente edáfico y las medidas resumen de cobertura y signos de uso, explicaron el 67,2 % de la varianza total de los datos (Figura 1.5). Si observamos el espacio de los sitios (Figura 1.5 a) podemos ver que el CP1, que explica el 55,6 % de la varianza total de los datos, separa a los sitios en dos grandes grupos: a la izquierda los sitios control y a la derecha, los degradados. Sin embargo, esta segregación no es absoluta, dado que el sitio degradado correspondiente al puesto Santa Lucía se superpone, en la zona central del eje, con los sitios control de los puestos La Primavera y La Esperanza (Figura 1.5 a). El CP2 explica el 11,6 % de la varianza total de los datos, sin embargo, no separa a los sitios en grupos diferentes. Si observamos el espacio de las variables (Figura 1.5 b), podemos ver que los sitios control están asociados a mayores niveles de materia orgánica, nutrientes (nitrógeno total, nitratos y fosfatos), sales (expresado como CE) y cloruros en suelo, así como a una textura más fina del mismo (mayor proporción de limo y arcillas y arena muy fina) y mayor porcentaje de humedad. Asimismo, presentan una alta cobertura vegetal. En cambio, los sitios degradados están asociados a una alta proporción de suelo desnudo, condiciones atmosféricas estresantes (alto DPV y altas radiaciones PAR y UVB), una mayor temperatura del suelo, así como una textura más gruesa del mismo (mayor proporción de arena fina vs arena muy fina y limo y arcillas) y un mayor número de heces de ganado caprino y vacuno. La proporción de hojarasca, el número de especies relevadas, el pH y el número de heces de ganado equino no influyen notablemente en la separación de grupos de sitios.

Si observamos el PCA que relaciona la cobertura de las diferentes especies relevadas con los sitios muestreados, podemos ver que los dos primeros componentes principales explican, en conjunto, el 50,6 % de la varianza total de los datos (Figura 1.6). Al igual que el PCA anterior, en el espacio de los sitios (Figura 1.6 a), el CP1 separa a los sitios control de los sitios degradados, habiendo una superposición parcial de ambos en la parte central del componente. Por otra parte, el CP2, que explica el 21,9 % de la varianza total de los datos, separa a los sitios control en dos grupos: por un lado, los correspondientes a los puestos Las Delicias y El Diamante y por otro, los de los puestos Santa Lucía, La Primavera y La Esperanza. Además, podemos ver que los sitios degradados fueron más homogéneos entre sí en cuanto a la composición florística y cobertura vegetal presentada, lo cual se denota en una menor dispersión de los puntos

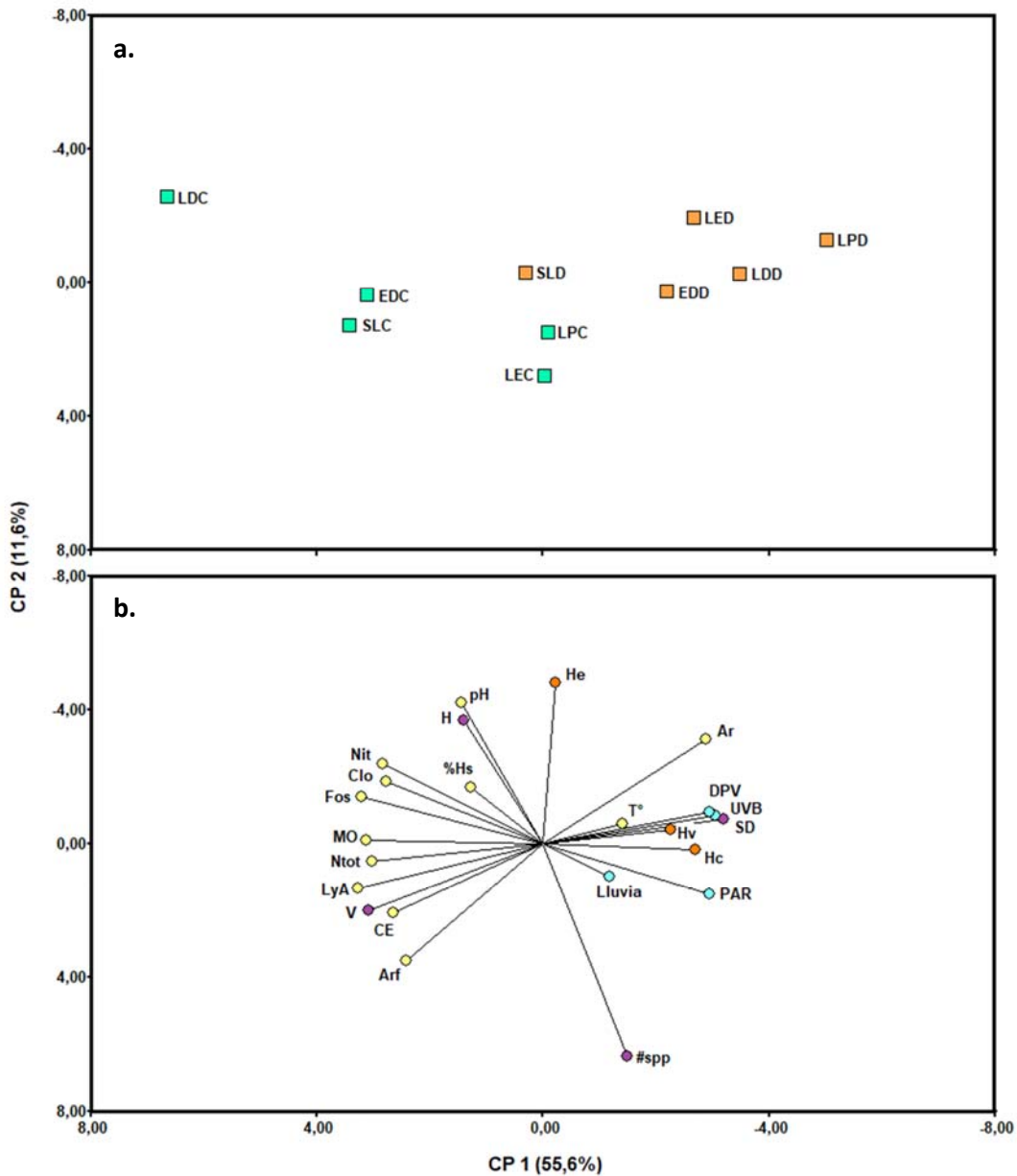


Figura 1.5: *Biplot* del Análisis de Componentes Principales (PCA, del inglés *Principal Component Analysis*) de variables edáficas y atmosféricas. (a) Representación del espacio de los sitios. Las letras indican el puesto LP: La Primavera, LD: Las Delicias, SL: Santa Lucía, ED: El Diamante y LE: La Esperanza, seguido del tipo de sitio C: Control (cuadrados verdes) y D: Degradado (cuadrados naranjas). (b) Representación del espacio de las variables. Los colores indican grupos de variables. Violeta: Cobertura (SD: Suelo Desnudo, H: Hojarasca, V: Cobertura Vegetal, #spp: Número de Especies relevadas), Naranja: Signos de uso (Hc: Heces ganado Caprino, Hv: Heces ganado Vacuno, He: Heces ganado Equino), Celeste: Ambiente aéreo (PAR: Radiación fotosintéticamente activa, UVB: Luz Ultravioleta - B, Lluvias y DPV: Deficit de Presión de Vapor máximo promedio) y Amarillo: Ambiente edáfico (T°: Temperatura media, pH, CE: Conductividad Eléctrica, Clo: Cloruros, %Hs: Porcentaje de Humedad del suelo, MO: Materia Orgánica, Ar: Arena fina, Arf: Arena muy fina, LyA: Limo y Arcilla, Ntot: Nitrógeno Total, Nit: Nitratos, Fos: Fosfatos). Mediante el análisis estadístico graficamos ambos espacios simultáneamente, sin embargo, los presentamos por separado para una mejor interpretación de los mismos.

con respecto a los sitios control (Figura 1.6 a). Si observamos el espacio de las variables (Figura 1.6 b), vemos que los sitios degradados se asocian a una mayor proporción de suelo desnudo, así como de cobertura de dos arbustos, *Larrea divaricata* y *Mulgoraea aspera*, y una gramínea, *Panicum urvilleanum*. Como mencionamos anteriormente, en el apartado de “Vegetación y signos de uso”, estas tres especies vegetales sólo fueron relevadas en sitios degradados. Mientras, los sitios control se asocian principalmente, a una mayor cobertura de cinco especies arbustivas: *Lycium tenuispinosum*, *Suaeda divaricata*, *Atriplex lampa*, *Atamisquea emarginata* y *Trichomania usillo*, una arbórea, *Prosopis flexuosa*, y una herbácea, *Leptochloa crinita*, así como a una mayor proporción de hojarasca. Asimismo, los sitios control de los puestos Las Delicias y El Diamante, se diferencian del resto de los puestos, por presentar mayor proporción de hojarasca y cobertura de dos especies arbóreas: *Bulnesia retama* y *Prosopis flexuosa* y una especie arbustiva, *Atamisquea emarginata*, la cual suele crecer asociada a *P. flexuosa*. En contraposición, los sitios control de los puestos Santa Lucía, La Primavera y La Esperanza, presentan una mayor cobertura de especies arbustivas: *Suaeda divaricata*, *Atriplex lampa*, *Trichomania usillo* y *Senna aphylla* y de herbáceas: *Leptochloa crinita* y *Setaria leucopila*.

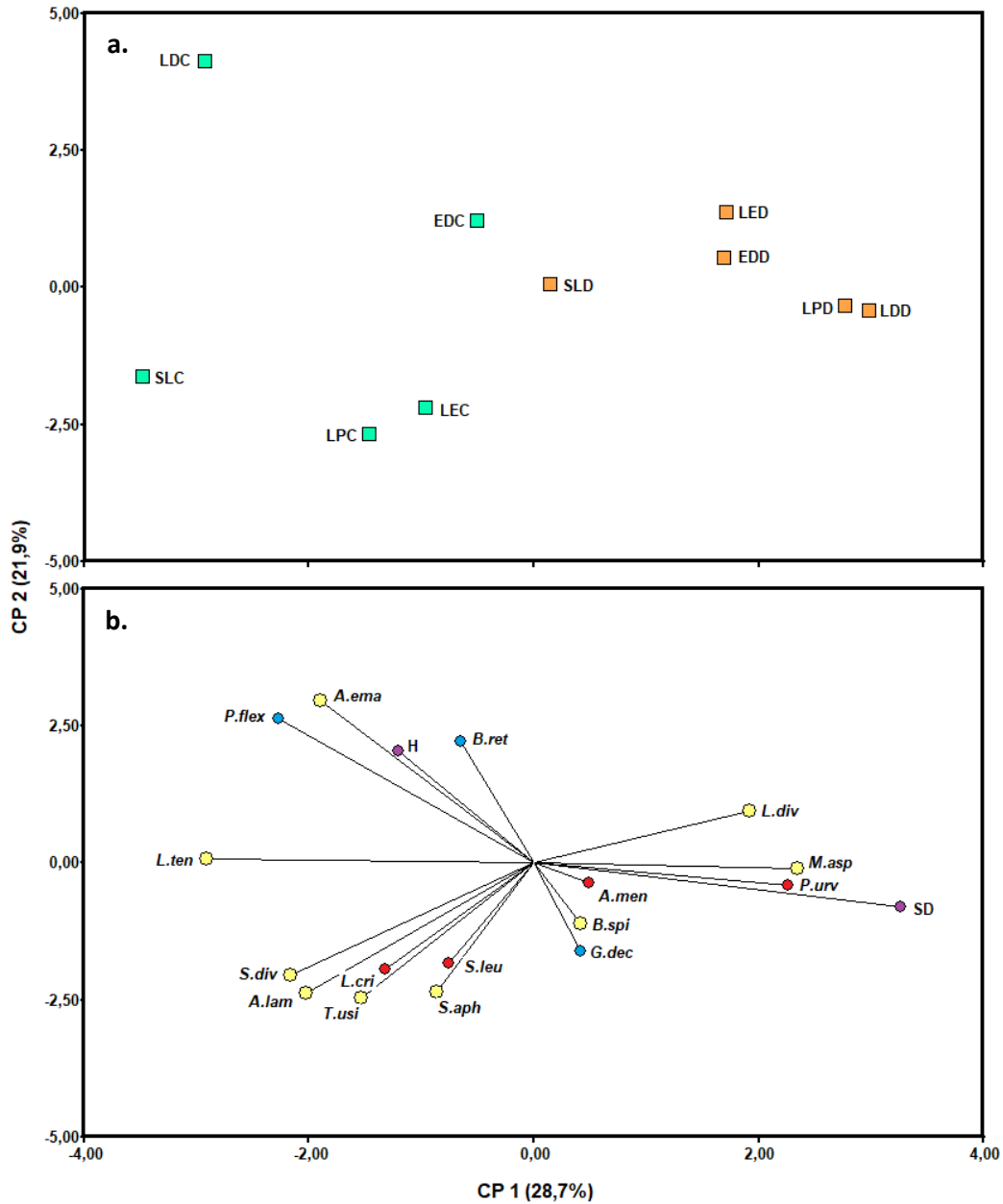


Figura 1.6: Biplot del Análisis de Componentes Principales (PCA, del inglés *Principal Component Analysis*) de cobertura vegetal. (a) Representación del espacio de los sitios. Las letras indican el puesto LP: La Primavera, LD: Las Delicias, SL: Santa Lucia, ED: El Diamante y LE: La Esperanza, seguido del tipo de sitio C: Control (cuadrados verdes) y D: Degradado (cuadrados naranjas). (b) Representación del espacio de las variables. Los colores indican grupos de variables. Violeta: SD: Suelo Desnudo, H: Hojarasca, Azul: Especies arbóreas (B.ret: *Bulnesia retama*, G.dec: *Geoffrea decorticans*, P.flex: *Prosopis flexuosa*), Amarillo: Especies arbustivas (A.ema: *Atamisquea emarginata*, A.lam: *Atriplex lampa*, B.spi: *Boungainvillea spinosa*, L.div: *Larrea divaricata*, L.ten: *Lycium tenuispinosum*, M.asp: *Mulguraea aspera*, S.sph: *Senna aphylla*, S.div: *Suaeda divaricata*, T.usi: *Trichomaria usillo*) y Rojo: Especies herbáceas (A.men: *Aristida mendocina*, L.cri: *Leptochloa crinita*, P.urv: *Panicum urvilleanum*, S.leu: *Setaria leucopila*). Mediante el análisis estadístico graficamos ambos espacios simultáneamente, sin embargo, los presentamos por separado para una mejor interpretación de los mismos

DISCUSIÓN

Nuestros resultados denotan que se observan diferencias significativas en cuanto a la cobertura y composición vegetal (no así al número de especies), las características de los ambientes edáfico y aéreo, y la presencia de signos de intensidad de uso ganadero según el grado de conservación del sitio. Tal como esperábamos, los sitios degradados presentaron condiciones potencialmente más estresantes para el establecimiento de los plantines durante un eventual plan de revegetación con respecto a los sitios en buen estado de conservación, lo cual se evidencia por una mayor radiación solar, tanto de PAR como de UVB, mayor demanda evaporativa máxima (que en invierno puede no significar una desventaja, pero sí en momentos de altas temperaturas de primavera y verano), mayor temperatura de suelo, una textura más gruesa del suelo (lo cual implica un menor poder de retención hídrica en época de lluvias) y menor cantidad de nutrientes y materia orgánica, con respecto a los sitios control. Asimismo, estos últimos presentaron un nivel de conductividad eléctrica y concentración de cloruros más elevado que los sitios degradados (sin embargo, muy por debajo del umbral que se considera un suelo salino, $4000 \mu\text{S}/\text{cm} = 4 \text{ dS}/\text{m}$), lo cual está asociado a la rápida absorción del agua por medio de las plantas.

La diferencia observada de cobertura vegetal, de un promedio de 57% en los sitios control a un 36% en los sitios degradados, asociada a su vez, a la distancia desde el centro del puesto, es coincidente con los valores reportados por Goirán *et al.* 2012 (a través del estudio de la cobertura vegetal en el sitio por imágenes satelitales) y García *et al.* 2015 (a través de relevamientos a campo) realizados en el mismo ambiente de estudio. En ambos sitios, el mayor porcentaje de cobertura estuvo dado por especies leñosas, mientras que el estrato herbáceo estuvo compuesto en su totalidad de gramíneas perennes y su cobertura fue baja en ambos sitios (en promedio 0,72 % en sitios control y 2,64 % en sitios degradados). Estos resultados coinciden con los esperados, dado el tipo de ambiente muestreado y la estación del año en la que realizamos el muestreo, ya que el estrato herbáceo alcanza su mayor esplendor en el verano, luego del período de lluvias, con la aparición de las latifoliadas y gramíneas anuales. La cobertura relativa de cada forma de vida, es decir árboles, arbustos y herbáceas, fue la misma para sitios control y degradados, así como la cantidad de especies relevadas en cada sitio. Gatica *et al.* 2020 obtuvieron los mismos resultados estudiando sitios a diferentes distancias de puestos en las eco-regiones de Monte y Chaco, sin embargo, reportaron que la

equitatividad de la comunidad vegetal (estimada por el índice de *Pielou*) aumenta con la distancia al puesto, lo cual indica que en los sitios más lejanos a los puestos las abundancias de las especies son más homogéneas entre sí que en los sitios más cercanos al puesto, es decir más degradados, en los cuales la abundancia de algunas pocas especies destaca sobre otras. A su vez, el pastoreo puede actuar como un filtro, modificando la composición de la comunidad vegetal, favoreciendo la dominancia de las especies y/o fenotipos más resistentes a la herbivoría. Estos antecedentes podrían explicar las diferencias en cuanto a la composición florística que observamos entre los sitios con diferente grado de conservación. En los sitios control relevamos dos especies arbustivas: *A. lampa* y *S. aphylla* y dos pastos: *S. leucopila* y *L. crinita*, las cuales no estuvieron presentes en los sitios degradados. Mientras que en estos últimos relevamos especies que no estuvieron presentes en los sitios control: dos arbustos: *L. divaricata* y *M. aspera* y un pasto: *P. urvillanum*, si bien este último sólo lo relevamos en el sitio degradado del puesto “La Primavera”. Del total de las especies muestreadas, la mayoría fueron reportadas como especies forrajeras de ganado doméstico (caprino, vacuno y equino), excepto *L. divaricata* (Egea *et al.* 2014; Guevara & Estevez 2018; Ladio & Lozada 2009; Mendez 1997; Paredes *et al.* 2018; Passera *et al.* 2007). Por otra parte, según estudios sobre la dieta del ganado caprino en el mismo ambiente de estudio, más del 70% de la dieta de estos animales está compuesta por forrajeras leñosas, principalmente arbustos, representando los pastos sólo el 2% de la misma en invierno y, a su vez, *A. lampa* es una de las especies más consumidas por el ganado caprino en el sitio de estudio, sobre todo en los meses de invierno cuando escasean otras especies forrajeras (Egea *et al.* 2014). Por todo lo expuesto anteriormente, es probable que la presión de pastoreo haya modelado la comunidad vegetal de los sitios degradados, disminuyendo notablemente la abundancia de *A. lampa*, así como las de *S. aphylla*, *S. leucopila* y *L. crinita*, cuyas abundancias ya eran muy bajas en los sitios control. Por otra parte, *S. leucopila* y *L. crinita* son pastos sucesionales tardíos (Steinaker *et al.* 2016), por lo que el continuo disturbio generado por la ganadería pudo haber disminuido aún más su abundancia. En el sentido opuesto, el pastoreo pudo haber favorecido a *L. divaricata* por dos razones, en primer lugar, por ser una especie no palatable (Guevara & Estevez 2018, Mendez 1997), y, en segundo lugar, por ser una especie de sucesión temprana, que crece rápidamente luego de un disturbio (Steinaker *et al.* 2016). Al estar los sitios cercanos a los puestos en constante disturbio debido al pastoreo diario durante todo el año, al mismo tiempo que esta especie no es comida por

el ganado doméstico, su crecimiento se pudo ver favorecido en los sitios degradados, siendo su abundancia notablemente mayor en estos sitios con respecto a los sitios control. Si bien *M. aspera* está reportada como una especie forrajera (Mendez 1997), cumple con las mismas características que utilizaron Steinaker *et al.* (2016) para definir a *L. divaricata* como una especie sucesional temprana, por lo cual su abundancia también se vería favorecida ante el constante disturbio generado por el pastoreo de los sitios degradados. En cuanto a *P. urvillanum*, es un pasto rizomatoso, pionero en los estadios de sucesión de suelos removidos (Villagra & Roig 2002), por lo cual el aumento en su abundancia en los sitios degradados también pudo ser favorecido por el disturbio constante debido al pastoreo. Por su parte, *S. aphylla* ha sido también descrita por Steinaker *et al.* (2016) como pionera, y siguiendo este razonamiento esperaríamos encontrarla más asociada a ambientes disturbados y degradados; sin embargo, en nuestro estudio sólo fue observada (aunque en baja cobertura) en sitios control. En resumen, es posible que la presión de pastoreo haya actuado como un modelador de la comunidad vegetal de los sitios degradados, favoreciendo la abundancia de especies y/o fenotipos resistentes a la herbivoría y de especies pioneras en etapas de sucesión ecológica, generando una comunidad vegetal menos homogénea en cuanto a las abundancias de las especies que la componen. De esta manera puede ser que *L. divaricata*, *M. aspera* y *P. urvillanum* hayan aumentado considerablemente su abundancia en estos sitios con respecto a los sitios control, mientras que, en el sentido inverso, las abundancias de *A. lampa*, *S. aphylla*, *S. leucopila* y *L. crinita* hayan disminuido drásticamente. La diferente presión de pastoreo inferida entre tipos de sitios apoya esta hipótesis. En este sentido, relevamos un mayor número de heces de ganado doméstico, en conjunto, de ganado caprino, vacuno y equino, en los sitios degradados con respecto a los sitios control. Al mismo tiempo, no distinguimos en ninguno de los sitios muestreados presencia de cicatrices de poda ni tocones, por lo que el principal agente antrópico de modificación de la cobertura y composición vegetal sería la ganadería.

Probablemente, como consecuencia de la disminución en la cobertura vegetal (20% menor) con respecto a los sitios control, en los sitios degradados aumentó la intensidad lumínica a nivel del suelo (31% mayor), tanto de PAR como UVB, y la demanda evaporativa atmosférica máxima promedio (22% mayor), dada tanto por un aumento de la temperatura como una disminución en la humedad relativa atmosférica. Asimismo, la temperatura superficial del suelo también fue mayor en los sitios con menor cobertura

vegetal, en acuerdo con los numerosos estudios que han reportado que en áreas expuestas a procesos de degradación la temperatura superficial del suelo se ha incrementado (ver revisión de D'Odorico *et al.* 2013 y citas en la misma).

Existe una retroalimentación entre la cobertura y el arreglo espacial de la vegetación y la erosión del suelo. Así, la presencia de vegetación disminuye la erosión de los parches de suelo desnudo absorbiendo parte de la fuerza erosiva del viento y el agua. Debido a ello, una disminución en la cobertura y/o un cambio en la distribución de la vegetación pueden aumentar la proporción de suelo desnudo y/o la distancia entre parches favoreciendo la erosión del suelo, mientras que, por otro lado, una mayor erosión del suelo disminuye la cobertura vegetal ya sea por el empobrecimiento del sustrato en cuanto a nutrientes y capacidad de retención hídrica, daño físico a las plantas por acción de partículas aventadas, exposición de raíces, entre otros factores (Ravi & Cornelis 2019). Este efecto de retroalimentación toma mayor importancia en las regiones áridas y semi-áridas, en las cuales la cubierta vegetal es naturalmente escasa, especialmente al ser expuestas a algún tipo de disturbio como puede ser el pastoreo (Ravi & Cornelis 2019). El ganado genera cambios en la dinámica vegetal por herbivoría y pisoteo, el cual además daña las costras biológicas que crecen sobre la superficie del suelo y son de vital importancia en las tierras secas por su función como protectoras de la erosión del mismo (Marticorena *et al.* 1997). La erosión desproporciona al suelo de las partículas más finas, sustrayendo, de esta manera, nutrientes esenciales que afectan el crecimiento de las plantas (Ravi & Cornelis 2019). Nuestros estudios muestran una reducción significativa en la proporción de partículas finas del suelo en los sitios degradados con respecto a los sitios control, lo cual se condice con un cambio en la composición de la comunidad vegetal y una disminución en su cobertura, así como con una reducción significativa en la cantidad de nutrientes presentes en el suelo, tanto de nitrógeno total como de nitratos y fosfatos. Por otra parte, la menor concentración de nutrientes en la capa superficial del suelo en los sitios degradados puede explicarse por una mayor lixiviación de los solutos hacia las capas más profundas del suelo por acción del agua, que, al no ser absorbida por la vegetación, percola hacia capas más profundas (Jobbágy *et al.* 2011; Meglioli *et al.* 2014), así como por un menor aporte de materia orgánica por parte de la vegetación. En este sentido, la cantidad y diversidad de hojarasca producida, depende de la composición florística y abundancia de la vegetación en el sitio, y regula, en gran medida, la cantidad de materia orgánica disponible, los procesos de descomposición y, por ende, la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Abril *et al.*

2009; Carrera *et al.* 2009; Meglioli *et al.* 2017). En nuestro estudio, los sitios control mostraron mayor cantidad de materia orgánica con respecto a los degradados, lo cual también se vio reflejado en una mayor concentración de nutrientes. Si bien no observamos diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la cobertura de hojarasca entre sitios control y sitios degradados, lo cual podría dar indicio de que la cantidad de hojarasca presente es independiente del grado de conservación del sitio, al menos en la época en que realizamos el estudio -cuando las especies caducifolias ya se encontraban desfoliadas-, obtuvimos diferencias en cuanto a la composición florística presente en cada tipo de sitio. Por ello, la hojarasca, si bien en cantidad pudo haber sido similar, en composición muy probablemente haya sido diferente, afectando la descomposición de la misma y, por ende, la cantidad de materia orgánica y nutrientes disponibles en el suelo.

La conductividad eléctrica y la concentración de cloruros en el suelo se utilizan como indicadores del transporte de agua, particularmente en sistemas áridos y semiáridos (Herczeg & Leaney 2011). Una menor concentración en la capa superficial del suelo de sales y cloruros indican una mayor percolación del agua hacia capas más profundas del suelo, o visto desde el otro punto de vista, una mayor concentración de estos solutos en suelo indica una mayor utilización del agua por parte de la vegetación. En acuerdo con esto, en nuestro trabajo obtuvimos una mayor concentración de sales (inferida por la mayor CE) como de cloruros en los sitios control con respecto a los sitios degradados, lo cual se condice con una mayor cobertura vegetal en los primeros. Los valores de CE observados en nuestro trabajo son muy bajos, por lo que no se esperan efectos negativos de ningún tipo sobre la fisiología de las plantas, a diferencia de lo que se reporta en otros trabajos en los que la degradación de la cobertura resulta en ascensos de napas freáticas salinas por el menor uso de agua por parte de la vegetación herbácea en comparación con la cobertura leñosa previa (Jobbágy *et al.* 2008; Marchesini *et al.* 2017; Scanlon *et al.* 2005; 2006; Turnbull *et al.* 2012).

En la fecha de medición (estación seca del año) no observamos diferencias en cuanto al porcentaje de humedad del suelo entre sitios control y degradados. Cabe destacar que, en los suelos arenosos, la pérdida de agua del suelo por evaporación es despreciable, dado que los 20 cm superiores de arena seca aíslan del intercambio de agua con la atmósfera a la arena húmeda que se sitúa por debajo (Bowers 1982). De esta manera, el agua almacenada en las capas de suelo inferiores a la capa superficial se puede eliminar por percolación hacia la napa freática o por consumo de las plantas por medio de las

raíces (Bowers 1982). Por otra parte, debido a la existencia de un período húmedo corto, seguido de un período seco más prolongado en el tiempo, independientemente de qué tan húmeda haya sido la temporada de lluvias, es muy probable que los suelos de las tierras secas se sequen durante la estación seca (Nicholson 2000). La diferente proporción de partículas finas en el suelo hace suponer que en los pulsos de precipitaciones los sitios más conservados retengan mejor el agua, mostrando diferencias significativas entre sitios. Sin embargo, es de esperarse también que estas diferencias se mantengan sólo en el corto plazo, ya sea por el uso diferencial del agua por parte de la vegetación como por los procesos de percolación. De esta manera, se explicaría la ausencia de diferencias observada en el período de invierno, en un momento alejado temporalmente de las últimas precipitaciones.

Al analizar todas las variables medidas en conjunto, obtuvimos una clara separación entre los sitios degradados y los sitios control, separándose ambos grupos por presentar niveles contrapuestos de condiciones edáficas y aéreas, así como una composición florística diferente. El sitio degradado del puesto Santa Lucía presentó características intermedias entre los sitios degradados y los sitios control, tendiendo a agruparse con estos últimos. Si bien todos los puestos estudiados están establecidos hace más de 80 años, y no presentan otros puestos cercanos que pudieran estar influyendo en la conservación de los sitios muestreados, es decir, a menos de 4 km de los mismos (Meglioli *et al.* 2017), el puesto Santa Lucía se diferencia del resto en su forma de manejo. Históricamente este puesto se ha caracterizado por la presencia de ganado vacuno y equino sólo durante los meses más productivos del Monte, “cuando el campo estaba bueno”. En ese periodo, se trasladaba hasta el lugar principalmente ganado vacuno para engorde, el cual era retirado cuando la cantidad de forrajeras menguaba. Esto implicaba, a diferencia del resto de los puestos donde practican un manejo tradicional, es decir que prevalece el ganado caprino durante todo el año, un pastoreo más intenso, pero de menor duración en el tiempo. Hace sólo 6 años que cambiaron el uso y presentan mayoritariamente ganado caprino durante todo el año, como en el resto de los puestos (comunicación personal del Guardaparques Leonardo Muñoz, Jefe de Seccional de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca). Esta diferencia en el manejo del ganado, muy probablemente haya generado una presión ganadera diferente, por lo cual el sitio “degradado” del puesto Santa Lucía presenta un mejor grado de conservación que los sitios degradados del resto de los puestos estudiados.

En relación a nuestro objetivo, logramos caracterizar sitios en buen estado de conservación y degradados, obteniendo que, tal como es de esperarse, los sitios degradados presentan un escenario aún más estresante para el establecimiento de los plantines en un potencial plan de revegetación, que el propio de la región al cual las especies están naturalmente adaptadas. Por lo tanto, toma especial relevancia el estudio de la factibilidad de crecimiento y supervivencia de distintas especies claves en dichas condiciones extremas, así como el estudio de técnicas de cultivo que permitan conservar y/o potenciar los caracteres de las plantas que les permiten hacer frente a estos ambientes tan estresantes, a fin de favorecer el éxito del plan de revegetación.

CAPÍTULO 2

Estudios de la plasticidad fenotípica
de caracteres anatómo-morfológicos y
bioquímicos

INTRODUCCIÓN

Como detallamos en la Introducción General, las principales limitaciones de la revegetación de tierras secas están vinculadas a condiciones climáticas estresantes (alta radiación solar, alta temperatura, alta demanda evaporativa) y a la baja disponibilidad de agua en suelo aportada por precipitaciones escasas e impredecibles. Estas condiciones ambientales extremas para la vida vegetal hacen que el *shock* post-trasplante sea el principal obstáculo que deben sortear los plantines para sobrevivir y crecer en estos ecosistemas (Chirino *et al.* 2009; Ramón Vallejo *et al.* 2012). Por lo tanto, es importante hacer una selección adecuada de las especies a utilizar (por ejemplo, plantas nativas adaptadas a las condiciones ambientales) y producir plantines de “alta calidad” (es decir, con atributos morfológicos y fisiológicos adecuados para el ambiente a revegetar) mediante técnicas de cultivo en vivero (Chirino *et al.* 2009; Ramón Vallejo *et al.* 2012).

Los ecosistemas áridos, aquellos con precipitaciones medias anuales entre 100 y 250 mm, son uno de los sistemas más secos dentro de los biomas de tierras secas (el extremo lo comprenden los ecosistemas hiper-áridos, Figura IG.1). Sus especies de plantas nativas están adaptadas morfológica y fisiológicamente a resistir la sequía. Esta resistencia a la sequía resulta de la expresión de caracteres morfológicos y fisiológicos (caracteres funcionales *sensu* Violle *et al.* 2007) que les permiten a las plantas tolerar o evitar (dentro de ciertos límites) la sequía, dependiendo de la estrategia de la especie. Algunos ejemplo de adaptaciones a ambientes áridos son: una alta relación Raíz : Vástago (R:V), hojas pequeñas, estomas pequeños y hundidos, ajuste osmótico, alta resistencia hidráulica a la cavitación, alta concentración de compuestos fotoprotectores / antioxidantes, etc. (Lambers *et al.* 2008). Además de estas características adaptativas generadas evolutivamente, la restricción hídrica durante cierto período en el ciclo de vida de las plantas, puede inducir la expresión de caracteres funcionales que aumenten la resistencia a la sequía. Esto ocurre mediante la acción de diversas hormonas que se inducen por sequía, dentro de las cuales cumple un rol central el ácido abscísico (ABA) (González-Villagra *et al.* 2017; Jones 2016; McAdam *et al.* 2016; Qi & Torii 2018; Taiz *et al.* 2015d).

En vivero, las plantas suelen ser cultivadas con un suministro de agua más elevado que el propio contenido de agua en suelo característico de los hábitats áridos. Esta práctica

permite una mayor producción en menor tiempo aumentando la velocidad de crecimiento y la supervivencia de los plantines debido a la alta disponibilidad del recurso hídrico. Sin embargo, en el caso de las especies de plantas de desierto, estas condiciones “benévolas” de cultivo en el vivero, contrastan fuertemente con las condiciones ambientales a campo a las cuales deberán enfrentarse los plantines luego del trasplante. Si las especies seleccionadas para revegetar responden a la alta disponibilidad hídrica en vivero ajustando sus caracteres funcionales de manera de expresar un fenotipo menos resistente a la sequía que el fenotipo que naturalmente expresan bajo estrés hídrico, podrían estar poco preparadas para lidiar con el estrés del trasplante. Esta aclimatación positiva para las condiciones de vivero (alta disponibilidad de agua) pero negativa para las condiciones de campo (baja disponibilidad de agua), podría resultar en plantines de “mala calidad” para revegetar ambientes áridos (Bañon *et al.* 2006; Grossnickle 2005; Sánchez-Blanco *et al.* 2004; Valliere *et al.* 2019). El grado de aclimatación a las condiciones de alta disponibilidad hídrica en vivero y, por lo tanto, el cambio fenotípico asociado a estas condiciones de cultivo, dependerá de la plasticidad de los caracteres funcionales (magnitud del cambio de sus valores), y de la dirección de este cambio (respuesta). Los caracteres funcionales pueden ser más o menos plásticos a las señales ambientales (Valladares *et al.* 2006), y el grado de plasticidad fenotípica de un carácter (o conjunto de caracteres) puede ser adaptativo en sí mismo, y por ende, estar sujeto a selección natural (Rehfeldt *et al.* 2001; Sultan 2004). Así, es de esperar que hábitats con heterogeneidad espacial o temporal en los recursos o señales ambientales, puedan resultar en la selección natural de caracteres funcionales plásticos, debido a su potencial ventaja adaptativa. Por el contrario, ambientes homogéneos podrían favorecer la selección natural de caracteres funcionales menos plásticos, por la misma razón (Donohue *et al.* 2001; Gianoli & González-Teuber 2005; Nicotra *et al.* 2010).

Existe muy poca literatura sobre los efectos del régimen hídrico de cultivo en el pre-acondicionamiento a la sequía de plantines de especies nativas de ecosistemas áridos. La mayor parte se focaliza en especies de arbustos y árboles ampliamente utilizados para revegetación de ecosistemas mediterráneos en España, ambiente con precipitaciones más abundantes y temperaturas máximas en verano más bajas que nuestra región de estudio, y con lluvias invernales en vez de estivales como en nuestro sistema (Bañon *et al.* 2006; Sánchez-Blanco *et al.* 2004; Vilagrosa *et al.* 2003; Villar-Salvador *et al.* 2004; 1999). Asimismo, en la mayoría de estos casos, al ser cultivados

con alta disponibilidad hídrica, los plantines muestran una aclimatación negativa al ambiente árido, es decir, una menor tolerancia/resistencia a la sequía, junto con un menor crecimiento y supervivencia después del trasplante. En cuanto a especies leñosas de nuestro ambiente de estudio, Fernández *et al.* (2016) evaluaron el efecto del riego diferencial en el cultivo de *Larrea cuneifolia* y *Capparis atamisquea*, dos arbustos perennes del desierto del Monte Central. Encontraron que ambas especies disminuyeron su relación entre la biomasa destinada a raíz y vástago (R:V) en respuesta al tratamiento con alta disponibilidad de agua. En otro trabajo del mismo grupo (Fernández *et al.* 2018), *Atriplex lampa* y *C. atamisquea* disminuyeron su relación R:V al ser cultivadas con alta disponibilidad hídrica, *Senecio subulatus* no respondió al tratamiento, mientras que *L. cunneifolia* aumentó su R:V, contrario a sus hallazgos anteriores. Por otra parte, hay trabajos que indican que *Prosopis flexuosa* no varía la asignación de biomasa entre vástago y raíz en función de la disponibilidad de agua en experimentos en vivero (López Lauenstein *et al.* 2013; Vilela *et al.* 2003).

Dada la escasez de información sobre los efectos del régimen hídrico en el cultivo de las especies de ambientes áridos, y la variabilidad de respuestas reportadas en las especies estudiadas, muchas veces contradictorias entre sí, nos propusimos investigar los efectos del régimen hídrico de cultivo sobre los caracteres de resistencia a la sequía en *P. flexuosa*, especie dominante y clave de nuestro sistema de estudio, y ampliar el análisis a otras especies acompañantes de los bosques del Monte Central de las que existen muy pocos antecedentes ecofisiológicos.

En este capítulo, nuestro objetivo fue determinar si las potenciales ventajas de cultivar especies de desierto en vivero con alta disponibilidad de agua (ej. alta velocidad de crecimiento y alta supervivencia, los que se conocen como caracteres de “desempeño” *sensu* Violle *et al.* 2007) se ven contrarrestadas por cambios morfológicos que puedan disminuir potencialmente la resistencia a la sequía de las plantas en el campo.

Enfocamos esta propuesta desde el estudio de la plasticidad de distintos tipos de caracteres a la disponibilidad de agua. Por otra parte, quisimos determinar si las especies pertenecientes al mismo hábitat ecológico o grupo funcional (xerófitas vs freatófitas) muestran respuestas plásticas similares o divergentes en cuanto a los caracteres estudiados.

Con este propósito, estudiamos dos xerófitas verdaderas, *Bulnesia retama* (retamo) y *Prosopis argentina* (algarrobo del guanaco), y dos freatófitas, *P. flexuosa* (algarrobo

dulce) y *Prosopis alpataco* (alpataco), todas especies leñosas nativas del desierto del Monte Central, y las cultivamos en invernáculo bajo dos regímenes de riego contrastantes: con alta y baja disponibilidad hídrica. Nuestra hipótesis fue que, al ser cultivadas con alta disponibilidad de agua, todas las especies incrementan su desempeño (crecimiento y sobrevivencia de los plantines), pero al mismo tiempo, presentan un fenotipo potencialmente menos resistente a la sequía comparado con sus fenotipos cultivados en condiciones de restricción hídrica (que son normales en su ambiente natural).

Asimismo, nuestra segunda hipótesis fue que dentro de las especies estudiadas, las xerófitas son menos plásticas que las freatófitas, debido a que sus ciclos de vida se desarrollan en un medio ambiente más homogéneo que el de las freatófitas, las cuales en un punto de su ciclo de vida acceden a la napa freática, un reservorio de agua más abundante y estable que el del suelo superficial (Alpert & Simms 2002; Giordano *et al.* 2011).

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de especies y cultivo en invernáculo

Nos centramos en el estudio de cuatro especies leñosas nativas del desierto del Monte Central: *B. retama*, *P. argentina*, *P. flexuosa* y *P. alpataco*. La selección de las mismas se basó principalmente en tres factores: su abundancia dentro del ecosistema estudiado, la disponibilidad de semillas en buen estado sanitario al momento de la recolección y la pertenencia a dos grupos funcionales diferentes en cuanto al uso del recurso agua: freatófitas (*P. flexuosa* y *P. alpataco*) y no freatófitas, es decir, xerófitas (*B. retama* y *P. argentina*). Obtuvimos un *pool* de semillas de cada especie a partir de la cosecha de frutos de diversas poblaciones naturales ubicadas dentro de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (32° 20' S; 68° 00' O). Cosechamos frutos de aproximadamente 10 plantas de cada especie, en un área de alrededor de 600 km² en torno a “El Pichón” (centro de guardaparques, ver Figura 1.1) e inmediatamente separamos las semillas de los restos de frutos de forma manual. Antes de la siembra, escarificamos las semillas de las especies de *Prosopis* utilizando un papel de lija mientras que expusimos a las de *B. retama* a un lavado de 5 min con agua destilada. Luego, las sembramos en macetas de plástico soplado de 5 l conteniendo 4,5 kg de

sustrato arenoso (pH 8,03; conductividad eléctrica 1.91 dS m⁻¹; N total 73 mg kg⁻¹; N-NH₄ 36 mg kg⁻¹; N-NO₃ 12 mg kg⁻¹; P- H₂CO₃ 2.3 mg kg⁻¹, K 76 mg kg⁻¹) dentro del invernáculo, ubicado en el campo experimental del IADIZA, CCT CONICET Mendoza (32°52' S; 68°49' W). Ubicamos las macetas sobre mesadas siguiendo un diseño sistemático en función de la disposición del sistema de riego (Figura 2.1). Con el fin de evitar que la escasez de agua afectara la germinación y establecimiento de las plántulas, las cultivamos durante 30 días sin deficiencia hídrica antes de aplicarles el correspondiente tratamiento de riego.

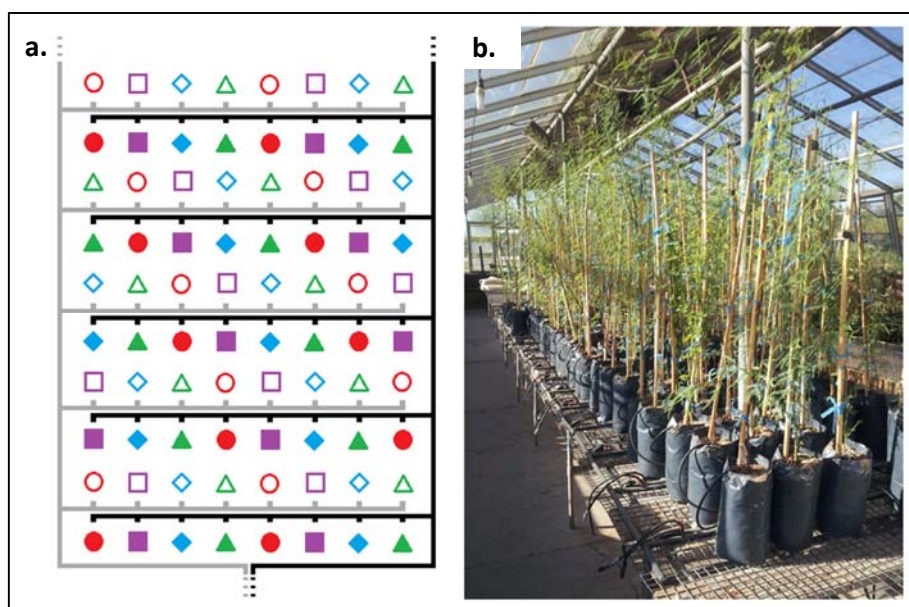


Figura 2.1: (a) Diseño experimental sistemático utilizado para disponer las plantas de *Bulnesia retama* (● rojo), *Prosopis argentina* (■ violeta), *Prosopis flexuosa* (◆ azul) y *Prosopis alpacato* (▲ verde) dentro del invernáculo. Las figuras llenas corresponden al tratamiento de Alta disponibilidad de agua (HW, del inglés *High Water*) mientras que las vacías corresponden al tratamiento de Baja disponibilidad de Agua (LW, del inglés *Low Water*). Las líneas indican el entramado de los canales de riego automatizado para ambos tratamientos: HW (negro) y LW (gris). (b) Plantas dentro del invernáculo.

Definimos el rango de porcentaje de humedad del sustrato (%H p/p) de nuestros tratamientos a partir de la curva de retención hídrica del sustrato (Figura 2.2). Las metodologías normalmente utilizadas para esta determinación se desarrollaron para cultivos, llegando a medir hasta potenciales agua cercanos a $\sim -1,5$ MPa, el cual representa el punto de marchitez permanente de un gran número de herbáceas. Debido a que las especies estudiadas alcanzan potenciales menores a -10 MPa, empleamos un método alternativo. Medimos el potencial agua en pre-alba (Ψ_{hPA}) utilizando una

cámara de presión (Modelo 2.5 + 10, Bio-Control, Buenos Aires, Argentina) en plántulas de *P. flexuosa* equilibradas con diferentes valores de humedad en suelo como en Guevara & Giordano (2015) y usamos Ψ_{hPA} como un *proxy* del potencial agua del sustrato (Ψ_s). Fijamos los tratamientos de la siguiente manera: Alta Disponibilidad de Agua (HW, del inglés *High Water*) = de 6 a 14 %H (~40 a 100 % de la capacidad de campo con un Ψ_s constante cerca de ~ -0,8 MPa); Baja Disponibilidad de Agua (LW, del inglés *Low Water*) = de 0,5 a 4 %H (en este rango el Ψ_s cambia abruptamente, tomando valores que van desde -1 a -10 MPa) (Figura 2.2). El rango de %H para este último tratamiento es similar a valores registrados frecuentemente a campo (Guevara *et al.* 2018; 2010).

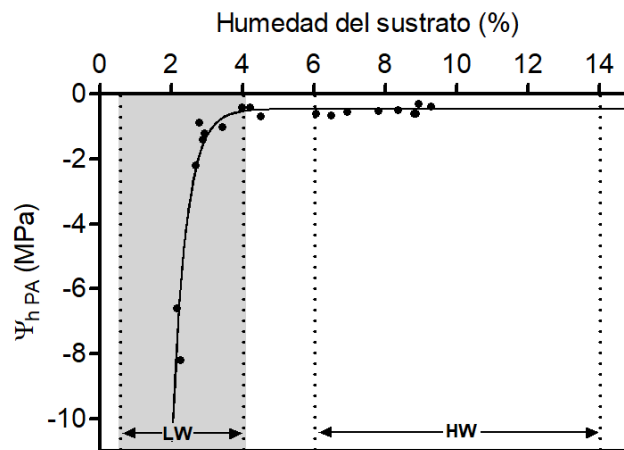


Figura 2.2: Curva de retención hídrica del sustrato empleado en el ensayo ($Y = -2061 \cdot e^{-2,616 \cdot x} - 0,4675$, $r^2 = 0,91$). Las líneas punteadas delimitan los rangos del porcentaje de humedad del sustrato fijados para cada tratamiento: (gris) Baja disponibilidad de Agua (LW, del inglés *Low Water*) y (blanco) Alta disponibilidad de agua (HW, del inglés *High Water*).

Realizamos el suministro de agua de dos formas diferentes: por medio de riego automatizado, el cual ajustamos semanalmente a partir de medidas del %H por método gravimétrico en una submuestra de 48 plantas (6 plantas x especie x tratamiento), y por medio de riego manual, el cual realizamos mensualmente con el fin de emparejar los %H dentro de un mismo tratamiento, lo que requería el pesaje de todas las unidades experimentales. Las plantas fueron fertilizadas con 2,5 g de Nitrofoska® (12% N, 20% P₂O₅ y 18% K₂O) cada 90 días. Las condiciones ambientales dentro del invernáculo, en verano (cuando las plantas crecieron activamente) fueron: temperatura media de 29,5 (± 0,1) °C, máxima de 52,4 (± 0,1) °C y mínima de 10,6 (± 0,1) °C; humedad relativa media de 33,0 (± 0,1) %, máxima de 93,8 (± 0,1) % y mínima de 10,6 (± 0,1) %,

medidas con un sensor HOBO (H08-003-02, Onset Computer Corporation, Bourne, Estados Unidos). Estas condiciones fueron similares a las del ambiente natural a campo, situado en la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (IADIZA-CONICET, 2018). La radiación fotosintéticamente activa (PAR) media al mediodía solar fue de $1244 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, medida con un sensor hemisférico Skye SKP 215 (400-700 nm) conectado a un SpectroSense +2 (Skye Instruments Ltd, Powys, Reino Unido). El experimento comenzó con 30 réplicas por combinación de especie x tratamiento (4 especies x 2 tratamientos x 30 réplicas = 240 plantas) y se llevó a cabo entre el 14/10/2014 y el 15/02/2017, es decir, duró 855 días (2 años, 4 meses, 1 día). Las mediciones morfológicas, anatómicas y bioquímicas que informamos en el presente capítulo fueron realizadas antes del día 487, momento en el cual cosechamos la mitad de las unidades experimentales para realizar las mediciones de biomasa. En el tiempo restante, continuamos realizando mediciones fisiológicas, las cuales reportamos en el capítulo 3 del presente manuscrito.

Mediciones realizadas en los ejemplares

Potencial agua en pre-alba (Ψ_{aPA})

Con el fin de monitorear los tratamientos hídricos, medimos el Ψ_{aPA} , medición indirecta del potencial hídrico del suelo (Ψ_s) con el cual la planta está equilibrada. Al final del fotoperíodo, seleccionamos una pequeña rama por planta (< 2 mm de diámetro) que contuviera hojas totalmente expandidas. La cubrimos con una bolsa de *nylon* a fin de evitar la transpiración nocturna de la hoja y, aproximadamente 2 horas antes del amanecer (Earth System Research Laboratories 2015), medimos el Ψ_{aPA} con una cámara de presión que llega hasta 10 MPa (Modelo 2.5 + 10, Bio-Control, Buenos Aires, Argentina) basándonos en Scholander *et al.* (1965), en 6 réplicas por tratamiento.

Caracteres de desempeño y caracteres funcionales

Medimos una variedad de caracteres (Tabla 2.1), los cuales dividimos en dos grandes grupos, caracteres de desempeño (en inglés, *performance traits*) y caracteres funcionales *sensu* Violle *et al.* (2007). Los caracteres de desempeño son aquellos que valoran el crecimiento y la supervivencia, siendo estimadores del desempeño integral de la planta (*fitness*), mientras que los caracteres funcionales son aquellos rasgos morfológicos y fisiológicos que modulan a los caracteres de desempeño.

Caracteres de desempeño:

Biomasa total (BT): al día 487 de iniciado el cultivo de los plantines en el invernáculo, cosechamos la mitad de las plantas vivas (9 a 12 plantas por tratamiento) para cuantificar su biomasa. Separamos hojas, tallos y raíces, los secamos en estufa a 60 °C

Tabla 2.1: Lista de caracteres de desempeño y funcionales estudiados.

Caracter	Definición	Abreviatura	Unidades
Caracteres de desempeño			
Biomasa Total de la Planta	Peso seco (PS) total de la planta	BT	g
Diámetro a la Altura de la Base	Diámetro del tallo en la base del mismo	DAB	mm
Sobrevida	Número de plantas vivas al día 487 del experimento	S	# de plantas
Caracteres funcionales			
Asignación de biomasa			
Masa foliar relativa (en inglés <i>Leaf Mass Ratio</i>)	PS de las hojas / BT	LMR	-
Masa de tallo relativa (en inglés <i>Stem Mass Ratio</i>)	PS de los tallos / BT	SMR	-
Masa de raíz relativa (en inglés <i>Root Mass Ratio</i>)	PS de las raíces / BT	RMR	-
Relación Raíz : Vástago	PS de las raíces / PS del vástago (tallos + hojas)	R:V	-
Hoja			
Tamaño de hoja	Área foliar promedio de una hoja	TH	cm ²
Peso foliar específico	PS de la hoja / Superficie de la hoja	PFE	g m ⁻²
Área foliar por planta	Área foliar total de la planta	AF	cm ²
Área Foliar relativa (en inglés <i>Leaf Area Ratio</i>)	AF / BT	LAR	cm ² g ⁻¹
Estomas			
Densidad estomática	Número de estomas / Superficie de hoja	DE	# estomas mm ⁻²
Índice estomático	Número de estomas / Número total de células epidérmicas	IE	-
Tamaño del estoma	Largo del estoma promedio	TE	µm
Compuestos fotoprotectores / antioxidantes			
Antocianinas	Concentración de antocianinas / Superficie de hoja	AN	Unidades de Absorbancia cm ⁻²
Flavonoides	Concentración de flavonoides / Superficie de hoja	FLA	Unidades de Absorbancia cm ⁻²
Ceras epicuticulares	Cantidad de ceras / Superficie de hoja	CER	mg mm ⁻²
Relación Clorofila : Carotenos	Concentración de clorofila total / Concentración de carotenos	CLO:CAR	-

hasta peso constante y los pesamos en una balanza de precisión (Pioneer™ InCal PA214, Ohaus corporation, Parsippany, Estados Unidos).

Diámetro a la altura de la base del tallo (DAB): lo medimos, al finalizar el período del ensayo, en todas las plantas utilizando un calibre digital (S_Cal PRO IP67, Sylvac SA, Yverdon-les-Bains, Suiza).

Cabe destacarse, que consideramos el tamaño (DAB) y la biomasa final acumulada de los ejemplares como *proxy* de la tasa de crecimiento debido a que todas las plantas partieron de semilla y fueron sembradas en el mismo momento.

Sobrevida (S): a lo largo de todo el ensayo observamos la sobrevida de cada individuo, es decir, si el mismo estaba vivo o muerto. Al día 487, estimamos el total de individuos vivos que quedaban de los 30 individuos iniciales por tratamiento y especie.

Caracteres funcionales: Los dividimos en cuatro grupos diferentes, desde planta entera hasta el nivel bioquímico: caracteres referidos a la asignación de biomasa, caracteres medidos en hojas, caracteres estomáticos y aquellos relativos a compuestos fotoprotectores / antioxidantes (Tabla 2.1).

Asignación de biomasa: A partir de los pesos secos de los diferentes órganos de cada planta, calculamos los siguientes parámetros de asignación de biomasa:

- Masa foliar relativa (LMR, del inglés *Leaf mass ratio* = Peso seco (PS) de las hojas / PS de la planta).
- Masa de tallo relativa (SMR, del inglés *Stem mass ratio* = PS del tallo / PS de la planta).
- Masa de raíz relativa (RMR, del inglés *Root mass ratio* = PS de las raíces / PS de la planta).
- Relación Raíz : Vástago (R:V = PS de las raíces / PS del tallo).

Caracteres de hoja: Antes de cosechar las plantas para las mediciones de biomasa, estimamos el tamaño de hoja (TH) de cada individuo como el promedio de la superficie de todas las hojas que poseía la planta. Para ello, medimos el largo (L) o ancho (A) de un folíolo por hoja en el caso de las especies de *Prosopis* o de toda la hoja en el caso de *B. retama*, para todas las hojas de la planta y calculamos su área con una ecuación *ad hoc* para cada especie. Las mismas surgieron de realizar regresiones lineales entre el largo o el ancho del folíolo o la hoja, según la especie, vs su área (Figura A2.1).

Medimos las áreas necesarias para realizar las regresiones con el programa ImageJ (versión 1.51j8, National Institutes of Health, Maryland, Estados Unidos) a partir de escaneos de hojas. Realizamos cada regresión en base a un conjunto de 100 folíolos / hojas. Las ecuaciones resultantes que mejor ajuste presentaron fueron las siguientes:

B. retama: Área de la hoja (cm²) = 1,861 * A (cm) – 1,476, $r^2 = 0,8903$,

P. argentina: Área del folíolo (cm²) = 0,502 * L (cm) - 0,233, $r^2 = 0,8822$,

P. flexuosa: Área del folíolo (cm^2) = $1,123 \cdot A$ (cm) + 0,070, $r^2 = 0,7321$,

P. alpataco: Área del folíolo (cm^2) = $0,796 \cdot L$ (cm) - 0,736, $r^2 = 0,8911$.

En todos los casos, $p < 0.0001$.

Luego, determinamos el peso foliar específico (PFE = PS de la hoja / Área de la hoja), midiendo el área foliar con el programa ImageJ a partir de escaneos de hojas, y pesando en balanza de precisión (después de secar en estufa a 60 °C hasta peso constante) 3 hojas / planta. El área foliar total por planta (AF) la estimamos sumando todas las áreas de las hojas medidas para determinar TH. Calculamos la relación de área foliar (LAR, del inglés *leaf area ratio*) como AF / PS de la planta.

Caracteres estomáticos: Contamos estomas de porciones medias de hojas (en el caso de *B. retama*) o de los folíolos primarios de hojas compuestas (en el caso de las especies de *Prosopis*). Para ello, utilizamos improntas de epidermis y procedimos como en Giordano *et al.* (2011). Tomamos fotografías con un aumento de 100 x (Figura 2.3 a, c, e y g) y 400 x (Figura 2.3 b, d, f y h), para las cuales utilizamos un microscopio óptico acoplado a una cámara digital (DM500/ICC50HD, Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania). En las fotografías de 100 x (Figura 2.3 a, c, e y g) delimitamos áreas de 0,16 mm^2 para el conteo de estomas y otras células epidérmicas. Obtuvimos la densidad (DE = número de estomas / mm^2) e índice estomático (IE = Número de estomas / Número total de células epidérmicas en el área de 0,16 mm^2 observada en el microscopio) a partir de seis fotografías (una de la cara adaxial y una de la abaxial de tres folíolos diferentes) y calculamos un valor promedio por planta. Utilizamos las fotografías de 400 x (Figura 2.3 b, d, f y h) (seis por planta, tres por cada una de las caras) para medir el tamaño de los estomas (TE). Calculamos un valor promedio de TE por planta. Medimos 10 plantas por tratamiento y por especie. Tanto para los conteos como para la determinación del TE, utilizamos el programa ImageJ (versión 1.51j8, National Institutes of Health, Maryland, Estados Unidos).

Compuestos fotoprotectores / antioxidantes: Realizamos determinaciones bioquímicas de diversos compuestos fotoprotectores y antioxidantes en hoja (Tabla 2.1). Extrajimos las antocianinas (AN) y los flavonoides (FLA) a partir de una hoja congelada en 10 mL de una solución (1% p/v) de cloruro de hidrógeno – metanol (HCl - CH_3OH) a -18°C en oscuridad por 48 h. Leímos la absorbancia del extracto a 520 y 280 nm con un espectrofotómetro de luz UV-visible (UV-vis Spectrum SP-2000, Shangai, China) para la determinación del contenido total de AN y FLA respectivamente, y lo expresamos por unidad de AF. En caso de ser necesario, dado que la absorbancia medida era mayor

al rango aceptado por el espectrofotómetro, realizamos diluciones con HCl - CH₃OH (González *et al.* 2016; Mazza *et al.* 2000). Removimos las ceras epicuticulares (CER) por medio de la inmersión de 6 hojas congeladas en 1 mL de cloroformo (CHCl₃),

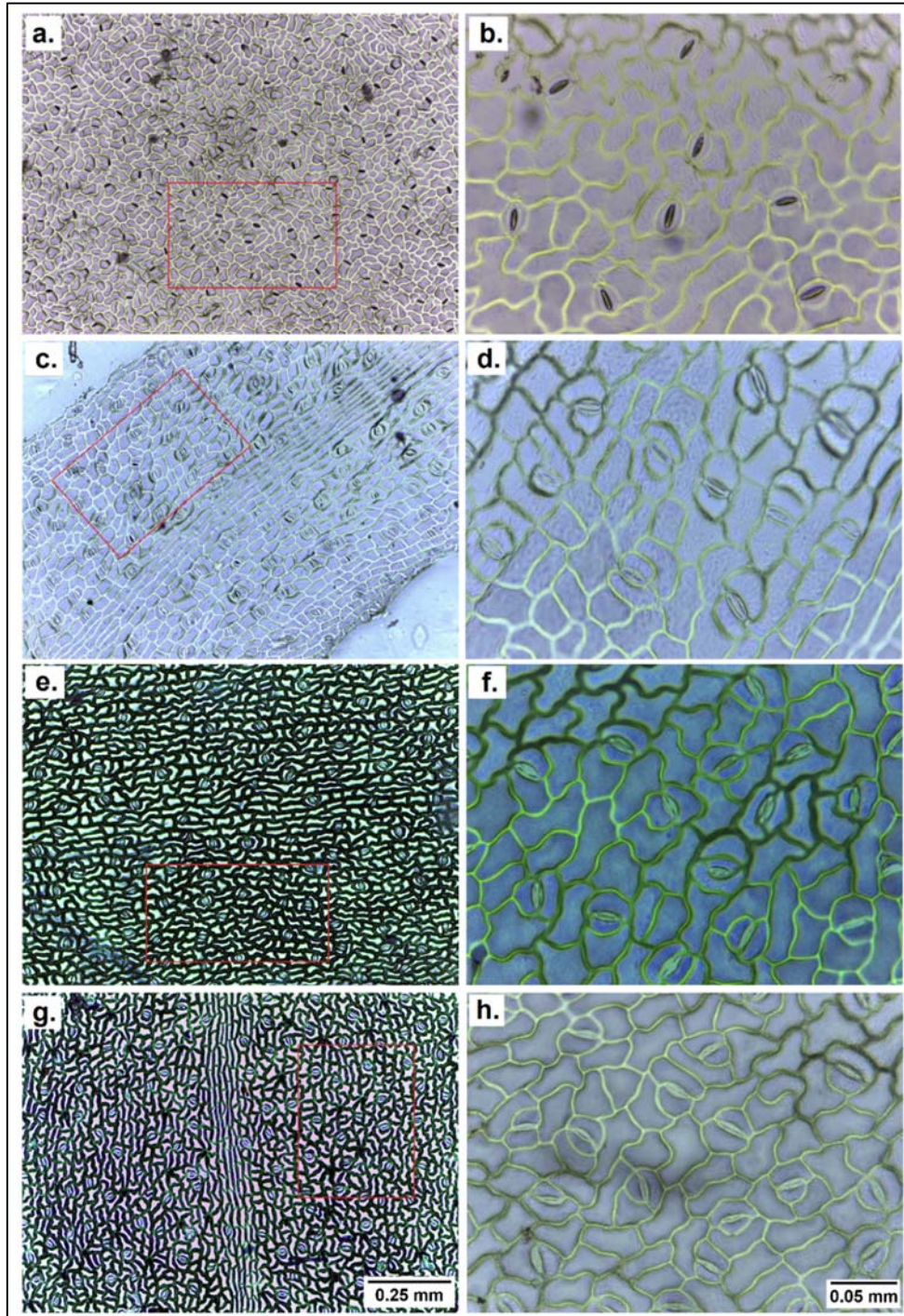


Figura 2.3: Improntas de epidermis de (a y b) *B. retama*, (c y d) *P. argentina*, (e y f) *P. flexuosa* y (g y h) *P. alpataco*, utilizadas para el conteo (a,c,e y g – A:100x) y medición (b, d, f y g – A:400x) de estomas. En rojo se observa delimitada un área de 0,16 mm² utilizada para el cálculo de la densidad (DE) e índice estomático (IE) según se indica en la metodología.

seguido de un breve proceso de agitación (30 s). Luego dejamos evaporar en su totalidad al cloroformo a temperatura ambiente bajo campana. Calculamos la cantidad de ceras extraídas como: peso del tubo después de la extracción de ceras – peso del tubo vacío, y lo expresamos por unidad de AF (Berli *et al.* 2013; Qaderi *et al.* 2002).

Determinamos las cantidades de clorofila total (CLO) y de carotenoides (CAR) en hojas de acuerdo a Chapelle *et al.* (1992), con modificaciones, como indicamos a continuación. Introdujimos 0,25 – 0,50 mg de hojas congeladas en 10 mL de dimetil sulfoxido (DMSO) a 90°C en oscuridad por 75 min, luego medimos la absorbancia del extracto a 665, 649 y 480 nm en un espectrofotómetro de luz UV-visible. Calculamos las concentraciones de CLO y CAR de acuerdo con Wellburn (1994). Luego, determinamos la relación CLO : CAR.

Plasticidad fenotípica

La cuantificación de la plasticidad fenotípica no es un asunto trivial y ha sido abordado de diferentes formas (Valladares *et al.* 2006). La elección del índice de plasticidad es muy importante dado que, dependiendo de cuál se utilice, se puede llegar a conclusiones dispares (Valladares *et al.* 2006). En nuestro caso, decidimos tomar como punto de partida los resultados de los GLMs y las pruebas *post-hoc* de Tukey (para más detalles ver la sección de “Análisis estadísticos”) de las normas de reacción correspondientes a cada carácter evaluado, dado que es un método potente para comparar las respuestas plásticas de dos o más especies cultivadas en una serie de ambientes diversos (Schlichting 1986). Asimismo, seleccionamos el índice de plasticidad fenotípica basado en la mediana (IP_{md}) *sensu* Valladares et al. (2006). Dado que no todos los caracteres seguían una distribución normal (la gran mayoría seguía una distribución log-normal), calculamos el IP_{md} basándonos en las medianas (en lugar de las medias), como: [(mediana máxima del carácter - mediana mínima del carácter) / mediana máxima del carácter], de la siguiente manera:

- Cuando la interacción especie (sp) x tratamiento (trat) fue significativa (indicando que el carácter era plástico al tratamiento y que las especies diferían en su respuesta), calculamos el IP_{md} para aquellas especies cuyas medias diferían significativamente entre tratamientos y consideramos el IP_{md} igual a cero para aquellas especies cuyas medias no diferían significativamente entre tratamientos (ausencia de plasticidad).

- En ausencia de interacción sp x trat significativa, pero con un efecto de trat estadísticamente significativo (indicando que el carácter era plástico al tratamiento y que las especies no diferían en su respuesta), calculamos un solo IP_{md} reuniendo los valores de todas las especies.
- En ausencia de un efecto significativo del trat (indicando que el carácter no era plástico al tratamiento) el IP_{md} fue considerado igual a cero.
- En el caso particular de los valores de sobrevivida, dado que carecíamos de una mediana por el tipo de respuesta binaria: vivo o muerto, calculamos el índice de plasticidad directamente con los números netos de individuos que permanecieron vivos al día 487 ((máx – min) / máx), sabiendo que en todos los casos el número inicial de plantas fue el mismo, 30.

El IP_{md} es una cuantificación de la magnitud del cambio en el valor del carácter debido al tratamiento, pero, por sí sólo, no indica nada sobre la dirección de la respuesta. En el peor de los escenarios, podría darse que dos o más especies presentaran la misma magnitud de respuesta, pero en direcciones opuestas. Por eso, para poder diferenciar estas respuestas, añadimos un signo entre paréntesis delante de los valores de IP_{md} calculados, con el fin de indicar si el valor del carácter creció ($IP_{md} > 0$) o disminuyó ($IP_{md} < 0$) en el tratamiento HW en relación al tratamiento LW.

Análisis estadístico

Analizamos los datos de los caracteres de desempeño y funcionales medidos en los ejemplares, así como los datos del potencial hídrico, a través de su ajuste a Modelos Lineales Generalizados (GLM, del inglés *Generalized Linear Models*), considerando a las especies (sp), los tratamientos (trat) y su interacción (sp x trat) como factores fijos (R versión 3.6.1 software, R Core Team, Vienna, Austria). Para analizar la sobrevivida y la asignación de la biomasa, utilizamos una distribución de errores binomial con función de enlace *logit*, tomando como variable de respuesta la vida o muerte de los individuos (variable binaria) en el caso de la sobrevivida, y la proporción de biomasa asignada a hoja, tallo o raíz en el caso de la asignación de biomasa. Para el resto de los casos (variables continuas) utilizamos una distribución de errores gaussiana con función de enlace identidad y consideramos como variable de respuesta el valor obtenido para cada atributo. Testeamos la homocedasticidad y la normalidad de los residuos, en los modelos seleccionados, por evaluación visual de los gráficos. En aquellos casos donde

el supuesto de homocedasticidad no se cumplió, modelamos la estructura de la varianza (Zuur *et al.* 2009) por su interacción (sp x trat) utilizando la función varIdent.

Realizamos comparaciones *post-hoc* de las medias mediante una prueba de Tukey de múltiples comparaciones. Consideramos el valor convencional de probabilidad $p < 0,05$ para determinar la presencia de diferencias significativas.

Una vez calculados los IP_{md} de cada carácter, realizamos un análisis multivariado de conglomerados (INFOSTAT versión 2018b software, Grupo InfoStat, Córdoba, Argentina). Consideramos como variables los IP_{md} obtenidos para cada uno de los caracteres de desempeño y funcionales.

RESULTADOS

Los distintos tratamientos de riego resultaron en diferentes potenciales hídricos de pre-alba (Ψ_{hPA}) de las plantas (Figura 2.4). El tratamiento de baja disponibilidad hídrica (LW) produjo un estrés hídrico intenso, con valores similares a los registrados en individuos en su ambiente natural, a campo (Giordano *et al.* 2011; Meglioli *et al.* 2014).

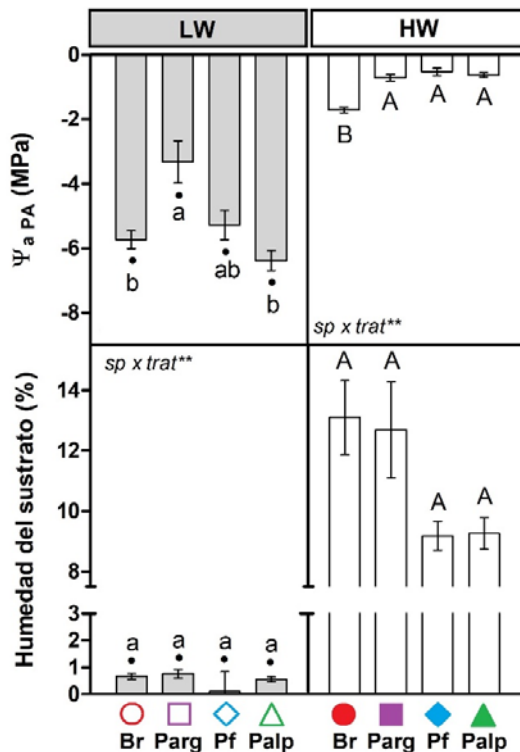


Figura 2.4: (a) Potencial agua pre-alba en hoja y (b) Porcentaje de humedad del sustrato medido en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde) bajo tratamientos de riego contrastantes: con baja (LW, figuras vacías, barras grises) y alta (HW, figuras llenas, barras blancas) disponibilidad de agua. Las barras indican la media \pm SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies de un mismo tratamiento. Los puntos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos dentro de una misma especie.

Como esperábamos, todas las especies incrementaron sus desempeños cuando fueron cultivadas con alta disponibilidad de agua (HW), incrementando sus tasas de crecimiento (Figura 2.5 a y b) y la sobrevivida de los individuos (Figura 2.5 c). Sin embargo, las especies respondieron de forma diferente a los tratamientos en el crecimiento (interacción significativa sp x trat), aunque no en la sobrevivida de los individuos (Figura 2.5). La biomasa total de la planta (BT) mostró una mayor plasticidad que el diámetro a la altura de la base (DAB) y la sobrevivida de los individuos (S) en todas las especies (Tabla 2.2). Las especies freatófitas fueron las más beneficiadas en términos de desempeño debido a la mayor disponibilidad de agua, tanto al considerar cada carácter por separado, como al considerar la plasticidad promedio de los caracteres de desempeño (Tabla 2.2). De mayor a menor, la clasificación de las especies según su media de IP_{md} para los caracteres de desempeño fue: *P. alpataco* > *P. flexuosa* > *P. argentina* > *B. retama* (Tabla 2.2, Figura 2.6).

Caracteres de desempeño

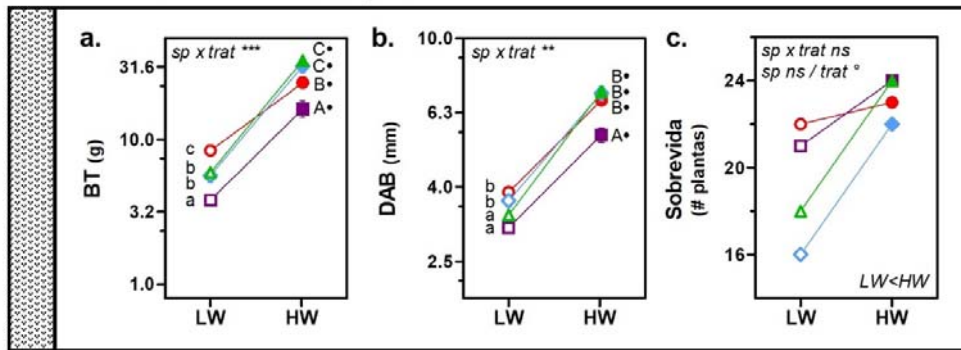


Figura 2.5: Diagramas de reacción correspondientes a los caracteres de desempeño medidos en especies xerófitas: *Bulnesia retama* (●Br, rojo) y *Prosopis argentina* (■Parg, violeta) y freatófitas: *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde), bajo tratamientos de riego contrastantes: alta (HW, símbolos llenos) y baja (LW, símbolos vacíos) disponibilidad de agua. Los símbolos indican la media \pm SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies dentro de un mismo tratamiento. Los puntos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos dentro de una misma especie. Los asteriscos indican el valor de p resultante de un análisis tipo GLM utilizando a las especies (sp), los tratamientos (trat) y su interacción (sp x trat) como efectos fijos, de la siguiente manera *** $p < 0,0001$, ** $p < 0,001$, * $p < 0,01$, ° $p < 0,05$ y ns, no significativo ($\alpha = 0,05$). Abreviaturas y unidades según Tabla 2.1.

En cuanto a los caracteres funcionales, observamos que las especies respondieron de manera diferente al tratamiento hídrico en cuanto a su asignación de biomasa entre los diferentes órganos, resultando en una interacción significativa sp x trat para todas las variables consideradas (Figura 2.7 a-e). Como consecuencia de esto, las especies exhibieron diferentes IP_{md} en cuanto a los caracteres de asignación de biomasa, que

además variaron en diferentes direcciones de respuesta (Tabla 2.2). La clasificación entre especies en cuanto al promedio de los IP_{md} para la asignación de biomasa fue $B. retama > P. argentina = P. flexuosa > P. alpataco$ (Tabla 2.2, Figura 2.6). *Bulnesia retama* fue la especie más plástica en términos de asignación de biomasa, sin embargo, sus respuestas fueron opuestas a las que esperábamos según los conocimientos actuales del efecto del estrés hídrico en la distribución de biomasa entre los órganos de la planta (Tabla 2.2). Cuando las cultivamos con HW, *B. retama* disminuyó su asignación de biomasa a hojas (LMR) e incrementó su asignación de biomasa a raíces (RMR), incrementando de esta manera la relación R:V (Figura 2.7, a, c y d; Tabla 2.2). *Prosopis argentina* y *P. flexuosa* fueron menos plásticas en cuanto a estos caracteres con respecto a *B. retama*, y mostraron las respuestas típicamente reportadas en cuanto a estos parámetros: incrementaron la asignación de biomasa a los tallos y disminuyeron la asignación de biomasa a raíces, disminuyendo la relación R:V al ser cultivadas con HW (Figura 2.7 s, d y e, Tabla 2.2). Ambas especies mostraron IP_{md} similares en todos los caracteres relacionados con la asignación de biomasa medidos, así como el mismo promedio de IP_{md} (Tabla 2.2, Figura 2.6). En contraposición, *P. alpataco* no fue plástica en absoluto, por lo que los plantines cultivados con HW mostraron la misma asignación de biomasa entre órganos que los cultivados con estrés hídrico (Figuras 2.6 y 2.7 a-e; Tabla 2.2).

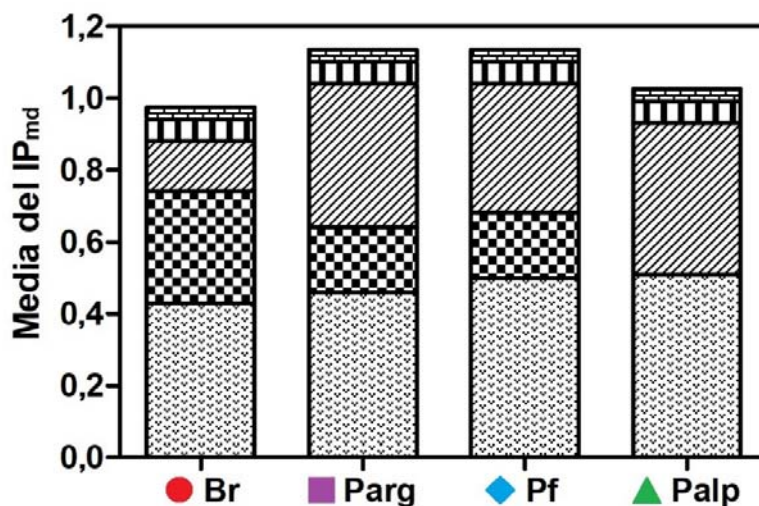


Figura 2.6: Patrones de plasticidad, expresados como medias de IP_{md} de todos los caracteres de desempeño (▨) y Funcionales: Asignación de biomasa (▩), Hojas (▧), Estomas (▦) y Compuestos fotoprotectores / antioxidantes (▤) medidos en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde). Las barras indican las medias para cada grupo de caracteres.

Tabla 2.2: Índices de Plasticidad ($IP_{md} = (\text{máx} - \text{min}) / \text{máx}$) de los caracteres de desempeño y funcionales, obtenidos para *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde). Los signos indican la dirección del cambio del valor del carácter de LW a HW: (+) el valor del carácter aumentó; (-) el valor del carácter disminuyó. Abreviaturas y unidades como en la Tabla 2.1.

Grupo funcional Especie	IP _{md}			
	Xerófitas		Freatofitas	
	● Br	■ Parg	◆ Pf	▲ Palp
Caracteres de desempeño				
BT	(+) 0,68	(+) 0,76	(+) 0,85	(+) 0,83
DAB	(+) 0,44	(+) 0,44	(+) 0,48	(+) 0,52
S			(+) 0,17	
Media	0,43	0,46	0,50	0,51
Caracteres funcionales				
Asignación de biomasa				
LMR	(-) 0,50	0	0	0
SMR	0	(+) 0,14	(+) 0,16	0
RMR	(+) 0,35	(-) 0,24	(-) 0,22	0
R:V	(+) 0,40	(-) 0,35	(-) 0,34	0
Media	0,31	0,18	0,18	0
Hoja				
TH	0	(+) 0,27	(+) 0,34	(+) 0,36
PFE	0	(+) 0,51	(+) 0,28	(+) 0,51
AF	0	(+) 0,84	(+) 0,82	(+) 0,80
LAR	(-) 0,56	0	0	0
Media	0,14	0,40	0,36	0,42
Estomas				
DE		(-) 0,06		
IE		(+) 0,05		
TE		(+) 0,07		
Media		0,06		
Compuestos fotoprotectores / antioxidantes				
AN		0		
FLA		(+) 0,14		
CER		0		
CLO:CAR		0		
Media		0,035		
Media General	0,14	0,18	0,17	0,13

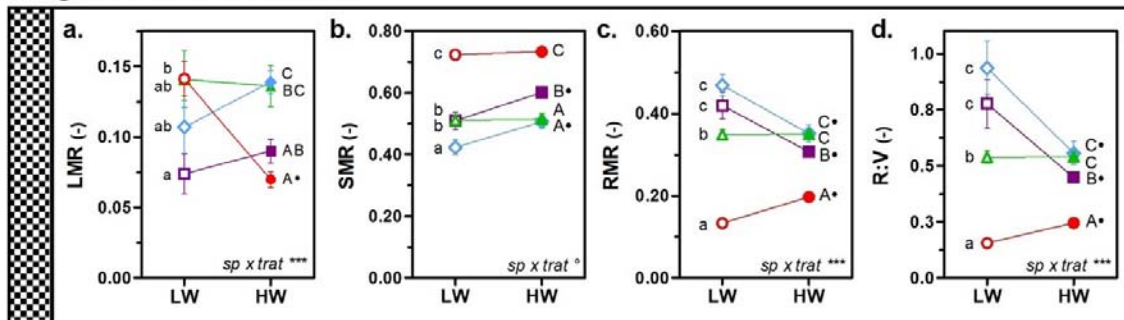
A su vez, las especies exhibieron diferencias entre ellas en cuanto a sus valores relacionados con los caracteres de asignación de biomasa bajo diferentes regímenes hídricos. *Bulnesia retama* mostró una mayor asignación de biomasa a los órganos

aéreos (hojas y tallos), una menor asignación a las raíces, y una menor relación R:V que las especies de *Prosopis* en ambos tratamientos hídricos (Figura 2.7 a-e). *Bulnesia retama* asignó cerca del 75 % de su biomasa total a tallos fotosintéticos en ambos tratamientos de riego (Figura 2.7 b). *Prosopis argentina* y *P. flexuosa* presentaron la mayor asignación de biomasa a raíces y la mayor relación R:V (0,8 – 0,9) bajo condiciones de sequía, las cuales disminuyeron significativamente con el crecimiento bajo una mayor disponibilidad hídrica a valores de R:V similares a los de *P. alpataco* (~ 0,5) (Figura 2.7 c y d).

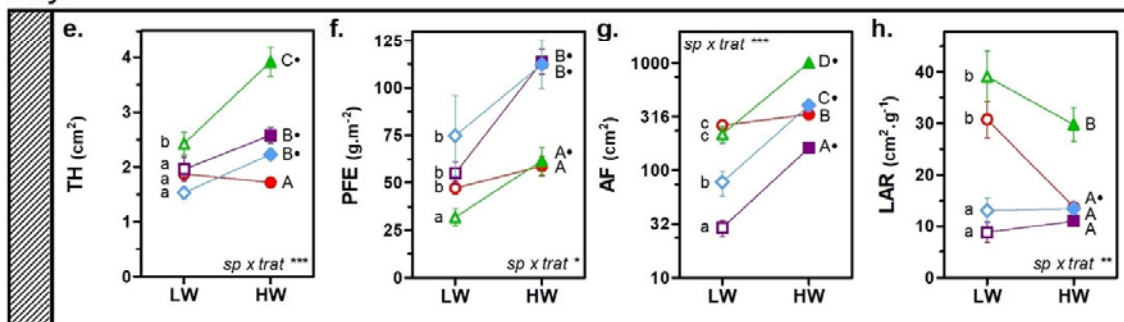
Observamos, también, que las especies mostraron diferentes respuestas foliares en cuanto a la disponibilidad de agua, resultando en una interacción significativa sp x trat (Figura 2.7 e y h). El orden de las especies en cuanto a la media de los IP_{md} para los caracteres de hoja fue *P. alpataco* > *P. argentina* > *P. flexuosa* > *B. retama* (Tabla 2.2, Figura 2.6). Las especies de *Prosopis* mostraron una mayor plasticidad en cuanto a los caracteres de hoja que *B. retama*, aumentando su tamaño de hoja (TH), peso foliar específico (PFE), y el área foliar por planta (AF) con HW (Figura 2.7 e-g, Tabla 2.2). Sin embargo, mantuvieron invariable entre tratamientos la relación de área foliar (LAR) (Figura 2.7 h, Tabla 2.2). Por otro lado, *B. retama* no modificó el TH, PFE, ni AF entre tratamientos, pero sí disminuyó LAR al ser cultivada con HW (Figura 2.7 e-g, Tabla 2.2), sugiriendo una variación en la capacidad de asimilación neta por unidad de área foliar entre tratamientos. Al mismo tiempo, las especies exhibieron diferencias en sus valores de caracteres foliares bajo cada tratamiento hídrico. *Prosopis alpataco* presentó las hojas de mayor tamaño en ambos tratamientos hídricos, y con HW sus hojas fueron el doble de grandes que las del resto de las especies (Figura 2.7 e). Al mismo tiempo, esta especie presentó la mayor AF al ser cultivada con HW, seguida por *P. flexuosa*, *B. retama*, y *P. argentina* (Figura 2.7 g). Por otro lado, *B. retama*, *P. argentina*, y *P. flexuosa* tuvieron hojas más gruesas y/o densas que *P. alpataco* bajo estrés hídrico, mientras que con alta disponibilidad de agua (HW), *P. argentina* y *P. flexuosa* presentaron hojas cerca del doble de gruesas y/o densas que las hojas de las otras especies (Figura 2.7 f). Bajo estrés hídrico, *B. retama*, y *P. alpataco* mostraron el mayor LAR, 3 a 4 veces mayor que *P. argentina*, y *P. flexuosa* (Figura 2.7 h). *Prosopis alpataco* mantuvo este valor de LAR con HW, sin embargo, *B. retama* lo disminuyó significativamente.

Caracteres funcionales

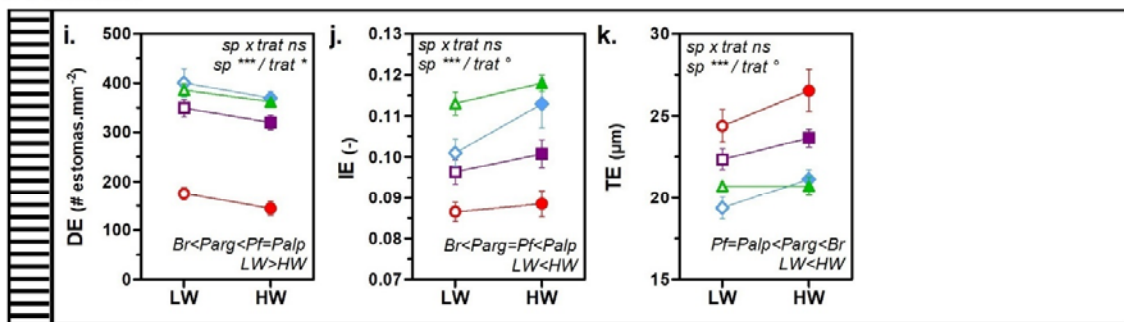
Asignación de biomasa



Hoja



Estomas



Compuestos fotoprotectores / antioxidantes

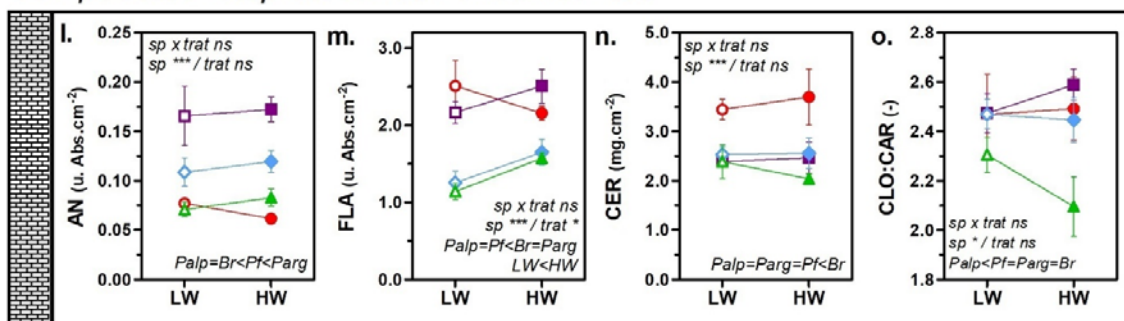


Figura 2.7: Diagramas de reacción correspondientes a los caracteres funcionales medidos en las especies de estudio. Los mismos están agrupados en caracteres relacionados con la asignación de biomasa, hoja, estomas y compuestos fotoprotectores / antioxidantes. Referencias según Figura 2.5. Abreviaturas y unidades según Tabla 2.1.

En cuanto a los caracteres estomáticos, todas las especies exhibieron respuestas similares al tratamiento hídrico, con diferencias significativas debido tanto al efecto de la especie como al del tratamiento (Figura 2.7 i-k). Todas las especies disminuyeron su densidad estomática (DE), mientras que incrementaron su índice estomático (IE), y tamaño del estoma (TE) cuando fueron cultivadas con HW (Figuras 2.7 i-k y 2.8; Tabla 2.2). La variación en el IE entre tratamientos indica que el programa de desarrollo que regula la diferenciación estomática de las células epidérmicas es sensible a la disponibilidad de agua para todas las especies estudiadas. A pesar de que la diferenciación estomática fue promovida en HW (o inhibida en LW), DE se redujo, probablemente debido a la compensación causada por una mayor expansión celular en HW (Tabla 2.2). Esta idea de mayor expansión foliar en HW está respaldada por el hecho que los estomas de plantas cultivadas en HW fueron más grandes que los estomas de hojas crecidos en LW (Figura 2.7 k). Las especies mostraron diferentes valores en cuanto a los caracteres estomáticos: *B. retama* presentó la mitad de DE que las especies de *Prosopis*, el menor IE, y el mayor TE (Figura 2.7 i-k).

Nuestros resultados también indican que las especies difirieron en la concentración de compuestos fotoprotectores y antioxidantes y que sus respuestas al tratamiento fueron similares (Figura 2.7 l-o). La disponibilidad de agua no reguló la concentración de la mayoría de los compuestos medidos, excepto los flavonoides (FLA) que incrementaron su concentración con HW en todas las especies (Figura 2.7 l-o; Tabla 2.2). Las especies que exhibieron las mayores concentraciones de antocianinas (AN) fueron *P. argentina*, seguida de *P. flexuosa* (Figura 2.7 l). En el caso de los FLA, *P. argentina* y *B. retama* presentaron las mayores concentraciones (Figura 2.7 m). *Bulnesia retama* mostró los niveles de ceras por unidad de área foliar (CER) más altos, y *P. alpataco* mostró los valores más bajos en cuanto a la relación clorofila : carotenos (CLO:CAR) (Figura 2.7 n-o).

Tomando todos los caracteres funcionales juntos, las especies se ordenaron de la siguiente manera, de mayor a menor IP_{md} : *P. argentina* > *P. flexuosa* > *B. retama* > *P. alpataco* (Tabla 2.2, Figura 2.6). *Prosopis argentina* y *P. flexuosa* presentaron medias de plasticidad muy similares en cuanto a los caracteres funcionales (Tabla 2.2). A su vez, los caracteres que contribuyeron a su plasticidad fueron similares, es decir, estas especies presentaron un perfil similar de plasticidad de caracteres funcionales, el cual se caracterizó por una alta plasticidad en caracteres de hoja, seguido por los caracteres de

asignación de biomasa (observar la similitud de los gráficos de torta en la Figura 2.8). En contraposición, *B. retama* y *P. alpataco* presentaron una plasticidad promedio similar entre ellas y menor que *P. argentina* y *P. flexuosa* (Tabla 2.2), sin embargo, sus perfiles de plasticidad de caracteres funcionales difirieron (Figura 2.8). *Prosopis alpataco* fue muy plástica en caracteres de hoja, pero careció de plasticidad en cuanto a los caracteres de asignación de biomasa, y *B. retama* presentó el patrón opuesto (Figura 2.8). El análisis multivariado de conglomerados, corrido con los IP_{md} de los caracteres funcionales, mostró una mayor proximidad entre *P. argentina* y *P. flexuosa*, las cuales se separaron junto a *P. alpataco* de *B. retama* a una mayor distancia (Figura 2.9). Estos resultados sugieren que las especies pertenecientes al mismo grupo funcional no

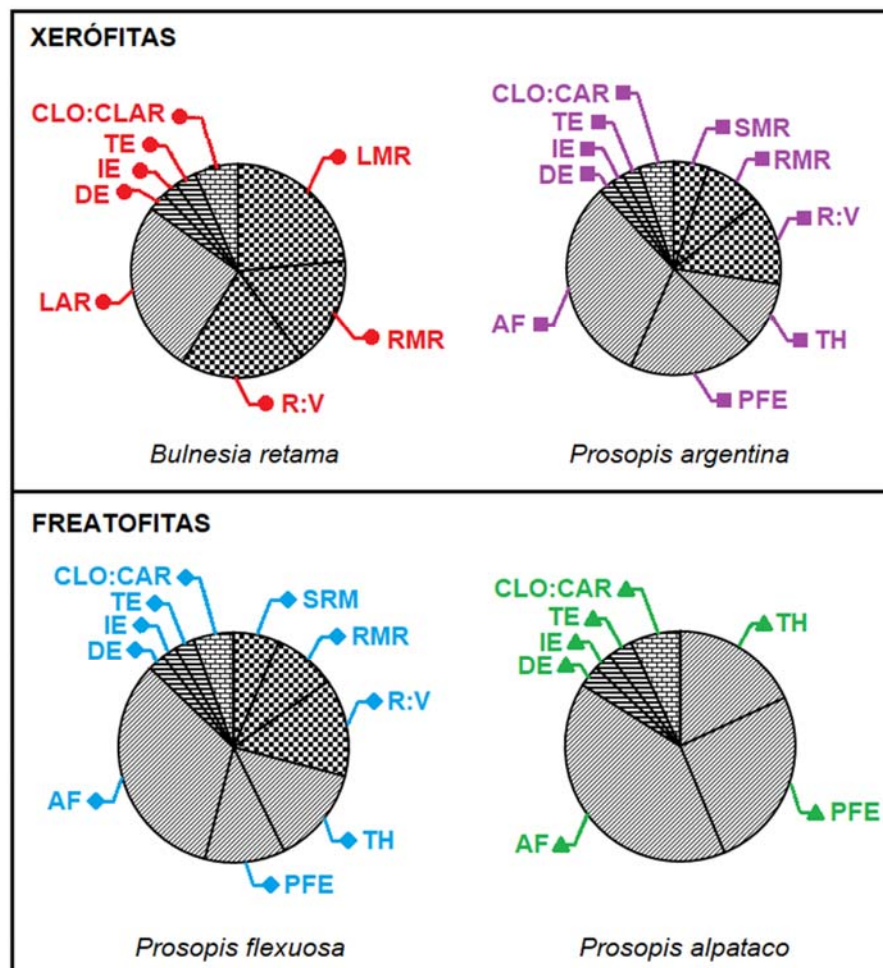


Figura 2.8 Patrones de plasticidad, expresados como medias de IP_{md} de todos los caracteres Funcionales: Asignación de biomasa (▨), Hojas (▧), Estomas (▩) y Compuestos fotoprotectores / antioxidantes (▨) medidos en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde). Las porciones del gráfico de torta indican la proporción de ese carácter sobre la plasticidad total observada en la especie.

comparten la plasticidad de los caracteres funcionales (ya sea por la magnitud y/o patrón presentado), ni siquiera en el caso de aquellas especies pertenecientes al mismo género (*P. flexuosa* y *P. alpataco* dentro de las especies de *Prosopis*).

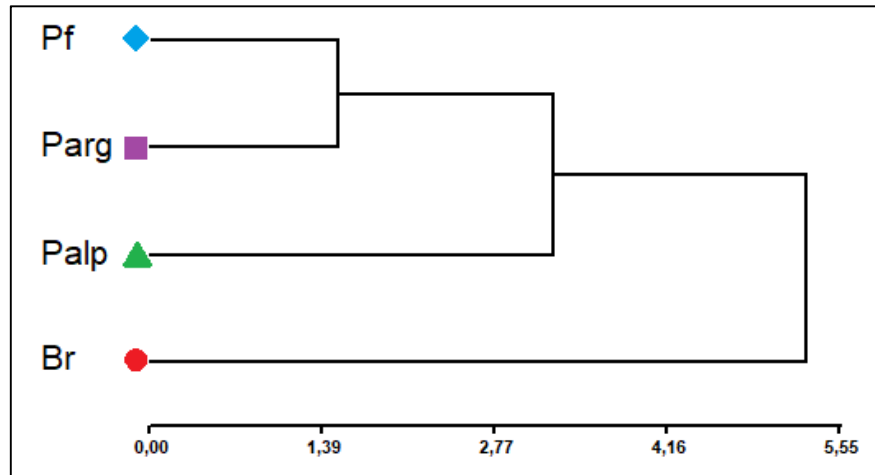


Figura 2.9: Dendrograma resultante de un análisis multivariado de conglomerados corrido con los IP_{md} de todos los caracteres funcionales medidos.

DISCUSIÓN

Nuestros resultados indican que las especies exhibieron un amplio rango de valores de los caracteres funcionales de asignación de biomasa, crecimiento y morfología de hoja, anatomía estomática y compuestos fotoprotectores / antioxidantes, y que la mayoría de los caracteres funcionales fueron sensibles al suministro de agua. Todas las especies incrementaron su desempeño (crecimiento y sobrevivencia) cuando fueron cultivadas con alta disponibilidad de agua (tratamiento HW). Sin embargo, al mismo tiempo, algunas de estas especies modificaron su fenotipo debido a la variación de sus caracteres funcionales, lo cual podría - de acuerdo a las teorías existentes acerca de la adaptación a ambientes con sequía - hacer decrecer sus habilidades para resistir a la sequía a campo. Las consecuencias reales observadas de los cambios las discutimos en el Capítulo 4, donde efectivamente ponemos a prueba el impacto de los distintos métodos de cultivo en el desempeño de los plantines a campo.

Las especies difirieron en sus respuestas funcionales, y sus caracteres relacionados con la asignación de biomasa, el tamaño y morfología de la hoja marcaron estas diferencias.

Estos caracteres exhibieron la plasticidad más alta, y, en consecuencia, tuvieron el impacto más grande en los cambios fenotípicos de los plantines en respuesta a una alta disponibilidad hídrica. El AF fue el carácter más plástico de todos. El crecimiento de la hoja es usualmente muy sensible a la disponibilidad de agua dado que las hojas crecen por división celular y la expansión es dirigida por la presión de turgencia, y la variación en el crecimiento de la hoja como una función de la disponibilidad de agua es una respuesta reportada en una gran variedad de especies, incluidas aquellas de hábitats áridos y semiáridos (Bizet *et al.* 2015; Couso & Fernández 2012; Fernández *et al.* 2016; Lambers *et al.* 2008). Sin embargo, es notable que solo las especies de *Prosopis* mostraran un incremento tanto en TH como en AF en respuesta al tratamiento de HW. Contrariamente, *B. retama* no fue plástica en relación a estos caracteres. En concordancia con este resultado, se han reportado casos de especies desérticas y mediterráneas cuyo crecimiento foliar no responde al aumento en la disponibilidad de agua (Angert *et al.* 2010; Sánchez-Gómez *et al.* 2008). Cabe destacar el hecho de que todas las especies de *Prosopis* presentaron una variación similar en el AF (IP_{md} entre 0,8 – 0,84), aún cuando pertenecen a diferentes grupos funcionales. Esta respuesta plástica en la biomasa de las hojas de las especies de *Prosopis* al suministro hídrico, por otro lado, les permitió aprovechar el agua cuando ésta estaba disponible, aumentando la bioamasa total de los plantines (BT IP_{md} 0,76 - 0,83). Sin embargo, al producir plantines para revegetación, esta alta plasticidad en el crecimiento de las hojas cuando el agua no es limitante podría incrementar el estrés post-trasplante debido a la mayor superficie de transpiración de los plantines, lo cual podría disminuir el éxito de la revegetación. En este sentido, *B. retama* no presentaría esta desventaja dado que no mostró esta respuesta. El aumento en TH fue acompañado por un incremento en PFE, es decir en el grosor y/o densidad de las hojas, en el tratamiento HW. Este fue un carácter muy plástico en *P. argentina* y *P. alpataco* con IP_{md} de 0,51 en ambas especies; *P. flexuosa* presentó, en este carácter, la mitad de la plasticidad que sus congéneres. En contraste a nuestros resultados, diversos estudios reportan un incremento en PFE debido al estrés hídrico (Bizet *et al.* 2015; Bongers *et al.* 2017; Carvajal *et al.* 2017; Poorter *et al.* 2009; Ramírez-Valiente *et al.* 2010; Sánchez-Gómez *et al.* 2008). Un mayor PFE es ventajoso bajo condiciones de sequía, ya que puede ser causado por un empaquetado más denso de las células del mesófilo, y/o por paredes celulares más gruesas, lo cual reduce la tasa de difusión de gases dentro del mesófilo, y mantiene la turgencia de la hoja bajo estrés hídrico (Poorter *et al.* 2009). En nuestro caso, que las hojas más gruesas / densas se

hayan desarrollado con HW puede reflejar un mayor crecimiento foliar (mayor biomasa) cuando los recursos no son limitantes, más que el desarrollo de caracteres de hoja asociados a la resistencia a la sequía. Por otro lado, el hecho de que las especies que incrementaron sus AF no hayan alterado su LAR, nos indica que la capacidad de asimilación neta por unidad de área foliar permaneció constante entre tratamientos (es decir, el área foliar requerida para fijar una cierta cantidad de biomasa, permaneció constante). *Bulnesia retama* mostró una disminución en LAR cuando creció con HW, es decir, necesitó desplegar una menor AF para fijar una misma unidad de biomasa que en LW. Esto sugiere que cuando fue cultivada con HW, esta especie mejoró su capacidad foliar de asimilación. Esta especie, como *P. argentina*, se encuentra normalmente sin hojas a campo durante el estrés hídrico. Sin embargo, ambas especies presentaron hojas en nuestro experimento, aunque *B. retama* presentó cerca de 10 veces más AF que *P. argentina* en el tratamiento LW. Consideramos que *B. retama* ha mantenido esta gran AF durante el estrés hídrico debido a una respuesta particular de esta especie a los pulsos de agua (lo cual discutiremos en detalle más adelante). Retener las hojas bajo estrés hídrico puede haber causado un daño foliar (es decir, fotoinhibición, o daño por estrés oxidativo), lo cual se hizo evidente con el LAR más alto en el tratamiento LW. Otra respuesta plástica importante que marcó diferencias entre especies fue la de los caracteres funcionales relacionados con la asignación de biomasa. Encontramos tres tipos de respuestas diferentes expresadas por las especies bajo estudio: una falta de plasticidad en los caracteres de asignación de biomasa evaluados; respuestas plásticas en acuerdo con lo que se sabe sobre la regulación de la asignación de biomasa por el estrés hídrico; y respuestas plásticas contrarias a las esperadas. Bajo condiciones de sequía, las plantas generalmente reducen el crecimiento aéreo en una mayor medida que el crecimiento de las raíces, lo cual resulta frecuentemente en un incremento de la proporción de biomasa total asignada a raíces, y un incremento en la relación R:V (Eziz *et al.* 2017; Poorter *et al.* 2012). El ABA juega un rol importante en la regulación del crecimiento de hojas y raíces, y la relación R:V durante el estrés hídrico, junto con hormonas como el etileno y las auxinas (McAdam *et al.* 2016; Sharp & LeNoble 2002). *Prosopis argentina* y *P. flexuosa* exhibieron este tipo de respuesta, dado que bajo HW, redujeron la proporción de biomasa dirigida a raíces, incrementaron la proporción de biomasa asignada a tallos y, en consecuencia, disminuyeron su relación R:V a aproximadamente a la mitad del valor que exhibieron con LW. Si lo vemos desde el ángulo opuesto, estas especies incrementaron la fracción de biomasa asignada a raíces y

la relación bajo estrés hídrico. El hecho de que dichas especies reduzcan la relación R:V y aumenten considerablemente el AF cuando son cultivadas con libre disponibilidad de agua, podría resultar en plantines que pueden llegar a tener dificultades en superar la sequía post-trasplante. En contraste con sus congéneres, *P. alpataco* no fue plástica para los caracteres de asignación de biomasa. Nuestro resultado coincide con el obtenido por Vilela *et al* 2012 quien evaluó la asignación de biomasa en juveniles de *P. alpataco* bajo dos condiciones de riego contrastantes, pero a diferencia de nuestro trabajo, trasplantados a suelo en un campo experimental. Aunque *P. alpataco* incrementó considerablemente su AF bajo HW, mantuvo sus patrones de asignación de biomasa como en LW, y la misma relación R:V, próxima a 0,5. Podemos interpretar que cuando *P. alpataco* es cultivada con HW, los plantines presentan un fenotipo más cercano al fenotipo LW en comparación a lo que sucede con los plantines de *P. argentina* y *P. flexuosa*. Por consiguiente, cultivar los plantines de *P. alpataco* con libre disponibilidad de agua no desafiaría sustancialmente las posibilidades de los mismos de superar el *shock* post-trasplante como sí lo haría *P. argentina* y *P. flexuosa*. Por otro lado, las respuestas de los caracteres asociados a la asignación de biomasa a la disponibilidad de agua en *B. retama* fueron contrarios a aquellos esperados. Nuestros resultados mostraron que *B. retama* incrementa su relación R:V con HW, principalmente debido a una fuerte disminución de la biomasa asignada a hojas (junto con una reducción en LAR), y debido a un incremento en la biomasa asignada a raíces, lo cual es contraintuitivo. Consideramos que estos resultados fueron consecuencia de la respuesta particular de *B. retama* al régimen con que suministramos el agua en el tratamiento LW. Esta especie no presenta hojas a campo durante los períodos de sequía típicamente prolongados, y responde rápidamente a las lluvias con un rebrote de hojas nuevas (observación personal a campo de la Dra. Giordano). En el Desierto del Monte Central (precipitación anual media de 160 mm), medimos valores de Contenido Relativo de Agua (CRA) en suelo de 0,5 % durante los períodos de sequía, los cuales incrementaron a 4 – 5 % luego de los eventos de lluvias (Guevara *et al.* 2018). En nuestro experimento, el CRA del suelo del tratamiento LW varió de 4 % luego del riego, a 0,5 % al final del período de sequía antes de regar nuevamente, produciendo variaciones en el potencial agua del suelo (ver la curva de retención hídrica del sustrato en la Figura 2.2) parecidas a pulsos de lluvia seguidas de sequía, pero en ciclos más cortos (~7 d) que en el campo. Ciclos cortos de fluctuaciones en el potencial agua del suelo podrían haber sido censados por *B. retama* como una señal ambiental recurrente para el crecimiento de

hojas, evitando de esta manera que redujera su AF en el tratamiento LW como debería ocurrir durante largos períodos de sequía. Esta señal fluctuante no estuvo presente en el tratamiento HW, en el cual la variación en el CRA del suelo fue de 14 – 6 %, la cual no alteró el potencial agua del suelo (Figura 2.2). Esto resultó en una disminución marcada en LMR, y la asignación de la biomasa disponible, no invertida en hojas, hacia el crecimiento de las raíces. A fin de determinar en qué medida el cultivo de los plantines con HW modificó los atributos de la resistencia a la sequía, tomamos el tratamiento LW como referencia. Por lo tanto, en el caso de *B. retama* la interpretación de los resultados debe ser hecha con cuidado dado que es muy posible que, bajo períodos extendidos de sequía en el campo, *B. retama* exhiba valores diferentes de los caracteres medidos en nuestro experimento. Creemos que sería apropiado evaluar las respuestas de *B. retama* bajo otro método de aplicación de estrés hídrico a fin de arribar a conclusiones más sólidas.

Trabajos de investigación sobre especies de ambientes áridos y semi-áridos reportan diversos resultados: mientras que la mayoría de las especies estudiadas incrementan la relación R:V en respuesta al estrés hídrico, algunas especies no alteran sus patrones de asignación de biomasa en respuesta a la sequía (Alpert & Simms 2002; Carvajal *et al.* 2017; Fernández *et al.* 2016; Sánchez-Blanco *et al.* 2004; Sánchez-Gómez *et al.* 2008; Villar-Salvador *et al.* 2004). Los índices de plasticidad de la relación R:V en plantas de ambientes áridos (pastos y arbustos) coincide con los de las especies analizadas en este estudio, y se encuentran en el rango entre 0,25 a 0,40 (Carvajal *et al.* 2017; Couso & Fernández 2012). Las especies leñosas de los ambientes mediterráneos muestran índices de plasticidad en estos caracteres menores, cercanos a 0,15 (Sánchez-Gómez *et al.* 2008). Desde el punto de vista de producción de plantines para revegetar ambientes áridos, lo más deseable es lograr una relación R:V similar a la que desarrollan las plantas en su ambiente natural bajo sequía. Es decir, cuanto menos plástico sea este carácter a la disponibilidad de agua, mejor (Fernández *et al.* 2016). Esto es así debido a que el balance entre los órganos transpiratorios y los órganos absorbentes se mantiene cercano al balance óptimo ajustado por la planta bajo condiciones de sequía.

Los caracteres que siguieron en plasticidad, fueron aquellos relacionados con los estomas y, en este caso, todas las especies respondieron de forma similar al tratamiento. Las plantas regulan la pérdida de agua y el intercambio gaseoso en el corto tiempo a través de la apertura estomática, y a mediano plazo, ajustando el desarrollo de estomas en las hojas nuevas en respuesta a señales ambientales externas. Esto genera cambios en

la Densidad Estomática (DE) y el tamaño de los estomas, con una relación negativa entre ambos parámetros a través de los diferentes grupos de plantas (Bertolino *et al.* 2019; Hetherington & Woodward 2003). Se considera que los incrementos en la DE acoplados a las reducciones en los tamaños de los estomas aumentan la conductancia estomática máxima ($g_{s_{max}}$) por unidad de AF, junto con una respuesta de apertura estomática más rápida que proporciona un control más estricto sobre la pérdida de agua (Dow & Bergmann 2014). Encontramos que todas las especies disminuyeron la DE e incrementaron el Tamaño de los Estomas (TE) cuando fueron cultivadas con HW, indicando que, el control estomático sobre la conductancia estomática podría ser menos preciso al cultivar las plantas en HW respecto de su cultivo con LW. Las plantas también incrementaron el Índice Estomático (IE), indicando que las cuatro especies estudiadas pueden alterar el patrón de desarrollo de los estomas con la diferente disponibilidad de agua. Estos resultados concuerdan con evidencia de que el estrés hídrico y el ABA inhiben la diferenciación de estomas, reduciendo de esta manera el IE (Qi & Torii 2018). En síntesis, las especies de *Prosopis*, cuando fueron cultivadas con HW, incrementaron considerablemente su tamaño de hoja y el área foliar por planta, lo cual, sumado a los cambios estomáticos descritos anteriormente, puede implicar un menor control de la transpiración (mayor pérdida de agua) que al ser cultivadas con LW. Todos estos cambios podrían incrementar el *shock* post-trasplante en estas especies. Por el contrario, *B. retama* sólo presentó plasticidad a nivel estomático, pero manteniendo el AF como en LW, lo cual podría significar una mayor capacidad de superar el *shock* post-trasplante.

Los menos plásticos de todos los caracteres fueron aquellos relacionados con los compuestos fotoprotectores y antioxidantes, y como ocurrió con los estomas, todas las especies respondieron de forma similar al tratamiento. El estrés hídrico, junto con otros estreses abióticos y bióticos, puede inducir la síntesis de fenoles (flavonoides y antocianinas) por la vía shikimato / fenilpropanoide (González-Villagra *et al.* 2017; Sharma *et al.* 2019). Estos compuestos actúan como antioxidantes no-enzimáticos en la captación de especies Reactivas del Oxígeno (ROS, del inglés *Reactive Oxygen Species*), filtrando la radiación UVB (flavonoides) y de luz visible (antocianinas), protegiendo a las plantas del exceso de radiación solar (Cheynier *et al.* 2013; Sharma *et al.* 2019). Observamos que las especies estudiadas modificaron el contenido de flavonoides por unidad de área foliar (FLA) en respuesta al tratamiento hídrico, pero, contrario a lo reportado, los plantines incrementaron el FLA cuando los cultivamos con

HW. Esta respuesta supone una mayor protección UVB y antioxidante para plantines cultivados bajo este régimen hídrico, lo cual es ventajoso en ambientes áridos con altos niveles de irradiación solar.

Podemos concluir que cultivar estas especies leñosas de desierto con mayor disponibilidad de agua que la que normalmente experimentan en su ambiente natural incrementa sus desempeños en el vivero, y altera su fenotipo con respecto a aquel expresado bajo condiciones de estrés hídrico, lo cual coincide con nuestra hipótesis inicial. Sin embargo, no podemos afirmar que en todos los casos este fenotipo es potencialmente menos resistente a la sequía que el fenotipo cultivado con menor disponibilidad de agua, ya que las respuestas de las distintas especies fueron dispares. *Bulnesia retama* presentó cambios potencialmente favorables para la resistencia a la sequía cuando fue crecida con HW. No obstante, como discutimos anteriormente, estos resultados deben ser tomados con precaución dado que pueden deberse a un artificio experimental, ya que no es razonable que se hayan seleccionado respuestas que incrementan la resistencia a la sequía cuando la planta no está en una situación de sequía. Dentro de las especies de *Prosopis*, *P. alpataco* fue la especie menos plástica al tratamiento, por lo que las ventajas en desempeño en el vivero superarían a algunos cambios fenotípicos potencialmente dañinos. Por el contrario, *P. argentina* y *P. flexuosa* presentaron los cambios plásticos más desventajosos en términos de resistencia a la sequía, y por eso, es posible que la utilización de estas especies cultivadas con HW otorguen los peores resultados en revegetación a campo.

En relación a nuestra hipótesis sobre una mayor plasticidad de las freatófitas en relación a las xerófitas dentro de las especies estudiadas, debemos refutarla. Los patrones de plasticidad de las especies, los índices de plasticidad de los caracteres y el análisis de conglomerados, muestran que *P. argentina* y *P. flexuosa* presentaron comportamientos y plasticidad más similares entre ellos, separándose de *P. alpataco* y más aún de *B. retama*. Se considera que la plasticidad fenotípica tiene una ventaja adaptativa en ambientes que son heterogéneos en algunas señales ambientales detectables por las plantas (Nicotra *et al.* 2010). En este sentido, las plantas pueden ajustarse a cambios en el ambiente. Sin embargo, la heterogeneidad ambiental puede ocurrir tanto a nivel espacial como temporal. Como cualquier ambiente árido, nuestro sitio de estudio está caracterizado por lluvias escasas, variables y temporalmente impredecibles. Esta variabilidad temporal es experimentada por las xerófitas a través de todo su ciclo de

vida, y por las freatófitas antes de alcanzar la napa freática. Sin embargo, en nuestro sistema, hay además una heterogeneidad espacial en la disponibilidad de agua en profundidad (la napa freática está entre 7 – 15 m) que las freatófitas experimentan durante su ontogenia (factor temporal), ya que después de cierto tiempo de crecimiento acceden al agua freática. Este cambio en la disponibilidad de agua es mucho más grande que el cambio entre pulsos de lluvias, dado que el reservorio freático es más grande y más estable que el reservorio superficial, lo cual se evidencia por la estabilidad estacional de los potenciales hídricos en hoja de las freatófitas (Giordano *et al.* 2011; Guevara *et al.* 2010). Entonces, aunque nos enfocamos en esta heterogeneidad para plantear nuestra hipótesis, puede ser que la presión evolutiva haya actuado sobre otros aspectos que afectan el *fitness*. Lo que es claro, es que, con nuestros datos, no podemos aceptar la hipótesis de plasticidad diferencial entre grupos funcionales.

Las especies mostraron sus mayores niveles de plasticidad en relación a los caracteres de desempeño, es decir, el cultivo con libre disponibilidad de agua tiene un gran impacto en el crecimiento y supervivencia de los ejemplares. Producir plantines con altas tasas de crecimiento y supervivencia son aspectos positivos ya que acortan los tiempos e incrementan la eficiencia de la producción. Sin embargo, estos aspectos positivos son contrarrestados si las plantas producidas están pobremente aclimatadas para soportar el estrés ambiental propio de los desiertos, es decir, si son de “baja calidad” para ser utilizados en planes de revegetación. En el caso de nuestras especies de estudio, *P. argentina* y *P. flexuosa* presentaron un gran número de atributos de baja calidad, dado que exhibieron grandes variaciones en los caracteres funcionales en el sentido de disminuir potencialmente su capacidad de resistir la sequía. En *P. alpataco* el impacto negativo de la mayor irrigación fue menor que en sus congéneres, dado que su plasticidad en los caracteres funcionales fue menor. En el caso de *B. retama*, nuestros resultados muestran que podría no haber un impacto negativo en producir esta especie con alta disponibilidad de agua, pero como explicamos anteriormente, esto puede deberse a un artificio experimental que requiere de precaución para la interpretación de sus resultados.

CAPÍTULO 3

Estudios de la plasticidad fenotípica de caracteres fisiológicos

INTRODUCCIÓN

Las plantas leñosas pueden resistir la sequía por medio de dos estrategias diferentes que les permiten seguir manteniendo un estado vegetativo activo: evitar o tolerar. La primera consiste en evitar - por el mayor tiempo posible - la deshidratación de los tejidos, es decir, mantener un cierto contenido de agua (relativamente alto) a pesar del bajo contenido de agua en el suelo y/o la alta demanda evaporativa atmosférica. Esto es posible por una variedad de características adaptativas y mecanismos fisiológicos que les permiten optimizar la absorción y/o minimizar la pérdida de agua bajo condiciones de estrés hídrico. Ejemplos de estas características y mecanismos son: una alta capacidad de regulación estomática de la pérdida de agua, aumento de la extensión radical, aumento de la conductancia hidráulica por un xilema más conductivo y/o por cambios en las relaciones alométricas que favorecen la provisión de agua por unidad de área foliar, alta capacitancia hidráulica, disminución del área de transpiración, entre otras (Basu *et al.* 2016; Levitt 1980; Vilagrosa *et al.* 2012). Algunos de estos mecanismos de evitación de la sequía, como poseer un cierre estomático temprano que restringe la pérdida de agua y la disminución del potencial hídrico, o el disminuir drásticamente el área transpiratoria, llevan a un uso conservativo del agua pero, a la vez, limitan la fijación de carbono (C) en condiciones de déficit hídrico. Son más adaptativos en condiciones de cortos períodos con déficit hídrico, pero si los mismos se prolongan, pueden conducir a hambrunas de C (McDowell *et al.* 2008). En general, se espera que las plantas cierren sus estomas de manera tal de evitar pérdidas de turgencia celular (por ejemplo, Brodribb *et al.* 2003) y embolismos catastróficos en el sistema de conducción de agua (por ejemplo, Addington *et al.* 2004; Anderegg *et al.* 2018; 2017). Esto resulta en una relación única entre la conductancia estomática máxima y la sensibilidad estomática (medida como la pendiente de la recta entre g_s y $\ln DPV$) en relación al DPV, la cual generalmente se mantiene alrededor de 0,6 (Oren *et al.* 1999). Sin embargo, en el trabajo de revisión de Oren *et al.* 1999 se observó que algunas plantas de desierto escapan a esta relación común a otras leñosas. Las plantas de desierto presentan estomas menos sensibles al aumento del DPV, dentro de los rangos evaluados en ese trabajo (entre 1 y 5 kPa), lo que redundaría en una pendiente más baja que la pendiente general descripta utilizando mayormente especies de ambientes méxicos. Esto indica que las especies de ambientes áridos presentan mecanismos para mantener abiertos sus estomas aún a una alta demanda atmosférica, sin desecarse o presentar fallas hidráulicas. Los

otros mecanismos de evitación conducen también a retrasar la deshidratación, pero debido a que lo hacen mediante el aumento de la eficiencia de provisión de agua a las hojas, permiten un uso del agua más eficiente - al menos cuando está disponible - y un mayor crecimiento. La segunda estrategia de resistencia a la sequía consiste en tolerar - hasta cierto grado - la deshidratación, es decir, soportar un bajo contenido de agua en los tejidos, lo cual es posible por características adaptativas que le permiten mantener la turgencia celular (por ejemplo, mediante ajuste del potencial osmótico, y/o mayor o menor elasticidad de las paredes celulares) y la integridad hidráulica a altas tensiones mediante una baja vulnerabilidad del xilema a la cavitación (Basu *et al.* 2016; Levitt 1980; Vilagrosa *et al.* 2012). La estrategia de tolerancia es más típica en plantas de desierto que deben lidiar en forma prolongada con el déficit hídrico. Son mecanismos que permiten el mantenimiento del intercambio gaseoso (transpiración, fijación de C) aún a muy bajos potenciales hídricos. Sin embargo, en la práctica se observa que las plantas pueden combinar respuestas de diferentes tipos, indicando que las estrategias no son excluyentes entre sí (Vilagrosa *et al.* 2012). Varios trabajos demuestran que algunas de dichas respuestas a la sequía son susceptibles de ser inducidas por medio del cultivo con diferentes regímenes hídricos, es decir, por medio de la aclimatación de los plantines a diferentes ambientes hídricos (Álvarez *et al.* 2019; ver trabajos en revisión de Sánchez-Blanco *et al.* 2019; Tombesi *et al.* 2018).

Como especificamos en el capítulo anterior, la práctica general utilizada para producir plantines en vivero, consiste en cultivarlos con una alta disponibilidad de agua, lo cual permite generar un mayor número de ejemplares y de mayor tamaño, en un período de tiempo más corto. Sin embargo, esta práctica puede ocasionar una aclimatación negativa para las condiciones que luego deben afrontar las plantas a campo, sobre todo en el caso de la revegetación de ambientes áridos, en los cuales la baja disponibilidad de agua es extrema. Al igual que lo reportamos para los caracteres anatómicos, morfológicos y bioquímicos, los antecedentes vinculados a los efectos de cultivar especies nativas de ecosistemas áridos con diversos regímenes de riego sobre la aclimatación fisiológica de los plantines a la sequía, son escasos y se centran en ecosistemas mediterráneos de España (Bañon *et al.* 2006; Franco *et al.* 2006; Sánchez-Blanco *et al.* 2004). Existen algunos trabajos sobre especies leñosas de nuestro ambiente de estudio que sirven como antecedente y referencia de las potenciales respuestas de las mismas a la disponibilidad hídrica. Así, López Lauenstein *et al.* (2013) reportaron que *P. flexuosa* presenta plasticidad fenotípica de caracteres fisiológicos al ser cultivados con regímenes hídricos

contrastantes. El estrés hídrico provocó un aumento de la osmoregulación (es decir, disminuyó el potencial osmótico) y una disminución de la elasticidad de las paredes celulares (es decir, mayor módulo de elasticidad máximo), de los tejidos foliares. Por su parte, Fernández (2020) analizó los mismos parámetros en tres arbustos del Monte Central, *Atriplex lampa*, *Larrea cuneifolia* y *Senecio subulatus*, y reportó un aumento en la osmoregulación sólo en *A. lampa* y *L. cuneifolia* mientras que el módulo de elasticidad permaneció constante en las tres especies en respuesta al estrés hídrico.

Siguiendo con el mismo razonamiento del capítulo anterior, nos propusimos investigar los efectos del régimen hídrico de cultivo sobre los caracteres fisiológicos que podrían conferirle a los plantines una mayor o menor resistencia a la sequía. Nuestro objetivo fue determinar si las ventajas de cultivar especies de desierto en vivero con alta disponibilidad hídrica (alta velocidad de crecimiento y alta supervivencia, atributos analizados en el capítulo 2) conllevan cambios fisiológicos que puedan disminuir potencialmente la resistencia a la sequía de las plantas en el campo. Para ello cultivamos ejemplares de las 4 especies de estudio bajo dos regímenes de riego contrastantes y luego sometimos los plantines obtenidos por ambos tratamientos de cultivo a dos escenarios con diferente disponibilidad hídrica: alta y baja. Nos centramos en algunos de los principales atributos fisiológicos vinculados con las relaciones hídricas de las plantas, que se ven afectadas por el déficit hídrico provocado por una disminución en el suministro de agua (Farooq *et al.* 2012). En este sentido, nos centramos en el estudio del potencial hídrico y sus componentes (osmótico y de presión) de las hojas, así como en el comportamiento estomático y su respuesta a variaciones en el déficit de presión de la atmósfera (DPV). Asimismo, exploramos la tasa de transpiración de las plantas en distintos escenarios hídricos, resultantes de los ajustes que ocurrieran a nivel de variables morfo-fisiológicas de corto y mediano plazo, como una medida de la capacidad de las plantas de aprovechar el recurso hídrico disponible, lo que se espera esté correlacionado con la capacidad de la misma de fijar carbono y crecer. Nuestra hipótesis general fue que el cultivo con alta disponibilidad de agua genera respuestas plásticas en estos caracteres fisiológicos en el sentido de una disminución potencial de la resistencia a la sequía en todas las especies. En particular, esperamos mayor (es decir, más cercano a cero) potencial osmótico y de turgencia en las plantas cultivadas con alta disponibilidad hídrica, resultantes de una menor acumulación de osmolitos en sus células. En cuanto a la regulación estomática del potencial hídrico, y en base a

antecedentes de comportamientos anisohídricos en el género *Prosopis* (López Lauenstein *et al.* 2013) y a las condiciones de elevada demanda evaporativa en la que se desarrollan estas plantas en el desierto, esperamos que las especies posean en general una baja sensibilidad estomática al DPV en relación a su g_s máxima, con valores que se escapan de la relación general propuesta por Oren *et al.* (1999). En este sentido, el comportamiento estomático en función del DPV comúnmente observado puede ser descrito por una función exponencial negativa, que se linealiza al graficarla en función del \ln (DPV). En general se mantiene una relación alrededor de 0,6 entre la sensibilidad estomática (medida como la pendiente de la recta entre g_s y \ln DPV) y la g_s máxima de la especie, aunque hay especies -como algunas de desierto- que escapan a esta relación funcional. Sin embargo, esperamos que esta sensibilidad sea aún menor en condiciones de alto contenido de agua en suelo, aumentando el riesgo de cavitación ante un aumento del DPV por la falta de cierre estomático. El aumento del área foliar y los cambios a nivel estomático que se desarrollarían en respuesta al cultivo con alta disponibilidad hídrica, redundaría en una alta tasa de transpiración por planta en estas condiciones, pero que no podría ser abastecida eficientemente en condiciones de bajo contenido de agua en suelo, llevando a una baja tasa de transpiración por unidad de área foliar en esta situación. Por el contrario, el cultivo con déficit hídrico, conduciría a un aumento de la conductancia hidráulica por unidad de área foliar, conduciendo a una mayor eficiencia de provisión de agua a las hojas. Los resultados de este capítulo son complementarios a los del capítulo 2, y aportan información útil sobre la elección del régimen de riego en el cultivo de plantines de especies nativas de ecosistemas áridos, de alta calidad potencial para la revegetación de estos ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para las mediciones de los caracteres fisiológicos que detallamos a continuación, utilizamos ejemplares de *Bulnesia retama*, *Prosopis argentina*, *Prosopis flexuosa* y *Prosopis alata*, cultivados bajo dos regímenes de riego contrastantes, Alta Disponibilidad de Agua (HW, del inglés *High Water*) = de 6 a 14 %H (~40 a 100 % capacidad de campo; Ψ_s constante cerca de ~ -0,8 MPa) y Baja Disponibilidad de Agua (LW, del inglés *Low Water*) = de 0,5 a 4 %H (Ψ_s cambiando abruptamente dentro del rango de -1 a -10 MPa), como se indica en la sección de “Materiales y métodos” del

Capítulo 2 del presente manuscrito. Al momento de realizar las mediciones los ejemplares tenían entre 1 y 1,2 años, salvo en el caso de las mediciones de conductancia estomática, que tenían 2 años de vida.

Tasas de transpiración en función de distintos pre-tratamientos de riego

Expusimos 10 individuos de cada especie, cultivados durante 15 meses bajo dos regímenes de riego, definidos según la curva de retención hídrica del sustrato en LW y HW (Figuras 2.2 y 2.4), a dos escenarios hídricos contrastantes, similares a los registrados en el campo (Aranibar *et al.* 2011; Guevara *et al.* 2018, 2010; Jobbágy *et al.* 2011; Meglioli *et al.* 2013) (Figura 3.1):

- Escenario de baja disponibilidad hídrica, situación *LW*: condición hídrica durante los períodos de sequía (%H en suelo < 4%, entre 0,5 y 4%, $\Psi_{a \text{ suelo}}$ variable desde -0,5 a < -10 MPa) (Figura 2.2).
- Escenario de alta disponibilidad hídrica, situación *HW*: condición hídrica luego de un pulso de lluvia (%H en suelo > 4%, entre 6 y 14%, $\Psi_{a \text{ suelo}}$ constante, cercano a -0,5 MPa) (Figura 2.2).

De esta manera, el ensayo estuvo constituido por 160 ejemplares: 10 individuos x 4 especies x 2 tratamientos de cultivo x 2 escenarios hídricos.

Dichos escenarios de disponibilidad hídrica fueron logrados regando las plantas de manera diferencial, igual o contraria a la correspondiente a su régimen de riego de cultivo previo, por el período que duró el experimento de transpiración (13 días).

Calculamos para cada tratamiento de cultivo, en los dos escenarios hídricos asignados, la transpiración por planta y por unidad de área foliar (AF). Para ello cubrimos la parte superior de las macetas con una bolsa de polipropileno, la cual aseguramos a la maceta con un elástico y fijamos alrededor del tallo de la planta y estaca con cinta de embalar transparente con el fin de evitar la evaporación del agua desde el sustrato (Figura 3.2). Regamos las plantas, llevando su %H en suelo al límite superior según el escenario asignado, es decir, 14 %H en la situación *HW* y 4 %H en la situación *LW*, y registramos la pérdida de agua por método gravimétrico en intervalos de 2-3 días por un período de 13 días. De esta manera, conociendo el peso del agua transpirada y considerando la densidad del agua = 1 g / cm³, calculamos el volumen de agua transpirada por planta.

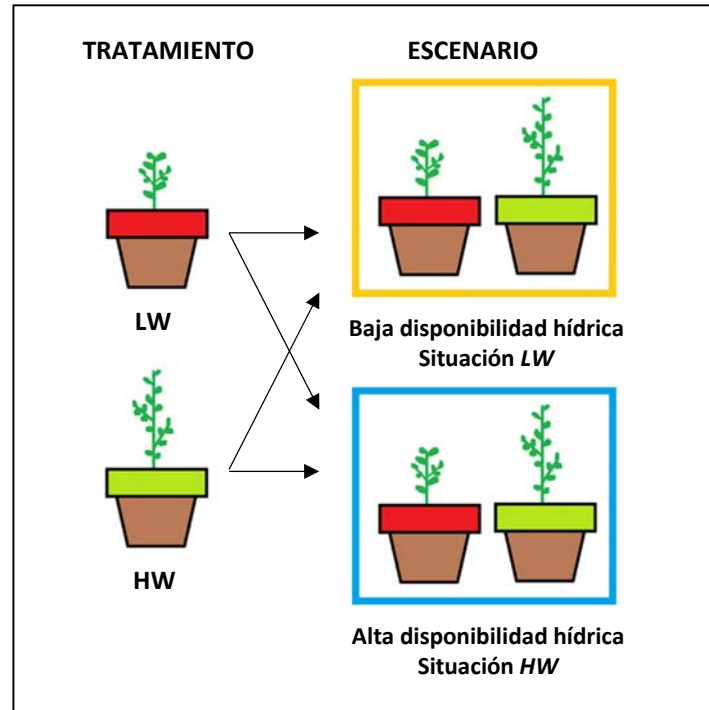


Figura 3.1: Diagrama que explica de qué manera las plantas crecidas bajo diferentes regímenes de riego durante 15 meses (“tratamiento” en la figura), fueron luego asignadas a diferentes escenarios hídricos para llevar a cabo el ensayo de transpiración. LW: del inglés *Low Water*, 0,5 a 4 %H en suelo. HW: del inglés *High Water*, 6 a 14 %H en suelo.

Las plantas fueron nuevamente regadas a medida que cada una alcanzaba su límite inferior de %H en suelo, de acuerdo al escenario establecido, es decir, 6 %H en la situación *HW* y 0,5 %H en la situación *LW*. Por otra parte, calculamos el AF total de cada planta, midiendo el largo o ancho de un folíolo por hoja en el caso de los individuos de las especies de *Prosopis* o de toda la hoja en el caso de *B. retama*, para todas las hojas de la planta y aplicando, luego, una ecuación *ad hoc* para cada especie, según se indica en el Capítulo 2, sección “Materiales y Métodos”, apartado “Mediciones realizadas en los ejemplares”. De la misma manera, calculamos el AF defoliada por planta, midiendo el AF de las hojas que se desprendían de cada una de ellas a través de los días. Calculamos el volumen de agua transpirada por unidad de AF dividiendo la cantidad de agua transpirada por planta por el AF que presentaba la planta en cada uno de los períodos de pesaje.



Figura 3.2: (a) Plantas dispuestas sobre las mesadas, dentro del invernáculo, con las bolsas de polipropileno colocadas para evitar la evaporación del agua desde el sustrato durante el experimento de transpiración. (b) Detalle de las bolsas colocadas en las macetas donde se puede apreciar el agua condensada en la superficie interna de las bolsas.

Comportamiento estomático

Medimos el comportamiento estomático (mediante la conductancia estomática, gs) en un rango de 5 horas, entre el amanecer y el mediodía solar, de plantas crecidas bajo los dos regímenes de riego de cultivo, HW y LW, en dos oportunidades diferentes (Figura 3.3). En el primer período (27 al 31 de diciembre de 2016), las plantas fueron expuestas al mismo escenario de agua en suelo que durante su cultivo, es decir LW en LW y HW en HW, de manera de saber la gs con la que las plantas operaban bajo su situación de cultivo. En un período posterior (11 al 15 de febrero de 2017), realizamos la medición en un escenario de máxima disponibilidad hídrica para ambos tratamientos de cultivo previo, es decir LW y HW en HW, de manera de ver cómo el tratamiento de cultivo limitaba o no la capacidad de hacer uso del agua disponible. Cabe destacar que no determinamos el comportamiento estomático de ambos tratamientos de cultivo en el escenario de baja disponibilidad hídrica, es decir LW y HW en LW, por impedimento experimental. Al llevar a los individuos crecidos bajo el tratamiento HW a un escenario de escasez de agua, los mismos comenzaban a defoliarse rápidamente (ver resultados), conservando hojas con muy poca turgencia, que se dañaban al intentar realizar las mediciones con el porómetro de hoja (SC-1, Decagon Devices, Washington, Estados Unidos).

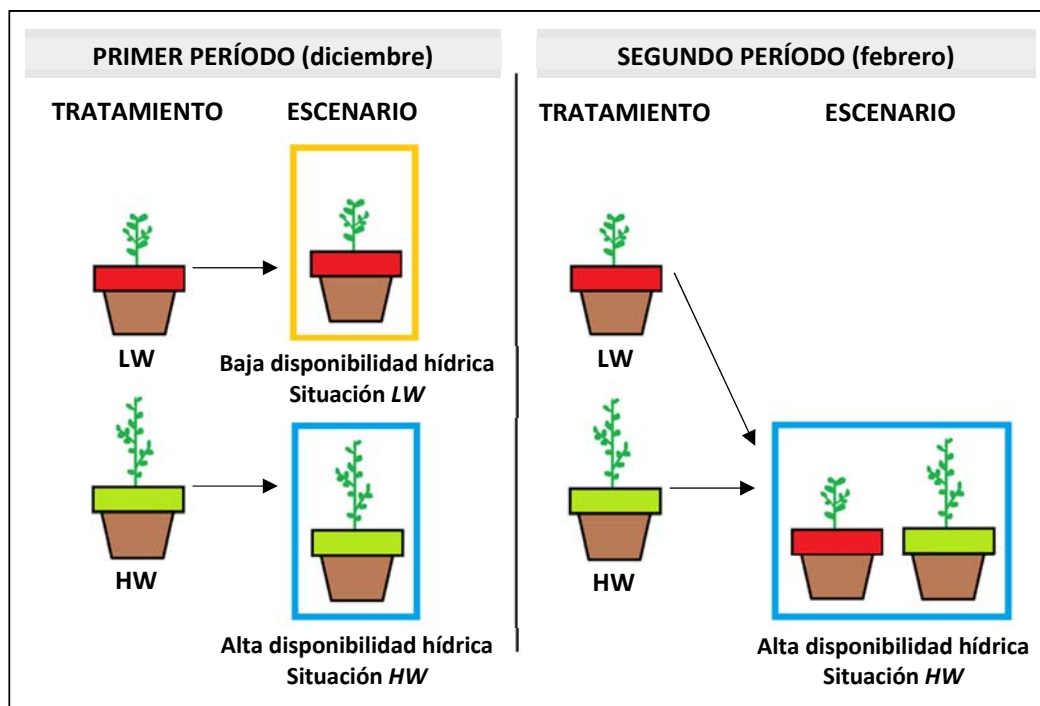


Figura 3.3: Diagrama que explica de qué manera las plantas crecidas bajo diferentes regímenes de riego durante 13-15 meses, fueron luego asignadas a diferentes escenarios hídricos para llevar a cabo las mediciones de comportamiento estomático. LW: del inglés *Low Water*, 0,5 a 4 %H en suelo. HW: del inglés *High Water*, 6 a 14 %H en suelo.

Previo a las determinaciones, realizamos un ensayo preliminar con el fin de poder establecer el rango horario de mayor conductancia estomática. Para ello, dado que todas las especies estudiadas son anfiestomáticas, realizamos las mediciones de g_s en ambas caras de una hoja por planta, en intervalos de una hora, desde una hora después del amanecer (a fin de que la intensidad lumínica no fuera limitante para la apertura estomática) hasta el mediodía solar. Observamos que, en todas las especies, la cara adaxial aportaba más a la g_s total; por ende, para las mediciones de g_s decidimos considerar sólo esa cara, lo cual nos permitió acortar el tiempo de medición y realizar un mayor número de repeticiones por planta, haciendo más confiables los valores obtenidos. Medimos la g_s en 3 hojas por planta, volviendo a tomar las mediciones en la misma planta cada una hora. Consideramos una planta de cada especie y tratamiento de cultivo por día, por un período de 5 días, obteniendo un total de 5 repeticiones por tratamiento y especie en el conjunto de los días que conformaban cada período de medición (diciembre y febrero).

Es importante destacar que, dado que todas las especies estudiadas presentan hojas partidas con folíolos de primer orden (*B. retama*) o de segundo orden (especies de

Prosopis) mucho más pequeños que el área que abarca la cámara del porómetro, tuvimos que realizar una corrección de la gs medida en función del área foliar que fehacientemente entraba en la cámara. Para ello contamos la cantidad de folíolos – de primer o segundo orden - que eran abarcados por la cámara al hacer la medición y determinamos sus anchos y la distancia entre ellos con el empleo de un calibre digital (Modelo 910.1502, Sylvac, Yverdon, Suiza). Conociendo estos datos y las dimensiones de la cámara del porómetro, estimamos el porcentaje de área real cubierto por hoja y estandarizamos las gs medidas al área total de la cámara del porómetro.

Graficamos la curva de gs obtenida en función del tiempo desde el amanecer para cada tratamiento y especie, en los diferentes períodos y escenarios hídricos descriptos previamente, a partir del promedio de las curvas obtenidas para cada una de las réplicas. Asimismo, a partir de los gráficos, calculamos la gs máxima como un promedio de las gs máximas de cada curva obtenida.

Cabe destacar que, debido a los bajos valores de gs registrados en los ejemplares de LW en LW (ver resultados), tuvimos que emplear el porómetro en modo manual, tomando el máximo valor de conductancia registrado en 30 segundos, ya que el modo automático no nos permitía realizar la medición.

Sensibilidad estomática al déficit de presión de vapor de la atmósfera:

La apertura estomática en general responde, mediante un comportamiento exponencial de disminución de la misma, al aumento del Déficit de Presión de Vapor (DPV) entre la hoja y la atmósfera, de manera tal de evitar embolismos en el sistema de conducción (Oren *et al.* 1999). Para describir si nuestras especies de estudio poseen este tipo de comportamiento, medimos la humedad relativa y temperatura del ambiente con un sensor HOBO (H08-003-02, Onset Computer Corporation, Bourne, Estados Unidos) a fin de poder determinar el DPV correspondiente a cada una de las mediciones, de la misma manera que lo indicamos en el capítulo 1, sección “Materiales y métodos”, apartado “Ambiente aéreo”. Es decir, se cuantificó como la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (kPa), considerando que el aire en el interior de la hoja está saturado de agua y que la temperatura de la misma es igual a la medida en el aire (Ewers & Oren, 2000). Para describir el comportamiento estomático en función del DPV, dado que había una gran dispersión en cuanto a la gs alcanzada por las diferentes unidades experimentales, graficamos los puntos de gs relativo (gs / gs máxima alcanzada por la unidad experimental), correspondientes a cada una de las mediciones en función del

DPV, para cada tratamiento y especie, y modelamos una línea de tendencia que se ajustara a la distribución de los datos. Cabe destacar que, en el primer período de medición, el DPV fue mayor que en el segundo (condiciones no controladas) (Figura 3.4). Luego, siguiendo la propuesta de cuantificación de la sensibilidad estomática (SE) propuesta por Oren *et al.* 1999 y para comparar con los valores de SE reportados en la bibliografía, intentamos estimar la sensibilidad estomática al DPV como la pendiente de la recta entre la g_s y el \ln (DPV) en aquellos horarios en los que el nivel de PAR fue $> 500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para evitar limitación lumínica a la apertura estomática. Sin embargo, este cálculo asume un comportamiento estomático exponencial negativo con respecto al DPV, el cual no observamos en ninguna de las especies y tratamientos estudiados, en ninguna de los dos períodos considerados (ver Resultados). En su lugar, las especies tendieron a aumentar su g_s durante las primeras horas de la mañana, hasta alcanzar una g_s máxima a partir de la cual la misma comenzó a disminuir. Por lo tanto, para calcular, como plantea Oren *et al.* 1999, la g_s de referencia (g_s cuando el DPV = 1 kPa, es decir, la ordenada al origen de la recta de g_s en función del \ln (DPV)) nos basamos en la parte de la curva a partir de la cual la g_s comenzaba a disminuir, es decir, la región de la curva luego de g_s máx (Fernández *et al.* 2009). Estimamos, luego, la SE como la pendiente negativa de g_s en función del \ln (DPV) para el mismo *set* de datos y calculamos la relación entre dicha pendiente y la g_s de referencia (g_s a 1 kPa de DPV).

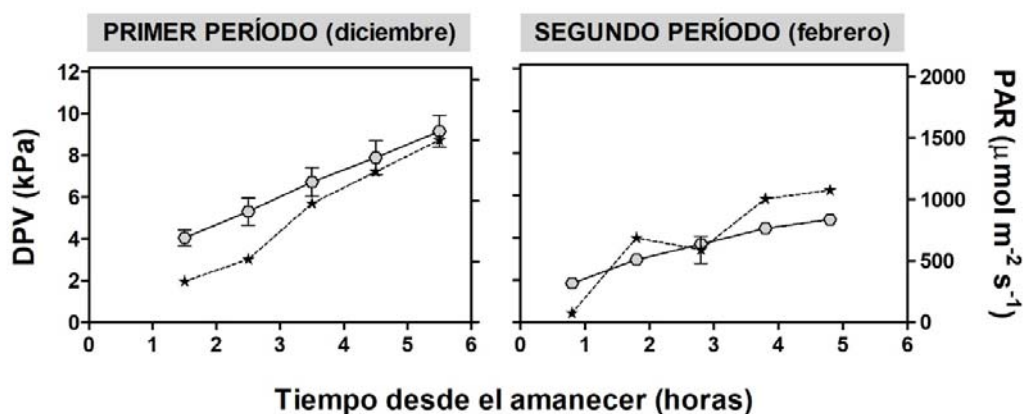


Figura 3.4: Déficit de Presión de Vapor atmosférica (○ DPV) y Radiación Fotosintéticamente Activa (★ PAR, del inglés *Photosynthetically Active Radiation*) dentro del invernáculo en función del tiempo desde el amanecer en dos períodos diferentes, primer período: del 27 al 31 de diciembre de 2016 y segundo período: del 11 al 15 de febrero de 2017. Los símbolos presentan la media \pm SEM.

Regulación del estado hídrico de las plantas

Medimos el potencial agua al mediodía solar ($\Psi_{a\text{ med}}$) en los ejemplares que habíamos utilizado durante el ensayo de transpiración (160 ejemplares: 10 individuos x 4 especies x 2 tratamientos de cultivo x 2 escenarios hídricos) con una cámara de presión que llega hasta 10 MPa (Modelo 2.5 + 10, Bio-Control, Buenos Aires, Argentina). Para ello, nos basamos en Scholander *et al.* (1965), con la diferencia de que en lugar de una hoja, seleccionamos una pequeña rama por planta (< 2 mm de diámetro) que contuviera hojas o, en su defecto, al ápice verde en el caso de las plantas estresadas.

Capacidad de ajuste osmótico y elástico de tejidos foliares (curvas Presión – Volumen)

Realizamos Curvas de Presión – Volumen por medio del método de expresión de savia (Corcuera *et al.* 2002) utilizando 6 individuos por especie, por tratamiento de cultivo. Para ello, cortamos bajo agua una rama terminal, conteniendo entre 3 y 4 hojas en el caso de los individuos de las especies de *Prosopis* y entre 6 y 8, en el caso de *B. retama*, y colocamos el extremo basal en un recipiente con agua destilada en oscuridad, cubiertas totalmente por una bolsa de polipropileno negra, por 12 horas. Luego recortamos el extremo basal bajo agua, pesamos la rama con una balanza de precisión (Pioneer™ InCal PA214, Ohaus corporation, Parsippany, Estados Unidos) a fin de obtener el Peso fresco (Pf) y colocamos la parte apical de la rama (la que quedaba dentro de la cámara) en una bolsita de polipropileno a fin de que el contacto directo con el gas nitrógeno por el período prolongado que duraba la medición no dañara el tejido vegetal (Cheung *et al.* 1975). Medimos el Ψ_a inicial con una cámara de presión (Modelo 2.5 + 10, Bio-Control, Buenos Aires, Argentina) y luego fuimos construyendo la curva de PV induciendo pérdidas de agua de la rama por una sobre-presurización de la misma dentro de la cámara, para lo cual diseñamos el siguiente protocolo general: aumentamos la presión 0,1 MPa por sobre el Ψ_a medido por un período de 5 minutos y luego bajamos al potencial agua anterior por 2 minutos. Durante todo el período de tiempo recolectamos la savia expresada por la rama colocando un tubo con un trozo de papel secante en su interior en el extremo del tallo, el cual pesamos en la balanza de precisión al terminar la medición con el fin de conocer la cantidad de agua liberada. Luego registramos el nuevo Ψ_a alcanzado por la rama y repetimos el mismo procedimiento durante las primeras 4 mediciones. En las próximas 4 mediciones aumentamos la presión en 0,2 MPa, luego en 0,4 MPa y hasta 0,8 MPa hasta obtener al menos 4 puntos lineales por debajo del punto de inflexión de la curva PV (zona de la curva requerida

para la estimación de diversos parámetros, ver más abajo). En los casos particulares en que la expresión de agua era muy abundante, llegando a saturar el papel absorbente, realizamos las subidas de presión de forma más paulatina, por ejemplo, en las primeras mediciones en 0,05 MPa en lugar de 0,1 MPa, mientras que cuando la expresión de agua era muy escasa, realizamos las subidas de presión de forma más acelerada. Una vez terminadas las mediciones, secamos las muestras en estufa a 60 °C hasta peso constante a fin de obtener el peso seco de la rama. Graficamos los resultados obtenidos como la inversa del potencial hídrico de la muestra en función del volumen de agua expresada. Calculamos el Contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{TLP} , del inglés *Turgor Loss Point*), el potencial agua en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}), el potencial osmótico a saturación (Ψ_{oSAT}), el volumen de agua simplástica (V_s) y el módulo de elasticidad de la pared celular a plena turgencia (ϵ_{max}) como se indica en Salleo 1983, Tyree & Hammel 1972 y Tyree *et al.* 1978.

Análisis estadístico

Analizamos todos los datos obtenidos a través de su ajuste a Modelos Lineales Generalizados (GLM), utilizando el software estadístico InfoStat (versión 2018b, Grupo InfoStat, Córdoba, Argentina) y su interfaz con R (R versión 3.6.1 software, R Core Team, Viena, Austria). Para el análisis de los datos de transpiración y AF, particionamos por especie y escenario, consideramos a los tratamientos de cultivo (trat), el tiempo (T) y su interacción (trat x T) como factores fijos, y a los individuos, es decir a las unidades experimentales, como factor aleatorio. Para analizar los datos de $\Psi_{a med}$, particionamos por especie y escenario, y consideramos a las especies (sp), los tratamientos de cultivo y su interacción (sp x trat) como factores fijos. Mientras que, para analizar los parámetros de conductancia estomática y los de la curva de PV, consideramos a las especies, los tratamientos de cultivo y su interacción como factores fijos. En los modelos seleccionados testeamos la homocedasticidad y la normalidad de los residuos por evaluación visual de los gráficos. En aquellos casos donde el supuesto de homocedasticidad no se cumplía, modelamos la estructura de la varianza (Zuur *et al.* 2009) por su interacción correspondiente (es decir, trat x T o sp x trat) utilizando la función varIdent. Realizamos comparaciones *post-hoc* de las medias mediante una

prueba de DGC de comparaciones múltiples. Consideramos el valor convencional de probabilidad $p < 0,05$ para determinar la presencia de diferencias significativas.

RESULTADOS

Tasas de transpiración en función de distintos pre-tratamientos de riego

A nivel de planta entera, en la mayoría de los casos observamos mayor transpiración en el escenario *HW* que en el escenario *LW* tanto en plantas cultivadas con *HW* como en plantas cultivadas con *LW* (líneas llenas vs líneas punteadas en la Figura 3.5). Una excepción es el caso de los individuos de *P. argentina* cultivados bajo *LW*, que, en el escenario *HW*, transpiraron al mismo nivel de las plantas en el escenario *LW*. Estas plantas presentaron menos de la mitad de AF que el resto de las especies en el mismo tratamiento (Figura 3.5). Dentro del escenario *HW*, sin embargo, las plantas cultivadas previamente con alta disponibilidad hídrica (*HW*) transpiraron siempre más que las aclimatadas a bajo riego (*LW*) en relación directa a su mayor desarrollo foliar, lo cual se denota con una interacción significativa entre el tratamiento y el tiempo del ensayo en dicho escenario para todas las especies y una transpiración acumulada final entre 2,5 y 5,8 veces mayor de las plantas cultivadas bajo *HW* con respecto a *LW*. Las especies que presentaron las mayores diferencias fueron *P. argentina* y *P. flexuosa*, siendo la transpiración final de las plantas aclimatadas a *HW* de 5,5 y 5,8 veces mayor a la transpiración de las plantas aclimatadas a *LW*, respectivamente.

En el escenario de baja disponibilidad hídrica en el suelo (*LW*), tanto los individuos provenientes del tratamiento de cultivo *HW* como *LW* transpiraron lo mismo, a pesar de presentar grandes diferencias en AF (Figuras 3.5 y 3.6). La excepción, nuevamente, la presentaron los individuos de *P. argentina*, dado que los individuos cultivados bajo *HW* exhibieron una mayor transpiración por planta durante todo el período del ensayo. Por otra parte, los individuos de *P. alpataco* presentaron, en dicho escenario, una interacción estadísticamente significativa entre el tratamiento y el tiempo. Esta se debe a que los ejemplares cultivados bajo *HW* inicialmente presentaron una tasa de transpiración por planta mayor que la de los individuos crecidos bajo *LW*, la cual fue disminuyendo a través del tiempo, alcanzando ambos tratamientos la misma cantidad de agua transpirada al final del ensayo (Figura 3.5).

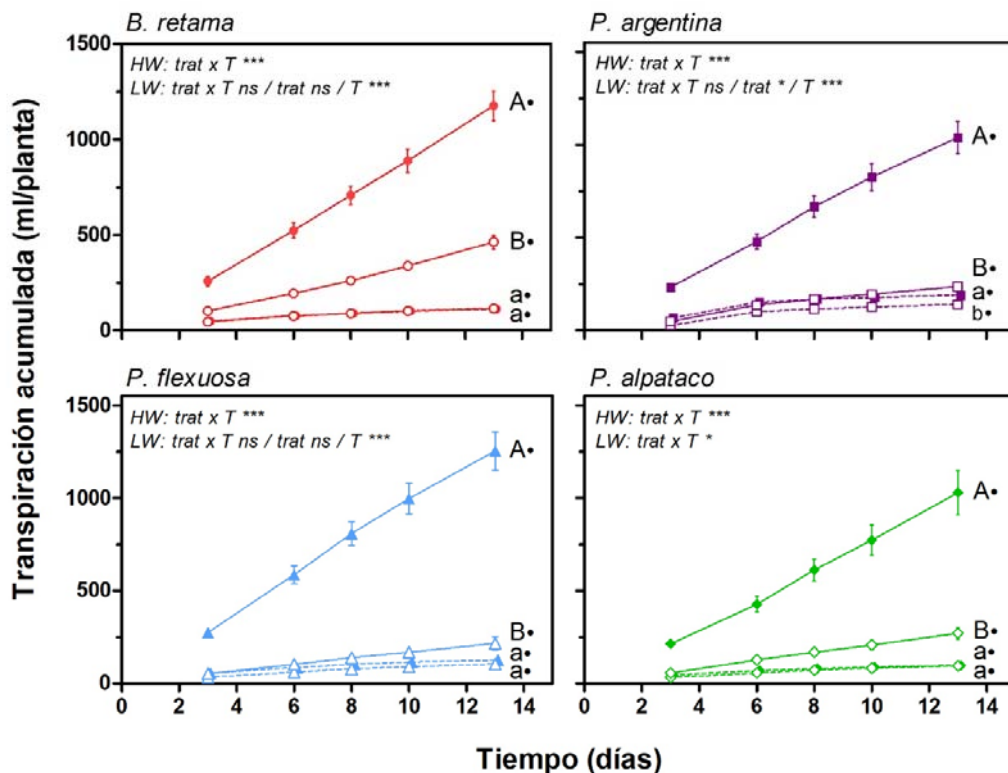


Figura 3.5: Transpiración acumulada (ml) en el tiempo por planta individual medida en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, verde). Figuras llenas indican tratamiento de cultivo HW y vacías, LW. Líneas llenas corresponden al escenario HW (alta disponibilidad hídrica) y punteadas, al escenario LW (baja disponibilidad hídrica). Los símbolos presentan la media \pm SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos de cultivo dentro de un mismo escenario hídrico. Los puntos indican diferencias estadísticamente significativas entre el primer y último valor de la curva dentro del mismo escenario y tratamiento de cultivo. Los asteriscos indican el valor de p resultante de un análisis tipo GLM utilizando a los tratamientos (trat), el tiempo (T) y su interacción (trat x T) como efectos fijos, de la siguiente manera *** $p < 0,0001$, ** $p < 0,001$, * $p < 0,01$, ° $p < 0,05$ y ns, no significativo ($\alpha = 0,05$).

Las especies presentaron distinta AF máxima a nivel de planta entera, desde 160 cm² en *P. argentina* hasta aproximadamente 1000 cm² en *P. alpataco*. Asimismo, todas produjeron menor AF con el pre-tratamiento de cultivo con baja disponibilidad de agua (LW). Todas las especies que fueron cultivadas con HW se defoliaron al ser expuestas a un escenario de baja disponibilidad hídrica en suelo (Figura 3.6). Sin embargo, se diferenciaron entre sí en relación al tiempo en que se produjo una defoliación del 50% (líneas verticales grises en la Figura 3.6). *P. argentina* y *P. alpataco* presentaron una defoliación mucho más rápida que *B. retama* y *P. flexuosa*, reduciendo las primeras, la mitad de su área foliar entre los 2-4 días y las segundas, entre los 6-8 días (Figura 3.6).

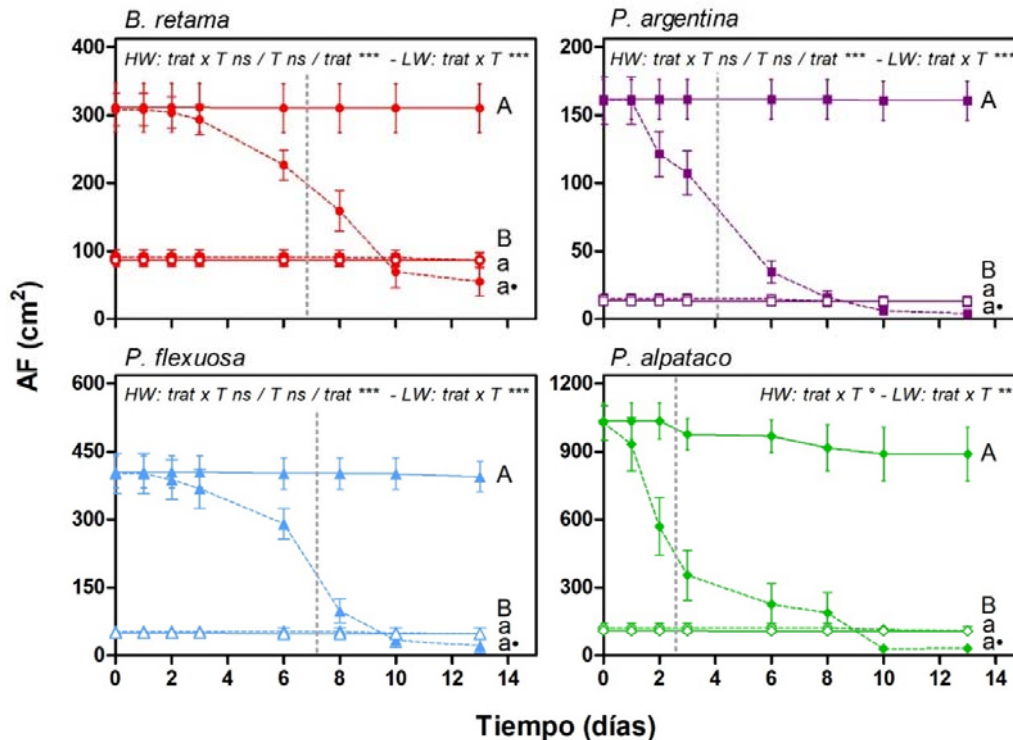


Figura 3.6: Dinámica del área foliar (AF, cm²) a nivel de planta entera en los distintos tratamientos medida en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, verde). Referencias según Figura 3.5. La línea punteada vertical indica el tiempo en el cual los ejemplares cultivados con HW (alta disponibilidad hídrica) y expuestas al escenario de LW (baja disponibilidad hídrica) alcanzaron la mitad del área foliar inicial debido a la defoliación de los mismos. Nótese la diferente escala del eje y en los distintos paneles.

En todos los casos los individuos alcanzaron un AF similar luego de defoliarse, a la de los ejemplares pre-cultivados con baja disponibilidad hídrica. A pesar del brusco contraste entre la disponibilidad de agua durante el cultivo con HW y la disponibilidad de agua en el escenario LW, no murió ninguna planta cultivada con HW. Por otra parte, las plantas crecidas previamente con estrés hídrico (LW) en el escenario de alta humedad en suelo (HW) no llegaron a generar nuevo crecimiento foliar en el corto plazo, manteniendo un AF constante durante el transcurso de este ensayo (13 días).

En cuanto a la cantidad de agua transpirada por unidad de área foliar, la respuesta observada dependió de cada especie (Figura 3.7). En el caso de *P. argentina* y *P. alpataco*, la transpiración por unidad de área foliar fue menor en las plantas previamente cultivadas con alto contenido de agua en suelo (HW, figuras llenas en la Figura. 3.7) que en las aclimatadas al estrés hídrico (LW, figuras vacías en la Figura. 3.7), en ambos escenarios hídricos. Sin embargo, como era de esperarse, la cantidad de agua

transpirada por unidad de área foliar acumulada en *P. alpataco* fue mayor con alta disponibilidad hídrica en el suelo (escenario *HW*, líneas llenas) dentro de cada tratamiento de cultivo, lo cual indica que la cantidad de agua transpirada por unidad de área foliar dependió del tratamiento de cultivo de los ejemplares y del escenario al que fueron expuestos; mientras que en *P. argentina* no observamos esta diferencia. En esta especie sólo el tratamiento de cultivo fue el que reguló la cantidad de agua transpirada por unidad de área foliar y no la disponibilidad hídrica en suelo al momento del ensayo. *B. retama* presentó un patrón de uso de agua por unidad de área foliar totalmente diferente al detallado anteriormente, el uso de agua estuvo asociado a la disponibilidad hídrica en el suelo (*HW* > *LW*) y no al pre-tratamiento cultivo. De esta manera, las plantas expuestas al escenario de alta disponibilidad hídrica presentaron una mayor transpiración por unidad de AF acumulada que las expuestas al escenario de baja disponibilidad hídrica, independientemente del tratamiento de pre-cultivo que habían tenido (Figura 3.7). Mientras que, la respuesta presentada por *P. flexuosa* se asimiló a la de sus congéneres en el escenario de *HW* y a la de *B. retama* en el escenario de baja disponibilidad hídrica.

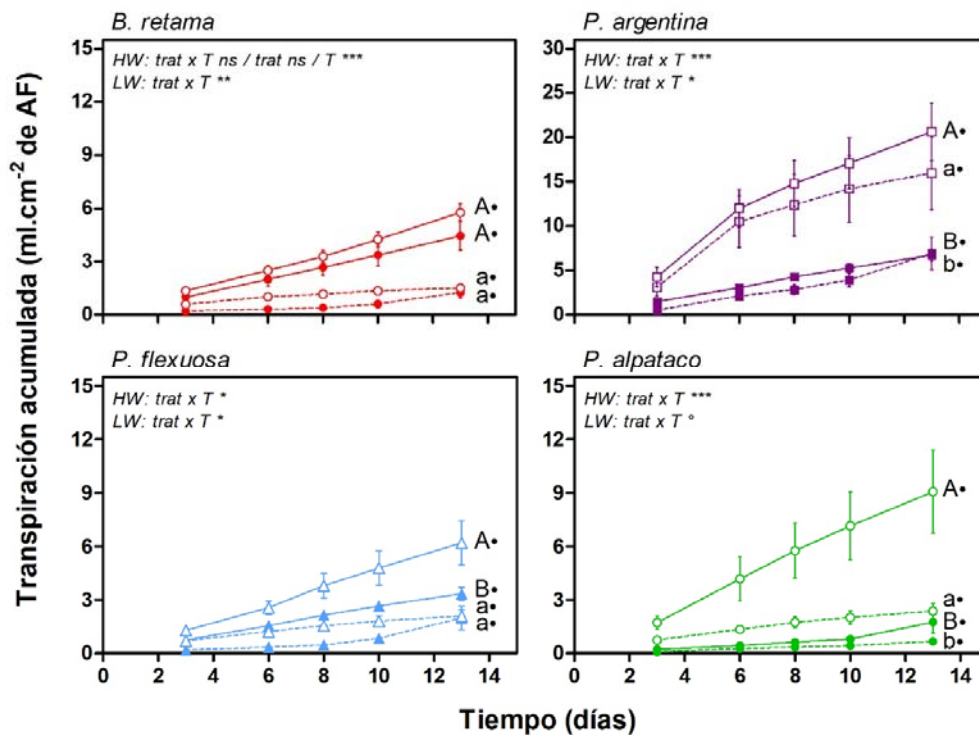


Figura 3.7: Transpiración acumulada (ml cm⁻² de AF) en el tiempo en los distintos tratamientos medida en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, verde). Referencias según Figura 3.5. Nótese la diferente escala del eje y en los distintos paneles.

Comportamiento estomático

Al estudiar la conductancia estomática (gs) en función del tiempo, observamos que, en ambos períodos de medición, las especies tendieron a aumentar su gs durante las primeras horas de la mañana, hasta alcanzar una gs máxima a partir de la cual la misma comenzó a disminuir (Figuras 3.8 y 3.9). Una excepción a esto fue el caso de *B. retama* y *P. flexuosa* cultivadas con baja disponibilidad hídrica (LW) en el escenario de baja humedad de suelo (LW), medición correspondiente al primer período, las cuales presentaron una gs máxima a primeras horas de la mañana, y la misma disminuyó con el correr del tiempo (Figuras 3.8 y 3.9). Por otra parte, en el primer período, en el cual estudiamos el comportamiento estomático de las especies en el escenario hídrico correspondiente con su tratamiento de cultivo (es decir, LW en LW y HW en HW), pudimos observar que las plantas aclimatadas al estrés hídrico en un escenario de deficiencia hídrica operaron a una gs que fue de uno a dos órdenes de magnitud menor que la gs de las plantas cultivadas bajo HW en el escenario de alta disponibilidad hídrica (Figura 3.8; Tabla 3.1). A su vez, todas las especies mostraron diferencias significativas en cuanto a la gs máxima alcanzada en los dos escenarios (Tabla 3.1). En el escenario HW, *P. argentina* presentó la mayor gs máxima, diferenciándose del resto de las especies, mientras que en el escenario LW no observamos diferencias estadísticamente significativas entre especies en cuanto a este parámetro (Tabla 3.1). Por el contrario, en el segundo período, fecha en la cual medimos los ejemplares crecidos bajo los dos tratamientos de cultivo en el escenario de alta disponibilidad hídrica (es decir, LW y HW en HW), observamos que los ejemplares de cada especie mostraron el mismo patrón de comportamiento estomático independientemente del tratamiento con que habían sido cultivados, es decir, que operaron en los mismos rangos de gs durante el período de tiempo considerado y alcanzaron gs máximas similares (Figura 3.9 y Tabla 3.2). *P. argentina* fue la especie que presentó mayores niveles de gs máxima, siendo la misma, más del doble que la del resto de las especies, seguida por *P. alpataco* y, por último, *P. flexuosa* y *B. retama* (Tabla 3.2).

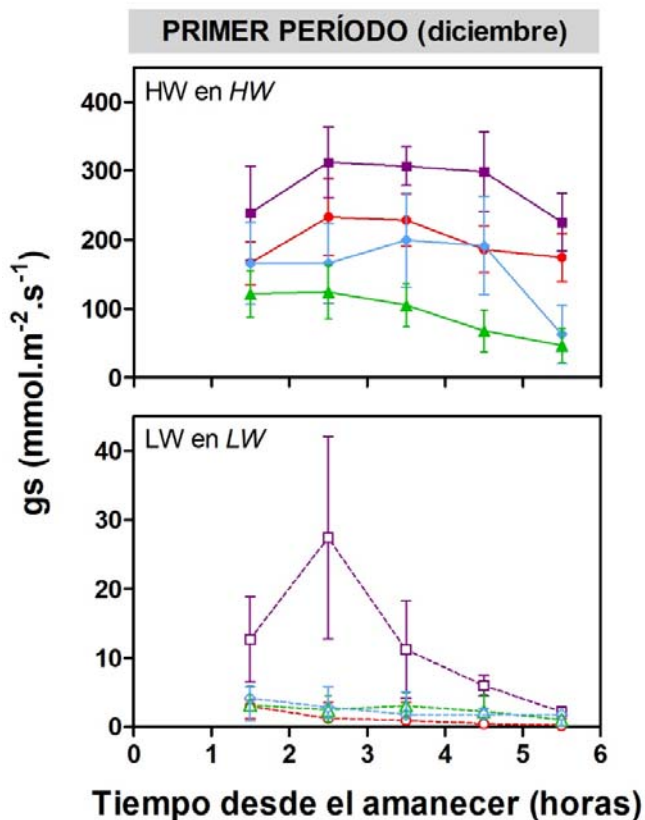


Figura 3.8: Conductancia estomática de los plantines, *Bulnesia retama* (● rojo), *Prosopis argentina* (■ violeta), *Prosopis flexuosa* (▲ azul) y *Prosopis alpataco* (◆ verde), en cada escenario correspondiente con su tratamiento de cultivo HW en HW (alta disponibilidad hídrica) y LW en LW (baja disponibilidad hídrica). Ensayo del primer periodo, mes de diciembre. Figuras llenas indican tratamiento de cultivo HW y vacías, LW. Líneas llenas corresponden al escenario HW y punteadas, al escenario LW. Los símbolos presentan la media ± SEM. Nótese la diferente escala del eje y en los distintos paneles.

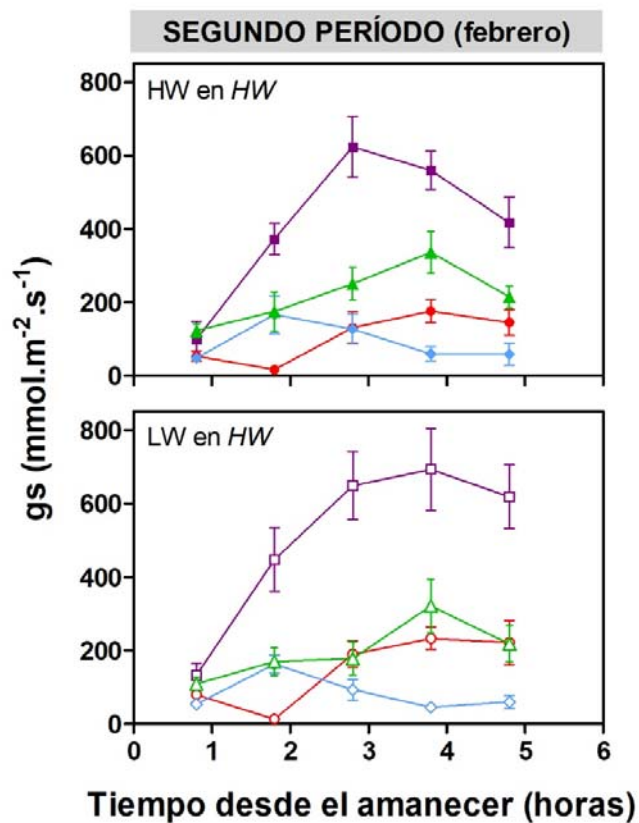


Figura 3.9: Conductancia estomática de los plantines, *Bulnesia retama* (● rojo), *Prosopis argentina* (■ violeta), *Prosopis flexuosa* (▲ azul) y *Prosopis alpataco* (◆ verde), ambos tratamientos de cultivo medidos en el escenario HW (alta disponibilidad hídrica). Ensayo del segundo periodo, mes de febrero. Figuras llenas indican tratamiento de cultivo HW y vacías, LW. Los símbolos presentan la media ± SEM.

Tabla 3.1: Conductancia estomática máxima (gs máx), Déficit de Presión de Vapor al cual se alcanza la gs máx (DPV_{gs máx}), Sensibilidad Estomática (SE), Conductancia estomática de Referencia (gs ref) y Relación entre la SE y gs ref (SE:gs ref) medidas en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, color rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, color violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, color azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, color verde), en cada escenario correspondiente con su tratamiento de cultivo (Trat) LW en LW (baja disponibilidad hídrica, figuras vacías) y HW en HW (alta disponibilidad hídrica, figuras llenas). Ensayo del primer período, mes de diciembre. Los valores indican las medias ± SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre las especies dentro de un mismo tratamiento de cultivo. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos de cultivo, para una misma especie.

Primer período (diciembre) - HW en HW y LW en LW						
Especie	Trat.	gs máx (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	DPV _{gs máx} (kPa)	SE (mmol.m ⁻² .s ⁻¹ .kPa ⁻¹)	gs ref (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	SE : gs ref (kPa ⁻¹)
Br	○ LW	3,1 ± 0,8 a*	5,50 ± 0,93 a	-5 ± 2 a*	12,3 ± 4,4 a*	-0,45 ± 0,04 a
	● HW	246,1 ± 44,2 B	5,53 ± 1,12 A	-166 ± 37 A	533,8 ± 66,2 B	-0,30 ± 0,04 A
Parg	□ LW	29,9 ± 13,7 a*	4,87 ± 0,63 a	-46 ± 20 a*	97,5 ± 43,6 a*	-0,48 ± 0,03 a
	■ HW	350,2 ± 34,6 A	6,23 ± 0,66 A	-580 ± 184 B	1403,8 ± 349,1 A	-0,38 ± 0,05 A
Pf	◇ LW	5,6 ± 0,9 a*	5,03 ± 0,66 a	-8 ± 3 a*	17,7 ± 6,5 a*	-0,43 ± 0,01 a
	◆ HW	215,9 ± 60,1 B	5,91 ± 0,71 A	-458 ± 119 B	1062,4 ± 282,2 A	-0,44 ± 0,01 A
Palp	△ LW	4,1 ± 1,0 a*	6,17 ± 0,90 a	-7 ± 4 a*	18,6 ± 8,3 a*	-0,34 ± 0,03 a
	▲ HW	149,1 ± 27,6 B	4,93 ± 0,92 A	-158 ± 13 A	392,9 ± 50,9 B	-0,41 ± 0,02 A

Tabla 3.2: Conductancia estomática máxima (gs máx), Déficit de Presión de Vapor al cual se alcanza la gs máx (DPV_{gs máx}), Sensibilidad Estomática (SE), Conductancia estomática de Referencia (gs ref) y Relación entre la SE y gs ref (SE:gs ref) medidas en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, color rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, color violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, color azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, color verde), ambos tratamientos de cultivo medidos en el escenario HW (alta disponibilidad hídrica). Ensayo del segundo período, mes de febrero. Referencias según Tabla 3.1.

Segundo período (febrero) - HW en HW y LW en HW						
Especie	Trat.	gs máx (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	DPV _{gs máx} (kPa)	SE (mmol.m ⁻² .s ⁻¹ .kPa ⁻¹)	gs ref (mmol.m ⁻² .s ⁻¹)	SE : gs ref (kPa ⁻¹)
Br	○ LW	282,9 ± 48,0 c	4,83 ± 0,05 a	-896 ± 511 b	1802,1 ± 991,2 a	-0,50 ± 0,06 a
	● HW	216,9 ± 27,0 C	4,30 ± 0,28 A	-838 ± 488 B	1444,5 ± 114,0 A	-0,54 ± 0,03 A
Parg	□ LW	772,2 ± 78,3 a	4,19 ± 0,23 b	-1688 ± 738 b	3219,4 ± 1251,1 a	-0,43 ± 0,13 a
	■ HW	656,4 ± 62,9 A	3,82 ± 0,18 B	-1110 ± 279 B	1913,1 ± 512,4 A	-0,47 ± 0,04 A
Pf	◇ LW	163,5 ± 24,0 c	2,99 ± 0,08 c	-205 ± 38 a	414,2 ± 35,3 a	-0,53 ± 0,01 a
	◆ HW	200,3 ± 42,7 C	3,11 ± 0,11 C	-299 ± 49 A	582,5 ± 79,1 A	-0,59 ± 0,02 A
Palp	△ LW	324,0 ± 73,6 b	4,16 ± 0,18 b	-1309 ± 622 b	2530,2 ± 1161,2 a	-0,44 ± 0,05 a
	▲ HW	362,7 ± 51,1 B	4,05 ± 0,22 B	-1811 ± 1067 B	1413,1 ± 640,9 A	-0,51 ± 0,06 A

Sensibilidad estomática al déficit de presión de vapor (DPV) de la atmósfera

Las especies no presentaron el patrón esperado, según Oren *et al.* 1999, de disminución exponencial de la g_s en función del DPV. Asimismo, observamos una gran variabilidad en las respuestas presentadas por cada una de las réplicas dentro de un mismo tratamiento y escenario hídrico (Figuras 3.10 a 3.13). Los ejemplares que presentaron respuestas más semejantes a la esperada por bibliografía fueron los de *B. retama* y *P. argentina*, cultivadas bajo el tratamiento LW en el escenario de baja disponibilidad hídrica (LW) y los de *P. alpataco* cultivados bajo HW en el escenario de alta disponibilidad hídrica, todos pertenecientes al primer período de medición (Figura 3.10). Al graficar los datos de g_s relativa (al máximo de la misma planta) en función del \ln del DPV, observamos que, en promedio, cuando se midieron las plantas en el mismo escenario de agua en suelo que el que tuvieron durante su cultivo, la g_s tendió a bajar o se mantuvo más o menos constante (líneas de color en Figura 3.11). Cuando las plantas de ambos modelos de cultivo fueron expuestas a alta disponibilidad hídrica en el suelo y moderada demanda evaporativa, la g_s se mantuvo más o menos constante o incluso tendió a subir con el aumento del DPV (líneas de color en la Figura 3.13). Debe destacarse que las respuestas promedio obedecen a muy diversas respuestas individuales de los ejemplares (líneas grises en las Figuras 3.11 y 3.13). Asimismo, los valores de DPV registrados en el primer experimento (período diciembre) duplicaron a los del segundo (mediciones de febrero), siendo las condiciones ambientales mucho más estresantes en el primero.

Observamos que, en todos los tratamientos y escenarios, los ejemplares de todas las especies comenzaron a bajar su conductancia estomática a valores de DPV muy altos. En el caso del primer período de medición (es decir mismo escenario hídrico que en cultivo), lo hicieron entre 5 a 6 kPa y no observamos diferencias significativas entre las especies y tratamientos hídricos. En el segundo período (es decir, ambos tratamientos de cultivo con alta disponibilidad de agua en suelo), lo hicieron a valores de DPV de 3 a 5 kPa y las especies difirieron entre sí. En este sentido, *P. flexuosa* fue la especie que cerró sus estomas a menor DPV y *B. retama* a mayor, presentando *P. argentina* y *P. alpataco* umbrales de disminución intermedios.

Las especies difirieron entre sí en cuanto a la sensibilidad estomática expresada en ambos períodos de medición. En el primer caso, los ejemplares cultivados y expuestos al escenario de alta disponibilidad hídrica presentaron niveles de sensibilidad mayores

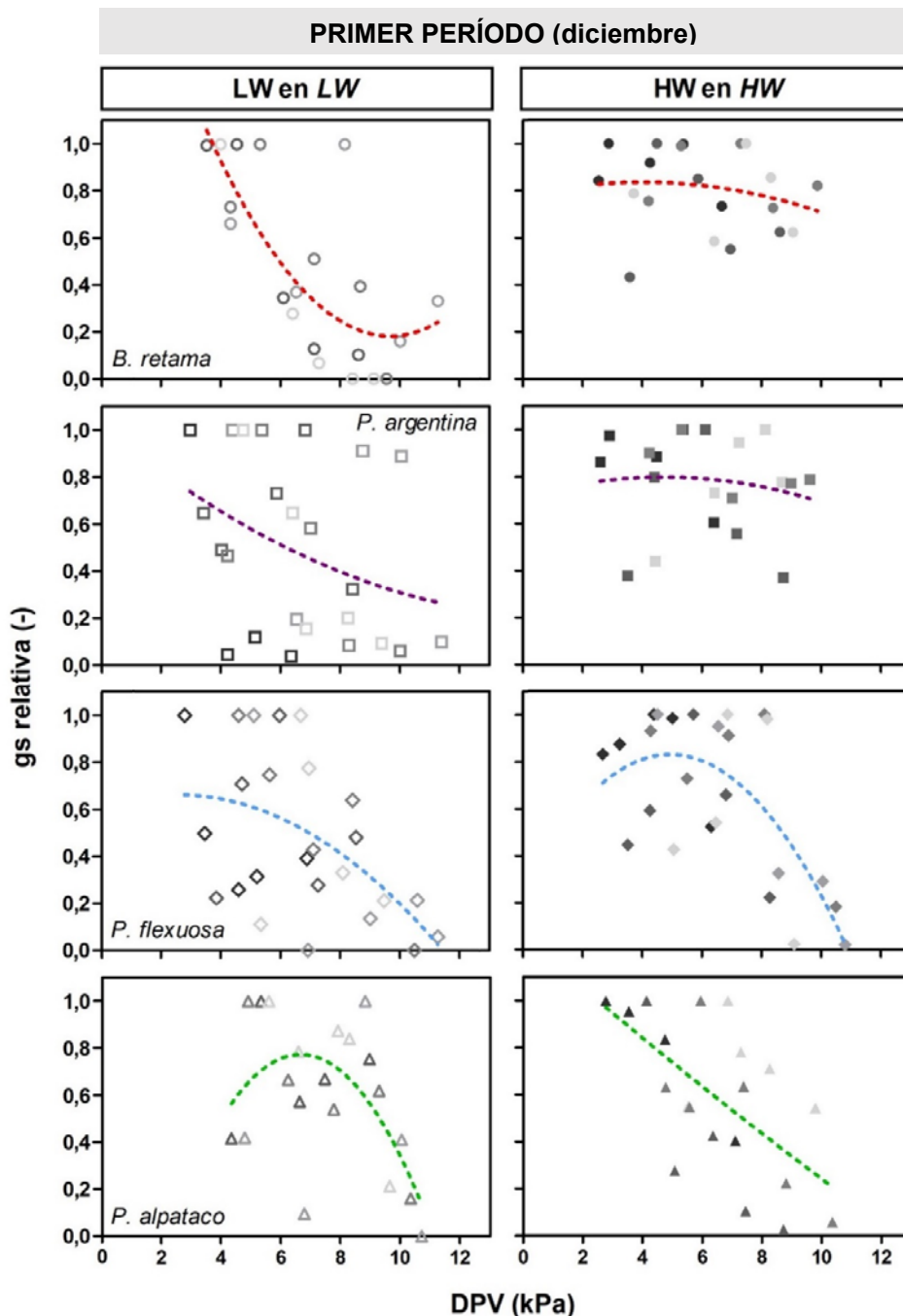


Figura 3.10: Conductancia estomática relativa ($gs / gs_{m\acute{a}x}$) en función del Déficit de Presión de Vapor (DPV) medido en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, línea roja), *Prosopis argentina* (■Parg, línea violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, línea azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, línea verde), en cada escenario correspondiente con su tratamiento de cultivo LW en LW (baja disponibilidad hídrica) y HW en HW (alta disponibilidad hídrica). Ensayo del primer período, mes de diciembre. Figuras vacías indican tratamiento de cultivo LW y llenas, HW. Cada figura representa una medición puntual. Los diferentes tonos de grises indican diversos individuos, es decir, unidades experimentales pertenecientes a la misma especie y tratamiento de cultivo, y en el mismo escenario hídrico. La línea punteada corresponde a la línea de tendencia, con función cuadrática, a la que mejor se ajustan los datos.

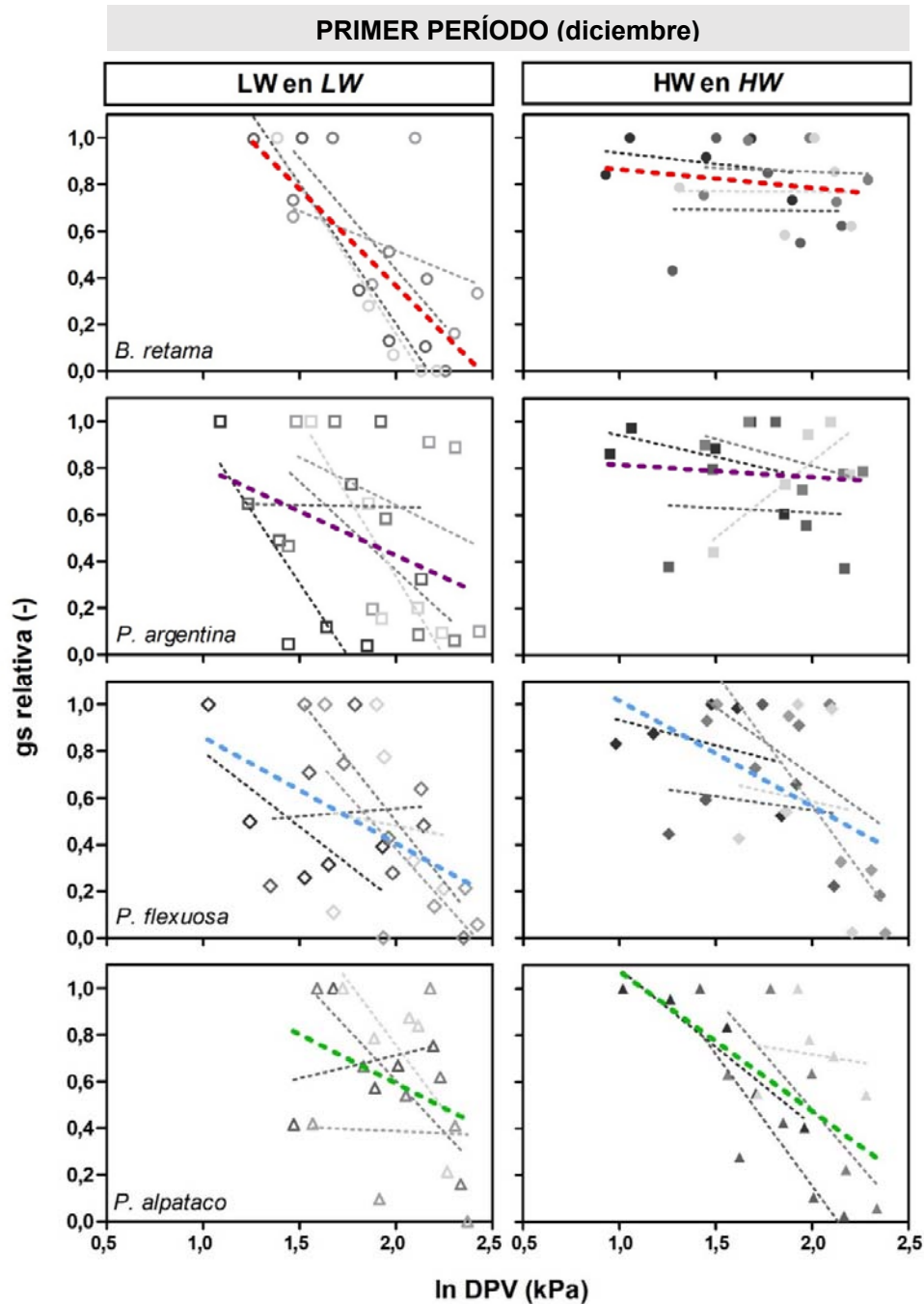


Figura 3.11: Conductancia estomática relativa ($gs / gs_{\text{máx}}$) en función del logaritmo natural del Déficit de Presión de Vapor ($\ln DPV$) medido en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, línea roja), *Prosopis argentina* (■Parg, línea violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, línea azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, línea verde), en cada escenario correspondiente con su tratamiento de cultivo LW en LW (baja disponibilidad hídrica) y HW en HW (alta disponibilidad hídrica). Ensayo del primer período, mes de diciembre. Figuras vacías indican tratamiento de cultivo LW y llenas, HW. Cada figura representa una medición puntual. Los diferentes tonos de grises indican diversos individuos, es decir, unidades experimentales pertenecientes a la misma especie y tratamiento de cultivo, y en el mismo escenario hídrico. Las líneas punteadas corresponden a las líneas de tendencia, de función lineal, a la que mejor se ajustan los datos, las grises de cada unidad experimental y la de color, la general.

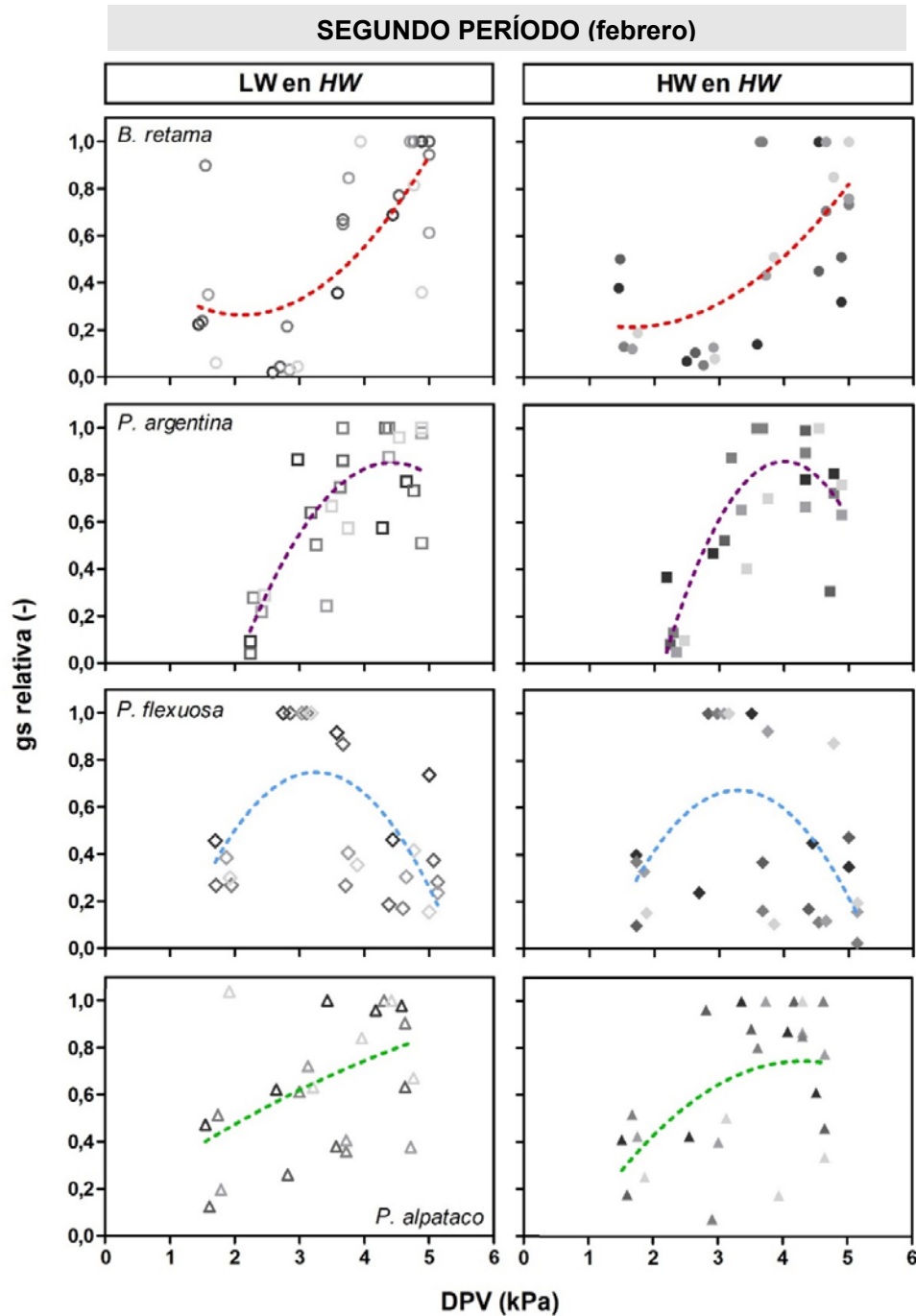


Figura 3.12: Conductancia estomática relativa ($gs / gs_{máx}$) en función del Déficit de Presión de Vapor (DPV) medido en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, línea roja), *Prosopis argentina* (■Parg, línea violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, línea azul) y *Prosopis alataco* (◆Palp, línea verde), ambos tratamientos de cultivo medidos en el escenario HW (alta disponibilidad hídrica). Ensayo del segundo período, mes de febrero. Referencias según Figura 3.10.

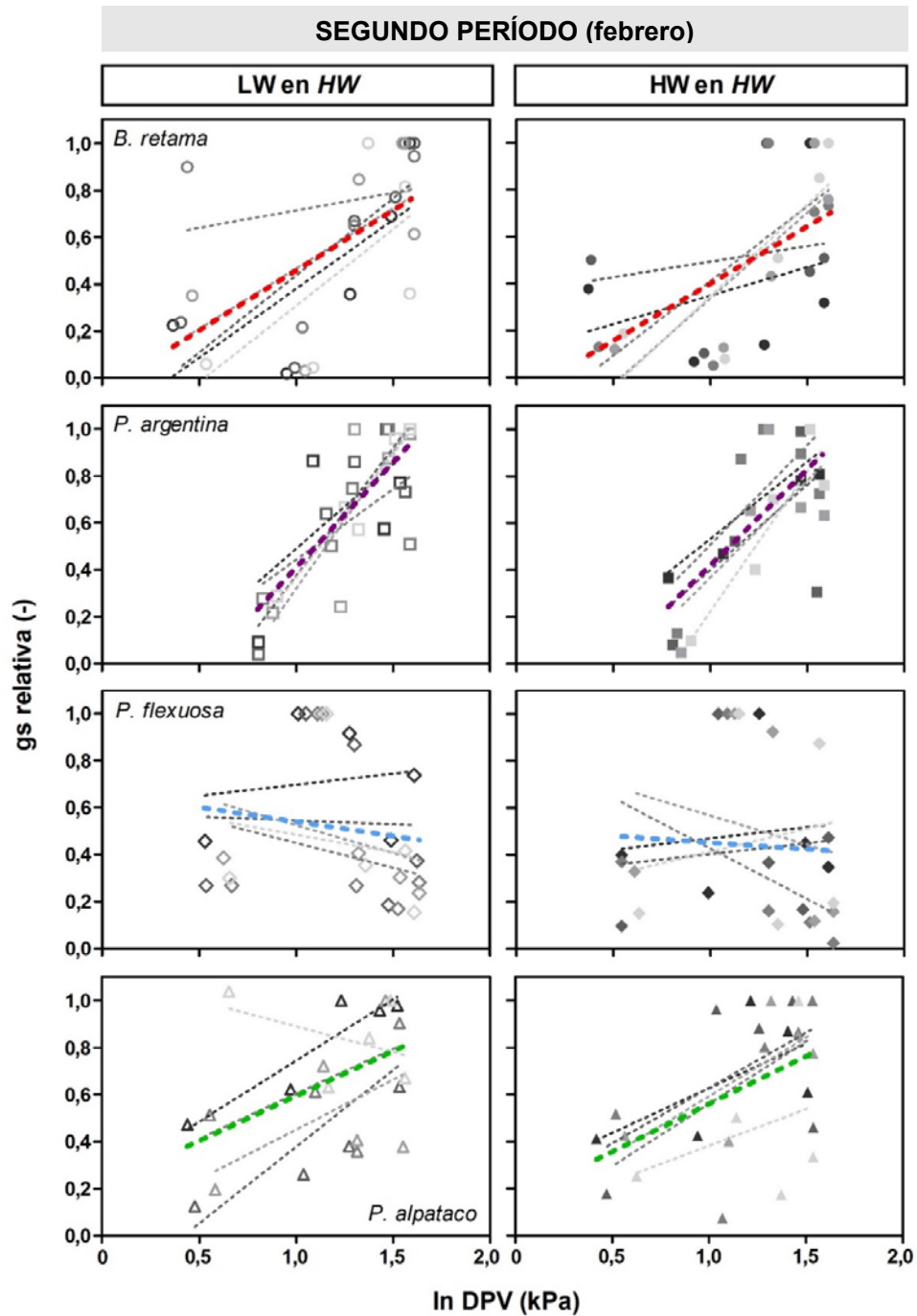


Figura 3.13: Conductancia estomática relativa ($g_s / g_{s \text{ máx}}$) en función del logaritmo natural del Déficit de Presión de Vapor ($\ln DPV$) medido en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, línea roja), *Prosopis argentina* (■Parg, línea violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, línea azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, línea verde), ambos tratamientos de cultivo medidos en el escenario HW (alta disponibilidad hídrica). Ensayo del segundo período, mes de febrero. Referencias según Figura 3.11.

con respecto a los cultivados y expuestos en un escenario de estrés hídrico. Por el contrario, cuando las plantas fueron expuestas todas a alta disponibilidad hídrica en el suelo (segundo período de medición) no observamos diferencias en la sensibilidad estomática debido al tratamiento de cultivo (Tablas 3.1 y 3.2). Sin embargo, al relacionar los valores de sensibilidad con la conductancia estomática de referencia (gs a 1 kPa) calculada para cada especie y tratamiento, no obtuvimos diferencias estadísticamente significativas en ninguno de los dos períodos, con valores entre 0,3 y 0,59 dependiendo de la especie y el tratamiento (Tablas 3.1 y 3.2).

Regulación del estado hídrico de las plantas

Al exponer los ejemplares a un escenario de alta disponibilidad de agua en suelo, observamos que el potencial hídrico medido al mediodía solar dependió, en el caso de las freatófitas (*P. flexuosa* y *P. alataco*) del tratamiento de pre-cultivo, siendo mayor (es decir, más cercano a cero) el potencial hídrico alcanzado por las especies aclimatadas al estrés hídrico (Figura 3.14). En el caso de las xerófitas (*B. retama* y *P. argentina*), no observamos diferencias estadísticamente significativas en cuanto a su estado hídrico entre tratamientos de cultivo (Figura 3.14). Los ejemplares de *B. retama* provenientes de ambos tratamientos de cultivo presentaron potenciales agua más negativos que los de las especies de *Prosopis* (Figura 3.14).

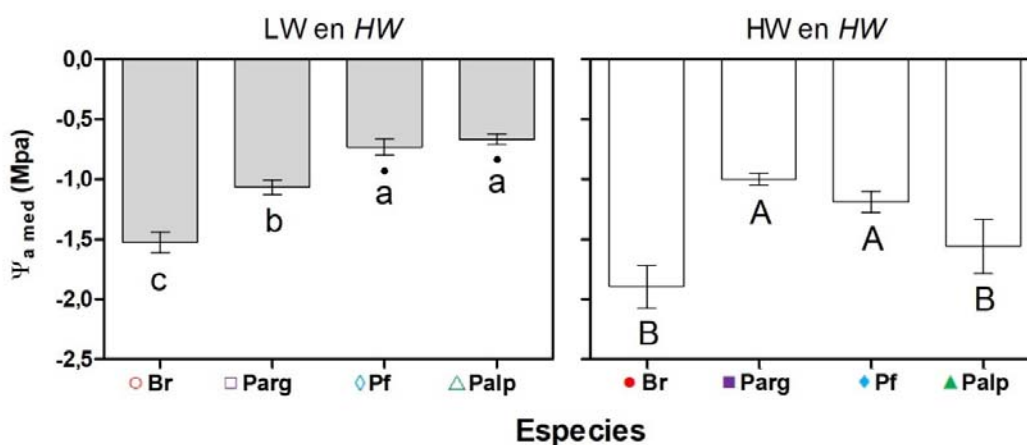


Figura 3.14: Potencial agua al mediodía medido en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, azul) y *Prosopis alataco* (◆Palp, verde), ambos tratamientos de cultivo (LW, barras grises y HW, barras blancas) en el escenario HW (alta disponibilidad hídrica). Las barras presentan la media ± SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies dentro de un mismo tratamiento de cultivo. Los puntos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos de cultivo dentro de una misma especie.

Cuando expusimos los ejemplares de todas las especies, resultantes de ambos tratamientos de cultivo, al escenario de baja disponibilidad hídrica, nos encontramos con el inconveniente de que, si bien las plantas se encontraban vivas y presentaban hojas y/o ápices verdes con hojas en desarrollo, no pudimos medir sus $\Psi_{a\ med}$ por limitaciones en el equipo de medición, dado que la cámara de presión que empleamos llegaba a 10 MPa y las plantas presentaban un potencial aún menor. Esto ocurrió con entre el 70 y 100% de las plantas cultivadas bajo HW, y menos del 40% con las cultivadas bajo LW, en todas las especies (Figura 3.15). Por esta razón sólo obtuvimos valores medidos para algunos ejemplares expuestos al escenario de LW, lo cual nos permite hacer sólo una interpretación cualitativa de los datos obtenidos. Los ejemplares aclimatados al estrés hídrico presentaron $\Psi_{a\ med}$ mayores con respecto a los cultivados sin estrés, lo cual se evidencia en el mayor número de ejemplares en los que pudimos realizar las determinaciones junto al mayor valor del límite inferior del rango de potenciales agua alcanzados por especie en los ejemplares cultivados bajo LW (Figura 3.15).

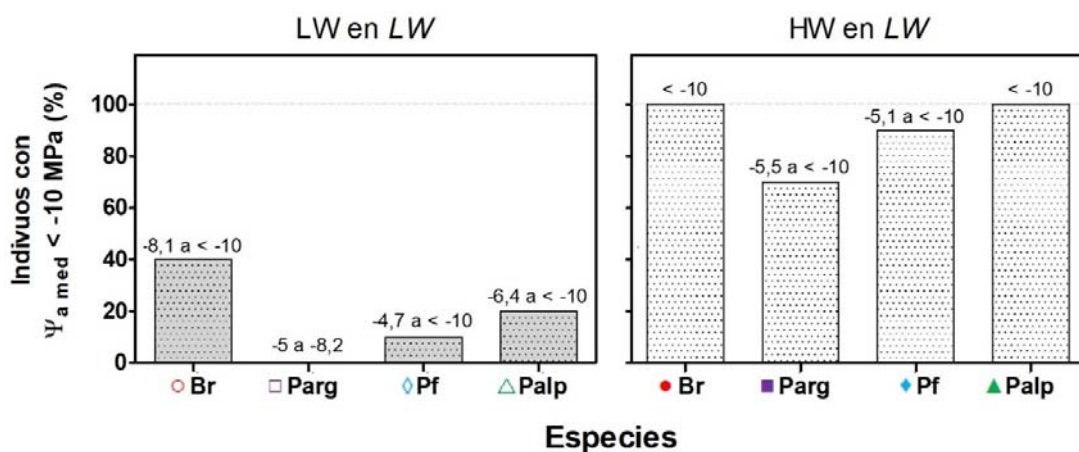


Figura 3.15: Porcentaje de individuos con potencial agua mediodía menor a -10 MPa, de *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, verde), ambos tratamientos de cultivo (LW, barras grises y HW, barras blancas) en el escenario LW (baja disponibilidad hídrica). Las barras indican el porcentaje neto de individuos a los cuales no pudimos medirles el potencial agua al mediodía por impedimento instrumental ($\Psi_{a\ med} < -10$ MPa) y los números por encima, el rango de valores de $\Psi_{a\ med}$ que alcanzaron los ejemplares medidos.

La Tabla 3.3 resume los rangos de $\Psi_{a\ med}$ de ejemplares cultivados bajo ambos regímenes de riego y expuestos a ambos escenarios de disponibilidad hídrica. En la misma se puede observar que los individuos cultivados con estrés hídrico tendieron a

presentar mejor estado hídrico con respecto a los cultivados con alta disponibilidad de agua, en ambos escenarios.

Tabla 3.3: Rangos de $\Psi_{a\text{ med}}$ medidos en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, verde) provenientes de ambos tratamientos de cultivo (LW: baja disponibilidad hídrica, figuras vacías y HW: alta disponibilidad hídrica, figuras llenas) en ambos escenarios hídricos, LW y HW.

Especie	Trat.	$\Psi_{a\text{ mediodía}}$ (Mpa)	
		Escenario	
		LW	HW
Br	○ LW	-8,1 a < -10	-1,0 a -1,9
	● HW	< -10	-0,6 a -2,6
Parg	□ LW	-5,0 a -8,2	-0,8 a -1,4
	■ HW	-5,5 a < -10	-0,8 a -1,2
Pf	◇ LW	-4,7 a < -10	-0,5 a -1,0
	◆ HW	-5,1 a < -10	-0,8 a -1,7
Palp	△ LW	-6,4 a < -10	-0,5 a -0,9
	▲ HW	< -10	-0,5 a -2,5

Capacidad de ajuste osmótico y elástico de tejidos foliares (curvas Presión - Volumen)

El tratamiento de pre-cultivo influyó sobre la capacidad de ajuste osmótico y elástico de los tejidos foliares de todas las especies, lo cual se denota por los menores valores de potencial hídrico en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}) y de potencial osmótico a saturación ($\Psi_{\text{o SAT}}$), así como de volumen de agua simplástica (V_s), que presentaron los ejemplares cultivados bajo LW con respecto a los cultivados con alta disponibilidad hídrica (Figura 3.16). Asimismo, en cuanto a estos parámetros, *P. alpataco* presentó constitutivamente mayores valores con respecto al resto de las especies. Por otra parte, los ejemplares de *P. argentina* y *P. flexuosa* cultivados bajo estrés hídrico, al menos duplicaron los módulos de elasticidad de la pared celular a plena turgencia (ϵ_{max}) con respecto a los cultivados bajo HW, mientras que *B. retama* y *P. alpataco* no mostraron diferencias en cuanto a este parámetro debido al tratamiento de cultivo (Figura 3.16). El Contenido Relativo de Agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{TLP} , del inglés *Turgor Loss Point*) no difirió entre especies ni tratamientos de cultivo (Figura 3.16).

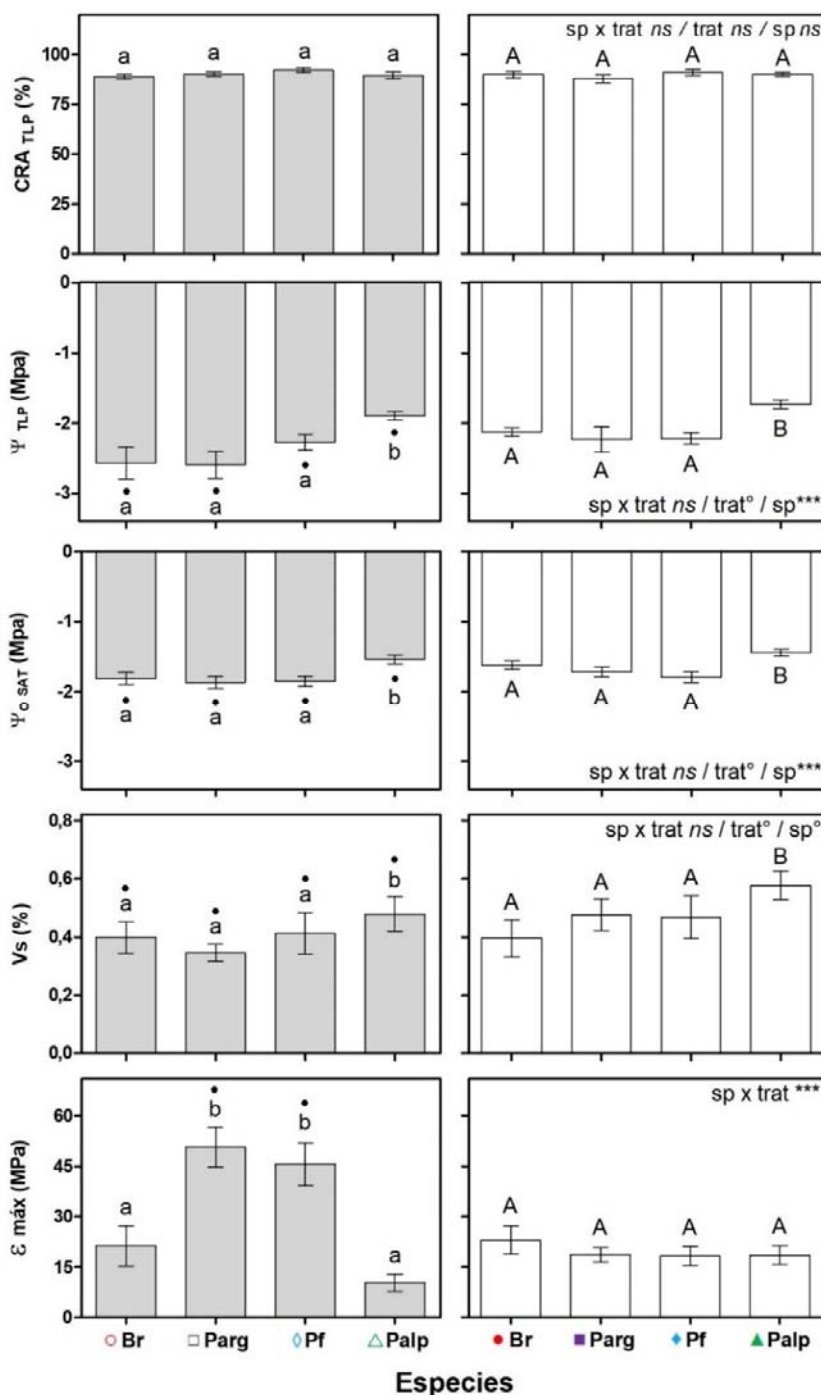


Figura 3.16: Parámetros estimados a partir de las curvas de PV: Contenido Relativo de Agua en el punto de pérdida de turgencia (CRA_{TLP} , del inglés *Turgor Loss Point*), el potencial agua en el punto de pérdida de turgencia (Ψ_{TLP}), el potencial osmótico a saturación ($\Psi_{o SAT}$), el volumen de agua simplástica (V_s) y el módulo de elasticidad de la pared celular a plena turgencia ($\epsilon_{máx}$), medidos en ejemplares de *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (▲Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (◆Palp, verde) provenientes de ambos tratamientos de cultivo (LW: baja disponibilidad hídrica, figuras vacías y HW: alta disponibilidad hídrica, figuras llenas). Referencias según Figura 3.14. Los asteriscos indican el valor de p resultante de un análisis tipo GLM utilizando a los tratamientos (trat), el tiempo (T) y su interacción (trat x T) como efectos fijos, de la siguiente manera *** $p < 0,0001$, ** $p < 0,001$, * $p < 0,01$, ° $p < 0,05$ y ns, no significativo ($\alpha = 0,05$).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos sugieren que el cultivo de los ejemplares con alta disponibilidad hídrica produce cambios fisiológicos relacionados con el estado hídrico y el uso del agua que podrían afectar en distinta medida su capacidad de utilizar el agua y crecer en condiciones de campo. Asimismo, no observamos un patrón único de respuesta general, ni asociado al grupo funcional al que las especies pertenecen, sino que el comportamiento dependió de cada una de las especies. Esto pone de manifiesto la diversidad de estrategias ecofisiológicas que pueden desarrollar las plantas que coexisten en un mismo ambiente, como múltiples soluciones para hacer frente a un mismo conjunto de limitantes ambientales (Meinzer & McCulloh 2013), que pueden determinar una respuesta diferencial a similares condiciones de cultivo. Se ha propuesto que las distintas estrategias de uso del agua en plantas de desierto que coexisten en un mismo lugar permiten la complementariedad de nichos en la utilización de los pulsos de agua, ya sea por poseer un distinto uso de agua en el tiempo (diferencias estacionales en crecimiento); diferencias en la capacidad de uso del agua superficial; o distintas respuestas a los pulsos de agua en función de la velocidad, en términos fisiológicos y morfológicos, para aprovechar el agua y crecer (Reynolds *et al.* 2004).

En primer lugar, considerando la capacidad de las plantas de aprovechar una alta disponibilidad de agua en el suelo, observamos que, a nivel de planta entera, las plantas cultivadas sin estrés hídrico (HW) transpiraron más en relación a las cultivadas con estrés por poseer una mayor AF. En este sentido, el AF de las especies cultivadas bajo LW fue de 3,6 a 12,3 veces menor que las cultivadas con HW, restringiendo su capacidad de aprovechar el agua cuando está disponible. Este patrón fue más evidente en *P. argentina*, dado que las plantas cultivadas con LW transpiraron - al ser expuestas al escenario de alta disponibilidad hídrica - al mismo nivel que las expuestas al escenario de baja disponibilidad hídrica. La capacidad de tomar grandes cantidades de agua, cuando la misma está disponible, dado el desarrollo de una mayor AF en las plantas cultivadas con HW podría sugerir *a priori* una ventaja en condiciones de campo para la captura de recursos siempre disponibles (radiación) como aquellos que aparecen esporádicamente (agua en suelo). La capacidad de captar rápidamente el agua disponible luego de un pulso de lluvia es especialmente crucial para las especies xerofitas, que dependen exclusivamente de este recurso, pero también lo sería para las freatófitas, que acceden a un recurso hídrico más estable (Xu & Li 2006). Sin embargo,

esta alta AF solo se puede expresar en una condición de periodos prolongados de alta disponibilidad de agua en suelo (como nuestro tratamiento de cultivo HW) que no ocurre en las condiciones normales de campo, especialmente para las xerofitas. Por lo tanto, si bien estos resultados expresan una potencialidad fisiológica de las especies estudiadas, la misma se vería restringida en las condiciones normales de disponibilidad hídrica en el campo.

En el escenario de baja disponibilidad hídrica, condición que sería común en el campo entre pulsos de lluvia, las plantas resultantes de ambos tratamientos de cultivo transpiraron lo mismo a pesar de su diferencia inicial en el AF. En este caso la limitación estuvo dada por la oferta de agua y no la demanda, salvo en el caso de las plantas cultivadas bajo HW de *P. argentina* que presentaron valores acumulados de transpiración mayores a pesar de alcanzar la misma AF que las cultivadas bajo LW. En este sentido, esta especie mostraría una ventaja en la capacidad de aprovechar la poca agua disponible cuando fue cultivada previamente con alto contenido de agua en el suelo en comparación al cultivo con LW. En general, las especies cultivadas con HW mostraron una regulación en la cantidad de agua transpirada dada por una rápida defoliación hasta alcanzar niveles de AF similares a los del tratamiento LW. En plantas perennes bajo condiciones de estrés hídrico, la pérdida de hojas puede significar una adaptación beneficiosa dado que reduce rápidamente la pérdida de agua y permite la removilización de los nutrientes hacia las hojas jóvenes y resto de la planta, a fin de favorecer la supervivencia de los individuos (Munné-Bosch & Alegre 2004). La respuesta particular observada en *P. argentina* podría explicarse debido a que es la especie que de por sí posee menor AF (comparativamente con las otras) y suele encontrarse defoliada a campo, presentando hojas sólo en el período húmedo, por lo cual durante la mayor parte del tiempo la fotosíntesis es llevada a cabo por sus tallos verdes (De Micco & Aronne 2012; Villagra *et al.* 2011). Como vimos en el capítulo anterior, los individuos de *P. argentina* cultivados con HW, a pesar de haber presentado la misma asignación (relativa al total) de biomasa a tallo que los cultivados con LW, acumularon una mayor cantidad - en términos absolutos - de biomasa de tallo que estos últimos (Figuras 2.5 y 2.7). Por lo tanto, a pesar de haberse defoliado hasta alcanzar los mismos niveles de AF y presentar menores niveles de transpiración por unidad de AF (ver próximo párrafo), los ejemplares cultivados bajo HW pudieron transpirar más (aunque aún a bajos valores) que los cultivados bajo LW posiblemente por el aporte a la transpiración realizado por el tallo.

Del análisis de transpiración por planta se deduce que el cultivo con alta disponibilidad hídrica no representaría una desventaja en términos de uso del agua para ninguna especie, y que incluso llevaría a un mayor consumo en condiciones de buena disponibilidad hídrica en todas ellas, y también en condiciones de baja disponibilidad en *P. argentina*. El uso de agua a nivel de planta entera se explica por la capacidad de usar agua por parte de las hojas por unidad de superficie, la que, a su vez, se explica (al menos en parte) por la gs, cuyo comportamiento se discutirá más abajo, y por la cantidad de hojas de la planta (AF). A su vez, como se vio, en algunas de estas especies los tallos verdes pueden contribuir al intercambio gaseoso de la planta. La mayor AF en las plantas cultivadas en HW llevó a un alto uso de agua cuando la misma estuvo disponible en todas las especies, así como la rápida defoliación ocurrida cuando fueron expuestas a un escenario de bajo contenido de agua, hizo que decreciera la transpiración a nivel de planta entera. Esto demuestra que el AF total de la planta es un *driver* fundamental para explicar el uso de agua en las especies bajo estudio, como ha sido descrito para otras especies de desierto (por ejemplo, Sala *et al.* 1996). Sin embargo, más allá de este patrón general, al estudiar la transpiración por unidad de AF, observamos dos patrones contrapuestos dentro de las xerófitas: en *P. argentina*, la cantidad de agua transpirada dependió del tratamiento de cultivo y no del escenario al que se expusieron las plantas (es decir, las plantas cultivadas bajo LW transpiraron más por unidad de AF en ambos escenarios, contrariamente a lo observado a nivel de planta entera), mientras que en el caso de *B. retama*, la disponibilidad hídrica del escenario controló la cantidad de agua transpirada por unidad de AF independientemente del tratamiento de cultivo previo (es decir, ambos tratamientos transpiraron más en el escenario HW que en el LW). Por su parte, las freatófitas, *P. flexuosa* y *P. alpataco*, presentaron respuestas intermedias. Tombesi *et al.* 2018 reportan que, en condiciones de baja disponibilidad de agua en suelo, plantas de vid previamente aclimatadas al estrés hídrico presentaron una mayor transpiración por unidad de área foliar, así como una mayor conductancia estomática, que plantas cultivadas sin déficit hídrico. Asimismo, concluyen que la aclimatación de las plantas a la sequía recurrente aumenta la capacidad de las mismas de mantener las hojas activas a potenciales agua relativamente bajos, más cercanos al límite de cavitación de sus vasos. Es decir, el cultivo con baja disponibilidad de agua, provocaría una reducción del margen de seguridad hidráulico en el que las plantas operan (por ejemplo, Delzon & Cochard 2014), lo cual, si bien implica un mayor riesgo de cavitación, les permite a las plantas aprovechar el reservorio de agua en

suelo y seguir creciendo a menores potenciales hídricos. Este margen podría mantenerse, sin embargo, si en paralelo ocurren cambios plásticos en el xilema que aumentan la resistencia a la cavitación. Sin embargo, se ha descrito que las especies latifoliadas en general operan con menores márgenes de seguridad que las coníferas (Johnson *et al.* 2012), y que en ambientes áridos las plantas operan con menores márgenes de seguridad que en biomas más húmedos, aún a pesar de ser menos vulnerables a la cavitación (Delzon & Cochard 2014). De acuerdo con esto, los valores de potencial hídrico registrados al mediodía en el presente estudio mostraron un marcado anisohidrismo (*sensu* Tardieu *et al.* 1998) en todas las especies estudiadas, alcanzando valores muy negativos (incluso por debajo de -10 MPa) cuando las plantas estuvieron expuestas a baja disponibilidad de agua en suelo. Sin embargo, contrariamente a lo esperado en función del uso de agua por unidad de AF, las plantas cultivadas con LW presentaron potenciales hídricos más altos (menos negativos) que las cultivadas con HW, sugiriendo que ese mayor uso de agua - por unidad de AF - no compromete diferencialmente la integridad hidráulica de la planta, sino que se lograría sin aumentar tanto las tensiones internas, posiblemente por las relaciones alométricas favorables para la provisión de agua a una superficie foliar muy baja (tanto a nivel de sistema radical como de tallo) (ver Figura 2.7 en el Capítulo 2; Vilagrosa *et al.* 2012). En este sentido, los bajos potenciales hídricos alcanzados por las plantas HW cuando fueron expuestas a baja disponibilidad de agua (Figura 3.15, Tabla 3.3), si bien no comprometieron el uso general de agua (o aún lo beneficiaron, como se vio más arriba), sí afectaron la regulación del potencial hídrico mínimo, posiblemente exponiendo a las plantas a un mayor riesgo de cavitación cuyas consecuencias deberían estudiarse mediante experimentos de mayor plazo que el aplicado en el presente manuscrito. La regulación del potencial hídrico mínimo responde a un juego de optimización en el que, por un lado, debe permitir a la planta extraer agua del suelo y transportarla a las hojas para fijar carbono y crecer, y al mismo tiempo, evitar alcanzar valores por debajo de los niveles de turgencia que permiten la división y expansión celular, y por debajo de los umbrales de embolismo irreversible (Wolf *et al.* 2016). Esta optimización depende de la coordinación a nivel de planta entera, y en el corto plazo, está íntimamente ligada al comportamiento estomático de las plantas. En este sentido, las especies estudiadas presentaron diferentes comportamientos estomáticos al ser expuestas a un escenario de alta disponibilidad de agua, lo cual se vio reflejado en la conductancia estomática máxima (gs máx) alcanzada y el valor del DPV al que comenzaron a cerrar los estomas.

P. flexuosa fue la especie más conservadora, presentó menor $gs_{máx}$ y cerró los estomas a DPV más bajo, mientras que *P. argentina* se ubicó en el extremo opuesto, es decir, presentó la $gs_{máx}$ más alta y cerró los estomas a un mayor DPV, mientras *B. retama* y *P. alpataco* presentaron respuestas intermedias. Esta relación inversa entre $gs_{máx}$ y umbral de cierre estomático es totalmente opuesta a lo esperado en función de la teoría general hidráulica, que predice que cuanto mayor es la $gs_{máx}$, más prontamente y en mayor medida, se van a cerrar los estomas ante el aumento del DPV (Oren *et al.* 1999, y trabajos posteriores). A su vez, este comportamiento ante alta disponibilidad hídrica no se vio afectado por el pre-tratamiento de cultivo. Estos resultados indicarían que a pesar de haber alcanzado $gs_{máx}$ elevadas, estas especies no serían muy sensibles al DPV cuando se encuentran con alta disponibilidad de agua en el suelo, maximizando el intercambio gaseoso, aún a expensas de disminuir drásticamente (aunque diferencialmente de acuerdo al pre-tratamiento de cultivo) el potencial hídrico mínimo. Las especies comenzaron a cerrar los estomas a valores de DPV muy elevados, entre 3 y 6,3 kPa, lo cual denota una adaptación de las mismas a operar aún cuando las condiciones atmosféricas son muy demandantes. Esto se condice con los altos valores de DPV registrados en su ambiente natural durante los meses de verano, los cuales por la mañana alcanzan valores entre los 3 y 6 kPa (Figura A1.2, datos obtenidos por nuestro grupo de trabajo, no publicados). En cuanto a la relación entre la sensibilidad estomática (pendiente de la relación $gs : \ln(DPV)$) y la conductancia de referencia ($SE : gs_{ref}$), de acuerdo al planteo teórico expresado en Oren *et al.* (1999), la misma se encuentra alrededor de 0,6 si los estomas están regulando el potencial hídrico de manera de evitar la formación de embolismos en la planta. Valores por debajo de 0,6, indican una baja sensibilidad estomática al DPV lo que sugiere que la planta mantendría los estomas abiertos aun a riesgo de estar perdiendo capacidad hidráulica, y/o por tener alta resistencia a nivel de capa límite (bajo acople con el DPV). Valores por encima de dicho umbral, serían indicativos de un comportamiento estomático muy conservativo, ya que los estomas se cerrarían antes de lo previsto por modelos hidráulicos para evitar la cavitación. Nuestros resultados están por debajo de la relación teórica esperada. Cuando se midió a cada grupo de plantas en el mismo escenario de agua en suelo que el de pre-cultivo, dicha relación se mantuvo entre 0,30 y 0,48, mientras que denotó una leve mayor SE (entre 0,43 y 0,59) cuando las plantas fueron medidas con alta disponibilidad hídrica, en el segundo periodo de ensayo, no denotándose diferencias entre especies y tratamientos. Estos bajos valores son coincidentes con los dos ejemplos que muestran

Oren *et al.* (1999) en su trabajo, correspondientes a dos especies arbustivas de desierto, debido posiblemente a que no cavitarian a altos valores de DPV por su alta resistencia intrínseca a la formación de embolismos. Lamentablemente no contamos con información sobre vulnerabilidad a la cavitación en las especies bajo estudio por limitaciones técnicas (nuestros equipos de medición y los que se comercializan en el mercado llegan a 10 MPa por cuestiones de seguridad). Los valores de potencial hídrico medidos en las plantas, por debajo de -10 MPa, y el hecho de que las plantas no murieran luego de dichas mediciones (observaciones personales), sugiere que poseen umbrales de cavitación realmente muy bajos. Estudios recientes (Kanduc *et al.* 2020; Yang *et al.* 2020) proponen que -10 MPa sería un límite biológico por debajo del cual los líquidos dentro del xilema cavitarian por separación de las bicapas lipídicas que hay en el interior de los mismos, generando burbujas que siembran la cavitación en la masa del propio líquido. Esta teoría ha sido puesta a prueba con algunas especies, y el hecho de que normalmente no se observen estos valores de potencial hídrico mínimo sugiere que es de amplia aplicación a los sistemas vegetales. Sin embargo, la existencia de especies como las medidas aquí, o en otros ambientes extremos como plantas del género *Callitris*, descrito como el género de conífera más resistente a la sequía (Brodrigg *et al.* 2010), sugieren que existen especies que escapan a los umbrales conocidos para lidiar con condiciones abióticas extremas, y que para ello desarrollan estrategias hidráulicas a nivel de ultraestructura de xilema y de composición de lípidos en la savia, que aún deben ser investigadas.

La posibilidad de desarrollar potenciales hídricos tan negativos, además de requerir un xilema resistente a la cavitación, requiere relaciones hídricas compatibles a nivel foliar, donde, en definitiva, ocurre el intercambio gaseoso elemental para todos los otros procesos que se desarrollan en la planta. Una de las respuestas comúnmente observadas al exponer a las especies al estrés hídrico, es el ajuste osmótico activo, que consiste en la acumulación de solutos osmóticamente activos que ayudan a reducir el potencial hídrico de la planta sin disminuir su contenido de agua (Serraj & Sinclair 2002). Sin embargo, las especies pueden bajar el potencial hídrico al que pierden turgencia por medio de otro camino que consiste en modificar la elasticidad de las paredes celulares (mayor o menor módulo de elasticidad, LoGullo & Salleo 1988). Nuestros resultados indican una disminución en el potencial osmótico de todas las especies al ser cultivadas con baja disponibilidad de agua en el suelo, lo cual se ve reflejado en un menor

potencial agua (es decir, valores más negativos) en que las mismas pierden su turgencia celular. A su vez, *P. argentina* y *P. flexuosa* mostraron un aumento en el módulo de elasticidad, es decir, presentaron paredes celulares más rígidas, lo cual les permitiría responder y recuperar la turgencia rápidamente durante pulsos de lluvia, mientras que *B. retama* y *P. alpataco* no mostraron diferencias entre tratamientos en cuanto a la elasticidad de la pared celular. No obstante, estos ajustes en los tejidos foliares permitieron a las plantas cultivadas bajo estrés hídrico mantener el contenido relativo de agua en el punto de pérdida de turgencia. Visto en el sentido contrapuesto, el cultivo de todas las especies con alta disponibilidad hídrica generó cambios en las relaciones hídricas a nivel de tejido foliar que serían potencialmente desventajosos para la resistencia al estrés hídrico de los ejemplares a campo. Nuestros resultados coinciden con los reportados por López Lauenstein *et al.* (2013) para *P. flexuosa*. Por otra parte, el potencial agua al punto de pérdida de turgencia fue sustancialmente elevado (es decir, cercano a cero) en todas las especies y ambos tratamientos de cultivo, muy por encima de los valores de potencial hídrico medidos en las plantas. Esto sugiere que las plantas pierden fácilmente turgencia a nivel foliar, lo cual podría estar actuando como una estrategia para el fácil plegamiento de las hojas y/o el cambio de ángulo de exposición al sol, estrategias que se consideran adaptativas para disminuir la fotoinhibición en ambientes de desierto (revisión de Chaves *et al.* 2003; Forseth & Elheringer 1980). Asimismo, las plantas crecidas con estrés hídrico presentaron menor fracción de agua simplástica que las crecidas sin estrés, lo que podría ser ventajoso como una manera de ahorrar energía en la producción de osmolitos al poder reducir el potencial osmótico de manera pasiva debido al menor contenido de agua en el citoplasma (Sucre & Suárez 2011).

A modo de síntesis, nuestros resultados indican que el tratamiento de cultivo de los plantines con alta disponibilidad hídrica generó los siguientes comportamientos: aumento de la capacidad de uso del agua, cuando la misma estuvo disponible, por mayor AF, aunque con menor transpiración por unidad de AF; similar uso de agua en condiciones de déficit hídrico en el suelo a nivel de planta entera (mayor en *P. argentina* por aporte de tallos verdes), aunque mayor uso por unidad de AF; similar comportamiento estomático, baja sensibilidad estomática al aumento de DPV, lo que en conjunto con los cambios alométricos de las plantas, llevaría a potenciales hídricos más negativos en las plantas crecidas con alta disponibilidad hídrica al exponerlas a sequía. Esto podría aumentar significativamente la probabilidad de cavitación, aunque esto debe

ser puesto a prueba en ensayos de más larga duración. Finalmente, las plantas crecidas con alta disponibilidad hídrica presentaron relaciones hídricas foliares (potencial osmótico en plena turgencia, contenido de agua simplástica, potencial hídrico al que ocurre pérdida de turgencia) menos aclimatadas para condiciones de déficit hídrico en el suelo. Por lo tanto, si bien el uso de agua de las especies no sugirió desventajas del tratamiento con alto riego, sí se desarrollaron plantas potencialmente más susceptibles a sufrir fallas hidráulicas de magnitud en escenarios de déficit hídrico prolongados. Finalmente, si bien estos patrones pueden ser descriptos como comunes a las cuatro especies, se observaron diferencias en magnitud de los cambios, así como algunas respuestas particulares discutidas anteriormente, que sugieren que cada especie tiene un comportamiento único.

CAPÍTULO 4

Ensayo de revegetación piloto

INTRODUCCIÓN

El *shock* post-trasplante, definido como el estrés intenso, que pueden experimentar los plantines al ser transferidos de las condiciones relativamente favorables de vivero a las condiciones adversas del ambiente a campo (Burdett 1990), es el principal desafío que deben superar los plantines en el proceso de reforestación de zonas áridas (Chirino *et al.* 2009; Vallejo *et al.* 2012). Como detallamos en la Introducción General, el éxito del establecimiento de los plantines a campo depende de las características morfológicas y fisiológicas que éstos presenten, y de las condiciones ambientales del sitio de trasplante (Burdett, 1990), que en los desiertos implica sequía, alta radiación solar, altas temperaturas, y alta demanda evaporativa, entre otros factores de estrés (Gurevitch *et al.* 2002). Estas condiciones ambientales propias de los ambientes áridos son extremas para la vida vegetal, y pueden intensificarse en ambientes degradados, resultando en una alta mortalidad y escaso crecimiento de los plantines una vez trasplantados a campo, sobre todo si éstos no son especies nativas o bien no están adecuadamente aclimatadas al ambiente extremo, dificultando el éxito de planes de reforestación de estos ambientes (Chirino *et al.* 2009). Por medio del empleo de diversas técnicas de cultivo en vivero se pueden modificar las características morfológicas y/o fisiológicas de los plantines con el fin de generar plantas potencialmente más resistentes a la sequía (Sánchez-Blanco *et al.* 2019) y, de esta forma aumentar sus probabilidades de superar el *shock* post-trasplante, optimizando los resultados alcanzados en la revegetación.

La aclimatación durante el cultivo previo al trasplante comprende cambios de estructuras que necesitan tiempo para formarse, por ejemplo: cambios en la morfología de la planta (tamaños y formas de órganos), en su anatomía, en su hidráulica (estructura del xilema), en su alometría (relaciones de asignación de biomasa entre órganos). Estos cambios que podemos denominar estructurales, a su vez tienen un impacto a largo plazo en el período post trasplante dado que las estructuras formadas en el cultivo duran un tiempo en el campo, y tienen un impacto en el desempeño de la planta, aún cuando éstas formen nuevas estructuras (Chirino *et al.* 2009). Por otro lado, la aclimatación de procesos fisiológicos durante el cultivo previo al trasplante es un aspecto mucho más dinámico que los cambios estructurales. Esto es así pues se basa en modificaciones de niveles de sustancias y moléculas que responden a un determinado escenario ambiental, y que regulan la fisiología de la planta; por ejemplo, niveles de ABA que regulan el cierre estomático (entre otras cosas), niveles de compuestos antioxidantes,

osmorregulación, etc. Este tipo de aclimatación tendrá un efecto a corto plazo en el proceso del trasplante, pues las plantas ajustarán dinámicamente sus niveles de fitohormonas, de sustancias y moléculas, y su fisiología, al nuevo ambiente (Chirino *et al.* 2009). Por lo tanto, es esperable que la aclimatación fisiológica al cultivo en vivero tenga un impacto temprano en el trasplante, y que la aclimatación estructural tenga un impacto a más largo plazo.

Como lo especificamos en los capítulos anteriores, existen escasos antecedentes sobre los efectos del régimen hídrico de cultivo en la aclimatación a la sequía de especies nativas de ecosistemas áridos. La mayor parte de los trabajos se centran en el estudio de especies forestales de interés comercial, mientras que la información sobre especies nativas se focaliza, principalmente, en especies de ecosistemas mediterráneos en España (Bañón *et al.* 2006; Sánchez-Blanco *et al.* 2004; Vilagrosa *et al.* 2003; Villar-Salvador *et al.* 2004; 1999). Asimismo, la aclimatación a la sequía suelen evaluarla mediante el proceso de pre-acondicionamiento, el cual implica un cultivo en vivero con libre oferta de agua, y períodos cortos (que van normalmente de 2 a 6 meses) de pre-acondicionamiento a cierto nivel de estrés hídrico. Por ejemplo, Chirino *et al.* (2009) reportan resultados de un gran número de trabajos realizados en árboles de especies mediterráneas en los cuales el pre-acondicionamiento a la sequía promovió cambios tanto morfológicos (incremento de la relación raíz : vástago (R:V) en vivero, mayor poder de crecimiento radical de plantines trasplantados a campo), como fisiológicos (cambios en la plasticidad de las paredes celulares, mayor osmoregulación, aumento de la capacitancia a nivel hoja) que favorecen la resistencia a la sequía. Sin embargo, Vilagrosa *et al.* (2006) analizan el efecto del pre-acondicionamiento de los plantines a la sequía en posteriores implantaciones a campo bajo condiciones mediterráneas, obteniendo que, de los 15 trabajos que analizan, sólo un 20% evidencia resultados positivos, es decir, una mayor supervivencia de los plantines pre-acondicionados al estrés, mientras que en la mayoría de los otros trabajos la supervivencia no se vio afectada por el tratamiento. A la hora de considerar estos antecedentes en relación con nuestra propuesta, hay que tener en cuenta dos aspectos importantes. Por un lado, que los ambientes mediterráneos son menos extremos que nuestro ambiente bajo estudio, y por lo tanto es posible que en esas especies un pre-acondicionamiento a la sequía no tenga tanto impacto en el trasplante. Por el otro, hay que considerar que no es lo mismo pre-acondicionar con estrés hídrico en un corto período de tiempo, que cultivar bajo estrés hídrico durante un período de tiempo más largo. En los trabajos citados, en los

cuales se estudia el efecto del pre-acondicionamiento al estrés hídrico, la aclimatación estructural tiene menos probabilidades de manifestarse que la aclimatación fisiológica. Por otro lado, Chirino *et al.* (2009) proponen que es posible que la falta de efecto del pre-acondicionamiento se deba a que la práctica común en el mediterráneo es trasplantar las plantas en la estación más húmeda, período en que no sería tan ventajoso presentar un pre-acondicionamiento a la sequía, y que cuando llega la estación seca, meses después, las plantas ya se encuentran aclimatadas al nuevo ambiente, no resultando el previo acondicionamiento en algo favorable en esa etapa. Teniendo en cuenta estos aspectos, y que nuestras especies bajo estudio son de crecimiento lento, y pertenecen a un ambiente extremo, nuestra propuesta no es la de pre-acondicionamiento, sino la del cultivo de las plantas bajo estrés hídrico en plazos relativamente largos, de manera que las plantas manifiesten la aclimatación estructural desde estadios más tempranos y por más tiempo. En la Argentina, López Lauestein *et al.* (2012) estudiaron el efecto del cultivo con diferentes niveles hídricos en la supervivencia y crecimiento relativo de plantines de *Prosopis flexuosa*, *P. chilensis* y un híbrido de ambas especies, luego del trasplante a campo en dos sitios del Chaco Árido (ecorregión menos árida que nuestro sitio de estudio). Estos autores observaron un mayor crecimiento relativo de *P. chilensis* y el híbrido cultivados bajo estrés hídrico con respecto al control, mientras que no observaron un efecto claro del cultivo en sequía sobre la supervivencia de los ejemplares a campo. Estos resultados indican, por un lado, que el efecto que provoca el cultivo de los plantines al estrés hídrico sobre los caracteres morfológicos y/o fisiológicos que podrían conferirle una mayor resistencia a la sequía, no siempre resultan en una mayor supervivencia y/o crecimiento relativo de los ejemplares a campo. Por otro lado, dichos resultados sugieren que la incidencia del cultivo sobre la modificación de estos caracteres y el desempeño de los plantines a campo depende de las respuestas propias de cada especie, incluso tratándose de especies emparentadas como en el caso de ese trabajo.

En este capítulo, nuestro objetivo fue evaluar si el régimen hídrico utilizado en el cultivo de ejemplares en vivero modifica la sobrevivencia y crecimiento de las especies a campo. Nuestra hipótesis fue que en las especies que son plásticas a la disponibilidad de agua en vivero, y que cambian su fenotipo morfológico y/o fisiológico en el sentido de disminuir la resistencia a la sequía cuando son cultivadas con alta disponibilidad de agua, los individuos cultivados en esta condición presentan menor sobrevivencia y crecimiento relativo (al tamaño inicial) luego del trasplante a campo que los individuos

cultivados con restricción hídrica. En contraste, en las especies poco plásticas, hay una menor diferenciación de desempeño a campo entre individuos cultivados con distinto régimen de riego.

MATERIALES Y MÉTODOS

Cultivo en invernáculo

Realizamos el cultivo de los plantines como se indica en el apartado de “Materiales y Métodos - *Selección de especies y cultivo en invernáculo*” del Capítulo 2, con algunas modificaciones. Sembramos las semillas en almacigueras de 50 pocillos de 5 cm de diámetro y 6 cm de profundidad, y utilizamos el sustrato GROWMIX® Multipro™ (pH 5 - 5,8; conductividad eléctrica 0,2 – 0,6 dS m⁻¹; materia orgánica 80 – 85 %, Figura 4.1 a). Cuando al menos 100 plántulas de cada especie expandieron sus primeras dos hojas verdaderas en el caso de las especies de *Prosopis* ó 4 hojas verdaderas en el caso de *Bulnesia retama*, las trasplantamos a los tubetones – contenedores plásticos de forma tronco-cónica de 3.750 cm³ de capacidad, con 8 nervaduras internas de orientación radicular y ranuras laterales e inferiores (Figuras 4.1 b y c). Debido a la presencia de múltiples hendiduras en los contenedores, diseñamos y confeccionamos fundas de tela vegetal blanca (60 g m⁻² de tejido), las cuales colocamos dentro de los tubetones con el fin de poder utilizar arena como sustrato y que la misma quedara retenida dentro del contenedor. Dichas fundas al ser de un material poroso, permitieron la correcta aireación del sustrato, así como la auto-poda de las raíces al entrar en contacto con el aire y, a su vez, fueron de utilidad durante la etapa de trasplante de los ejemplares a campo dado que permitieron extraer el cepellón (sistema radical + sustrato) entero y evitar la ruptura del sistema radical.

Al mes de haber trasplantado las plántulas en los tubetones, comenzamos a suministrar el riego diferencial. Dado que existía una gran variabilidad en los tamaños de las plántulas, asignamos los tratamientos hídricos por un método aleatorio de a pares. El mismo consistió en ordenar, por especie, las plántulas de menor a mayor altura, separarlas de a pares (las dos más bajas, las dos siguientes y así sucesivamente) y asignarles el tratamiento de forma aleatoria dentro de cada par. De esta forma buscamos homogeneizar las variabilidades entre tratamientos de una misma especie, con el fin de partir de muestras lo más semejantes posibles en cuanto al tamaño medio de las plantas.

Dispusimos los tubetones sobre mesadas (Figura 4.1 c) siguiendo el mismo diseño sistemático explicado en la Figura 2.1 a. Durante los meses de invierno las cubrimos con tela anti-heladas por las noches, retirando la misma luego del amanecer.

El cultivo de los plantines comenzó con 50 réplicas por combinación de especie x tratamiento (4 especies x 2 tratamientos x 50 réplicas = 400 plantas) y se llevó a cabo entre el 05/10/2017 y el 27/07/2018, es decir, duró 295 días (9 meses, 22 días).

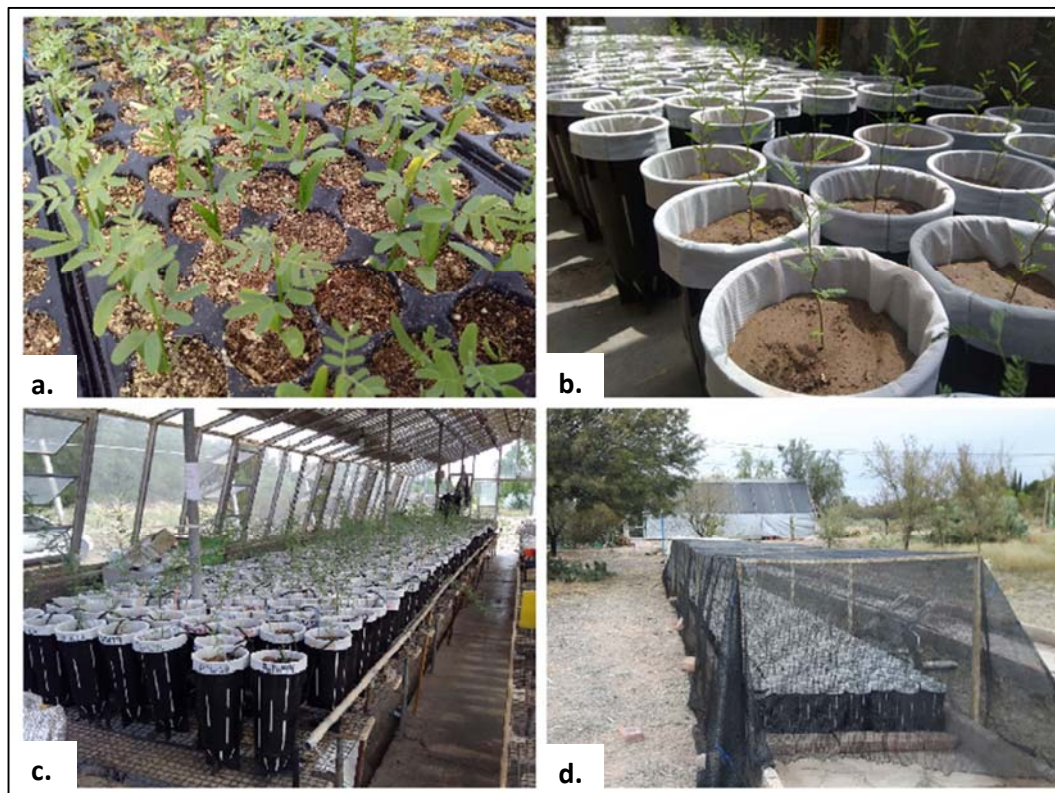


Figura 4.1: (a) Plántulas de *B. retama* creciendo en almacigueras de 50 pocillos (b) Plántulas de *P. flexuosa* recién trasplantadas dentro de los tubetones (c) Tubetones dispuestos sobre mesadas dentro del invernáculo durante el período de cultivo de los plantines (d) Tubetones dispuestos en el cantero exterior bajo tela media sombra durante el período de rusticación de los plantines.

Rusticación de los plantines

Luego del período de cultivo adentro del invernáculo, expusimos los plantines a un proceso de rusticación a la radiación (fotosintéticamente activa (PAR) $1540 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y ultravioleta - B (UVB) 1,43 watts al mediodía solar) antes de trasladarlos a campo, manteniendo el mismo régimen de riego que en el invernáculo. Para ello, retiramos los plantines del invernáculo y los dispusimos en un cantero exterior, aldeaño al mismo, respetando la ubicación que presentaban sobre la mesada (Figura 4.1 d). Medimos la

radiación PAR y UVB al mediodía solar utilizando sensores hemisféricos Skye SKP 215 (400-700 nm) y SKU 430 (280-315 nm) conectados a un SpectroSense2 (Skye Instruments Ltd, Powys, Reino Unido). Dado que existía una gran diferencia de radiación UVB dentro (PAR 1249 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ UVB 0,16 watts) y fuera (ver más arriba) del invernáculo, con el fin de realizar la rusticación de los plantines de forma paulatina, cubrimos los ejemplares con tela media sombra de 65% los primeros 20 días, y luego con tela media sombra de 35% los 20 días siguientes, dejándolos al descubierto al día 41 de haberlos retirado del invernáculo. El proceso de rusticación se llevó a cabo entre el 27/07/2018 y el 01/10/2018, es decir, duró 66 días (2 meses, 4 días). Debido a que se mantuvo el mismo régimen de riego que en el invernáculo, fue necesario cubrir los plantines con nylon cuando había alerta de precipitaciones. Asimismo, también los cubrimos con tela anti-heladas por las noches cuando había alerta de heladas. Nos basamos en el pronóstico meteorológico de la Dirección de Contingencias Climáticas del Gobierno de Mendoza (Gobierno de Mendoza, 2018).

Armado de la clausura a campo

Basándonos en la caracterización de sitios descripta en el Capítulo 1, seleccionamos como lugar experimental para realizar el ensayo de revegetación piloto, el sitio con signos de degradación ubicado a 600 m del puesto “La Primavera” (LPD - Figura 1.1). La elección se debió a la accesibilidad al sitio (ubicado a 12 km de la ruta, accesible por camino de arena), la cercanía a la red de agua (4 km por camino de las mismas características) y el interés presentado por la familia del puesto aledaño en la actividad que estábamos desarrollando. Una vez seleccionado el sitio, realizamos el armado de una clausura de 14 x 32,5 m, la cual encerraba una superficie de 455 m² (Figura 4.2). El cierre consistió en un alambrado de 9 hilos, para excluir mamíferos medianos y grandes, en especial ganado doméstico: cabras, caballos y vacas, al cual le adicionamos una malla anti granizo de 1 metro de ancho en la parte inferior, enterrada por debajo de la superficie a una profundidad de 10 cm, con el fin de excluir mamíferos pequeños y medianos, como ser maras, liebres y cuices (Figura 4.2).

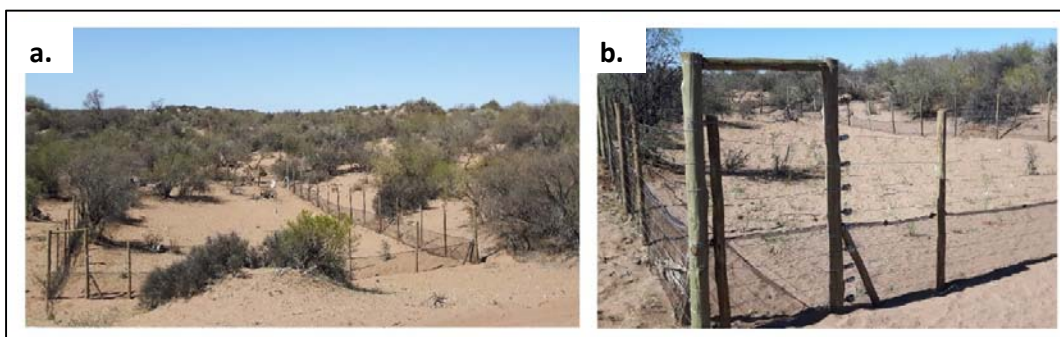


Figura 4.2: Clausura de 455 m² construida para la exclusión de pequeños, medianos y grandes mamíferos, a 600 metros del puesto la Primavera, Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca, Lavalle, Provincia de Mendoza (a) Aspecto general. (b) Detalle del frente.

Trasplante y acondicionamiento de los ejemplares a campo

Antes de llevarlos a campo, regamos todos los plantines a capacidad de campo a fin de evitar el estrés hídrico durante el transporte. Realizamos el traslado al sitio experimental a campo en dos etapas. En la primera, transportamos los plantines en camión desde el predio del CCT CONICET Mendoza hasta “La Majada” (134 km por ruta), sitio ubicado en el límite Este de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca, a metros de la entrada desde la ruta al sitio experimental (Figura 1.1), donde los dispusimos dentro de un galpón (Figura 4.3 a). En la segunda etapa trasladamos los plantines, de a tandas de 50 ejemplares, desde el galpón hasta la clausura (12 km por camino de arena) en camioneta 4x4 (Figura 4.3 b).

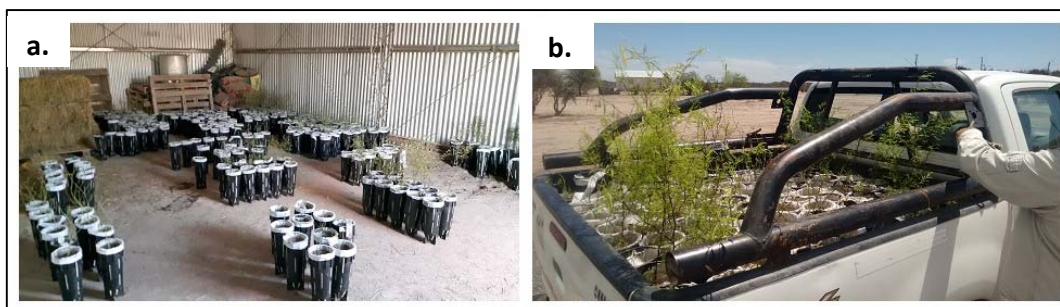


Figura 4.3 Segunda etapa del traslado (a) Plantines dispuestos en el galpón de “La Majada” antes de su trasplante. (b) Plantines dispuestos en la camioneta para su traslado al sitio de revegetación piloto.

Una vez en el sitio experimental, trasplantamos los plantines siguiendo un diseño sistemático, en el cual cada ejemplar estaba rodeado del resto de los tratamientos, menos los correspondientes a su propia especie, distanciado 90 cm del resto de los individuos (Figura 4.4). En el fondo del pozo de trasplante volcamos 1 dm³ de sustrato

GROWMIX® Multipro™ y 1 litro de agua. Luego colocamos el plantín junto a la funda de tela vegetal (Figura 4.5 a) y cubrimos con arena, cuidando que la superficie superior del cepellón quedara 5 cm por debajo de la superficie del terreno (Figura 4.5 b). Esto permitió que con las lluvias y el viento el cepellón no quedara al descubierto. Luego regamos cada ejemplar con 1 litro más de agua, sumando un total de 2 litros de agua por ejemplar el día del trasplante, lo que comprendió el primer riego de establecimiento. A los 15 días de trasplantados, realizamos un segundo riego de establecimiento, en este caso con 1 litro de agua por ejemplar (Figura 4.5 c). El agua para riego fue transportada en barriles de 200 litros desde la red de agua potable ubicada a 4 km de la clausura.

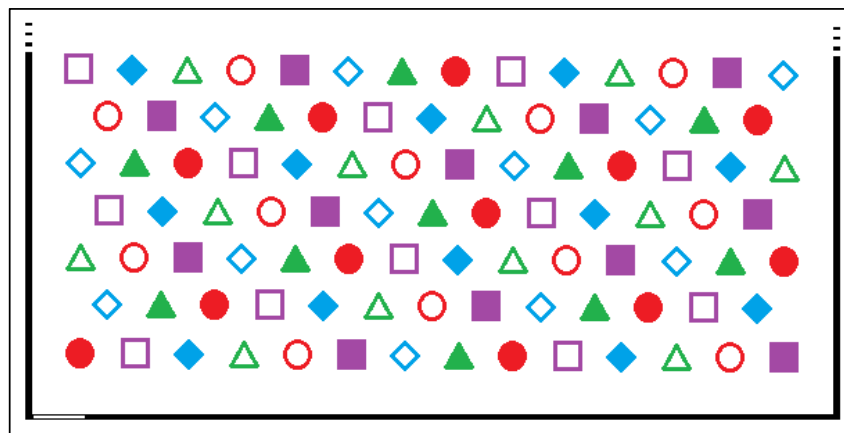


Figura 4.4: Diseño experimental utilizado para el trasplante de los ejemplares a campo. Los símbolos representan a las diferentes especies: *Bulnesia retama* (●, rojo), *Prosopis argentina* (■, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆, azul) y *Prosopis alpataco* (▲, verde). Las formas llenas representan el tratamiento con alta disponibilidad hídrica durante la fase de cultivo del plantín (HW), mientras que las vacías, el tratamiento con baja disponibilidad de agua (LW). La línea continua representa el alambrado, con la puerta de ingreso en el extremo inferior izquierdo.

A los dos meses de trasplantados los ejemplares, les colocamos exclusiones físicas individuales para las hormigas (Figura 4.5 d). Para su confección utilizamos barreras anti-hormigas Tekniplant (tiras de pet amarillo y goma espuma) y la parte cilíndrica de botellas plásticas de pet transparente. Las mismas fueron retiradas el 03/04/2019, luego del período de mayor actividad de las hormigas cortadoras (Figura 4.6).

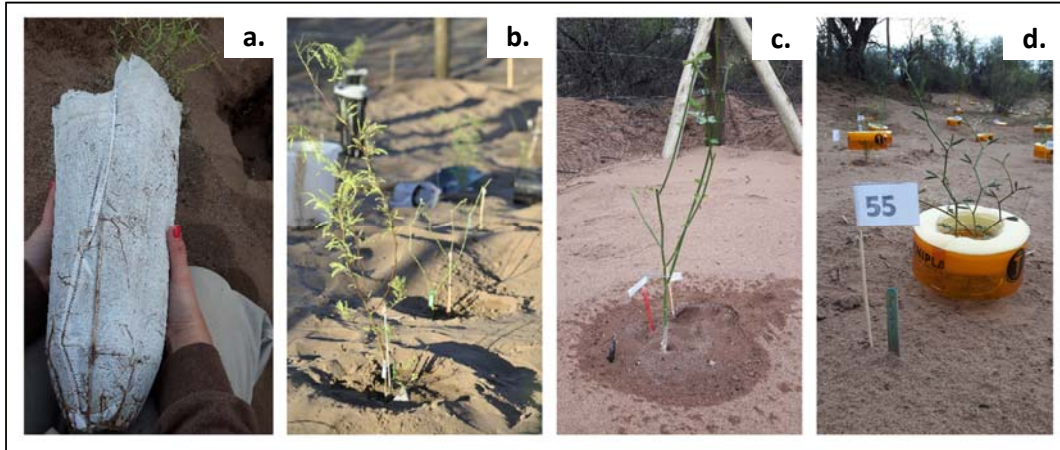


Figura 4.5: (a) Ejemplar dentro de la funda de tela vegetal, retirado del tubetón para su trasplante a campo. (b) Ejemplares trasplantados a campo. (c) Ejemplar de *B. retama* a los 15 días de trasplantado, luego del segundo riego de establecimiento. (d) Ejemplar de *P. argentina* con la barrera física anti-hormigas colocada.



Figura 4.6: Ejemplares a campo a los seis meses de realizado el trasplante, luego de ser retiradas las barreras físicas anti-hormigas.

Durante el transcurso del experimento, realizamos la remoción de gramíneas y herbáceas que crecían dentro del cierre, con el fin de evitar una posible competencia por los recursos con los ejemplares trasplantados, así como para eliminar “el efecto puente” que generaban estas plantas entre los ejemplares y el suelo, superando la barrera anti-hormigas.

Mediciones realizadas en los ejemplares

Sobrevida: Realizamos observaciones cada 15 días y registramos el estado de vivo/muerto de cada uno de los ejemplares durante todo el proceso de cultivo hasta el cierre del ensayo a campo. Registramos, de esta manera, la sobrevida de los individuos en las diferentes etapas que involucraron el plan de revegetación, es decir, el cultivo, la rusticación, el transporte y trasplante de los ejemplares, y su posterior desempeño en el campo. Definimos un ejemplar como muerto cuando no observábamos un rebrote del mismo pasados 15 días de haberlo regado. Con estos datos, calculamos el número de muertes por cada una de las etapas del experimento, y luego calculamos el total de muertes acumuladas en el período previo al trasplante a campo como la suma de las etapas cultivo, rusticación y transporte y trasplante de los ejemplares.

Estado hídrico: Con el fin de conocer el estado hídrico de los ejemplares a campo, llevamos a cabo mediciones del Contenido Relativo de Agua (CRA) en hoja, en dos períodos hídricos contrastantes. La primera en el período de mayor humedad del suelo, es decir, inmediatamente después del período de lluvias (15/03/2019) y la segunda, en el período más seco, es decir, justo antes del nuevo período de precipitaciones (06/11/2019). Para ello extrajimos, en un rango de 2 horas alrededor del mediodía solar (Earth System Research Laboratories, 2019), entre 10 y 15 hojas por individuo, las cuales colocamos rápidamente dentro de una bolsita de polipropileno previamente pesada. Es importante destacar que las especies de estudio poseen hojas pequeñas y que las mismas son múltiples por planta, por lo cual fue posible retirar un número elevado de hojas por individuo sin que eso significara una defoliación apreciable de los ejemplares. Mantuvimos las bolsitas en frío por aproximadamente 3 horas (tiempo que demoramos en regresar al laboratorio desde el sitio experimental). Luego pesamos las hojas junto a las bolsitas, de manera de obtener el peso fresco (P_f , que se despeja de hacer el peso de las hojas junto a la bolsita, menos el peso de la bolsita), y pusimos a rehidratar en placas de Petri con agua destilada por un período de 12 horas, en cámara de cultivo (20°C y $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, intensidad de luz cercana al punto de compensación lumínica de *P. flexuosa*, datos no publicados). A continuación, las secamos superficialmente con papel absorbente y las volvimos a pesar, obteniendo el peso en turgencia máxima (P_t). Luego llevamos a estufa a 60°C hasta peso constante, y las pesamos nuevamente de manera de obtener el peso seco (P_s). Realizamos las mediciones en 5-10 individuos por tratamiento. El CRA lo calculamos como:

$$CRA (\%) = \frac{Pf - Ps}{Pt - Ps} \cdot 100$$

Crecimiento: Realizamos mediciones bimestrales de crecimiento a través del registro del Diámetro a la Altura de la Base del tallo (DAB) de todos los ejemplares vivos, utilizando un calibre digital (Modelo 910.1502, Sylvac, Yverdon, Suiza). Graficamos el DAB en función del tiempo, y calculamos la velocidad de crecimiento para cada una de las especies y tratamientos de cultivo como el promedio de las pendientes de las rectas de cada individuo en cada una de las fases de crecimiento. Asimismo, calculamos el crecimiento relativo (CR) en cada período como:

$$CR (\%) = \frac{DABf - DABi}{DABi} \cdot 100$$

Siendo $DABf$, el DAB al final del período evaluado y el $DABi$, el DAB al inicio de la prueba piloto de revegetación, apenas fueron trasplantados los ejemplares.

Biomasa aérea: Al cierre del ensayo extrajimos la parte aérea de los ejemplares y obtuvimos los valores de la biomasa de tallos y hojas siguiendo el mismo procedimiento indicado en el apartado de “Materiales y Métodos – *Mediciones realizadas en los ejemplares*” del Capítulo 2. Calculamos la asignación de biomasa aérea a hoja como el peso seco de la biomasa de hoja en relación al peso seco total de biomasa aérea para cada individuo cosechado.

Iniciamos el trasplante a campo el 01/10/2018 y llevamos a cabo las mediciones hasta el 06/11/2019, momento en que extrajimos el 90% de los ejemplares para medir su biomasa aérea (el resto aún se encuentra a campo, con el fin de evaluar su desempeño a mediano y largo plazo). Es decir, que la primera etapa del ensayo piloto a campo, la cual se reporta en este trabajo de tesis y con fines prácticos denominaremos “el ensayo”, duró 401 días (1 año, 1 mes y 5 días).

Análisis estadísticos

Analizamos los datos a través de su ajuste a Modelos Lineales Generalizados (GLM, del inglés *Generalized Lineal Models*), considerando a las especies (sp), los tratamientos de cultivo (trat) y su interacción (sp x trat) como factores fijos. Utilizamos el software estadístico InfoStat (versión 2018b, Grupo InfoStat, Córdoba, Argentina) y su interfaz con R (R versión 3.6.1 software, R Core Team, Vienna, Austria). Para analizar la sobrevivencia y la repartición de la biomasa, utilizamos una distribución de errores binomial

con función de enlace *logit*, tomando como variable respuesta la vida o muerte de los individuos (variable binaria) en el caso de la sobrevida y la proporción de biomasa asignada a hoja en el caso de la repartición de biomasa. Para el resto de los casos (variables continuas) utilizamos una distribución de errores gaussiana con función de enlace identidad y consideramos como variable respuesta el valor obtenido para cada atributo. En el caso de las medidas repetidas en el tiempo de DAB y CR, particionamos los análisis por especie, considerando los días desde el trasplante (T), los tratamientos de cultivo y su interacción (T x trat) como factores fijos y a los individuos, es decir, las unidades experimentales, como factor aleatorio. En los modelos seleccionados testeamos la homocedasticidad y la normalidad de los residuos por evaluación visual de los gráficos. En aquellos casos donde el supuesto de homocedasticidad no se cumplía, modelamos la estructura de la varianza (Zuur *et al.* 2009) por su interacción correspondiente (es decir, trat x sp o T x trat) utilizando la función varIdent. Realizamos comparaciones *post-hoc* de las medias mediante una prueba de DGC de múltiples comparaciones. Consideramos el valor convencional de probabilidad $p < 0,05$ para determinar la presencia de diferencias significativas.

RESULTADOS

Sobrevida:

A lo largo de todo el ensayo, desde el cultivo de los ejemplares en invernáculo hasta la obtención de la biomasa a campo, registramos una muy baja mortandad de individuos (Tabla 4.1). El total de muertes acumuladas fue de 33, lo cual representa un 8,25 % de individuos muertos del total producidos. Si sólo nos centramos en la etapa de campo, podemos ver que sólo se acumularon 8 muertes en el período de un año, y no observamos diferencias significativas en la cantidad de muertes registradas entre tratamientos ni especies (Tabla 4.1). Sin embargo, en las etapas previas al campo, es decir, desde el cultivo hasta el trasplante (este último inclusive), registramos el 79% de las muertes. Asimismo, observamos que la cantidad de muertes fue heterogénea entre especies y tratamientos. Teniendo en cuenta las tres etapas juntas, los individuos cultivados con baja disponibilidad hídrica, es decir, bajo el tratamiento LW, presentaron una mortandad más elevada que los cultivados con alta disponibilidad hídrica, es decir, HW ($p < 0,0001$). Por otra parte, los ejemplares de *B. retama* presentaron una sobrevida

mayor con respecto a los ejemplares de las especies del género *Prosopis* ($p = 0,03$) (Tabla 4.1). Las etapas más críticas fueron el cultivo de los ejemplares y el transporte y trasplante de los mismos. En ambos procesos observamos un efecto debido al tratamiento de cultivo ($p < 0,0001$ y $p = 0,002$, respectivamente), mientras que sólo en el proceso de transporte y trasplante observamos un efecto en el número de muertes debido a la especie cultivada ($p = 0,02$), diferenciándose *B. retama* de las especies de *Prosopis* por presentar una mayor sobrevida. Sin embargo, no observamos efectos asociados al tratamiento de cultivo ni a la especie en la etapa de rusticación.

Tabla 4.1: Número de individuos muertos en cada una de las etapas de crecimiento de los ejemplares, desde el cultivo de los plantines en el invernáculo hasta la finalización del ensayo a campo, indicado por especie: *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde), y tratamiento hídrico en la fase de cultivo: con alta disponibilidad hídrica (HW, figuras llenas) y con baja disponibilidad hídrica (LW, figuras vacías). El número entre paréntesis indica el número de individuos vivos inicial de cada etapa. El número de total acumulados corresponde a la suma de muertes en las etapas previas al trasplante, mientras que el período sombreado corresponde al ensayo a campo, una vez trasplantados los ejemplares hasta el cierre del ensayo. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre las especies para una misma etapa. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos, para una misma especie y etapa.

Individuos muertos por etapa							
Especie	Trat.	Cultivo	Rusticación	Transporte y trasplante	Total acumulados	A campo	
Br	○ LW	1 (50) a*	0 (49) a	0 (49) b	1 (50) b*	0 (49) a	
	● HW	0 (50) A	0 (50) A	0 (50) B	0 (50) B	1 (50) A	
Parg	□ LW	1 (50) a*	1 (49) a	4 (48) a*	6 (50) a*	2 (44) a	
	■ HW	0 (50) A	1 (50) A	1 (49) A	2 (50) A	1 (48) A	
Pf	◆ LW	6 (50) a*	1 (44) a	1 (43) a*	8 (50) a*	1 (42) a	
	♦ HW	0 (50) A	0 (50) A	0 (50) A	0 (50) A	1 (50) A	
Palp	△ LW	2 (50) a*	2 (48) a	5 (43) a*	9 (50) a*	0 (38) a	
	▲ HW	0 (50) A	0 (50) A	0 (50) A	0 (50) A	1 (50) A	

Estado hídrico:

El estado hídrico de las plantas varió entre los dos períodos de humedad contrastante en los cuales realizamos las mediciones, siendo mayor el CRA en el mes de marzo, correspondiente al período húmedo (Tabla 4.2). Por otra parte, no registramos efectos del tratamiento aplicado en la fase de cultivo sobre el CRA medido a campo en ninguna de las dos fechas. Sin embargo, registramos un efecto de la especie en el mes de marzo,

B. retama presentó un CRA menor al de los individuos de las especies de *Prosopis* (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Contenido Relativo de Agua (CRA) en hoja de los ejemplares trasplantados a campo, medido en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde), resultantes de diferentes tratamientos hídricos en la fase de cultivo: con alta disponibilidad hídrica (HW, figuras llenas) y con baja disponibilidad hídrica (LW, figuras vacías). Mediciones realizadas en dos fechas contrastantes: marzo (período húmedo) y noviembre (período seco). Los valores indican las medias \pm SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre las especies y tratamientos de una misma fecha. Los asteriscos indican diferencias estadísticamente significativas entre fechas, para una misma especie y tratamiento.

Especie	Trat.	CRA (%)	
		Marzo	Noviembre
Br	○ LW	77,3 \pm 1,4 A	61,1 \pm 3,6 a*
	● HW	78,2 \pm 0,8 A	66,7 \pm 3,2 a*
Parg	□ LW	86,5 \pm 0,9 B	62,7 \pm 3,1 a*
	■ HW	85,4 \pm 1,3 B	64,7 \pm 3,7 a*
Pf	◇ LW	84,6 \pm 1,0 B	65,9 \pm 2,9 a*
	◆ HW	86,1 \pm 0,8 B	59,8 \pm 3,7 a*
Palp	△ LW	83,4 \pm 1,7 B	60,6 \pm 1,9 a*
	▲ HW	84,4 \pm 1,4 B	62,2 \pm 2,1 a*

Crecimiento:

Al analizar el CR acumulado a través del tiempo, observamos que, pasado el año a campo, en todas las especies, los individuos cultivados bajo el tratamiento LW presentaron un crecimiento relativo (a su DAB inicial) mayor que los cultivados bajo HW (Figura 4.7). Sin embargo, esta diferencia de CR entre tratamientos de cultivo comenzó a evidenciarse a diferentes tiempos según la especie considerada. En el caso de *B. retama*, se hizo notorio desde el inicio del ensayo, mientras que en *P. flexuosa* y *P. alpataco* se evidenció a los 60 días y en *P. argentina*, recién a los 120 días de comenzado el ensayo piloto de revegetación a campo (ver flechas en Figura 4.7). La especie que presentó los mayores CR para ambos tratamientos de cultivo fue *P. argentina*, la cual cuadruplicó el DAB inicial de los individuos crecidos bajo HW y quintuplicó el de los crecidos bajo LW durante su crecimiento a campo. El resto de las especies denotaron un CR menor, duplicando y triplicando el DAB inicial de los ejemplares a campo, cultivados bajo HW y LW, respectivamente.

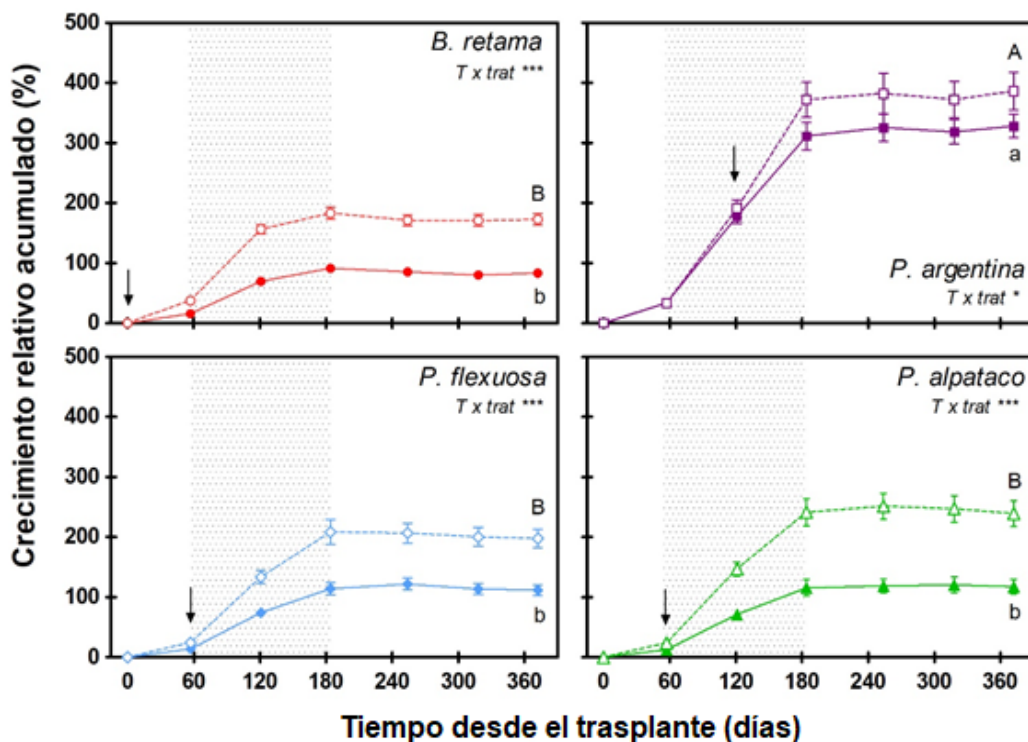


Figura 4.7: Crecimiento relativo (CR) acumulado a través del tiempo de los ejemplares trasplantados a campo, medido en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde). Figuras y líneas llenas indican tratamiento en la fase de cultivo HW (alta disponibilidad hídrica) y vacías y punteadas, LW (baja disponibilidad hídrica). El período sombreado (meses de diciembre a abril) indica la etapa de mayor crecimiento, fase 2. Los símbolos representan la media \pm SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre ejemplares expuestos a un mismo tratamiento hídrico en la fase de cultivo. Las flechas indica el momento a partir del cual se observan diferencias estadísticamente significativas en el CR de los individuos resultantes del cultivo con diferente tratamiento hídrico, dentro de una misma especie.

Al evaluar el DAB a través del tiempo, observamos una curva de crecimiento de tipo sigmoideo para todas las especies y tratamientos de cultivo, pudiendo diferenciar claramente tres fases con diferente pendiente, es decir, con diferente velocidad de crecimiento cada una (Figura 4.8).

El DAB inicial de los ejemplares resultantes del tratamiento de cultivo LW fue menor que los del HW para todas las especies. Si observamos cada especie por separado, podemos ver que en el caso de las especies de *Prosopis* las curvas descriptas por cada tratamiento son paralelas entre sí (Figura 4.8). Esto indica que, para estas especies, el tratamiento de cultivo no modificó la velocidad de crecimiento (en términos absolutos) a campo y la diferencia de tamaños provocada por los diferentes tratamientos de cultivo se mantuvo durante todo el ensayo. Sin embargo, no observamos el mismo patrón en el caso de *B. retama*, dado que los ejemplares cultivados con baja disponibilidad hídrica

alcanzaron, en febrero (es decir, a 120 días del trasplante a campo), el mismo tamaño que los ejemplares cultivados con alta disponibilidad de agua (Figura 4.8). En cuanto a los ejemplares cultivados con HW, los pertenecientes a las especies de *Prosopis* alcanzaron un mayor tamaño final que los de *B. retama*, a pesar de que esta última partió del mismo tamaño inicial que *P. flexuosa*, y mayor que *P. argentina* (Figura 4.8). Dentro de los *Prosopis*, los individuos de *P. alpataco* fueron los que partieron y alcanzaron el mayor tamaño final, seguidos de los de *P. flexuosa* y *P. argentina*, los cuales no mostraron diferencias significativas en cuanto a su DAB final a pesar de que la xerófita partió de un tamaño inicial menor con respecto a la freatófita.

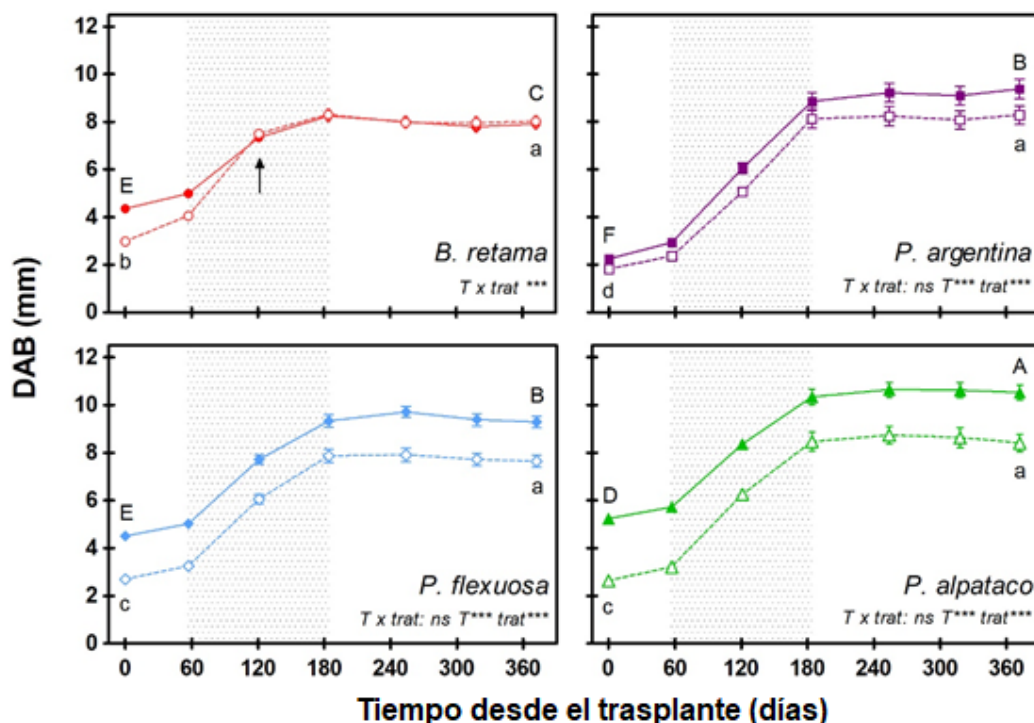


Figura 4.8: Diámetro a la Altura de la Base del tallo (DAB) a través del tiempo de los ejemplares trasplantados a campo, medido en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde). Figuras y líneas llenas indican tratamiento en la fase de cultivo HW (alta disponibilidad hídrica) y vacías y punteadas, LW (baja disponibilidad hídrica). El período sombreado (meses de diciembre a abril) denota la etapa de mayor crecimiento, fase 2 de la curva sigmoidea. Los símbolos indican la media ± SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre especies expuestas a un mismo tratamiento hídrico en la fase de cultivo. La flecha indica el momento a partir del cual no se observan diferencias estadísticamente significativas en el DAB de los individuos resultantes del cultivo con diferente tratamiento hídrico, dentro de una misma especie.

La Tabla 4.3 muestra las tasas de crecimiento para cada una de las especies y tratamientos. Comparando entre fases, podemos observar las mayores pendientes en la fase 2 con respecto a la fase 1 ($p < 0,0001$), lo cual indica que la mayor tasa de

crecimiento se dio entre los 60 y 180 días luego del trasplante, es decir, entre los meses de diciembre y abril. Si analizamos las velocidades de crecimiento dentro de cada especie, vemos que la única especie que presentó diferencias significativas entre tratamientos de cultivo fue *B. retama*, siendo mayores las velocidades de crecimiento de los individuos cultivados con LW que los cultivados con HW durante la fase 1 y 2 ($p < 0,0001$), es decir, durante los primeros 6 meses luego del trasplante a campo (Tabla 4.3). En cuanto a las especies de *Prosopis*, no presentaron diferencias estadísticamente significativas en sus velocidades de crecimiento absoluto con respecto a su tratamiento de cultivo en todo el período de crecimiento analizado en condiciones de campo.

Tabla 4.3: Tasa de crecimiento de los ejemplares trasplantados a campo, medida en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆Pf, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde), resultantes de diferentes tratamientos hídricos en la fase de cultivo: con alta disponibilidad hídrica (HW, figuras llenas) y con baja disponibilidad hídrica (LW, figuras vacías). Diferentes letras indican diferencias estadísticamente significativas entre especies dentro de una misma fase y tratamiento. El asterisco indica diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos de una misma fase y especie.

Especie	Trat.	Tasa de crecimiento (mm/día)		
		Fase 1	Fase 2	Fase 3
Br	● HW	0,011 ± 0,002 A	0,025 ± 0,002 C	-0,002 ± 0,002 A
	○ LW	0,019 ± 0,002 a*	0,034 ± 0,002 b*	-0,002 ± 0,002 a
Parg	■ HW	0,012 ± 0,002 A	0,046 ± 0,003 A	0,002 ± 0,003 A
	□ LW	0,009 ± 0,001 B	0,046 ± 0,003 a	0,002 ± 0,003 a
Pf	◆ HW	0,009 ± 0,002 A	0,033 ± 0,002 B	-0,001 ± 0,002 A
	◇ LW	0,009 ± 0,002 B	0,036 ± 0,002 b	-0,001 ± 0,002 a
Palp	▲ HW	0,010 ± 0,002 A	0,036 ± 0,003 B	-0,001 ± 0,002 A
	△ LW	0,010 ± 0,001 B	0,041 ± 0,003 a	0,000 ± 0,003 a

Si comparamos las velocidades de crecimiento absoluto entre especies, podemos ver que en la fase 1, dentro de cada pre-tratamiento de cultivo, las especies se comportaron de la misma manera, salvo los individuos de *B. retama* cultivados bajo el régimen hídrico de LW, los cuales presentaron una velocidad de crecimiento absoluto mayor a la del resto de las especies. En cuanto a la fase 2, en líneas generales los individuos de las especies de *Prosopis* presentaron mayores velocidades de crecimiento absoluto que los de *B. retama*, salvo el caso de *P. flexuosa* bajo el tratamiento de cultivo LW que presentó una velocidad de crecimiento similar a esta última. En particular, *P. argentina* fue la especie que presentó mayores velocidades de crecimiento absoluto y, en el caso de LW, sin diferencias con *P. alpataco*.

Biomasa aérea:

A los 401 días de trasplantados los ejemplares a campo, observamos que los individuos cultivados bajo LW presentaron una menor biomasa aérea con respecto a los cultivados bajo HW, salvo en el caso de *B. retama*, especie en la cual no observamos diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos (Figura 4.9 a). Estos resultados coinciden con los obtenidos a partir de las mediciones de DAB (Figura 4.8). La especie que más biomasa aérea acumuló fue *P. argentina* para ambos tratamientos de cultivo.

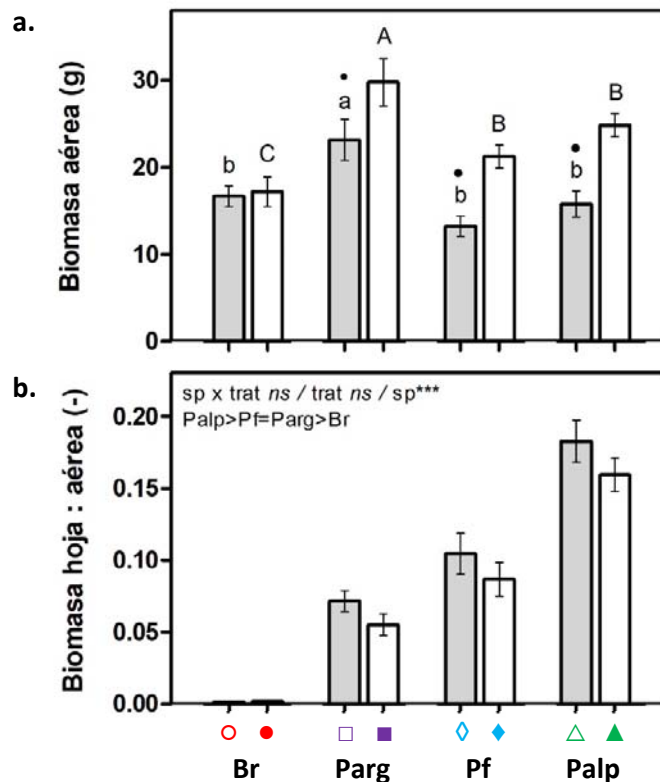


Figura 4.9: Biomasa aérea y proporción de biomasa asignada a hoja : biomasa aérea, de los ejemplares a los 401 días de trasplantados a campo, medida en *Bulnesia retama* (●Br, rojo), *Prosopis argentina* (■Parg, violeta), *Prosopis flexuosa* (◆PF, azul) y *Prosopis alpataco* (▲Palp, verde). Las barras blancas indican tratamiento en la fase de cultivo con alta disponibilidad hídrica (HW, figuras llenas) y las grises, con baja disponibilidad hídrica (LW, figuras vacías). Los barras representan la media ± SEM. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre especies de un mismo tratamiento. Asteriscos, diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos de una misma especie.

Las freatófitas no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre ellas con respecto de la biomasa aérea acumulada bajo ninguno de los dos tratamientos, mientras que *B. retama* acumuló la misma cantidad de biomasa que las freatófitas en el tratamiento LW, y menor en el tratamiento HW. Si analizamos la asignación de biomasa

aérea en hojas y tallos, podemos observar que no hay diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos de cultivo dentro de cada especie (Figura 4.9 b). Sin embargo, se observan diferencias entre especies. Los individuos de las especies de *Prosopis* generaron una mayor proporción de biomasa de hojas con respecto a los de *B. retama*, siendo *P. alpataco* la especie que asignó una mayor proporción de biomasa a la producción de hojas (entre el 15 y 20 % de su biomasa aérea) en ambos tratamientos. (Figura 4.9 b). No observamos diferencias estadísticamente significativas entre *P. argentina* y *P. flexuosa* en cuanto a este parámetro, mientras que los ejemplares de *B. retama* casi no presentaron hojas, asignando más del 99 % de su biomasa aérea a tallo al momento de la determinación de esta variable (Figura 4.9 b).

DISCUSIÓN

Los resultados de este ensayo muestran que el tratamiento de cultivo tuvo un efecto en el crecimiento relativo de las plantas a campo, siendo las plantas que se cultivaron bajo estrés hídrico las que presentaron mayor crecimiento relativo, apoyando nuestra hipótesis. Sin embargo, los tratamientos de cultivo no tuvieron efecto en la sobrevivencia de los plantines a campo, de manera que rechazamos nuestra hipótesis planteada en relación a la sobrevivencia de las plantas.

Durante el primer año de desarrollo del ensayo piloto de revegetación a campo, obtuvimos una sobrevivencia de los ejemplares muy alta en todas las especies y sin distinción de condiciones de cultivo previo. Nuestros resultados del Capítulo 3 muestran que estas especies, al ser cultivadas con alta disponibilidad de agua y enfrentarse a una muy baja oferta hídrica, se defoliaron rápidamente alcanzando los niveles de AF de las plantas aclimatadas a estrés hídrico (Figura 3.6). Este comportamiento les permite ajustar rápidamente la superficie transpiratoria a la disponibilidad de agua en el suelo, evitando así una cavitación masiva, lo cual puede haber sido una de las causas principales de la baja mortalidad a campo de las plantas cultivadas con HW. Teniendo en cuenta que se aplicaron riegos de establecimiento luego del trasplante, es posible que las plantas cultivadas con HW, más grandes y con mayor desarrollo de AF que las cultivadas con LW, hayan podido hacer mejor uso de los riegos para formar nuevas raíces, resultando en un mayor volumen radical para explotar el agua del suelo, lo cual, puede haber favorecido la absorción de los recursos del suelo aún con las escasas lluvias

propias de este ambiente. Apoyan esta idea los estudios que nuestro grupo de trabajo realizó en relación a las raíces finas de *P. flexuosa*. Esta especie presenta un rápido crecimiento de raíces finas en respuesta a los pulsos de lluvias, y las raíces permanecen vivas durante todo el verano (incluso hasta el verano siguiente), aún durante los extensos períodos de sequía que pueden durar varias semanas (Guevara *et al.* 2018). Asimismo, en ensayos controlados para estudiar el hidrotropismo de raíces de plántulas de *P. flexuosa* y *B. retama*, nuestro grupo de trabajo encontró que ambas especies responden con crecimiento radical a los parches de agua en el suelo (Guevara & Giordano 2015). A esto se suma el hecho de que tanto las plantas cultivadas con LW como las de HW presentaron una baja sensibilidad estomática al DPV y potenciales hídricos foliares al mediodía muy bajos, indicando su alta capacidad de tolerancia al estrés hídrico, lo cual contribuye a explicar la baja mortandad a campo. Esto pone en evidencia que la aclimatación morfo-fisiológica, dada por el cultivo con alta disponibilidad hídrica en vivero, no fue suficiente para poner en peligro la supervivencia de las plantas en este ambiente extremo, al cual están adaptadas mediante las múltiples características, mecanismos y comportamientos que describimos a lo largo de esta Tesis.

Si consideramos todo el período de producción hasta llegar al campo, la mayor parte de las muertes correspondieron a individuos cultivados con estrés hídrico y ocurrieron en las etapas previas al período de revegetación, principalmente durante el cultivo (resultados equivalentes a los observados en el Capítulo 2, Figura 2.5) y en la etapa de transporte y trasplante de los ejemplares a campo. El mayor deceso de individuos cultivados con baja disponibilidad hídrica en el período de cultivo podría deberse a una menor resistencia al estrés biótico de estos ejemplares, dado que observamos el mayor número de muertes luego del ataque de plagas frecuentes en invernáculo: oidio, araña roja y cochinilla (observación personal). Si bien el estrés hídrico puede promover o disminuir la resistencia al estrés biótico, por lo general, genera una mayor vulnerabilidad al ataque de patógenos y ácaros herbívoros, mientras que la respuesta es más variable en el caso de insectos (Anderegg *et al.* 2015; Audenaert *et al.* 2002; Desprez-Lousteau *et al.* 2006; Mohr & Cahill 2007; Ximénez-Embún *et al.* 2017). Por otra parte, la mayor mortalidad de individuos cultivados con baja irrigación en la etapa de transporte y trasplante podría haber sido ocasionada por el menor tamaño de los ejemplares en relación a los cultivados bajo HW. Al exhibir un menor diámetro de tallo, los ejemplares cultivados con baja disponibilidad hídrica presentaron una mayor

fragilidad, pudiendo ser más propensos a sufrir daño físico durante su manipulación. Los ejemplares de *B. retama* fueron los de mayor tamaño y sobrevida con respecto a los de las especies de *Prosopis*, lo cual respalda esta suposición. A su vez, el único ejemplar proveniente del cultivo con HW que murió en esta etapa pertenecía a *P. argentina*, especie que presentó los ejemplares más pequeños crecidos bajo este régimen de cultivo, en comparación con el resto de las especies estudiadas.

En todos los casos, las especies que fueron cultivadas con LW presentaron mayor crecimiento relativo (CR) que las cultivadas con HW. Esto indica que el incremento por unidad de DAB (que es un *proxy* de la biomasa) fue mayor en las plantas aclimatadas a la sequía que en las no aclimatadas. Las plantas aclimatadas al estrés hídrico fueron más eficientes en utilizar los recursos del ambiente para crecer, al menos en órganos aéreos, que las no aclimatadas. Visto desde otro ángulo, cultivar las plantas con libre oferta de agua, disminuyó su crecimiento relativo a campo, las hizo menos eficientes en relación a su tamaño inicial, que al ser mayor debió significar una mayor captura de recursos. Sin embargo, esa disminución en el CR dado por el tratamiento del cultivo no fue igual en todas las especies; el efecto fue mayor en *P. alpataco*, y mínimo en *P. argentina*; con un efecto intermedio en *B. retama* y *P. flexuosa*. Nuevamente, tal como ocurrió con la mayoría de los caracteres estudiados, las especies no presentaron similitudes por grupo funcional. Las diferencias en CR se manifestaron principalmente luego de dos meses posteriores al trasplante para la mayoría de las especies, y luego de seis meses para *P. argentina*, indicando efectos del tratamiento de cultivo a largo plazo. La mayor plasticidad de los caracteres estructurales estudiados en el Capítulo 2, se manifestó en caracteres de hoja y de asignación de biomasa. Esto indica, por un lado, que en el momento del trasplante las plantas cultivadas bajo los distintos tratamientos difirieron en caracteres foliares y alométricos principalmente, y también indica que estos caracteres serán los que más cambiarán en el campo, justamente porque las especies estudiadas resultaron muy plásticas en los mismos. Coincidentemente con esto, es posible que, en el término de dos meses, las plantas provenientes de HW se hayan defoliado en el campo, tal como registramos en el experimento de transpiración cruzada (Capítulo 3, Figura 3.6), lo que les permitió ajustar su AF, y la relación R:V a valores más adecuados para la escasa oferta hídrica del campo. Las hojas que permanecieron en las plantas cultivadas bajo HW posiblemente hayan tenido un peor control estomático de la conductancia estomática operativa (gs op) en base a nuestros resultados de

anatomía estomática, discutidos en el Capítulo 2 (menor densidad estomática y estomas más grandes). Asimismo, las hojas de las plantas cultivadas en HW (remanentes luego de la posible defoliación a campo) presentarían una menor capacidad de osmorregulación y paredes menos elásticas, que son cambios en las relaciones hídricas del tejido foliar, desventajosos a la hora de enfrentar el estrés hídrico, con más posibilidades de sufrir fallas hidráulicas en sequía prolongada (Capítulo 3, Figura 3.16). A esto se suma el hecho que las plantas cultivadas en HW tienen mayor respiración total que las plantas más pequeñas cultivadas en LW, lo cual hace que parte del C fijado se desvíe hacia la respiración, disminuyendo así la asimilación neta de C, y el crecimiento relativo.

La mayor capacidad de crecimiento relativa de las plantas cultivadas con LW, no fue suficiente en términos absolutos para superar los tamaños de las plantas aclimatadas a HW en las especies de *Prosopis*, debido a las diferencias en los tamaños iniciales de los plantines. La excepción fue *B. retama*, ya que el mayor CR sí se tradujo en un mayor crecimiento absoluto y biomasa final en las plantas cultivadas con sequía. De modo que el tamaño inicial fue un factor importante para determinar el crecimiento de las plantas a campo en términos absolutos. En este punto es importante tener en cuenta que los distintos tratamientos de cultivo generaron plantas de la misma edad, pero de distinto tamaño. Si hubiéramos decidido mantener fijo el tamaño, utilizando plantas cultivadas bajo niveles contrastantes de agua, el resultado a campo probablemente hubiera sido el de un mayor crecimiento absoluto de las plantas aclimatadas a la sequía (ya que partiríamos de plantines de igual tamaño inicial).

Nuestros resultados sugieren que, en este caso de similar tamaño inicial, las cultivadas en LW hubieran superado a las HW en su crecimiento a campo por su mayor CR. Esta hipótesis debe ser puesta a prueba con experimentos específicos. El tamaño inicial de la planta es relevante en los planes de revegetación, y la bibliografía muestra resultados contrastantes al respecto. En general, se propone (Grossnickle 2012) que el tamaño de planta es un buen indicador de su desempeño en planes de revegetación, en el sentido de mayor tamaño - mejor desempeño, en ambientes con relativamente bajas limitantes ambientales, y menor tamaño - mejor desempeño en ambientes con estrés. Este modelo teórico se sustenta en el supuesto de que plantas más grandes, con mayor desarrollo de una superficie transpiratoria y/o de órganos con altos costos de mantenimiento, serían desventajoso en ambientes con escasez de recursos. Si bien varios estudios validan estas ideas (por ejemplo, Trubat, 2011), otros sugieren que aún en ambientes mediterráneos el

mayor tamaño de planta - para una misma especie y fisiología - puede ser un rasgo ventajoso para favorecer el establecimiento, crecimiento y supervivencia (Villar Salvador 2012 y citas en él; Tsakaldimi 2013). Estos autores proponen que la cantidad y posibilidad de re-movilizar reservas carbonadas es esencial para comprender el mayor desempeño de las plantas grandes en condiciones de sequía, siempre que existan periodos de alta disponibilidad hídrica lo suficientemente prolongados que permitan el crecimiento y la acumulación de reservas para los períodos más adversos. En este mismo sentido, Oliet *et al.* (2018) encontraron que plantines más grandes de *Pinus canariensis* tenían mejor desempeño en condiciones de campo que plantines más chicos, por más que evidenciaran mayores signos de estrés hídrico. Las plantas más grandes pudieron generar más raíces, pudiendo probablemente explorar un mayor volumen de suelo y captar recursos hídricos y nutricionales limitantes. Sin embargo, se destaca que el momento de la lluvia o del riego post-trasplante es crucial para determinar el efecto del tamaño inicial, como ventajoso, o como desventajoso. Así, se espera que una disponibilidad hídrica relativamente alta inmediatamente después del trasplante sea esencial para que las plantas más grandes puedan atravesar el *shock* post-trasplante sin pérdidas irreversibles de funcionalidad, y una vez ocurrido esto, aventajen a las más chicas gracias a sus mayores reservas y/o mayor capacidad de captar recursos. En nuestro estudio, se proporcionaron 2 riegos cercanos al trasplante que, si bien fueron de baja magnitud, fueron posiblemente adecuados para los requerimientos de estas especies altamente adaptadas a la deficiencia hídrica, impidiendo así que las potenciales desventajas de aclimatación de las plantas más grandes se vieran contrarrestadas. También la época de plantación, en el período húmedo en la región de estudio, pudo contribuir en el mismo sentido.

A modo de síntesis y recomendaciones, podemos concluir que las condiciones de cultivo previo no afectaron la supervivencia de las especies a campo, aunque sí afectaron esta variable en las etapas previas a la instalación a campo. El mayor riego redundó en plantas con mayor supervivencia en etapas de cultivo y traslado, así como - para un tiempo fijo de comparación- la producción de plantines más grandes. Si bien los plantines más chicos cultivados con restricción hídrica tuvieron un crecimiento relativo (a su tamaño inicial) mayor en condiciones de campo, solo en *B. retama* este mayor CR permitió compensar las diferencias en tamaño inicial de las plantas. En las especies de *Prosopis*, las diferencias en tamaño inicial no pudieron ser compensadas y al año de

trasplante las plantas HW eran más grandes y con mayor biomasa que las LW. Es importante destacar que este trabajo sugiere que el tamaño inicial de planta es un rasgo importante a seleccionar positivamente en estas especies a la hora de planificar la revegetación de un área, pero que, a su vez, se puede optimizar su crecimiento a campo si ese tamaño es logrado en condiciones de restricción hídrica previa (plantas aclimatadas). Este proceso se ve especialmente recomendado para *B. retama*. A su vez, el desempeño de plantas cultivadas previamente con alta disponibilidad hídrica fue muy bueno en las condiciones suministradas en nuestro ensayo, que consideraron el control de la herbivoría, la plantación en la época de lluvias, y el aporte de riegos iniciales. Concluimos que los cambios morfo-fisiológicos de estas plantas en caracteres de resistencia a la sequía podrían tener impactos negativos en la fase de instalación si no se toman recaudos que minimicen las condiciones adversas de los ambientes degradados.

CONCLUSIONES

A partir de los resultados obtenidos mediante el presente trabajo de investigación, podemos concluir que:

- Los sitios degradados representaron una situación ambiental potencialmente más estresante para la vida vegetal que la del ambiente más conservado. Esto se evidencia por una mayor radiación solar, tanto de PAR como de UVB, mayor demanda evaporativa máxima (que en invierno puede no significar una desventaja, pero sí en momentos de altas temperaturas de primavera y verano), mayor temperatura de suelo, una textura más gruesa del suelo (lo cual implica una menor capacidad de retención hídrica en época de lluvias) y menor cantidad de nutrientes y materia orgánica, con respecto a los sitios control. Por lo tanto, en un plan de revegetación los plantines tendrían que hacer frente a condiciones aún más estresantes para el establecimiento y posterior crecimiento, que aquellas bajo las cuales las especies han evolucionado y se encuentran adaptadas. De todos modos, esto no significa necesariamente que las especies estudiadas no tienen capacidad de desarrollarse bajo estas condiciones extremas, y es posible que los valores observados de las variables ambientales impacten de distinta manera en cada una de ellas. Sin embargo, es altamente probable que en todos los casos, las condiciones del ambiente degradado impacten negativamente en el desempeño de las plantas, aumentando las condiciones de estrés dentro de un ambiente de por sí altamente estresante.
- Los caracteres medidos, ya sea de desempeño o funcionales, fueron sensibles al suministro de agua empleado durante el cultivo en vivero, observándose diferencias significativas en cuanto al tamaño de los plantines, la sobrevivencia, la asignación de biomasa, el crecimiento y la morfología de hoja, la anatomía estomática y la concentración de compuestos fotoprotectores / antioxidantes entre los ejemplares provenientes de distintos tratamientos hídricos. La alta disponibilidad de agua en el cultivo de los plantines de especies de desierto aumentó el desempeño de los mismos en vivero (es decir, mayor crecimiento, menor mortalidad), pero a la vez alteró su fenotipo con respecto a aquel expresado bajo condiciones de deficiencia

hídrica, es decir, produjo algunos cambios anatomo-morfológicos y fisiológicos que se asocian a una potencial menor resistencia a la sequía, cambios observados en particular en las especies de *Prosopis* estudiadas. A partir de estos resultados, es posible hipotetizar que los plantines cultivados con alta disponibilidad hídrica, al estar menos aclimatados a las condiciones de sequía extrema de las tierras secas, podrían presentar menor sobrevida y crecimiento relativo a campo al ser utilizados en planes de revegetación de zonas áridas.

- No observamos un patrón general de comportamiento entre las diferentes especies en respuesta al régimen hídrico. Tampoco observamos un patrón de respuesta asociado al grupo funcional (freatófitas vs xerófitas) ni al grupo taxonómico (*Prosopis* vs. *Bulnesia*). Cada especie mostró un conjunto de respuestas único caracterizado por distintos niveles de plasticidad fenotípica, en distintos órganos y tejidos.
- En contra de la hipótesis formulada considerando los cambios morfo-fisiológicos de las plantas, el tratamiento de cultivo no afectó la sobrevida de los ejemplares a campo. Más aún, la baja disponibilidad hídrica en el vivero afectó negativamente la sobrevida en etapas previas al trasplante (cultivo y transporte), lo cual significó una menor cantidad de ejemplares disponibles para utilizar en la revegetación de zonas áridas en este tratamiento.
- Debido a que el tiempo de cultivo fue similar para todas las plantas, los plantines obtenidos mediante el cultivo con alta disponibilidad hídrica fueron entre un 20 y 50 % más grandes que los cultivados con baja disponibilidad hídrica. Es decir, para un tiempo fijo de cultivo, el uso de baja irrigación produce plantines de menor tamaño para ser utilizados en planes de revegetación en comparación a los obtenidos con libre oferta de agua. Sin embargo, estos plantines de menor tamaño poseen un fenotipo general más aclimatado a condiciones de estrés.
- Los plantines cultivados con baja irrigación mostraron un mayor crecimiento relativo a campo, lo cual indica que, dentro de cada especie, fueron más eficientes

en el uso de los recursos disponibles que los cultivados con alta disponibilidad hídrica. Este mayor crecimiento relativo presentado por los plantines cultivados con baja disponibilidad hídrica se vio reflejado en ejemplares de igual tamaño al final de nuestras mediciones en el caso de *B. retama*. Sin embargo, en las especies de *Prosopis*, el mismo no alcanzó para compensar la diferencia de tamaños inicial.

Teniendo en cuenta nuestras conclusiones, podemos resumir que el cultivar los plantines de especies nativas del desierto del Monte Central en vivero con baja disponibilidad hídrica genera ejemplares más eficientes en el uso de los recursos disponibles a campo y potencialmente más resistentes a la sequía (salvo en el caso de *B. retama*, cuya respuesta excepcional atribuimos a un artificio experimental y discutimos en los Capítulos 2 y 4 del presente manuscrito), pero de menor tamaño en comparación a los cultivados con alta irrigación. Esta diferencia de tamaño inicial se sigue observando a campo, luego de un año del trasplante, en los ejemplares de las especies de *Prosopis* pero no en los de *B. retama*. Por otra parte, si bien la sobrevida de los plantines a campo es la misma para ambos tratamientos de cultivo, el cultivar los plantines con alta disponibilidad de agua permitió obtener un mayor número de ejemplares para utilizar en planes de revegetación en comparación al cultivo con deficiencia hídrica, lo cual lo convertiría en un método de cultivo más eficiente. Por todo lo expuesto anteriormente, aconsejaríamos la producción de plantines de plantas leñosas nativas del desierto con alta disponibilidad hídrica para ser utilizados en planes de revegetación de zonas áridas, dado que esta técnica de cultivo permite obtener mayor número de ejemplares en menor tiempo y de mayor tamaño, es decir, reduce los costos económicos de la producción, con el mismo éxito de sobrevida a campo y alcanzando, en la mayoría de los casos, un mayor tamaño final que los producidos con deficiencia hídrica. Sin embargo, debemos tener en cuenta que nos basamos en resultados de campo obtenidos a partir de un único experimento piloto, realizado en un sitio degradado en particular, en el cual excluimos, además, a la mayoría de los herbívoros (mamíferos y hormigas). Realizar este tipo de exclusiones no es factible en un plan de revegetación a gran escala, dado que resultaría muy costoso. Por otra parte, realizamos dos riegos de establecimiento. En los ambientes áridos, el obtener agua suele ser un proceso muy difícil y costoso, muchas veces una gran limitante en los planes de revegetación, lo

cual a su vez encarece los costos de la revegetación de ambientes degradados. Asimismo, nos surge un gran número de interrogantes que consideramos que serían de interés para explorar a futuro, como ser, ¿qué hubiese pasado si en la revegetación partíamos de ejemplares de igual tamaño inicial obtenidos con ambos tratamientos de cultivo (lo que implicaría tiempos de cultivo diferenciales) ?, ¿qué hubiese pasado si no realizábamos los riegos de establecimiento: hubiesen tenido las plantas cultivadas con alta disponibilidad hídrica la misma sobrevivida sin ese riego inicial?, ¿cuál será el comportamiento de los ejemplares a campo a largo plazo, hasta cuándo se manifiesta el crecimiento relativo diferencial producto de los tratamientos?, ¿cuáles hubieran sido las modificaciones morfo-fisiológicas de las plantas con otro modo de imposición del estrés hídrico en el vivero (otras cantidades y/o frecuencias de riego)?, ¿cuál es el tamaño de planta umbral para llevar al campo en estas condiciones de desierto?, ¿cuál es el desempeño diferencial en condiciones degradadas vs conservadas de campo para cada una de las especies y tratamientos estudiados?, entre otros.

Consideramos que el presente trabajo es de gran importancia, dado que establece las bases para continuar con el estudio ecofisiológico de especies nativas del desierto del Monte Central, cuya fisiología y autoecología está muy poco explorada. Destacamos lo desafiante que es trabajar en las condiciones estresantes del desierto y con las especies vegetales adaptadas a ellos, por sus características morfo-fisiológicas que escapan a veces a las capacidades de los instrumentos y herramientas metodológicas que se utilizan en plantas de otros tipos de ambientes. A la vez, el constatar la posibilidad de ciertas especies de crecer en tales condiciones, en los márgenes de lo reportado como compatible con la vida vegetal, no hace más que reforzar la admiración por la Naturaleza y convocar a su mayor conocimiento y protección.

AGRADECIMIENTOS

Llegar a esta instancia fue posible gracias al apoyo de muchas personas que aportaron su tiempo y dedicación para acompañarme a través de las diferentes etapas de mi trabajo doctoral. Es por eso que hoy, deseo expresar mi sincero agradecimiento:

A mis directoras: la *Dra. Carla Giordano*, por darme la oportunidad de realizar mi doctorado y de integrar su grupo de investigación; proponiéndome desafíos que favorecieron mi crecimiento profesional. La *Dra. María Elena Fernández*, por su claridad en transmitir conocimientos y por su predisposición, asesoramiento y consejos.

A los miembros del Comité de Seguimiento de Tesis, la *Dra. Irene Baroli* y el *Dr. Guillermo Goldstein*, por su interés en mis avances logrados en el transcurso del doctorado y sus valiosos aportes a fin de mejorar el diseño de mi tesis doctoral. Asimismo, agradecerles, junto a la *Dra. Sandra Bucci*, por aceptar ser miembros del Jurado evaluador y, por su excelente predisposición en la lectura y corrección del presente manuscrito.

A mi consejero de estudios, *Dr. Pedro Flombaum*, quien me informó y recomendó sobre los cursos de posgrado y eventos científicos de interés durante todo mi doctorado.

A mis compañeras de grupo, *Aranzazú Guevara*, *Carina González* y *Elisa Rovida*, por su mera presencia y colaboración en tareas de campo e invernáculo, ensayos de laboratorio, procesamiento de datos y discusión de resultados.

A la *Dra. Julieta Aranibar*, por su asesoramiento en el muestreo de suelo y posterior análisis. A la *Lic. Yasmín Bobadilla*, por sus recomendaciones en diseños de muestreo de vegetación y signos a campo.

Al Personal de Apoyo, *Enrique Mas*, *Marcelo Quiroga* y *Esteban Azar*, por el asesoramiento en determinaciones químicas y el procesado de muestras de suelo.

Al *Dr. Diego Vázquez*, *Dr. Ignacio Mundo* e *Ing. Mariano Cony*, por facilitarme equipamiento, instrumental e insumos necesarios para tareas de laboratorio, invernáculo y campo.

A la *Dirección de Recursos Naturales Renovables de la Provincia de Mendoza*, por otorgarnos los permisos necesarios para trabajar dentro del Área Protegida “Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca”. A *personal de Guardaparques*, en especial al *Sr. Leonardo Muñoz*, por su hospitalidad e información sobre el manejo de la Reserva y su

auxilio al acudir rápidamente a nuestro llamado - en más de una ocasión - rescatándonos del medio del desierto.

A la *Comunidad de habitantes de la Reserva*, por su interés en el Plan de Revegetación. A la *Sra. Silvia Jofré* y familia, por facilitarnos la utilización del Galpón de “La Majada”, por el cuidado y transporte de los plantines. A *las familias de los puestos* “La Primavera”, “Las Delicias”, “Santa Lucía”, “El Diamante” y “La Esperanza” por permitirnos muestrear en sus tierras. En particular a *Don Carme* y *Diego Mayorga* por el armado de la clausura y posterior cuidado de los ejemplares. Agradecerles también, por su enorme gentileza y el reconocimiento en las enriquecedoras rondas de mate junto a *Isabel, Zeferino* y *Nelly*.

Al *Dr. Sebastián Paez*, por su ayuda en el diseño de la clausura a campo y, al *Sr. Gonzalo Losada* - director de la empresa AgriNet - por la donación de la malla anti-granizo utilizada en la construcción de la misma.

A los *Dres. Luis Calcaterra, Andrés Sánchez Restrepo* y *Nadia Jiménez*, por su aporte sobre el comportamiento de hormigas cortadoras y su asistencia en el diseño de barreras físicas adaptadas a las especies estudiadas en la presente tesis. Además, mi reconocimiento a *Maximiliano Neira* y *personal del IADIZA* por colaborar con las botellas para el armado de estos dispositivos.

A la *Dra. Pamela Krug* por sus invaluable aportes estadísticos.

A la *Dra. Ivana Canosa*, por ser mi nexo constante Buenos Aires – Mendoza para la realización de cualquier trámite de doctorado, y por ayudarme en la ardua tarea de compaginar y organizar la bibliografía de este manuscrito.

A *la personal de apoyo y compañeros/as becarios/as*, que me acompañaron a campo y me ayudaron en tareas de invernáculo y laboratorio, *Belén Maldonado, Federico Peralta, Guadalupe Peralta, Gualberto Zalazar, Hugo Debari, Liliana Ramos, Mariana Cannizzo* y, especialmente, a *Alejandra Medero, Diego Zeverini* y *Eugenia Vázquez*, quienes en muchas oportunidades trabajaron a contrarreloj para que alcance a concretar mis ensayos en los tiempos requeridos.

A todos *los pasantes y familiares de compañeras*, que con todo su esfuerzo permanecieron largas y duras jornadas a campo o dentro del invernáculo, así como por su aporte en el procesamiento y análisis de muestras, *Anyelén Cornejo, Carolina*

Romero, Clara Stinga, Emiliano López, Gabriel Guerra, Gabriel Zalazar, Gabriela Gazalez, Juan Fretes, Lenir Rovida, María Sofía Campagna, Nicolás Giuffre, Rosario Sanchez Domina, Sergio Alesci y Sofía Fernández Medero.

A la *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires*, mi querida universidad pública, por brindarme la oportunidad de realizar un doctorado de excelente calidad y de forma gratuita. Asimismo, al *Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas*, por otorgarme una Beca doctoral destinada a mi formación profesional.

A la *Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación*, a la *Universidad Nacional de Cuyo* y a la *National Geographic Society* por aportar las fuentes de subsidio que me permitieron llevar a cabo los diferentes ensayos de mi tesis doctoral.

Y finalmente, pero para nada menos importante, es mi agradecimiento a *mis amistades y familiares*, quienes fueron, principalmente, el apoyo emocional que me permitió continuar cuando las fuerzas menguaban. Quiero agradecer especialmente a *Ivi* y a *Tere*, por su empatía, su oído, por el consejo, por la palabra justa en el momento oportuno y ese cariño que supera cualquier distancia.

BIBLIOGRAFÍA

- Abraham EM (2000) Recursos y problemas ambientales de la Provincia de Mendoza. En: Argentina. Recursos y problemas ambientales de la zona árida. Provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja, Eds: Abraham EM & Rodríguez Martínez F. Junta de Gobierno de Andalucía - Universidades y Centros de Investigación de la Región Andina Argentina Mendoza 15-23.
- Abraham EM, del Valle HF, Roig FA, Torres L, Ares JO, Coronato F & Godagnone R (2009) Overview of the geography of the Monte Desert Biome (Argentina). *J. Arid Environ.* 73: 144-153.
- Abril A, Villagra P & Noe L (2009) Spatiotemporal heterogeneity of soil fertility in the Central Monte desert (Argentina). *J. Arid Environ.* 73: 901–906.
- Addington RN, Mitchell RJ, Oren R & Donovan LA (2004) Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris*. *Tree Physiology* 24: 561–569.
- Álvarez JA & Villagra PE (2009) *Prosopis flexuosa* DC. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana* 35 (1): 49-63.
- Álvarez S, Gómez-Bellot MJ, Acosta-Motos JR & Sánchez-Blanco MJ (2019) Application of deficit irrigation in *Phillyrea angustifolia* for landscaping purposes. *Agricultural Water Management* 218: 193-202.
- Alpert P & Simms EL (2002) The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? *Evol. Ecol.* 16: 285-297.
- American Society for Testing and Materials (1993) Standard practice for description and identification of soils (visual-manual procedure). In: Annual Book of Standards: 4.08 Soils and Rock D.2488, Conshohocken, Pa.
- Anderegg WR, Hicke JA, Fisher RA, Allen CD, Aukema J, Bentz B, Hood S, Lichstein JW, Macalady AK & McDowell N (2015) Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist* 208: 674–683.
- Anderegg WRL, Wolf A, Arango-Velez A, Choat B, Chmura DJ, Jansen S, Kolb T, Li S, Meinzer FC, Pita P, Resco de Dios V, Sperry JS, Wolfe BT & Pacala S (2017) Plant water potential improves prediction of empirical stomatal models. *PLoS ONE* 12(10): e0185481.
- Anderegg WRL, Wolf A, Arango-Velez A, Choat B, Chmura DJ, Jansen S, Kolb T, Li S, Meinzer FC, Pita P, Resco de Dios V, Sperry JS, Wolfe BT & Pacala S (2018) Woody plants optimise stomatal behaviour relative to hydraulic risk. *Ecology Letters* 21: 968–977.
- Angert AL, Horst JL, Huxman TE & Venable DL (2010) Phenotypic plasticity and precipitation response in Sonoran Desert winter annuals. *American Journal of Botany* 97: 405-411.
- Aranibar JN, Villagra PE, Gomez ML, Jobbágy EG, Quiroga M, Wuilloud RG, Monasterio RP & Guevara A (2011) Nitrate dynamics in the soil and unconfined aquifer in arid groundwater coupled ecosystems of the Monte desert, Argentina. *J. Geophys. Res.* 116: G04015.
- Audenaert K, Meyer GBD & Höfte MM (2002) Abscisic acid determines basal susceptibility of tomato to *Botrytis cinerea* and suppresses salicylic acid-dependent signaling mechanisms. *Plant Physiol.* 128: 491–501.

- Austin AT & Sala OE (2002) Carbon and nitrogen dynamics across a natural precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 13(3): 351-360.
- Austin AT, Yahdjian L, Stark JM, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta DA, Schaeffer SM (2004) Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia* 141: 221–235.
- Bainbridge DA (2012) A guide for desert and dryland restoration: new hope for arid lands. Island press.
- Bandurska H, Niedziela J & Chadzinikolau T (2013) Separate and combined responses to water deficit and UV-B radiation. *Plant Science* 213: 98-105.
- Bañón S, Ochoa J, Franco JA, Alarcón JJ & Sánchez-Blanco MJ (2006) Hardening of oleander seedlings by deficit irrigation and low air humidity. *Environmental and Experimental Botany* 56: 36-43.
- Bartlett MK, Scoffoni C & Sack L (2012) The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology letters* 15(5): 393-405.
- Bastin JF, Berrahmouni N, Grainger A, Maniatis D, Mollicone D, Moore R, Patriarca C, Picard N, Sparrow B, Abraham ME, Aloui K, Atesoglu A, Attore F, Bassüllü Ç, Bey A, Garzuglia M, García-Montero LG, Groot N, Guerin G, Laestadius L, Lowe A, Mamane B, Marchi G, Patterson P, Rezende M, Ricci S, Salcedo I, Sanchez-Diaz Paus A, Stolle F, Surappaeva V & Castro R (2017) The extent of forest in dryland biomes. *Science* 356(6338): 635-638.
- Basu S, Ramegowda V, Kumar A & Pereira A (2016) Plant adaptation to drought stress. *F1000 Research*, 5(F1000 Faculty Rev): 1554.
- Berli FJ, Alonso R, Bressan-Smith R & Bottini R (2013) UV-B impairs growth and gas exchange in grapevines grown in high altitude. *Physiologia Plantarum* 149: 127-140.
- Bertolino LT, Caine RS & Gray JE (2019) Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Frontiers in Plant Science* 10: 225.
- Bisigato AJ, Villagra PE, Ares JO & Rossi BE (2009) Vegetation heterogeneity in Monte Desert ecosystems: A multi-scale approach linking patterns and processes. *Journal of Arid Environments* 73(2): 182-191.
- Bizet F, Bogeat-Triboulot M-B, Montpied P, Christophe A, Ningre N, Cohen D & Hummel I (2015) Phenotypic plasticity toward water regime: response of leaf growth and underlying candidate genes in *Populus*. *Physiologia Plantarum* 154: 39-53.
- Bongers FJ, Olmo M, Lopez-Iglesias B, Anten NPR & Villar R (2017) Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different microclimatic sites. *Plant Biology* 19: 386-395.
- Bowers JE (1982). The plant ecology of inland dunes in western North America. *Journal of Arid Environments* 5: 199-220.

- Brauch HG & Spring UO (2009) *Securitizing the ground, grounding security*. Bonn, Germany: Secretariat of the United Nations Convention to Combat Desertification.
- Brodribb TJ, Holbrook NM, Edwards EJ & Gutiérrez MV (2003) Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. *Plant, Cell and Environment* 26: 443–450.
- Brodribb TJ, Bowman DJMS, Nichols S, Delzon S & Burrell R (2010) Xylem function and growth rate interact to determine recovery rates after exposure to extreme water deficit. *New Phytologist* 188: 533–542.
- Burdett AN (1990) Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Canadian Journal of Forest Research* 20(4): 415–427.
- Carrera AL, Mazzarino MJ, Bertiller MB, Del Valle HF & Martínez Carretero E (2009) Plant impacts on nitrogen and carbon cycling in the Monte Phytogeographical Province, Argentina. *J. Arid Environ.* 73: 192–201.
- Carvajal DE, Loayza AP, Rios RS, Gianoli E & Squeo FA (2017) Population variation in drought-resistance strategies in a desert shrub along an aridity gradient: Interplay between phenotypic plasticity and ecotypic differentiation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 29: 12–19.
- Catalán L, Carranza C, González L, Karlin U & Ledesma M (1994) Afforestation trials with *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz and *Prosopis flexuosa* DC in the dry Chaco, Argentina. *Forest Ecology and Management* 70(1-3): 113–119.
- Cesca EM, Villagra PE, Passera C & Alvarez JA (2012) Effect of *Prosopis flexuosa* on understory species and its importance to pastoral management in woodlands of the Central Monte Desert. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 44(2): 207–219.
- Chapelle EW, Kim MS & McMurtrey J (1992) Ratio analysis of reflectance spectra (RARS): an algorithm for the remote estimation of the concentration of chlorophyll a, chlorophyll b, and carotenoids in soybean leaves. *Remote Sensing Environment* 39: 239–247.
- Chaves MM, Maroco JP & Pereira JS (2003) Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30: 239–264.
- Cheung YNS, Tyree MT & Dainty J (1975) Water relation parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological considerations. *Canadian Journal of Botany* 53: 1342–1346.
- Cheyrier V, Comte G, Davies KM, Lattanzio V & Martens S (2013) Plant phenolics: Recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. *Plant Physiology and Biochemistry* 72: 1–20.
- Chirino E, Vilagrosa A, Cortina J, Valdecantos A, Fuentes D, Trubat R, Luis VC, Puértolas J, Bautista S, Baeza MJ, Peñuelas JL & Vallejo VR (2009) Ecological restoration in degraded drylands: The need to improve the seedling quality and site conditions in the field. In: Grossberg SP (Ed) *Forest Management*. Nova Science Publishers, Inc., edn., New York 4: 85–158.

- Corcuera L, Camarero JJ & Gil-Pelegrín E (2002) Functional groups in *Quercus* species derived from the analysis of pressure–volume curves. *Trees* 16: 465–472.
- Cortina J, Bellot J, Vilagrosa A, Caturla RN, Maestre FT, Rubio E, Ortiz De Urbina JM & Bonet A (2004) Restauración en semiárido. En: Vallejo VR & Alloza JA (Eds.) *Avances en el estudio de la gestión del monte mediterráneo*, Valencia, España: Fundación CEAM 345-406.
- Couso LL & Fernández RJ (2012) Phenotypic plasticity as an index of drought tolerance in three Patagonian steppe grasses. *Annals of Botany* 110: 849-857.
- Cowie AL, Penman T D, Gorissen L, Winslow MD, Lehmann J, Tyrrell TD, Twomlow S, Wilkes A, Lal R, Jones JW, Paulsch A, Kellner K & Akhtar-Schuster M (2011) Towards sustainable land management in the drylands: scientific connections in monitoring and assessing dryland degradation, climate change and biodiversity. *Land Degradation & Development* 22(2): 248-260.
- Czégény G, Máta A & Hideg É (2016) UV-B effects on leaves—Oxidative stress and acclimation in controlled environments. *Plant Science* 248: 57-63.
- Dalmaso A & Llera J (1996) Contenido de cera en relación al diámetro de ramas de *Bulnesia retama* en Ampacama, Caucete, San Juan. *Multequina* 5: 43-48.
- Dalmaso A, Marquez J, Carnino J, Scaglia J, Hadad M, Cáceres JP, Brizuela R & Gómez A (2014) Rehabilitación del predio disturbado de la Cementera Loma Negra ubicado en las Sierras Chica de Zonda, San Juan. En: Dalmaso A, Márquez J, Abarca A & Montecchiani R. *Especies apropiadas de arbolado para la provincia de San Juan*. Editorial Universidad Nacional de San Juan (EFU): 111-128.
- Davies B (1974) Loss-on-ignition as an estimate of soil organic matter. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 38: 150 – 151.
- De Bandi G, Rossi B, Aranibar J, Ambrosetti J, Peralta I (2002) Breeding system of *Bulnesia retama* (Gillies ex Hook & Arn.) Gris. (Zygophyllaceae) in the Central Monte Desert (Mendoza, Argentina). *Journal of Arid Environments* 51(1): 141-152.
- Delzon S & Cochard H (2014) Recent advances in tree hydraulics highlight the ecological significance of the hydraulic safety margin. *New Phytologist* 203(2): 355-358.
- De Micco V & Aronne G (2012) Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought. In: Aroca, R. (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2: 37-61.
- Desprez-Loustau ML, Marçais B, Nageleisen LM, Piou D & Vannini A (2006) Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. *Annals of forest science* 63(6): 597-612.
- D’Odorico P, Porporato A & Runyan C (2012) Ecohydrology of arid and semiarid ecosystems: An introduction. In: *Dryland Ecohydrology*, 2nd Edition. Eds: Paolo D’Odorico P, Porporato A & Wilkinson Runyan C. Springer, Dordrecht 1: 1-27.
- D’Odorico P, Bhattachan A, Davis KF, Ravi S & Runyan CW (2013) Global desertification: Drivers and feedbacks. *Advances in Water Resources* 51: 326–344.

- Donohue K, Pyle EH, Messiqua D, Heschel MS & Schmitt J (2001) Adaptive divergence in plasticity in natural populations of *Impatiens capensis* and its consequences for performance in novel habitats. *Evolution* 55: 692-702.
- Dow GJ & Bergmann DC (2014) Patterning and processes: how stomatal development defines physiological potential. *Current Opinion in Plant Biology* 21: 67-74.
- Duryea ML & McClain KM (1984) Altering seedling physiology to improve reforestation success. In: Duryea ML & Brown GN (Eds.) *Seedling physiology and reforestation success*. Dordrecht, The Netherlands: M. Nijhoff Publishers 77-114.
- Earth System Research Laboratories (2015) Global Monitoring Laboratory. Boulder, Estados Unidos. NOAA Solar Calculator. Recuperado de: <https://www.esrl.noaa.gov/>.
- Earth System Research Laboratories (2019) Global Monitoring Laboratory. Boulder, Estados Unidos. NOAA Solar Calculator. Recuperado de: <https://www.esrl.noaa.gov/>.
- Egea AV, Allegretti L, Lama SP, Grilli D, Sartor C, Fucili M, Guevara JC & Passera C (2014) Selective behavior of Creole goats in response to the functional heterogeneity of native forage species in the central Monte desert, Argentina. *Small Ruminant Research* 120(1): 90-99.
- Evans RD & Ehleringer JR (1993) A break in the nitrogen cycle in aridlands? Evidence from $\delta^{15}\text{N}$ of soils. *Oecologia* 94(3): 314-317.
- Ewers BE & Oren R (2000) Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiol* 20: 579-589.
- Eziz A, Yan Z, Tian D, Han W, Tang Z & Fang J (2017) Drought effect on plant biomass allocation: A meta-analysis. *Ecology and Evolution* 7: 11002-11010.
- Fagg CW & Stewart JL (1994) The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semiarid environments. *Journal of Arid Environment* 27: 3-25.
- FAO (2021) Drylands map 2014 - According to UNCCD and CBD. Recuperado de: <http://www.fao.org/in-action/global-forest-survey/activities/gfs-global-drylands-assessment/es/>. Visitado: 1 de marzo de 2021.
- Farooq M, Hussain M, Wahid A & Siddique KHM (2012) Drought Stress in Plants: An Overview. En: Aroca, R. (Ed.) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg 1: 1-33.
- Fernández ME, Gyenge J & Schlichter T (2009) Water flux and canopy conductance of natural versus planted forests in Patagonia, South America. *Trees* 23: 415-427.
- Fernández ME, Passera CB & Cony MA (2016) Crecimiento, estado hídrico y supervivencia de plantines de dos arbustos nativos del Desierto del Monte, Mendoza, Argentina, sometidos a diferentes tratamientos de precondicionamiento. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias UNCuyo* 48: 33-47.
- Fernández ME, Pissolito CI & Passera CB (2018) Water and nitrogen supply effects on four desert shrubs with potential use for rehabilitation activities. *Plant Ecology* 219: 789-802.

- Fernández ME (2020) Estrategias de tres especies arbustivas del Monte frente al estrés hídrico y su relevancia para la restauración. *Ecología Austral* 30: 205-219.
- Forseth I, Ehleringer JR (1980) Solar tracking response to drought in a desert annual. *Oecologia* 44: 159–163.
- Franco JA, Martínez-Sánchez JJ, Fernández JA & Bañón S (2006) Selection and nursery production of ornamental plants for landscaping and xerogardening in semi-arid environments. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 81(1): 3-17.
- Friedel MH (1991) Range condition assessment and the concept of thresholds: a viewpoint. *Journal of Range Management* 44: 422-426.
- García V, Aranibar J & Pietrasiak N (2015) Multiscale effects on biological soil crusts cover and spatial distribution in the Monte Desert. *Acta Oecologica* 69: 35-45.
- Gates JB, Edmunds WM, Ma J & Scanlon BR (2008) Estimating groundwater recharge in a cold desert environment in northern China using chloride. *Hydrogeology Journal* 16: 893–910.
- Gatica G, Escudero A & Pucheta E (2020) Livestock settlement affects shrub abundance via plant functional diversity but not species richness in arid environments. *Plant Ecology* 221(12): 1253-1264.
- Gebauer RLE & Ehleringer JR (2000) Water and nitrogen uptake patterns following moisture pulses in a cold desert community. *Ecology* 81: 1415–1424.
- George DB, Roundy BA, St. Clair LL, Johansen JR, Schaalje GB & Webb BL (2003) The effects of microbiotic soil crusts on soil water loss. *Arid Land Research and Management* 17(2): 113-125.
- Gianoli E & González-Teuber M (2005) Environmental heterogeneity and population differentiation in plasticity to drought in *Convolvulus chilensis* (Convolvulaceae). *Evol. Ecol.* 19: 603-613.
- Giordano CV, Guevara A, Boccalandro H E, Sartor C & Villagra PE (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 Ecology* 212: 1123-1134.
- Gobierno de Mendoza (2018) Contingencias climáticas. Mendoza, Argentina. Recuperado de: <https://www.mendoza.gov.ar/Contingencias/>.
- Goirán S, Aranibar JN & Gomez ML (2012) Heterogeneous spatial distribution of traditional livestock settlements and their effects on vegetation cover in arid groundwater coupled ecosystems in the Monte desert (Argentina). *J. Arid Environ.* 87: 188 – 197.
- González CV, Jofré MF, Vila HF, Stoffel M, Bottini R & Giordano CV (2016) Morphology and hydraulic architecture of *Vitis vinifera* L. cv. Syrah and Torrontés Riojano plants are unaffected by variations in red to far-red ratio. *PLoS One* 11: e0167767.
- González-Villagra J, Kurepin LV & Reyes-Díaz MM (2017) Evaluating the involvement and interaction of abscisic acid and miRNA156 in the induction of anthocyanin biosynthesis in drought-stressed plants. *Planta* 246: 299-312.

- Grossnickle SC (2005) Importance of root growth in overcoming planting stress. *New Forests* 30: 273-294.
- Grossnickle SC (2012) Why seedlings survive: influence of plant attributes. *New Forests* 43(5-6): 711-738.
- Guevara A, Giordano CV, Aranibar J, Quiroga M & Villagra PE (2010) Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa*, a phreatophyte tree, in the Monte Desert (Argentina). *Plant Soil* 330: 447-464.
- Guevara A & Giordano CV (2015) Hydrotropism in lateral but not in pivotal roots of desert plant species under simulated natural conditions. *Plant Soil* 389: 257-272.
- Guevara JC & Estevez OR (2018) Sustainable use of rangelands of the Mendoza plain (Argentina). *Rev. FCA UNCUYO* 50(1): 295-307.
- Guevara A, Pancotto V, Mastrantonio L & Giordano CV (2018) Fine roots of *Prosopis flexuosa* trees in the field. Plant and soil variables that control their growth and depth distribution. *Plant Ecology* 219: 1399-1412.
- Gurevitch J, Scheiner S & Fox G (2002) Biomes. In: *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates Inc publishers. Sunderland Massachusetts, USA 19: 379 -402.
- Herczeg A & Leaney FW (2011) Review: Environmental tracers in arid-zones hydrology. *Hydrogeol. J.* 19: 17 – 29.
- Hetherington AM & Woodward FI (2003) The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature* 424: 901-908.
- Holmgren M & Scheffer M (2001) El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.
- IADIZA-CONICET (2018) LADYOT. Red Ambiental IADIZA. Recuperado de: https://www.mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/red_iadiza/
- James JJ, Sheley RL, Erickson T, Rollins KS, Taylor MH & Dixon KW (2013) A systems approach to restoring degraded drylands. *Journal of Applied Ecology* 50(3): 730-739.
- Jobbágy EG, Noretto MD, Santoni CS & Baldi G (2008) El desafío ecohidrológico de las transiciones entre sistemas leñosos y herbáceos en la llanura Chaco-Pampeana. *Ecología Austral* 18: 305-322.
- Jobbágy EG, Noretto MD, Villagra PE & Jackson RB (2011) Water subsidies from mountains to deserts: their role in sustaining groundwater-fed oases in a sandy landscape. *Ecol. Appl.* 21: 678-694.
- Johnson DM, McCulloh KA, Woodruff DR, Meinzer FC (2012) Hydraulic safety margins and embolism reversal in stems and leaves: Why are conifers and angiosperms so different? *Plant Science* 195: 48-53.

- Jones MN (1984) Nitrate reduction by shaking with cadmium: Alternative to cadmium columns. *Water Research* 18 (5): 643-646.
- Jones AM (2016) A new look at stress: abscisic acid patterns and dynamics at high-resolution. *New Phytologist* 210: 38-44.
- Kanduč M, Schneck E, Loche P, Jansen S, Schenk HJ & Netz RR (2020) Cavitation in lipid bilayers poses strict negative pressure stability limit in biological liquids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117(20): 10733-10739.
- Kataria S, Guruprasad KN, Ahuja S & Singh B (2013) Enhancement of growth, photosynthetic performance and yield by exclusion of ambient UV components in C3 and C4 plants. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 127: 140-152.
- King EG & Hobbs RJ (2006) Identifying linkages among conceptual models of ecosystem degradation and restoration: Towards an integrative framework. *Restoration Ecology* 14: 369-378.
- Ladio AH & Lozada M (2009) Human ecology, ethnobotany and traditional practices in rural populations inhabiting the Monte region: resilience and ecological knowledge. *Journal of Arid Environments* 73(2): 222-227.
- Lambers H, Chapin FS & Pons TL (2008) Plant Water Relations. In: Lambers H, Chapin FS, Pons TL (eds) *Plant Physiological Ecology*. Springer Science & Business Media: 163-223.
- Levitt J (1980) Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses. Academic Press.
- Liptay A, Sikkema P & Fonteno W (1998) Transplant growth control through water deficit stress—a review. *HortTechnology* 8(4): 540-543.
- Lo Gullo MA & Salleo S (1988). Different strategies of drought resistance in three Mediterranean sclerophyllous trees growing in the same environmental conditions. *New Phytologist* 108(3): 267-276.
- López Lauenstein DA, Fernández ME & Verga AR (2012) Respuesta diferenciada a la sequía de plantas jóvenes de *Prosopis chilensis*, *P. flexuosa* y sus híbridos interespecíficos: implicancias para la reforestación en zonas áridas. *Ecología austral* 22(1): 043-052.
- López Lauenstein DA, Fernández ME & Verga AR (2013) Drought stress tolerance of *Prosopis chilensis* and *Prosopis flexuosa* species and their hybrids. *Trees* 27: 285-296.
- Lyaylock WA (1991) Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives* 44: 427-433.
- Marchesini VA, Giménez R, Noretto MD & Jobbágy EG (2017) Ecohydrological transformation in the Dry Chaco and the risk of dryland salinity: Following Australia's footsteps? *Ecohydrology* 10 (4): 1-8.

- Marticorena B, Bergametti G, Gillette D & Belnap J (1997) Factors controlling threshold friction velocity in semiarid and arid areas of the United States. *J. Geophys. Res.* 102: 23277–23287.
- Mazza CA, Boccalandro HE, Giordano CV, Battista D, Scopel AL & Ballaré CL (2000) Functional significance and induction by solar radiation of ultraviolet-absorbing sunscreens in field-grown soybean crops. *Plant Physiology* 122: 117-126.
- McAdam SAM, Manzi M, Ross JJ, Brodribb TJ & Gómez-Cadenas A (2016) Uprooting an abscisic acid paradigm: Shoots are the primary source. *Plant Signaling & Behavior* 11: e1169359.
- McDowell NG, Pockman W, Allen C, Breshears D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D & Yezzer EA (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb? *New Phytologist* 178: 719-739.
- Mc George WT (1939) Factors influencing the availability of native soil phosphate fertilizers in Arizona soils. College of Agriculture, University of Arizona, Tucson 296-300.
- McLaughlan KK, Higuera PE, Gavin DG, Perakis SS, Mack MC, Alexander H, Battles J, Biondi F, Buma B, Colombaroli D, Enders SK, Engstrom DR, Sheng Hu F, Marlon JR, Marshall J, McGlone M, Morris JL, Nave LE, Shuman B, Smithwick EAH, Urrego DH, Wardle DA, Williams CJ & Williams JJ (2014) Reconstructing disturbances and their biogeochemical consequences over multiple timescales. *Bioscience* 64: 105–116.
- Meglioli PA, Riveros C & Villagra PE (2012) Biología de especies australes: *Prosopis argentina* Burkart (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana* 37 (2): 49-58.
- Meglioli PA, Aranibar JN, Villagra PE, Alvarez JA & Jobbágy EG (2014) Livestock stations as foci of groundwater recharge and nitrate leaching in a sandy desert of the Central Monte, Argentina. *Ecohydrology* 7: 600-611.
- Meglioli PA, Aranibar JN, Villagra PE & Riveros CV (2017) Spatial patterns of soil resources under different land use in *Prosopis* woodlands of the Monte desert. *Catena* 149: 86-97.
- Meinzer FC & McCulloh KA (2013) Xylem recovery from drought-induced embolism: Where is the hydraulic point of no return? *Tree Physiology* 33: 331–334.
- Mendez E (1997) Disponibilidad forrajera de comunidades vegetales de Mendoza (Argentina). *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* XXIX (2): 11-18.
- Mohr PG & Cahill DM (2007) Suppression by ABA of salicylic acid and lignin accumulation and the expression of multiple genes, in *Arabidopsis* infected with *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. *Funct. Integr. Genomics* 7: 181–191.
- Montani MC (2012) Uso medicinal de plantas entre descendientes huarpes en la comunidad de Lagunas del Rosario (Mendoza, Argentina). Arenas P (Ed.): *Etnobotánica en zonas áridas y semiáridas del Cono Sur de Sudamérica*. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina.
- Morello J (1958) La Provincia Fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana* 2: 5-115.

- Munné-Bosch S, Alegre L (2004) Die and let live: leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Funct Plant Biol* 31: 203–216
- Nicholson S (2000) Land surface processes and Sahel climate. *Review of Geophysics* 38 (1): 117-139.
- Nicotra AB, Atkin OK, Bonser SP, Davidson AM, Finnegan EJ, Mathesius U, Poot P, Purugganan MD, Richards CL, Valladares F & van Kleunen M (2010) Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* 15: 684-692.
- Noy-Meir I (1973) Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4(1): 25-51.
- Ogle K & Barber JJ (2016) Plant and ecosystem memory. *Chance* 29(2): 16-22.
- Oliet JA, Ortiz de Urbina E, Sánchez-Pinillos M & Tardío-Cerrillo G (2019) Matching seedling size to planting conditions: interactive response with soil moisture. *Forest-Biogeosciences and Forestry* 12(2): 220.
- Oren R, Sperry JS, Katul GG, Pataki DE, Ewers BE, Phillips N & Schäfer KVR (1999) Survey and synthesis of intra- and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell Environ* 22: 1515–1526.
- Padilla FM, Ortega R, Sánchez J & Pugnaire FI (2009) Rethinking species selection for restoration of arid shrublands. *Basic and Applied Ecology* 10(7): 640-647.
- Palacios R & Hunziker J (1984) Revisión taxonómica del género *Bulnesia* (Zygophyllaceae). *Darwiniana* 25(1/4): 299-320.
- Paredes DA, Rodríguez Araujo ME & Pérez DR (2018) Germination of three Fabaceae species of interest for ecological restoration in the Southern Monte, Patagonia, Argentina. *Quebracho* 26 (1,2): 68-78.
- Passera CB, Dalmasso AD & Borsetto O (1983) Método de point quadrat modificado. Taller de arbustos forrajeros para zonas áridas y semiáridas 71-79.
- Passera CB, Allegretti LI & Robles AB (2007) Effect of nonprescribed fire on an *Atriplex lampa* community, in the Guadal plateau of Mendoza province, Argentina. *Arid Land Research and Management* 21(2): 91-105.
- Pearcy RW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW, Brinkley D & Vitousek P (1989) Soil Nutrient Availability, *Plant Physiological Ecology*, Springer, Netherlands 75-96.
- Plavcová L & Hacke UG (2012) Phenotypic and developmental plasticity of xylem in hybrid poplar saplings subjected to experimental drought, nitrogen fertilization, and shading. *Journal of Experimental Botany* 63(18): 6481–6491.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ & Villar R (2009) Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182: 565-588.

- Poorter H, Niklas KJ, Reich PB, Oleksyn J, Poot P & Mommer L (2012) Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193: 30-50.
- Qaderi MM, Cavers PB & Bernards MA (2002) Seed bank dynamics of *Onopordum acanthium*: emergence patterns and chemical attributes. *Journal of Ecology* 90: 672-683.
- Qi X & Torii KU (2018) Hormonal and environmental signals guiding stomatal development. *BMC Biology* 16: 1-11.
- Ramírez-Valiente JA, Sánchez-Gómez D, Aranda I & Valladares F (2010) Phenotypic plasticity and local adaptation in leaf ecophysiological traits of 13 contrasting cork oak populations under different water availabilities. *Tree Physiology* 30: 618-627.
- Ravi S & Cornelis WM (2019) Ecohydrological implications of aeolian processes in drylands. In: D'Odorico P, Porporato A & Runyan CW (ed) *Dryland ecohydrology* (2nd edition), Springer 199-238.
- Rehfeldt G, Wykoff W & Ying C (2001) Physiologic plasticity, evolution and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climate Change* 50: 355-376.
- Rey Benayas JM, Newton AC, Diaz A & Bullock JM (2009) Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis. *Science* 325: 1121-1124.
- Reynolds JF, Kemp PR, Ogle K & Fernández RJ (2004) Modifying the 'pulse-reserve' paradigm for deserts of North America: precipitation pulses, soil water, and plant responses. *Oecologia* 141: 194-210.
- Reynolds JF, Smith DMS, Lambin EF, Turner BL, Mortimore M, Batterbury SP, Downing TE, Dowlatabadi H, Fernández RJ, Herrick JE, Huber-Sannwald E, Jiang H, Leemans R, Lynam T, Maestre FT, Ayarza M & Walker B (2007) Global desertification: building a science for dryland development. *Science* 316(5826): 847-851.
- Roig F A (1987) Árboles y arbustos de *Prosopis flexuosa* y *P. alata*. *Parodiana* 5(1): 49-64.
- Roig FA, González Loyarte M, Abraham EM, Méndez E, Roig V & Martínez Carretero E (1991) Maps of desertification hazards of Central Western Argentina (Mendoza Province). Study Case. UNEP World Atlas of Thematic Indicators of Desertification. Londres: E. Arnold.
- Rossi BE & Villagra PE (2003) Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understory species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14(4): 543-550.
- Rousseaux MC, Ballaré CL, Giordano CV, Scopel AL, Zima AM, Szwarcberg-Bracchitta M, Searles PS, Caldwell MM & Díaz SB (1999) Ozone depletion and UVB radiation: Impact on plant DNA damage in southern South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96(26): 15310-15315.
- Ruiz Leal A (1972) Flora Popular Mendocina. En: *Deserta* 3. Contribuciones del Instituto Argentino de Investigaciones de las zonas Áridas.

- Rundel P, Villagra PE, Dillon MO, Roig-Juñent SA & De Bandi G (2007) Arid and semi-arid ecosystems. In: The Physical Geography of South America. Veblen TT, Young K, Orme A (eds.). Oxford University Press: 158-183.
- Sala A, Smith SD, Devitt DA (1996) Water use by *Tamarix ramosissima* and associated phreatophytes in a Mojave Desert floodplain. *Ecological Applications* 6(3): 888-898.
- Salleo S (1983) Water relations parameters of two sicilian species of *Senecio* (groundsel) measured by the pressure bomb technique. *New Phytologist* 95: 179-188.
- Sánchez-Blanco MJ, Ferrández T, Navarro A, Bañon S & Alarcón JJ (2004) Effects of irrigation and air humidity preconditioning on water relations, growth and survival of *Rosmarinus officinalis* plants during and after transplanting. *Journal of Plant Physiology* 161: 1133-1142.
- Sánchez-Blanco MJ, Ortuño MF, Bañon S & Álvarez S (2019): Deficit irrigation as a strategy to control growth in ornamental plants and enhance their ability to adapt to drought conditions. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 94(2): 137-150.
- Sánchez-Gómez D, Zavala MA & Valladares F (2008) Functional traits and plasticity linked to seedlings' performance under shade and drought in Mediterranean woody species. *Annals of Forest Science* 65: 311-311.
- Scanlon BR, Reedy RC, Stonestrom DA, Prudic DE & Dennehy KF (2005) Impact of land use and land cover change on groundwater recharge and quality in the southwestern US. *Global Change Biology* 11: 1577-1593.
- Scanlon BR, Keese KE, Flint AL, Flint LE, Gaye CB, Edmunds WM & Simmers I (2006). Global synthesis of groundwater recharge in semiarid and arid regions. *Hydrol. Process.* 20: 3335-3370.
- Schlichting C (1986) The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667-693.
- Scholander PF, Bradstreet ED, Hemmingsen EA & Hammel HT (1965) Sap pressure in vascular plants: Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science* 148: 339-346.
- Schwinnig S & Sala OE (2004) Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141(2): 211-220.
- Serraj R, Sinclair TR (2002) Osmolyte accumulation: Can it really help increase crop yield under drought conditions? *Plant, Cell & Environment* 25: 333-341.
- Sharma A, Shahzad B, Rehman A, Bhardwaj R, Landi M & Zheng B (2019) Response of phenylpropanoid pathway and the role of polyphenols in plants under abiotic stress. *Molecules* 24: 2452.
- Sharp RE & LeNoble ME (2002) ABA, ethylene and the control of shoot and root growth under water stress. *Journal of Experimental Botany* 53: 33-37.
- Shepherd T & Griffiths DW (2006) The effects of stress on plant cuticular waxes. *New Phytologist* 171: 469-499.

- SIAT. Sistema de Información Ambiental Territorial (2021) Secretaría de Ambiente y Ordenamiento Territorial. Mendoza, Argentina. Recuperado de: <http://www.siat.mendoza.gov.ar/>
- Singh J, Raghubanshi A, Singh R & Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338: 499–500.
- Sosa H & Vallvé S (1999) Lagunas de Guanacache (Centro-Oeste de Argentina). Procedimiento de inclusión a la Convención sobre los Humedales (RAMSAR, 71). *Multequina* 8: 71-85.
- Sponseller RA (2007) Precipitation pulses and soil CO₂ flux in a Sonoran Desert ecosystem. *Global Change Biology* 13(2): 426-436.
- Steinaker DF, Jobbágy EG, Martini JP, Arroyo DN, Pacheco JL & Marchesini VA (2016) Vegetation composition and structure changes following roller-chopping deforestation in central Argentina woodlands. *Journal of Arid Environments* 133: 19-24.
- St Paul NM, Delzon S & Cochard H (2017) Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters* 20: 1437–1447.
- Sucre B & Suárez N (2011) Effect of salinity and PEG-induced water stress on water status, gas exchange, solute accumulation, and leaf growth in *Ipomoea pes-caprae*. *Environmental and Experimental Botany* 70(2-3): 192-203.
- Sultan S (2004) Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6/4: 227-233.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM & Murphy A (2015a) Water balance of plants. In: *Plant Physiology and Development*. Editor: Andrew D. Sinauer, Sinauer Associates, Inc Publishers, Sunderland, Massachusetts U.S.A. Sixth edition 4: 99-118.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM & Murphy A (2015b) Photosynthesis: The light reactions. In: *Plant Physiology and Development*. Editor: Andrew D. Sinauer, Sinauer Associates, Inc Publishers Sunderland, Massachusetts U.S.A. Sixth edition 7: 171-202.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM & Murphy A (2015c) Photosynthesis: The carbon reactions. In: *Plant Physiology and Development*. Editor: Andrew D. Sinauer, Sinauer Associates, Inc Publishers Sunderland, Massachusetts U.S.A. Sixth edition 8: 203-244.
- Taiz L, Zeiger E, Møller IM & Murphy A (2015d) Abiotic stress. In: *Plant Physiology and Development*. Editor: Andrew D. Sinauer, Sinauer Associates, Inc Publishers, Sunderland, Massachusetts U.S.A. Sixth edition 24: 731-761.
- Tardieu F & Simonneau T (1998) Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany* 49: 419-432.
- Tinto JC & Pardo LL (1957) Ceras Vegetales Argentinas. Cera de retamo (*Bulnesia retama*). *Revista de Investigaciones Forestales* 1(1-2): 122.
- Tombesi S, Frioni T, Poni S & Palliotti A. Effect of water stress “memory” on plant behavior during subsequent drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 150 (2018): 106–114.

- Trubat R, Cortina J & Vilagrosa A (2011) Nutrient deprivation improves field performance of woody seedlings in a degraded semi-arid shrubland. *Ecological Engineering* 37(8): 1164-1173.
- Tsakalidimi M, Ganatsas P & Jacobs DF (2013) Prediction of planted seedling survival of five Mediterranean species based on initial seedling morphology. *New forests* 44(3): 327-339.
- Turnbull L, Wilcox BP, Belnap J, Ravi S, D'Odorico P, Childers D, Gwenz W, Okin G, Wainwright J, Caylor KK & Sankey T (2012) Understanding the role of ecohydrological feedbacks in ecosystem state change in drylands. *Ecohydrology* 5: 174-183.
- Tyree MT & Hammel HT (1972) The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23: 267-282.
- Tyree MT, MacGregor ME, Petrov A, Upenieks MI (1978) A comparison of systematic errors between the Richards and Hammel methods of measuring tissue-water relations parameters. *Canadian Journal of botany* 56: 2153-2161.
- United Nations Convention to Combat Desertification (2021) The Convention. Bonn, Alemania. About the convention. Recuperado de: <https://www.unccd.int/>.
- Valladares F, Sánchez-Gómez D & Zavala M (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94: 1103-1116.
- Vallejo VR, Smanis A, Chirino E, Fuentes D, Valdecantos A & Vilagrosa A (2012) Perspectives in dryland restoration: approaches for climate change adaptation. *New forests* 43(5): 561-579.
- Valliere JM, Zhang J, Sharifi MR & Rundel PW (2019) Can we condition native plants to increase drought tolerance and improve restoration success? *Ecological Applications* 29: e01863.
- Vega Riveros C, Meglioli PA & Villagra PE (2011) *Prosopis alpataco* Phil. (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana* 36(2): 53-64.
- Verga A & Gregorius H (2007) Comparing morphological with genetic distances between populations: a new method and its application to the *Prosopis chilensis* - *P. flexuosa* complex. *Silvae Genet* 56(2): 45-51.
- Vilagrosa A, Seva JP, Valdecantos A, Cortina J, Alloza JA, Serrasolsas I, Diego V, Abril M, Ferran A, Bellot J & Vallejo VR (1997) Plantaciones para la restauración forestal en la Comunidad Valenciana. En: Vallejo VR (Ed.) *La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana*, Valencia, España: Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo 435-548.
- Vilagrosa A, Cortina J, Gil-Pelegri E & Bellot J (2003) Suitability of drought-preconditioning techniques in Mediterranean climate. *Restoration Ecology* 11: 208-216.
- Vilagrosa A, Chirino E, Peguero-Pina JJ, Barigah TS, Cochard H & Gil-Pelegri E (2012) Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. In: Aroca, R. (Ed.) *Plant Responses to Drought Stress*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg 3: 63-109.

- Vilela AE, Rennellab MJ & Ravetta DA (2003) Responses of tree-type and shrub-type *Prosopis* (Mimosaceae) taxa to water and nitrogen availabilities. *Forest Ecology and Management* 186: 327–337.
- Vilela AE, Agüero PR, Ravetta DA & González-Paleo L (2012) Long-term plasticity in growth, storage and defense allocation produces drought-tolerant juvenile shrubs of *Prosopis alpataco* R.A. Philippi (Fabaceae). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207: 436-441.
- Villagra PE & Roig FA (2002) Distribución geográfica y fitosociología de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37 (1-2): 1-8.
- Villagra PE, Defossé GE, Del Valle HF, Tabeni S, Rostagno M, Cesca E & Abraham E (2009) Land use and disturbance effects on the dynamics of natural ecosystems of the Monte Desert: Implications for their management. *Journal of Arid Environments* 73(2): 202-211.
- Villagra PE, Cesca E, Alvarez JA, Rojas F, Bourguet M, Rubio C & Mastrángelo P (2010) Documento de ordenamiento de bosques nativos de la Provincia de Mendoza. Secretaría de Medio Ambiente. Dirección de Recursos Naturales Renovables, Mendoza 51.
- Villagra PE & Roig Junent F (2010) Distribución geográfica y fitosociología de *Prosopis argentina* y *P. alpataco* (Fabaceae, Mimosoideae). *Sociedad Argentina de Botánica. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 37: 1-2, 12-2002, 99-106.
- Villagra PE, Giordano C, Alvarez JA, Cavagnaro JB, Guevara A, Sartor C, Passera CB & 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: 029-042.
- Villar-Salvador P, Ocaña L, Peñuelas JL & Carrasco I (1999) Effect of water stress conditioning on the water relations, root growth capacity, and the nitrogen and non-structural carbohydrate concentration of *Pinus halepensis* Mill. (Aleppo pine) seedlings. *Annals of Forest Science* 56: 459-465.
- Villar-Salvador P, Panelles R, Oliet J, Peñuelas JL, Jacobbs DF & González M (2004) Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. *Tree Physiology* 24: 1147-1155.
- Villar-Salvador P, Puértolas J, Cuesta B, Penuelas JL, Uscola M, Heredia-Guerrero N & Benayas JMR (2012) Increase in size and nitrogen concentration enhances seedling survival in Mediterranean plantations. Insights from an ecophysiological conceptual model of plant survival. *New Forests* 43(5): 755-770.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I & Garnier E (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Walvoord MA, Phillips FM, Stonestrom DA, Evans RD, Hartsough PC, Newman BD & Striegl RG (2003) A reservoir of nitrate beneath desert soils. *Science* 302(5647): 1021-1024.
- Wellburn AR (1994) The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. *Journal of Plant Physiology* 144: 307-313.

- Wolf A, Anderegg WRL & Pacala SW (2016) Optimal stomatal behavior with competition for water and risk of hydraulic impairment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113(46): E7222–E7230.
- Ximénez-Embún MG, Glas JJ, Ortego F, Alba JM, Castañera P & Kant MR (2017) Drought stress promotes the colonization success of a herbivorous mite that manipulates plant defenses. *Experimental and Applied Acarology* 73(3): 297-315.
- Xu H & Li Y (2006) Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events. *Plant and Soil* 285: 5–17.
- Yang J, Michaud JM, Jansen S, Schenk HJ & Zuo YY (2020) Dynamic surface tension of xylem sap lipids. *Tree Physiology* 40: 433–444.
- Yirdaw E, Tigabu M & Monge Monge AA (2017) Rehabilitation of degraded dryland ecosystems—review. *Silva Fennica* 51(1B): 1-32.
- Zuur A F, Ieno E N, Walker N J, Saveliev A A & Smith G M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York.

ANEXOS

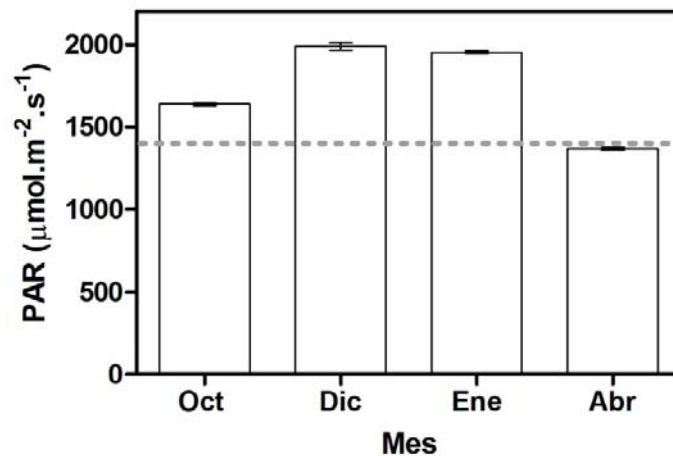


Figura A1.1: Intensidad de luz fotosintéticamente activa promedio (PAR, de sus siglas en inglés *Photosynthetically Active Radiation*) medida en los meses de octubre (Oct) y diciembre (Dic) de 2007, y Enero (Ene) y Abril (Abr) del 2008, en un espacio abierto, es decir, sin cobertura de vegetación, dentro de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (Lavalle, Provincia de Mendoza) utilizando un sensor hemisférico Skye SKU 430 (280-315 nm) conectado a un SpectroSense2 (Skye Instruments Ltd, Powys, Reino Unido). Las barras indican la media \pm SEM (n=7). La línea gris punteada indica el valor máximo medido en un espacio abierto durante nuestro estudio en el mes de agosto de 2018.

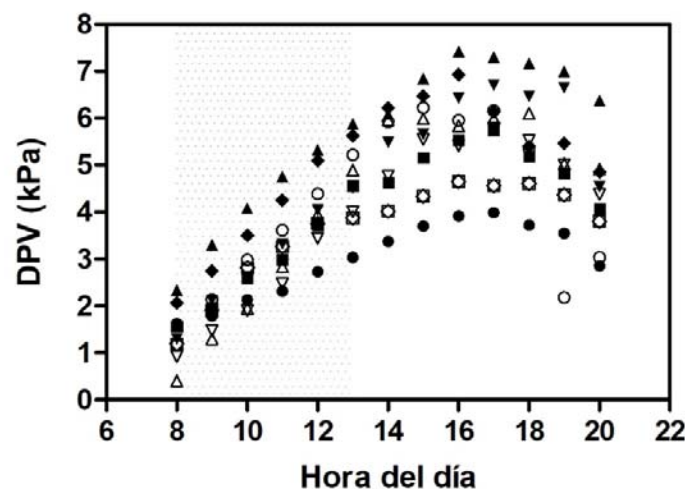


Figura A1.2: Déficit de Presión de Vapor atmosférico (DPV) estimado a partir de datos de Temperatura y Porcentaje de Humedad medidos con un sensor con HOBO (H08-003-02, Onset Computer Corporation, Bourne, Estados Unidos) en fechas seleccionadas al azar del mes de diciembre de diciembre del 2007 y enero del 2008, dentro de la Reserva Natural y Cultural Bosques Telteca (Lavalle, Provincia de Mendoza). Distintos símbolos corresponden a diferentes fechas. Los símbolos indican la medición puntual. El rango de horas sombreado corresponde al rango horario en que realizamos nuestras mediciones en agosto de 2018.

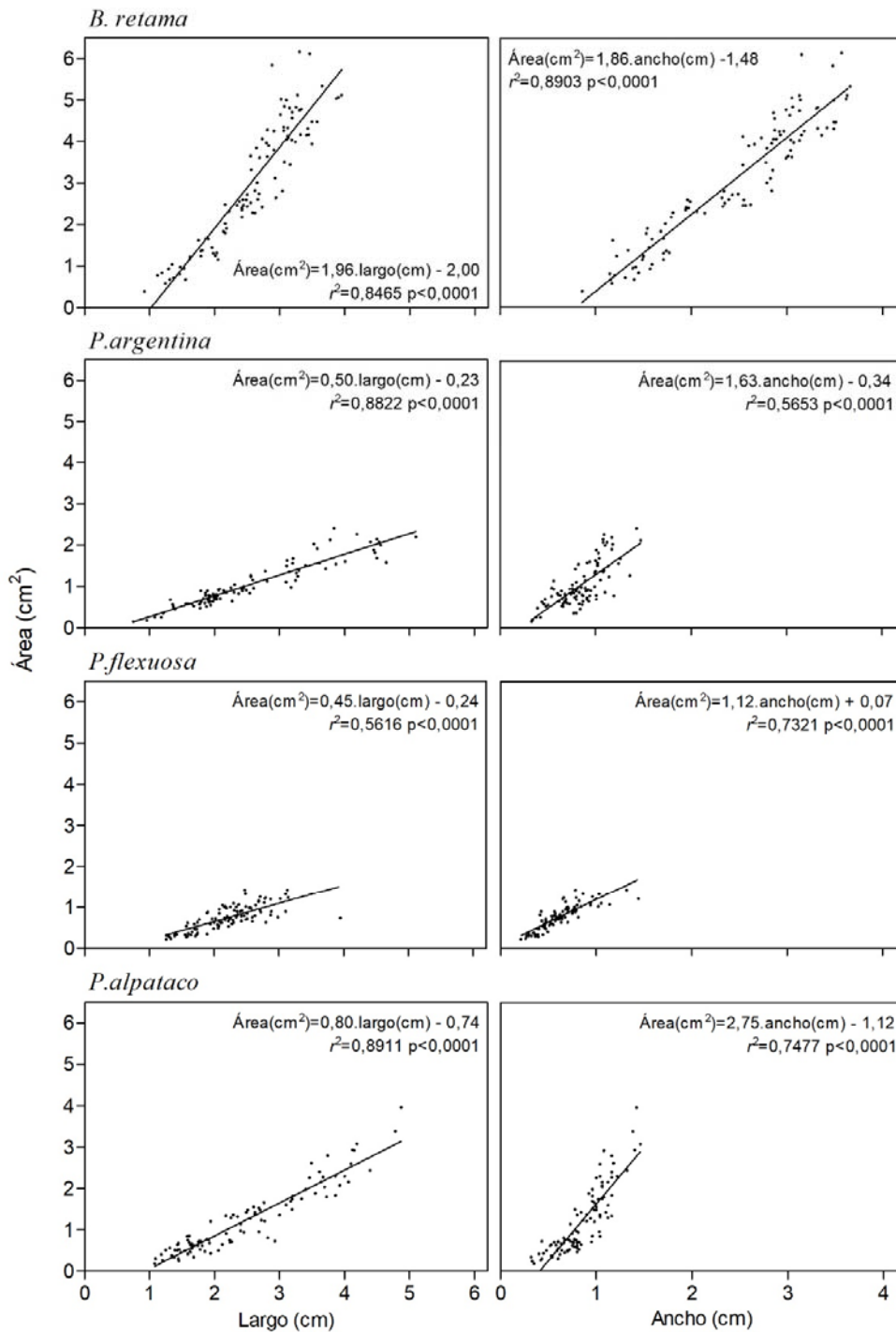




Figura A2.1: Regresiones lineales entre el largo y el ancho de una hoja (*B. retama*) o un folíolo (*Prosopis* spp) y su respectiva área.


Lic. Lucia Biruk


Dra. Carla Giordano


Dra. María Elena Fernández