

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL



Facultad de Ciencias Agrarias

Tesis para la obtención del Grado Académico de
Doctor en Ciencias Agrarias

Variabilidad de los patrones estructurales en Algarrobo Blanco (*Prosopis alba* Grisebach) y Ñandubay (*Prosopis affinis* Sprengel) y su influencia sobre las magnitudes dendrométricas

Ing. Agr. Adrián Gabriel Bender

Directora
Dra. Juana Graciela Moglia

Co-directora
Dra. Mariel G. Perreta

-2016-

ÍNDICE

ÍNDICE	1
ÍNDICE DE LÁMINAS.....	4
Introducción	4
Materiales y métodos.....	4
Arquitectura y secuencia de desarrollo de <i>P. alba</i>	4
Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de <i>P. alba</i>	4
Arquitectura y secuencia de desarrollo de <i>P. affinis</i>	5
Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de <i>P. affinis</i>	6
.....	6
Magnitudes dendrométricas en <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i>	6
ÍNDICE DE TABLAS	7
Arquitectura y secuencia de desarrollo de <i>P. alba</i>	7
Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de <i>P. alba</i>	7
Arquitectura y secuencia de desarrollo de <i>P. affinis</i>	7
Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de <i>P. affinis</i>	8
.....	8
Magnitudes dendrométricas en <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i>	8
ABREVIATURAS.....	9
RESUMEN.....	11
ABSTRACT	12
I.-INTRODUCCIÓN.....	13
I.1.- Introducción general	13
I.2.- Fundamentación	14
I.2.1.- Importancia del estudio arquitectural	14
I.2.2.- Relevancia del género <i>Prosopis</i> y de las especies seleccionadas.....	15
I.3.- Antecedentes.....	18
I.3.1.- Complejidad morfológica del género <i>Prosopis</i>	18
I.3.2.- Morfología y crecimiento en plantas jóvenes y adultas de <i>Prosopis</i>	19
I.3.3.- Características morfológicas utilizadas por la arquitectura vegetal	22
I.3.4.- Descripción topológica de la planta y modelos de crecimiento	24
I.3.5.- Conceptos arquitecturales.....	26
I.4.- Objetivos.....	28

I.4.1.- Objetivo General	28
I.4.2.- Objetivos específicos	28
I.5.- Hipótesis.....	29
II.-MATERIALES Y MÉTODOS.....	31
II.1.- Material vegetal y condiciones de cultivo o crecimiento	31
II.1.1.- Plantas obtenidas desde la germinación de <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i>	32
II.1.2.- Plantación de hasta 2 años de edad de <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i>	32
II.1.3.- <i>Prosopis alba</i> de 8 años de edad (P8)	33
II.1.4.- <i>Prosopis alba</i> de 16 años de edad (P16)	33
II.1.5.- <i>Prosopis alba</i> de más de 25 años de edad (P25)	35
II.1.6.- <i>Prosopis affinis</i> jóvenes y adultos	35
II.2.- Caracteres analizados para cada nivel de observación.....	37
II.3.- Unidades de medición en función de la edad de los individuos.....	38
II.4.- Detalle de las características estructurales registradas en función de la edad de las plantas.....	39
II.4.1.- <i>Prosopis alba</i> y <i>P. affinis</i> de 1 año	40
II.4.2.- <i>Prosopis alba</i> y <i>P. affinis</i> de 2 años:	40
II.4.3.- <i>Prosopis alba</i> de 8, 16 y más de 25 años de edad; <i>P.affinis</i> jóvenes y adultos, para cada una las ramas marcadas en función de su ubicación en la copa:	41
II.5.- Producción de las yemas axilares	41
II.6.- Magnitudes dendrométricas	45
II.6.1.- Magnitudes dendrométricas cuantitativas	45
II.6.2.- Magnitudes dendrométricas cualitativas	46
III.- RESULTADOS	47
III.1.-ARQUITECTURA Y SECUENCIA DE DESARROLLO DE <i>P. alba</i>	47
III.1.1- Secuencia de desarrollo inicial: árbol del futuro	47
III.1.2.- Arquitectura de ejemplares adultos.....	51
III.1.3.- Variabilidad arquitectural de <i>P. alba</i>	57
.....	60
III.2.- CUANTIFICACIÓN DEL CRECIMIENTO DE DIFERENTES ÓRDENES DE RAMIFICACIÓN DE <i>P. alba</i>	64
III.2.1.- Plantas de un año	64
III.2.2- Plantas de dos años.....	68
III.2.3.- Plantas de 8, 16 y más de 25 años	79

III.3.- ARQUITECTURA Y SECUENCIA DE DESARROLLO DE <i>P. affinis</i>	88
III.3.1.- Secuencia de desarrollo inicial: árbol del futuro	88
III.3.2.- Arquitectura de ejemplares adultos	91
III.3.3.- Variabilidad arquitectural de <i>P. affinis</i>	98
III.4.- CUANTIFICACIÓN DEL CRECIMIENTO DE DIFERENTES ÓRDENES DE RAMIFICACIÓN DE <i>P. affinis</i>	109
III.4.1.- Plantas de un año	109
III.4.2.- Plantas de dos años.....	111
III.4.3.- Plantas adultas.....	121
III.5.- MAGNITUDES DENDROMÉTRICAS EN <i>P. alba</i> Y <i>P. affinis</i>	127
III.5.1.- Magnitudes dendrométricas de <i>P. alba</i>	127
III.5.1.1.- Caracteres cuantitativos.....	127
III.5.1.2.- Caracteres cualitativos.....	128
Referencias: B, buena; R, regular; M, mala; 1, sano; 2, enfermo; 3, muy enfermo.	130
III.5.2.- Magnitudes dendrométricas de <i>P. affinis</i>	130
III.5.2.1.- Caracteres cuantitativos.....	130
III.5.2.2.- Caracteres cualitativos.....	132
IV.-DISCUSIÓN	137
IV.1.- Arquitectura de <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i>	137
IV.1.1.-El modelo arquitectural	137
IV.1.2.- Unidad arquitectural.....	141
IV.1.3.- Reiteraciones.....	144
IV.2.- Dinámica de crecimiento: los árboles del futuro, presente y pasado.....	147
IV.3.- Magnitudes dendrométricas y caracteres de crecimiento cuantitativo de <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i>	151
IV.4.- Características arquitecturales, dendrométricas y manejo en <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i>	155
IV.5.- Utilidad de las características morfológico-arquitecturales de <i>P. alba</i> y <i>P. affinis</i> para de selección temprana para forestaciones con estas especies.....	159
V.- CONCLUSIONES	161
VI.-BIBLIOGRAFÍA	164

ÍNDICE DE LÁMINAS

Introducción

Lámina 1: Conceptos arquitecturales y morfológicos _____ 30

Materiales y métodos

Lámina 2: Sitios de muestreo de poblaciones de *Prosopis alba* y *Prosopis affinis* _____ 34

Lámina 3: Sitios de muestreo de poblaciones de *Prosopis alba* y *Prosopis affinis* _____ 36

Lámina 4: Codificación de ejes y posición en la copa _____ 43

Lámina 5: Metodología para el análisis del eje principal, brotes y hojas _____ 44

Arquitectura y secuencia de desarrollo de *P. alba*

Lámina 6: Primeros estadios de desarrollo de *Prosopis alba* _____ 49

Lámina 7: Estructura de ejemplares de 2 años de *Prosopis alba* _____ 50

Lámina 8: Árbol del presente en *Prosopis alba* _____ 54

Lámina 9: Árbol reiterado de *Prosopis alba* _____ 56

Lámina 10: Árbol del pasado de *Prosopis alba* _____ 58

Lámina 11: Variaciones arquitecturales de *Prosopis alba* en estadios juveniles _____ 60

Lámina 12: Variaciones endógenas y debidas al ambiente en *Prosopis alba* _____ 62

Lámina 13: Efecto del ambiente sobre la arquitectura de *Prosopis alba* _____ 63

Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de *P. alba*

Lámina 14: Cuantificación del crecimiento de *Prosopis alba* de un año _____ 66

Lámina 15. Crecimiento de brotes de *Prosopis alba* de un año _____ 67

Lámina 16: Estructuras foliares de *Prosopis alba* _____ 69

Lámina 17: Cuantificación del crecimiento en árboles de *Prosopis alba* de 2 años _____ 73

Lámina 18: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A2 y A3 en *Prosopis alba* de dos años _____ 74

Lámina 19: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A4 y A5 en <i>Prosopis alba</i> de dos años	75
Lámina 20: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A6 en <i>Prosopis alba</i> de dos años	76
Lámina 21: Posición de brotes relevo sobre sus brotes portadores en <i>Prosopis alba</i> de dos años	77
Lámina 22: Cuantificación de la longitud y diámetro de brotes anuales en tres poblaciones de <i>Prosopis alba</i> .	80
Lámina 23: Posición de braquiblastos y estructuras reproductivas en <i>Prosopis alba</i>	82
Lámina 24: Cuantificación de brotes en árboles adultos de <i>Prosopis alba</i>	83
Lámina 25: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) en tres poblaciones de <i>Prosopis alba</i>	85
Lámina 26: Cuantificación de brotes en árboles adultos de <i>Prosopis alba</i>	87

Arquitectura y secuencia de desarrollo de *P. affinis*

Lámina 27: Primeros estadios de desarrollo de <i>Prosopis affinis</i>	89
Lámina 28: Inicio de la etapa adulta y unidad arquitectural en <i>Prosopis affinis</i>	93
Lámina 29: Árboles reiterados de <i>Prosopis affinis</i>	95
Lámina 30: Reiteración total en árbol de <i>Prosopis affinis</i> de mayor edad	97
Lámina 31: Árboles de <i>Prosopis affinis</i> senescentes	99
Lámina 32: Diferencia de rectitud de fuste en <i>Prosopis affinis</i>	101
Lámina 33: Persistencia de ramas en árboles jóvenes de <i>Prosopis affinis</i>	103
Lámina 34: Variabilidad arquitectural en diferentes estadios de <i>Prosopis affinis</i>	105
Lámina 35: Variaciones inducidas por el ambiente sobre la arquitectura de <i>Prosopis affinis</i>	107

Lámina 36: Variaciones inducidas por el ambiente sobre la arquitectura de *Prosopis affinis*
_____108

Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de *P. affinis*

Lámina 37: Cuantificación del crecimiento en plantas de un año de *Prosopis affinis* ____112

Lámina 38: Principales características del crecimiento de plantas de un año de *Prosopis affinis*
_____113

Lámina 39: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes de orden A2 y A3 al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) en *Prosopis affinis* de un año _____114

Lámina 40: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes relevo A2 y A3 al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de plantas de *Prosopis affinis* de dos años _____117

Lámina 41: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes relevo A4 al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de plantas de *Prosopis affinis* de dos años _____118

Lámina 42: Posición de brotes relevo sobre su brote portador y diámetro de brotes relevo en plantas de *Prosopis affinis* de dos años _____119

Lámina 43: Longitud y diámetro de brotes de dos clases diamétricas de *Prosopis affinis*
_____123

Lámina 44: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes An2 al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) en árboles de dos clases diamétricas de *Prosopis affinis* _____125

Lámina 45: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes An3 al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) en árboles de dos clases diamétricas de *Prosopis affinis* _____126

Magnitudes dendrométricas en *P. alba* y *P. affinis*

Lámina 46: Correlaciones de magnitudes dendrométricas en *Prosopis alba* y *Prosopis affinis* _____133

Lámina 47: Caracteres cuantitativos y cualitativos en diferentes clases diamétricas de *Prosopis affinis* _____ 135

Lámina 48: Caracteres cualitativos en diferentes clases diamétricas de *Prosopis affinis* _____ 136

Discusión

Lámina 49: Modelo arquitectural de Champagnat en *P. alba* y *P. affinis* _____ 142

ÍNDICE DE TABLAS

Arquitectura y secuencia de desarrollo de *P. alba*

Tabla 1: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes en plantas de *P. alba* de dos años _____ 48

Tabla 2: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes de la unidad arquitectural en plantas de *P. alba* _____ 53

Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de *P. alba*

Tabla 3: Frecuencia absoluta (FA) y frecuencia relativa (FR) de brotes cortos (BrC), brotes medios (BrM), brotes largos (BrL) y brotes muy largos (BrmL) para los ejes A2 y A3 _____ 65

Tabla 4: Porcentaje de brotes que cumplen la función de relevos (%BrRel) para cada orden de ramificación _____ 70

Tabla 5: Frecuencia de aparición relativa (%) de brotes con diferentes orientaciones espaciales y diferente orden de ramificación en plantas de dos años _____ 72

Tabla 6: Ecuaciones y coeficientes de determinación (R^2) de cinco órdenes de brotes en *P. alba* de dos años _____ 78

Tabla 7: Aumento de diámetro de brotes An1 medidos a través de incrementos (Inc) e incremento porcentual (Inc%) en diferentes orientaciones, para tres poblaciones de *P. alba* _____ 81

Arquitectura y secuencia de desarrollo de *P. affinis*

Tabla 8: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes en plantas de *P. affinis* de dos años _____ 91

Tabla 9: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes de la unidad arquitectural en plantas de *P. affinis* _____ 94

Cuantificación del crecimiento de diferentes órdenes de ramificación de *P. affinis*

Tabla 10: Porcentaje de brotes con función de relevos (%BrRel) para cada orden de ramificación en plantas de dos años de *P. affinis* _____ 115

Tabla 11: Ecuaciones y coeficientes de determinación (R^2) de tres órdenes de brotes en *P. affinis* de dos años _____ 120

Tabla 12: Diámetros de brotes anuales para dos clases diamétricas de *P. affinis* _____ 122

Tabla 13: Cantidad de brotes anuales producidos en dos clases diamétricas de *P. affinis* _____ 124

Magnitudes dendrométricas en *P. alba* y *P. affinis*

Tabla 14: Correlaciones entre magnitudes dendrométricas en *P. alba* _____ 128

Tabla 15: Magnitudes dendrométricas y su incremento anual para cuatro poblaciones de *P. alba* _____ 129

Tabla 16: Porcentaje de plantas de *P. alba* de tres poblaciones con diferentes niveles de vitalidad de copa y sanidad de fuste _____ 130

Tabla 17: Correlaciones entre magnitudes dendrométricas en *P. affinis* _____ 131

Tabla 18: Magnitudes dendrométricas en *P. affinis* de diferentes edades _____ 132

Tabla 19: Porcentaje de plantas de *P. affinis* de tres poblaciones con diferentes niveles de vitalidad de copa y sanidad de fuste _____ 134

ABREVIATURAS

A1, eje embrionario	FR, frecuencia relativa
An, eje de orden n	G, brotes con geotropismo positivo
Ap, ápice	H, hoja
Br, brote anual	HC, brotes horizontales curvados
Braq, braquiblasto	H _f , altura de fuste
BrC, brote corto	Hip, hipocótilo
BrL, brote largo	Hm, horquilla maestra
BrM, brote medio	Hor, brotes horizontales
BrmL, brote muy largo	H _t , altura total del árbol
BrRel, brote relevo	IA, incremento anual
BrRelC, brote relevo corto	IAD, incremento anual en el diámetro
BrRelL, brote relevo largo	IAH _f , incremento anual en altura del fuste
BrRelM, brote relevo medio	IAH _t , incremento anual en altura total
BrRelmL, brote relevo muy largo	Inc, incremento
CI, clase diamétrica I	Inc%, incremento porcentual
CII, clase diamétrica II	LA, longitud acumulada del brote
cm, centímetro	LAn, longitud acumulada del relevo de orden n
Cot, cotiledones	LBr, longitud de brote
CR, clase diamétrica de renuevos	LEn, longitud de entrenudo
D, diámetro a la altura del cuello	m, metro
Dap, diámetro a la altura del pecho	mm, milímetro
DiamA _n , diámetro del brote de orden n	N, norte
E, este	Nu, nudo
Ea, eje articulado	An1-An5, órdenes de ramificación de 1-5
Ep, eje portador	O, oeste
Epi, epicótilo	Obli, broteoblicuo
ERep, estructura reproductiva	Pe, pecíolo
Es, espina	PinnAn, número de pinnas en brote de orden n
F, fuste	Pu, pulvino
FA, frecuencia absoluta	

P1, población de 1 año	Rt, reiteración total
P2, población de 2 años	Rtd, reiteración total diferida
P8, población de 8 años	S, sur
P16, población de 16 años	V, brote vertical
P25, población de más de 25 años	VC, brote vertical curvado
Rac, ramificación acrótona	X, ápice muerto
RelAn, relevo de orden n	Y, yema
Rd, reiteración diferida	1° H, primera hoja
Rp, reiteración parcial	

RESUMEN

La presente tesis doctoral describe la estructura y desarrollo de *Prosopis alba* y *Prosopis affinis* utilizando dos herramientas fundamentales en el estudio de los árboles: la arquitectura vegetal y la dendrometría. A partir de la arquitectura fue posible describir los rasgos botánicos más importantes desde el momento de la germinación, mientras que a partir de la dendrometría se recabaron los datos necesarios para establecer las dimensiones de los árboles en cada uno de los estadios y así establecer relaciones de crecimiento con fines descriptivos y predictivos.

Prosopis alba y *P. affinis* crecen según una secuencia ordenada de eventos gobernados de manera intrínseca, mientras que los factores externos a los que se encuentran expuestos modifican cuantitativamente algunos de estos patrones de crecimiento. El modelo arquitectural que mejor describe a estas especies es el de Champagnat, cuyas características son observadas con frecuencia en árboles de la familia de las Fabáceas. La descripción realizada en algarrobo blanco permite profundizar el conocimiento de esta especie, de la cual ya se contaban con algunos estudios en el país. En ñandubay, los resultados obtenidos constituyen un aporte al conocimiento de esta especie, de la cual se dispone de menos información, pero que posee gran potencial. Esto último evidenciado a partir del estudio comparativo de ambas especies. La variabilidad arquitectural encontrada en ambas permitirá además la elección de caracteres interesantes para planes de selección y mejoramiento.

El abordaje interdisciplinario del árbol permitió describir algunos de los complejos procesos que gobiernan su crecimiento y posibilitará la aplicación de herramientas de manejo con criterios más amplios que los ya conocidos. No obstante es necesario continuar trabajando en *P. alba* y *P. affinis* con el objeto de abarcar desde este enfoque integrado otros aspectos de interés forestal como son: la respuesta a la poda, mejora de la productividad, manejo de la sanidad y plagas, entre otros.

Palabras claves: ramificación; arquitectura vegetal; modelo arquitectural, magnitudes dendrométricas.

ABSTRACT

The present PhD thesis describes the structure and the development of *Prosopis alba* and *Prosopis affinis*, using two essential procedures in tree study: plant architecture and dendrometry. From architecture, it was possible to describe the most relevant botanical features from germination. Meanwhile, from dendrometry, the data needed to determine trees sizes in every stage were obtained to establish growth relations among descriptive and predictive purposes.

Prosopis alba and *P. affinis* grow following a ordered sequence of events, which are governed intrinsically; meanwhile external factors to which trees are exposed modify quantitatively some growth patterns. The architectural model that better describes these two species is the Champagnat's one, whose characteristics are often observed in trees of the Fabaceae family. The description carried out of *P. alba* leads to a deeper knowledge of this species, which was already the subject of some studies in our country. In regards to *P. affinis*, the obtained results constitute an important contribution to the knowledge of this species, about which little information was available, but with a great potential. This latter was evidenced from the comparative study between both species. Architectural variability found in both species will also allow the choice of interesting features for selection and improvement programs.

The interdisciplinary approach of the tree study allowed the description of some of the complex processes that govern tree growth and it will enable the application of management procedures with broader criteria than those already known. However, it is necessary to continue working with *P. alba* and *P. affinis* in order to approach, from an integrated focus, other aspects of forestry interest such as: the response to pruning, productivity improvement and plant health and pests management, among others.

Key words: branching; plant architecture; architectural model; dendrometric magnitudes.



I.-INTRODUCCIÓN

I.1.- Introducción general

El conocimiento del desarrollo arquitectural de los árboles provee un contexto para el entendimiento e interpretación de la morfogénesis de los mismos con aplicaciones en agronomía, forestación y manejo de poblaciones (de Reffye & Houllier, 1997) y permite una reconstrucción a posteriori del desarrollo de cada individuo, logrando clarificar la evolución cronológica de cada estructura analizada (Nicolini & Chanson, 1999). Se basa en la reconstrucción del desarrollo de una especie forestal a lo largo de su ontogenia por medio de observaciones secuenciales en estadios sucesivos diferentes (Heuret et al., 2006).

El estudio de la arquitectura vegetal ha sido aplicado en árboles frutales (Lauri et al., 2006; Normand et al., 2009), en especies ornamentales (Caraglio & Edelin, 1990), en especies melíferas y árboles destinados a la construcción doméstica (Interián-Ku et al., 2009). En especies con aptitud forestal se han realizado estudios arquitecturales en gimnospermas (Caraglio et al., 2007; Smith & Long, 1989; Lintunen, 2013; Sabatier et al., 2003; Drénou et al., 2013) y en angiospermas (Guérard et al., 2001; Lintunen, 2013). No obstante, se dispone de poca información de la arquitectura de la vida completa de árboles de Fabáceas (Oldeman, 1989) debido a las limitaciones intrínsecas y metodológicas de su estudio, fundamentalmente relacionadas con la longevidad de las especies, cantidad de individuos necesarios y características propias de los ejes que las componen (Heuret et al., 2006). En Argentina el estudio arquitectural ha estado centrado en especies forestales del bosque andino-patagónico (Puntieri et al., 2003, Puntieri & Ghirardi, 2010; Grosfeld, 2002) y se desconocen los modelos arquitecturales de la mayoría de las especies de árboles nativos, muchas de las cuales poseen gran valor económico y ecológico.

Muchas de las especies pertenecientes al género *Prosopis* poseen madera con propiedades excepcionales. Su atractivo color y vetas, su dureza y baja contracción volumétrica son equivalentes a otras maderas duras de calidad (Weldon, 1986; Felker et al.,



1994). Es por ello que los estudios estructurales en las especies de *Prosopis* resultan de una enorme relevancia para reorientar las prácticas silviculturales en estas especies (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos, 2003). A su vez, la descripción arquitectural de especies de este género resultará fundamental para interpretar aspectos productivos de las mismas dada la relación que existe entre la eficiencia y la producción de madera y la arquitectura de los árboles (Interián-Ku et al., 2009).

Prosopis alba y *P. affinis* son dos especies de gran importancia actual y potencial (Cline et al., 1986; Wightman & Felker, 1990; Patch & Felker, 1997a; Galera, 2000; Verga, 2000; Giménez et al., 1999; Taleisnik & Launestein, 2011; Coirini & Karlin, 2011; Bennadji, 2012). Este trabajo, centrado en la arquitectura vegetal y la dendrometría, es una contribución al entendimiento del crecimiento y estructura de ambas especies como forma de propiciar la conservación del recurso, colaborando así con la explotación sostenible del monte nativo.

I.2.- Fundamentación

I.2.1.- Importancia del estudio arquitectural

La arquitectura de los árboles es un determinante importante en el rendimiento, ya que define caracteres fundamentales como el crecimiento en altura, la capacidad de captura de la luz y la estabilidad mecánica (Aiba & Nakashizuka, 2009), entre otros. La arquitectura es una herramienta de diagnóstico visual y los técnicos forestales pueden, con esta herramienta, juzgar correctamente los caracteres deseables de los árboles (Drénou et al., 2013).

El reconocimiento, para varias especies forestales y frutales, de los patrones arquitecturales y la identificación de la secuencia de diferenciación de los ejes permitió: (a) analizar los cambios que ocurren en el plan estructural en distintas situaciones de competencia o distintas densidades de siembra (Whisler et al., 1986; Auclair et al., 2001); (b) tomar decisiones sobre manejo cultural del cultivo (poda, raleo, cortes, etc.) (Costes & Guédon, 1997; Sabatier et al., 1999 ; Caraglio et al., 2000; Leroy & Caraglio, 2003); (c)



desarrollar nuevas herramientas para el manejo y conservación de bosques nativos (Grosfeld, 2002); (d) simular el desarrollo de plantas bajo condiciones subóptimas de crecimiento (como ser baja fertilidad) o predecir respuestas poblacionales a diferentes factores bióticos o abióticos que modifican el desarrollo de los individuos (Nicolini et al., 2000); (e) determinar variaciones arquitecturales y genéticas útiles en planes de mejoramiento genético y selección (Barthélémy et al., 1999, Corradini et al., 2002; Sabatier et al., 2003, Aguirre & Fassbender, 2013); y (f) relacionar las estructuras elementales de construcción con sus características fisiológicas (de Reffye et al., 1993).

Sumado a lo anterior, la selección de árboles de especies nativas basada en caracteres cualitativos y su utilización en forestación, proporciona una excelente opción para la recuperación de áreas degradadas y la producción de madera, disminuyendo la presión sobre los bosques naturales, creando fuentes de ingreso y nuevas oportunidades de inversión (Aguirre & Fassbender, 2013).

I.2.2.- Relevancia del género *Prosopis* y de las especies seleccionadas

Prosopis es un género de árboles y arbustos de la familia Fabáceas (subfamilia Mimosoideae), nativo de las regiones áridas y semiáridas de América, África y Asia (Pasiiecznik, 2004), con un total de 31 especies Sudamericanas, de las cuales 11 son endémicas de Argentina (Burkart, 1976). La eco-región del Chaco en América del Sur constituye su principal centro de la biodiversidad (Burkart, 1976).

El nombre con que se conocen los *Prosopis* en diferentes lugares de América es “Algarrobo”; este término, que deriva del árabe “al carub”, que significa “el árbol” por antonomasia (Galera, 2000), fue llamado de esta manera por los españoles dado su parecido a la especie *Ceratonia siliqua* a la que llamaban así (Demaio et al., 2002; Tortorelli, 2009). Por otro lado, la palabra *Prosopis* proviene del griego antiguo y podría significar “hacia la abundancia” (pros = hacia y Opis = diosa de la abundancia y la agricultura) (Perry, 1988), aunque existen algunas dudas sobre su significado (Demaio et al., 2002).



En América del Sur la relación del hombre con las especies del género *Prosopis* se remonta a épocas precolombinas, constituyendo el principal alimento de humanos y de animales (Villagra, 2000). Así se cita a los Huarpes de Mendoza, para quienes los algarrobos eran tan importantes que las poblaciones se establecían en los lugares donde había rodales y cada tribu mantenía la propiedad sobre ese algarrobal (D'Antoni & Solbrig, 1977; Roig, 1993); o tribus de la Región Litoral, las cuales los utilizaban para el aprovisionamiento de leña (como fuente permanente de calor y luz) y para la adquisición de otros productos vegetales para satisfacer necesidades económicas y sociales (Brea et al., 2013).

Es conocida la importancia actual y potencial de las especies de algarrobo por sus notables características: (a) son plantas pioneras con alto potencial biológico para la diseminación y colonización; (b) se adaptan a climas áridos y semiáridos, a suelos salinos y degradados; (c) poseen capacidad de fijar nitrógeno del aire en simbiosis con bacterias; (d) desarrollan raíces profundas que les permiten tener cierta independencia de las precipitaciones, (e) evitan la competencia por agua con especies herbáceas, mejoran el balance hídrico del sistema y aportan nutrientes importados de las capas sub-superficiales; (f) son útiles como cortinas rompe-vientos; (g) producen leña y carbón de buena calidad, (h) su madera presenta excelentes características físicas y mecánicas para la construcción de muebles, aberturas, barriles de vino, parquets y carpintería rural, además de otros productos secundarios como postes, varillas, néctar y gomas (Cline et al., 1986; Wightman & Felker, 1990; Patch & Felker, 1997b; Galera, 2000; Verga, 2000; Giménez et al., 1999). Además, en función de sus características de crecimiento tienen potencial para ser usadas en la restauración de áreas degradadas y pueden catalizar el desarrollo de nuevos sistemas de producción en los ecosistemas áridos argentinos (Taleisnik & Launestein, 2011). Desde el punto de vista social y ecológico, las especies de este género constituyen un importante recurso alimentario y proveen de hábitat a un gran número de organismos (Mares et al., 1977, citado por Villagra, 2000).

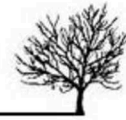
Prosopis alba es conocido en Argentina por el nombre de Algarrobo Blanco (Galera, 2000) y es el árbol por antonomasia para los pobladores del Chaco argentino (Prokopiuk et



al., 2000). Los quechuas lo llamaron tacu, que significa “el árbol” (Tortorelli, 2009) y los aborígenes guaraníes lo denominaron ibopé-morotí, que significa “árbol puesto en el camino para comer” (Roig, 1993).

Prosopis alba se localiza en zonas con temperaturas que van desde los 48 °C de máxima absoluta, hasta los -10 °C de mínima absoluta, y precipitaciones de 500 a 1200 mm, comportándose como freatófito en las zonas donde las lluvias varían entre 500 y 600 mm (Galera, 2000). En Argentina más del 60% de los muebles de algarrobo son elaborados con madera de *Prosopis alba*, siendo la especie de mayor importancia económica dentro del género (Giménez et al., 1998). La madera para estos usos proviene mayormente del monte nativo (Patch & Felker, 1997a), lo que ha conducido a un fuerte deterioro de este recurso. Además, la expansión de la frontera agrícola llevó al reemplazo de muchos montes por cultivos agrícolas (Ventín et al., 2006). Todos estos factores son concurrentes y determinan que actualmente el monte nativo se encuentre gravemente impedido de atender las necesidades del mercado de productos leñosos (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos, 2003). En la Argentina y países limítrofes se realizaron diferentes trabajos sobre especies de *Prosopis* como forma de defender este recurso natural (Galera, 2000; Galera & Arias, 2003; Verzino et al., 2003; Ventín et al., 2006; PROSOBO, 2007; De Souza, 2014). Los mismos incluyen prácticas de cultivo y de propagación, entre otras, con el claro objeto de revertir el agotamiento del recurso, posibilitando reponer plantales y establecer reservas genéticas (Ventín et al., 2006; PROSOBO, 2007).

Prosopis affinis se encuentra asociado muchas veces con *P. alba* distribuyéndose en Argentina en el norte de Córdoba, centro y sur de Santa Fe y Entre Ríos (Galera, 2000) y es conocido vulgarmente como Ñandubay. El nombre Ñandubay proviene probablemente de la lengua Guaraní, haciendo referencia a que los ñandúes se alimentan de sus frutos (Seelstrang, 1978); otros nombres comunes que recibe la especie son, Algarrobo-Pava, Algarrobilla, Espinillo, Algarrobillo, Espinillo Ñandubay y Algarrobo Ñandubay (Galera, 2000; Burkart, 1976).



El Ñandubay posee una madera que también tiene características físicas que le confieren aptitudes maderables para usos convencionales y no convencionales. Es una de las especies de *Prosopis* más importantes ya que su madera es de excelente calidad y durabilidad (Galera, 2000), con caracteres forestales deseables como lo son un fuste erecto y alto, muy apropiado para postes, vigas y maderas de construcción (Tortorelli, 2009). En Entre Ríos es considerado como un árbol ideal para combinar la ganadería con la producción silvícola (Burkart, 1952). También es muy usado como leña por el excelente calor que produce; su corteza tiene propiedades curtiembres (Roig, 1993). La floración es utilizada por apicultores en la producción de miel (Coirini & Karlin, 2011). Su tasa de crecimiento no es tan lenta como mucha gente cree (Burkart, 1952) y posee un gran potencial de domesticación y alto valor forestal considerándosela una especie arbórea multipropósito y promisoría (Bennadji, 2012), para la cual es necesario el conocimiento preciso de los límites morfológicos y biológicos si se desea aprovecharla adecuadamente (Palacios & Brizuela, 2005). Diversos trabajos señalan la importancia de esta especie como parte integrante del monte nativo (Sabattini et al., 2000; Menendez & La Rocca, 2007; Coirini & Karlin, 2011) pero existen escasas experiencias de reforestación con Ñandubay (Bennadji, 2012).

I.3.- Antecedentes

I.3.1.- Complejidad morfológica del género *Prosopis*

En Argentina, el género *Prosopis* ha sufrido un proceso adaptativo, mostrando diversas bioformas que dificultan muchas veces el análisis de las variaciones morfológicas (Villagra, 2000). Entre las especies de la Sección *Algarobia* en particular encontramos individuos con características intermedias que seguramente se deben a hibridaciones interespecíficas (Galera, 2000). Este fenómeno ha sido observado en diversos estudios dentro del género *Prosopis* (Verga, 2000; Verga et al., 2009; Verzino et al., 2003; Joseau et al., 2013); y debe agregarse a esto la variabilidad genética propia de cada especie (López et al., 2001) y la adaptación a diversas condiciones ambientales (Villagra, 2000) que dan por resultado diferentes ecotipos (Palacios & Brizuela, 2005).



Por otra parte la acción del hombre genera disturbios a nivel de especies que dificultan aún más el entendimiento de la variabilidad morfológica de las plantas. Los montes de algarrobo no han podido escapar de la destrucción producto de la tala indiscriminada, tal como ha ocurrido en las regiones fitogeográficas del Chaco, del Monte y del Espinal Argentino (Palacios & Brizuela, 2005). Los rodales de *Prosopis* han sido sometidos a una explotación con concepto minero (Giménez et al., 2009), de forma tal que el aprovechamiento ha consistido en la extracción de los mejores individuos, lo que ha llevado a la degradación de los bosques a diferentes niveles (Grulke et al., 2007).

Es posible que *P. alba* sea la especie de mayor variabilidad (Palacios & Brizuela, 2005). No obstante, existen caracteres estructurales que son comunes a los individuos de una misma especie (Barthélémy & Caraglio, 2007). El análisis arquitectural busca señalar esas características morfológicas compartidas por los ejemplares de una especie, más que examinar sus diferencias individuales (Grosfeld, 2002) y apunta a una comprensión global y dinámica del crecimiento de las plantas a través del análisis de los principales eventos morfológicos sucesivos que ocurren durante el desarrollo desde la germinación hasta la muerte (Caraglio et al., 2007).

I.3.2.- Morfología y crecimiento en plantas jóvenes y adultas de *Prosopis*

I.3.2.1.- En plantas jóvenes

El establecimiento de plántulas es una de las fases más críticas en la vida de una planta y se considera como punto de inicio para diversos estudios (De Steven, 1991). Las primeras descripciones de plántulas en el género *Prosopis* L. datan de 1937 y fueron realizadas por Arturo Burkart, quien realizó una breve referencia de algunas especies, entre ellas *P. algarrobilla* (hoy *P. affinis*); sus descripciones proveen interesantes observaciones fenológicas aunque no incluyen datos numéricos (Burghardt et al., 2000). Posteriormente otros trabajos sobre este género abordaron diversos aspectos de las etapas iniciales de desarrollo como son: estudios de germinación (Vega et al., 2005) y crecimiento de plántulas (Meloni et al., 2008); relaciones entre la dinámica de crecimiento de la parte aérea y radicular (Dalmaso et al., 1994) y descripción de caracteres morfológicos tales como la



forma y tamaño de los cotiledones, tamaño y número de pinnas y longitud de entrenudos (Burkart, 1976; Brizuela et al., 2000; 2007), entre otros. En plantas jóvenes de *P. alba* cultivadas en vivero se estudió la relación vástago-raíz (Morello, 1958) y Vilela et al. (1996, 1997) estudiaron, en diversos *Prosopis*, la plasticidad fenotípica que permitió a individuos provenientes de semillas del mismo árbol expresar las variables morfológicas en respuesta a condiciones no limitantes. Todos estos estudios han sido valiosos para conocer características de la especie en etapas tempranas; no obstante, no abordan el crecimiento integrado del eje principal y los sucesivos órdenes de ramificación en los primeros estadios de crecimiento.

La estructura de un árbol no es producto de procesos aleatorios y todas las características de porte, forma de copa y disposición de hojas y flores, ya están predefinidas en el embrión antes de la germinación de las semillas (Seitz, 1995), de forma tal que la vida de un árbol puede ser representada por la arquitectura como sucesivos puntos en el tiempo desde plántula y primeros brotes (Offermans, 1986). En las etapas iniciales se construyen los árboles potenciales, desde el establecimiento temprano de las plántulas hasta que exhiben la unidad arquitectural (Jiménez Rojas et al., 2002). La longitud, número de entrenudos y posición relativa de los brotes producidos por una planta de semilla son medidas de su vigor, que puede ser crucial para su éxito en un entorno competitivo (Harper, 1977) mientras que la información cuantitativa sobre el tamaño de las plántulas y la arquitectura en plantas jóvenes permite una mejor comprensión de la fase de establecimiento y la secuencia de desarrollo de los árboles en condiciones naturales (Raffaele et al., 1998). El conocimiento de la dinámica del crecimiento de plantines puede darnos una idea de la potencialidad de establecimiento de los mismos, sobre todo frente a condiciones limitantes (Dalmasso et al., 1994).

La caracterización y evaluación en estadios tempranos del desarrollo es de mucha utilidad en especies forestales, en las que la madurez se alcanza en años (Burghardt et al., 2000), permitiendo encontrar parámetros descriptivos confiables que posibilitan identificar caracteres deseables mediante un método económico y sencillo sin la necesidad de esperar a su madurez reproductiva (Burghardt et al., 2000). En árboles adultos es un reto poder



distinguir la estructura determinada genéticamente de los daños ambientales y la plasticidad fenotípica (Fisher, 1992).

I.3.2.2.- En árboles adultos

Para el género *Prosopis* hay antecedentes de estudios arquitecturales relacionados con variaciones estructurales producidas por el ambiente en *P. glandulosa* (Martínez & López-Portillo, 2003a) y con modificaciones del patrón de brotación a causa de herbivoría (Martínez et al., 2009). Para el caso de *P. alba* existen estudios preliminares sobre la forma de las plantas realizados por Moglia y colaboradores en la Estación Forestal Fernández (Santiago del Estero) (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos, 2003), mientras que para *P. affinis* no se ha registrado este tipo de información.

En ningún caso se han encontrado estudios sobre *Prosopis* spp. que consideren la planta como un todo, desde la germinación hasta su muerte, haciendo una aproximación global, detallada y dinámica al desarrollo como corresponde a un análisis arquitectural (Barthélémy et al., 1989, Barthélémy, 1991). Las Fabáceas pueden presentar árboles con arquitectura o bien muy compleja o bien en apariencia simple (Oldeman, 1989), existiendo una gran variedad de arquitecturas en esta familia (Hallé & Oldeman, 1970; Oldeman, 1989). Sin embargo, el patrón más observado consiste en ejes curvados de crecimiento definido que emiten brotes de características similares al brote portador sobre su curvatura, de manera que el árbol crece como una sumatoria de dichos brotes (Hallé & Oldeman, 1970; Oldeman, 1989).

En cuanto al crecimiento en diámetro, altura y las variables que de ellas se derivan es poca la información disponible, siendo éste el principal problema para lograr un manejo adecuado al iniciar un proyecto de forestación en las regiones aptas para el cultivo de algarrobos en el país (Palacios & Brizuela, 2005; Juárez de Galíndez et al., 2005). Diversos estudios correlacionan estas magnitudes en función de la edad de los árboles y en *Prosopis alba* específicamente, se realizaron análisis dendrométricos (Giménez et al., 1999; Giménez et al., 2001; Juárez de Galíndez et al., 2005); sin embargo, en general, son



escasos los antecedentes sobre estudios de crecimiento de especies leñosas nativas (Araujo et al., 2007), tal como ocurre con *P. affinis*.

I.3.3.- Características morfológicas utilizadas por la arquitectura vegetal

Los criterios morfológicos para la descripción y análisis de la arquitectura vegetal pueden ser agrupados de acuerdo a cuatro grandes grupos: (1) procesos de crecimiento, (2) procesos de ramificación, (3) diferenciación morfológica de ejes y (4) posición de las estructuras reproductivas (Barthélémy & Caraglio, 2007).

I.3.3.1.- Crecimiento

El crecimiento puede ser considerado de diversas formas según el tipo de órgano y/o el nivel de organización analizado (Barthélémy & Caraglio, 2007). En muchas especies el ápice de un brote puede cesar de crecer por aborto o por el desarrollo de otras estructuras (flores, inflorescencias, etc.) después de un período de funcionamiento; en estos casos el eje presenta crecimiento **determinado**; mientras que si el eje mantiene su meristema apical desarrollando estructuras vegetativas, el eje posee crecimiento **indeterminado** o indefinido (Bell, 1991). Cuando los ejes no tienen un marcado cese de la extensión tienen **crecimiento continuo**, a diferencia de ejes que poseen un marcado cese de su extensión y se describen como **crecimiento rítmico** (Hallé, 1978). Estas características describen el crecimiento en longitud de los ejes (Barthélémy & Caraglio, 2007).

I.3.3.2.- Proceso de ramificación

La mayoría de las plantas muestra una arquitectura compleja, constituida por varios ejes, los cuales derivan unos de otros; este proceso de carácter repetitivo se denomina **ramificación** (Barthélémy & Caraglio, 2007). En la descripción del sistema de ramificación se requiere una terminología e identificación precisa de las estructuras y es habitual utilizar números ordinales en secuencia para denominar cada uno de los ejes y



órdenes de ramificación (por ejemplo el tallo principal es nombrado como eje de orden 1 y los ejes que surgen de éste como ejes de orden 2 y así sucesivamente) (Barthélémy & Caraglio, 2007).

Una vez que el meristema lateral fue formado se puede desarrollar una rama simultáneamente con el alargamiento del brote portador, puede abortar sin desarrollar ninguna rama o puede permanecer en estado de reposo para formar la rama posteriormente. En el primer caso hablamos de una **ramificación inmediata**, mientras que en caso de que la ramificación se produzca luego de una fase de reposo se denomina **ramificación diferida** (Grosfeld, 2002). Estos patrones de ramificación fueron descritos antes por Hallé (1978) con los términos de **ramificación siléptica y proléptica** respectivamente.

Dependiendo del patrón de crecimiento indeterminado o determinado de un eje, su patrón de ramificación puede ser respectivamente **monopodial o simpodial**; en este último caso, después de la muerte, abscisión, aborto o transformación del ápice, pueden desarrollar una, dos o más ramas (Barthélémy & Caraglio, 2007).

La ramificación, además, puede ser clasificada como **continua**, cuando se desarrolla una rama en la axila de cada una de todas las hojas del eje portador; o **rítmica**, si las ramas están agrupadas en pisos o pseudo-verticilos regularmente espaciados (Grosfeld, 2002). En algunos casos, no existe una evidente distribución regular en niveles y la ramificación se llama por lo tanto **difusa** (Hallé, 1978).

Según la posición de las ramificaciones en un brote con crecimiento vertical la ramificación puede ser **acrótoma, mesótoma o basítoma**. De manera que, cuando los brotes más vigorosos crecen en la parte distal de las ramas es **acrótoma**, mientras que si crecen en la parte basal la ramificación es **basítoma** (Bell, 1991). En cambio, cuando el brote portador crece en posición horizontal a oblicua, las ramificaciones pueden posicionarse sobre la parte superior, lateral o inferior del mismo, recibiendo el nombre de **epitonía, anfitonía e hipotonía** respectivamente (Barthélémy & Caraglio, 2007).



I.3.3.3.- Diferenciación morfológica de ejes

La orientación general de un eje y la disposición espacial de sus hojas son de gran importancia en la estrategia de crecimiento de una planta (Barthélémy & Caraglio, 2007). Por lo que, en la definición de la diferenciación morfológica de los ejes se utilizan ambas características, determinando un "síndrome" que las abarca (Edelin, 1984). En consecuencia un eje es **ortótropo** cuando su orientación es vertical y las hojas se disponen en forma espiralada (lám. 1, fig. a); en contraste los ejes **plagiótropos** tienden a crecer horizontalmente y las hojas se ubican en dos filas (lám. 1, fig. b). Existe una tercera clase de ejes que se denominan **ortótropos dorsiventrales** (lám. 1, fig. c), donde los primordios foliares aparecen en espiral pero luego se producen torsiones en el pecíolo de las hojas que reposicionan las láminas en dos planos (Oldeman, 1986). La determinación de estas características suele ser compleja por la presencia de algunos ejes con características intermedias que podrían complicar su caracterización exacta (Barthélémy & Caraglio, 2007).

I.3.3.4.- Posición de las estructuras reproductivas

Los estudios de arquitectura históricamente se han centrado principalmente sobre la disposición de las ramificaciones vegetativas de la planta, mientras que para las estructuras reproductivas se considera solo el impacto que tienen sobre el crecimiento vegetal y la ramificación, según sea su posición **lateral o terminal** (Barthélémy & Caraglio, 2007).

I.3.4.- Descripción topológica de la planta y modelos de crecimiento

La topología de una planta corresponde a la posición relativa de las diferentes entidades estructurales, e implica tanto la jerarquía que se establece entre las entidades como las relaciones entre diferentes niveles de organización (Grosfeld, 2002). Teniendo en cuenta los diversos componentes de una planta, la topología de la misma se puede representar por tres relaciones estructurales básicas entre dichos componentes (Godin et al., 1997a): (1) relación entre niveles de organización (un brote anual está compuesto por



fitómeros, es decir, unidades de construcción repetidas y constituidas por un nudo, la hoja y la yema, acompañados del entrenudo distal, del entrenudo proximal o bien de una porción de cada entrenudo (Bell, 1991) (lám.1, fig. d); un eje está compuesto por brotes anuales sucesivos); (2) cada entidad o componente de la planta puede ser seguido o precedido de uno similar (un fitómero es seguido o precedido de uno equivalente, un brote anual es seguido o precedido de otro brote anual (lám.1, fig. e)); (3) en el proceso de ramificación el meristema de una yema axilar da origen a una entidad de la misma escala que aquella de la cual ha surgido (Godin & Caraglio, 1998); de esta manera, por ejemplo, un eje puede portar uno o más ejes laterales constituyendo la ramificación. Una vez establecidas las relaciones entre entidades estructurales sencillas, es posible realizar una descripción completa que refleje la organización multiescalar de la estructura de los vegetales. Esta representación se traduce en un código de tipificación que es la base para la construcción de “gráficos arborescentes multiescala” (MTG: multiscale tree graphs), los cuales muestran la organización jerárquica de las plantas respetando la modularidad y naturaleza de las estructuras (Godin et al., 1997a, 1997b).

La medición de las plantas debe hacerse conociendo las relaciones arquitecturales entre las distintas estructuras y siguiendo cuidadosamente una precisa y ordenada codificación de los datos (Guédon & Costes, 1997); de esta manera se logrará una descripción coherente y sin ambigüedades entre las distintas estructuras analizadas. El correcto análisis cuantitativo de las estructuras, la precisa ubicación jerárquica de dichos componentes y la incorporación de atributos de tipo cualitativo y cuantitativo permite obtener verdaderas bases de datos arquitecturales. Esta base de datos se va gestando a partir de la codificación de la topología asociada a distintos atributos de interés (longitud de entrenudo, diámetro de rama, ápice vivo o muerto, etc.) y para cada fecha analizada. Esto último posibilita encadenar la información morfológica y estructural estática a través de intervalos de tiempo sucesivos obteniéndose una representación continua y coherente del crecimiento (Godin et al., 1997a), lo que permite a posteriori identificar regularidades que no son directamente aparentes a partir de los datos aislados (Dabadie et al., 1988).



I.3.5.- Conceptos arquitecturales

I.3.5.1.- El modelo arquitectural

Para cada especie el patrón de crecimiento que determina las sucesivas fases en la construcción de una planta se llama modelo arquitectural (Hallé & Oldeman, 1970). Expresa la naturaleza y la secuencia de la actividad morfogénica endógena, y corresponde al programa de crecimiento fundamental a partir del cual se conforma toda la estructura de la planta (Barthélémy & Caraglio, 2007). Los modelos arquitecturales son útiles para predecir la forma que asume una planta en ausencia de fuerzas externas inusuales (Valladares & Niinemets, 2007). La identificación del modelo arquitectural de una especie se basa en la observación de las características morfológicas que describen los procesos de crecimiento, los procesos de ramificación, la diferenciación morfológica de ejes y la posición de las estructuras reproductivas (descritas en el ítem I.3.3).

A pesar de la gran diversidad de especies y de la enorme posibilidad de combinación de caracteres morfológicos para formar modelos, la totalidad de las plantas pueden ser agrupadas en un número limitado de modelos arquitecturales (Grosfeld, 2002). En la naturaleza existen solo 24 modelos arquitecturales identificados (Hallé, 1978). Estos modelos, desarrollados originalmente para la descripción de árboles, también han sido utilizados para la descripción de arbustos, trepadoras e hierbas (Barthélémy & Caraglio, 2007).

I.3.5.2.- La unidad arquitectural

El modelo arquitectural representa la estrategia de crecimiento básico de una planta, pero los caracteres utilizados en su identificación son demasiado generales para describir la arquitectura completa y precisa, de forma tal que para cualquier planta dada, la expresión específica de su modelo se ha llamado “unidad arquitectural” (Barthélémy & Caraglio, 2007). Dado que la planta construye su arquitectura como un sistema ramificado jerárquico, los ejes que la conforman pueden ser agrupados en categorías analizando su



posición en la estructura (su funcionalidad) y sus características morfológicas, anatómicas y fisiológicas propias (Barthélémy, 1991; Barthélémy & Caraglio, 2007), por lo que, la identificación de la unidad arquitectural de una especie necesita de una completa diagnosis de los aspectos morfológicos y funcionales de todas las categorías de ejes que se pueden reconocer morfológicamente (Grosfeld, 2002). Esta diagnosis permite describir en detalle los diferentes ejes presentes en una especie (Vester, 2002), cualquiera sea su complejidad. Las diferencias entre unidades arquitecturales se pueden encontrar a nivel del número de categorías, de su funcionalidad, de las características morfológicas que presentan o de su posición relativa en la estructura (Barthélémy & Caraglio, 2007).

I.3.5.3.- La reiteración

La reiteración es el proceso morfogenético endógeno a partir del cual el organismo duplica parcial o totalmente su unidad arquitectural, dando origen a un complejo reiterado (Oldeman, 1972); cuando se produce un cambio en una parte del árbol, por ejemplo en una rama, pueden repetirse los detalles del modelo dando lugar a una reiteración “parcial” (Bell, 1991) (lám. 1, fig. f). Por otra parte, cuando se repite toda la secuencia de categorías de ejes la reiteración es “total” (lám. 1, fig. f), como ocurre con las ramas maestras, en los casos en que dan origen a una estructura similar a la del fuste que las sustenta (Drénou, 2006).

El proceso de reiteración puede ocurrir de forma automática durante el desarrollo de la planta después de un umbral definido de diferenciación tal como ocurre durante la construcción de las copas de los árboles (Barthélémy & Caraglio, 2007), proceso que se conoce como reiteración “automática” (Edelin, 1984) o reiteración “secuencial” (Nicolini, 1997) (lám. 1, fig. g). La reiteración puede surgir también como respuesta a un daño, estrés ambiental o condiciones subóptimas de crecimiento (Hallé, 1978), lo cual involucra la puesta en actividad de meristemas en reposo que normalmente no participan de la expresión del modelo (Oldeman, 1989). Este tipo de reiteración se conoce como “reiteración traumática”. También puede producirse en respuesta a una mayor disponibilidad de recursos (reiteración “adaptativa”) (Hallé, 1978). Diversos autores han realizado descripciones más detalladas de los diferentes tipos de reiteraciones (Oldeman, 1974; Hallé,



1978; Barthélémy et al., 1989, 1991; Vester, 1997), siendo el resultado de la misma, en síntesis, una copa mucho más grande y compleja que asegura además el reemplazo en los casos en que sean dañadas partes de la misma (Vester, 2002).

I.4.- Objetivos

I.4.1.- Objetivo General

Caracterizar los patrones estructurales y la dinámica de crecimiento y ramificación de *P. alba* y *P. affinis*.

I.4.2.- Objetivos específicos

- ✓ Determinar los patrones de crecimiento y la estructura de la producción anual a diferentes estadios a partir de las variables: longitud y diámetro de brotes anuales, cantidad de brotes producidos, número de órdenes de ramificación.
- ✓ Caracterizar la arquitectura y secuencia de desarrollo de *P. alba* y *P. affinis*, determinando la unidad arquitectural.
 - ✓ Analizar variables de crecimiento que permitan cuantificar parámetros productivos en las unidades arquitecturales.
- ✓ Determinar si las variaciones estructurales de la arquitectura intra e interespecíficas se correlacionan con las variaciones en sus magnitudes dendrométricas.
 - ✓ Analizar la utilidad de las características morfológico-arquitecturales como criterio de selección temprana para forestaciones con estas especies.



I.5.- Hipótesis

Las características arquitecturales y magnitudes dendrométricas permiten una diferenciación clara de las características forestales de especies afines y pueden ser incorporadas eficientemente como herramientas en programas de selección.

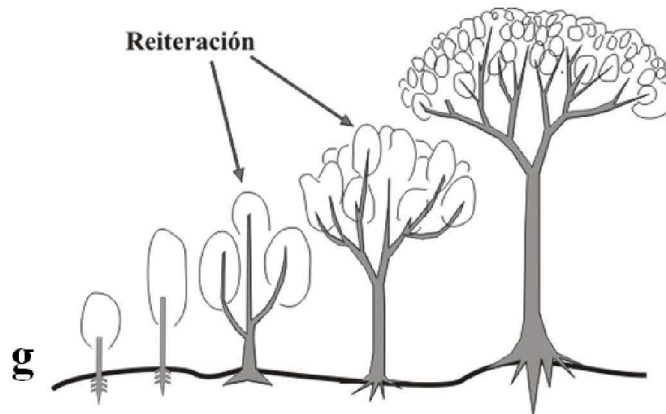
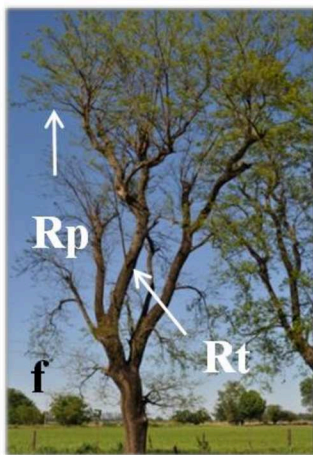
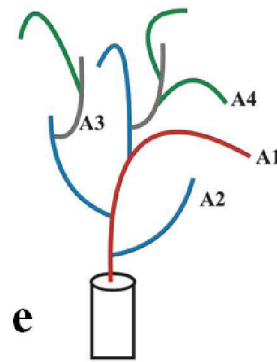
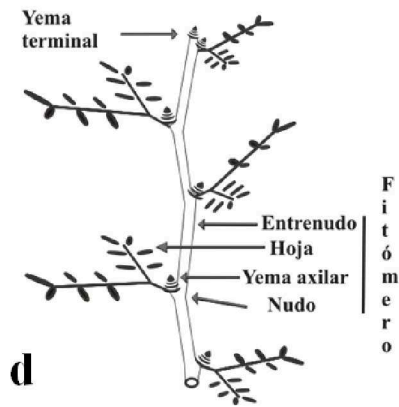


Lámina 1: Conceptos arquitecturales y morfológicos. a, brote ortótropo; b, brote plagiótropo; c, brote dorsiventral; d, sucesión de fitómeros formando un brote anual; e, brotes anuales en orden topológico de aparición; f, reiteración parcial y total; g, reiteración automática como proceso natural de la construcción de las copas de los árboles. Referencias: Rp, reiteración parcial; Rt, reiteración total; A1, eje principal; A2-A4, ejes de orden sucesivo.



II.-MATERIALES Y MÉTODOS

II.1.- Material vegetal y condiciones de cultivo o crecimiento

La vida de un árbol es representada por el enfoque arquitectural como sucesivos puntos en el tiempo que conforman una secuencia completa: plántula, primeros brotes, floración, máxima expansión de la copa y senescencia (Offermans, 1986).

El estudio de los árboles presenta limitaciones intrínsecas y metodológicas fundamentalmente relacionadas con la longevidad de las especies, cantidad de individuos necesarios y cantidad de categorías de ejes bajo estudio (Heuret et al., 2006). Las observaciones para el seguimiento continuo de un árbol requieren de mucho tiempo, por lo que deben tomarse individuos que coexisten en diferentes fases de desarrollo para poder describirlos (Oldeman, 1989). Por tal razón, para el estudio arquitectural de *P. alba* y *P. affinis* se trabajó con árboles en diversas etapas de desarrollo, abarcando desde el momento de germinación hasta ejemplares adultos; para las mediciones de *P. alba* se utilizaron en total 140 individuos, mientras que para *P. affinis* se observaron 98 árboles; la diferencia entre el número de individuos analizados por especie radica en que éstos fueron los máximos encontrados con características deseables para el estudio arquitectural, las cuales se describen más abajo.

Se trabajó con poblaciones de *P. alba* de edad conocida obtenidas desde la germinación y con plantaciones de 8 y 16 años. Los ejemplares adultos provienen del monte nativo y se les estimó la edad a partir del diámetro a la altura del pecho (dap) según la fórmula propuesta por Giménez et al. (2001). Para los estudios en *P. affinis* también se trabajó con una población de edad conocida obtenida desde la germinación; para el análisis de árboles adultos se recurrió a rodales del monte nativo por no contarse con plantaciones de edad conocida. Las poblaciones de *P. alba* se localizaron en los departamentos Las Colonias y Castellanos de la provincia de Santa Fe y en el departamento Capital de la provincia de Santiago del Estero; los rodales de *P. affinis* se ubicaron en el departamento Las Colonias (Santa Fe) y Gualeguaychú (Entre Ríos) (lámina 2, fig. a).



Para la selección de los individuos adultos de ambas especies utilizados en este trabajo, los que se marcaron con chapas numeradas para su correcta identificación y seguimiento, se consideraron las siguientes características: fuste sin defectos, árbol dominante, copa simétrica y sano (Giménez et al. 1998; 1999; 2001; Juárez de Galíndez et al. 2005). Esta selección se relaciona con la necesidad, en análisis arquitecturales, de utilizar árboles que crezcan en condiciones óptimas, libres de restricciones ambientales, de forma que expresen todo su potencial morfogénico (Hallé, 1978).

II.1.1.- Plantas obtenidas desde la germinación de *P. alba* y *P. affinis*

Las semillas utilizadas provinieron de árboles seleccionados por el Programa Social de Bosques (ProSoBo) en la cuña Boscosa Santafesina. Las mismas fueron sembradas en macetas rellenas con mezcla de tierra fértil y arena en partes iguales. Como tratamiento previo, se realizó la escarificación con agua a 70 °C y se mantuvieron en imbibición durante 24 horas, sembrándose las luego en macetas individuales. Se trabajó con 40 individuos de cada especie. Las plantas se colocaron en sala de crecimiento siguiendo un diseño completamente aleatorizado (lámina 2, fig. b) con temperaturas de 26/20 °C (día/noche) y un fotoperíodo de 13 hs. La posibilidad de realizar observaciones bajo condiciones controladas de luz, temperatura, adecuada disponibilidad de agua y nutrientes permitió a las plantas manifestar todo su potencial de crecimiento. Los ejemplares se mantuvieron en estas condiciones durante 1 año.

II.1.2.- Plantación de hasta 2 años de edad de *P. alba* y *P. affinis*

Finalizado el primer año de análisis, ambas poblaciones fueron trasplantadas al terreno definitivo, en la localidad de Humboldt, Departamento Las Colonias, Provincia de Santa Fe, (31°24'03.2'' latitud sur, 061°03'48'' longitud oeste; lámina 2, fig. c y d). Para el estudio del crecimiento del segundo año se utilizaron 40 plantas por especie. El marco de plantación fue de 3x3 m, en un suelo argiudol típico, serie Humboldt. Las prácticas culturales fueron riego, desmalezado y control de insectos. La distribución de las plantas se realizó de manera completamente aleatorizada y cada una fue identificada con su número.



El trasplante se realizó una vez finalizado el período de heladas, lo cual evitó la muerte de ápices a causa de bajas temperaturas, favoreciendo la continuidad del crecimiento de los brotes anuales.

II.1.3.- *Prosopis alba* de 8 años de edad (P8)

Se trabajó con 20 árboles pertenecientes a una plantación ubicada en la localidad de Raquel ($30^{\circ} 47' 11.7''$ latitud sur, $61^{\circ} 30' 26.4''$ longitud oeste), Departamento Castellanos, provincia de Santa Fe, Argentina (lámina 2, fig. e). Durante el crecimiento del rodal se realizaron las prácticas de poda necesarias para conducir los árboles con un solo fuste, tutorado para lograr el porte recto, desmalezado y control de plagas. El clima de la región oeste del área del Espinal se define como subhúmedo-seco, templado, con posible falta de agua y promedios de lluvia que se encuentran dentro de los 800 mm (Wasenius et al., 2004). Los suelos son complejos con predominio de las series Castellanos y Lehmann (Paparotti & Gvozdenovich, 2015).

II.1.4.- *Prosopis alba* de 16 años de edad (P16)

Estos árboles corresponden a una plantación de *P. alba* perteneciente a la estación Experimental del INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) situada en la localidad de Santa María, Departamento Capital, provincia de Santiago del Estero, Argentina ($27^{\circ} 57' 58''$ latitud sur y $64^{\circ} 13' 01''$ longitud oeste) (lámina 3, fig. a). Esta plantación se encuentra dentro del área de riego del Río Dulce y posee una superficie de 5600 m^2 ; el distanciamiento entre plantas es de 5 m y entre filas de 8 m, y fue plantada en febrero del año 1992 con fines experimentales. La plantación fue instalada de manera consociada con alfalfa (*Medicago sativa*); al tercer y quinto años se realizaron labores de rastreado para control de malezas y la primera poda fue a los 5 años.

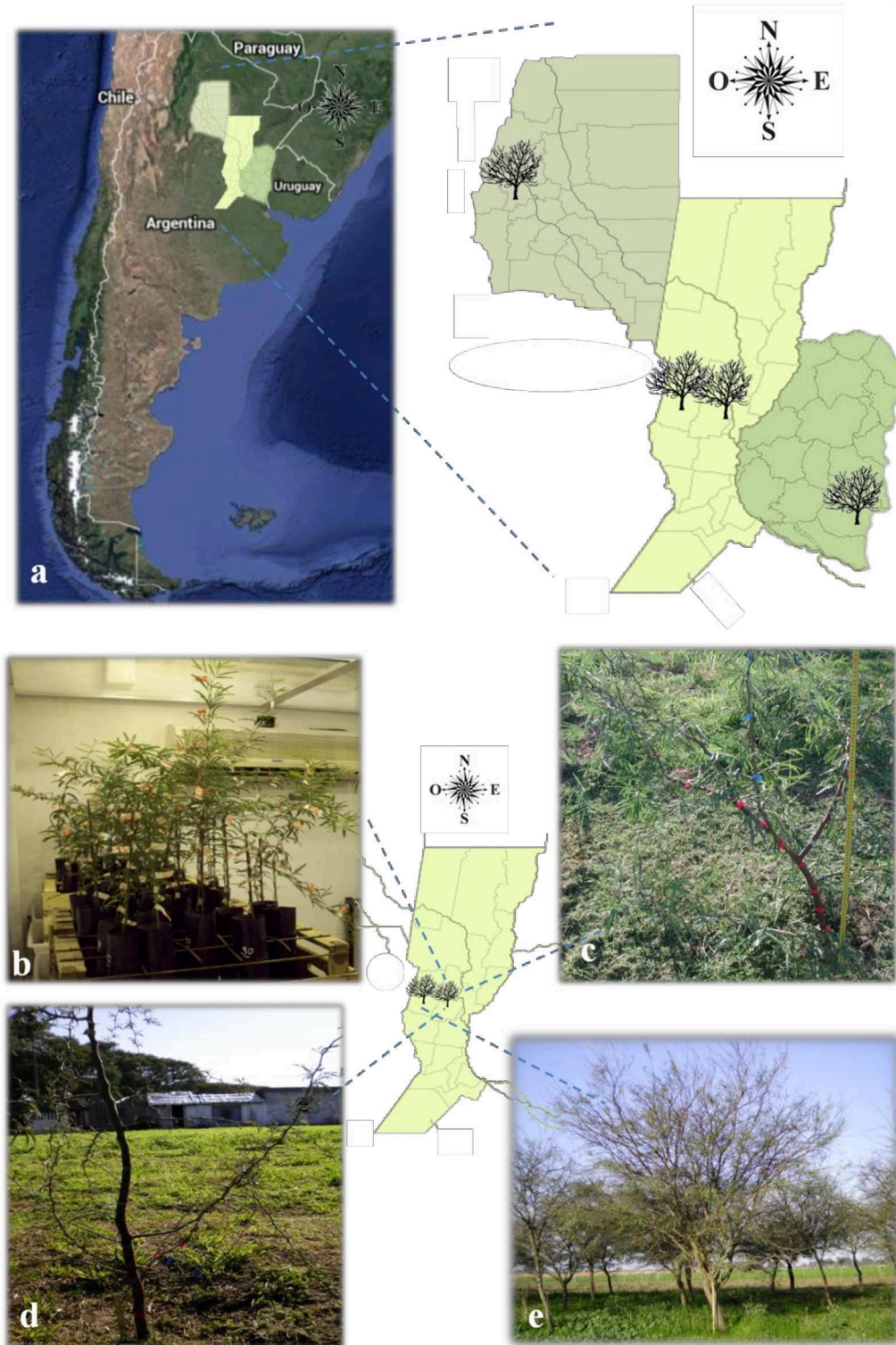


Lámina 2: Sitios de muestreo de poblaciones de *P. alba* y *P. affinis*. a, localización de las poblaciones en tres provincias Argentinas; b, *P. alba* en sala de crecimiento, Facultad de Ciencias Agrarias de Esperanza; c, *P. alba* de dos años a campo, las cintas de colores corresponden a la marcación de diferentes órdenes de ramificación; d, *P. affinis* de dos años a campo; e, plantación de *P. alba* de 8 años de edad.



De esta población se seleccionaron 14 individuos. La región posee una temperatura media anual de 20 °C y una precipitación media anual de 636 mm (Saavedra, 2004). El suelo se caracteriza por una alta fertilidad potencial pero limitada por la aridez del clima (Lorenz, 1995).

II.1.5.- *Prosopis alba* de más de 25 años de edad (P25)

Se trabajó con 26 árboles ubicados en la zona rural de la localidad de Humboldt (31° 21'05.8'' latitud sur, 61° 08'36.9'' longitud oeste), Departamento Las Colonias, provincia de Santa Fe, Argentina (lámina 3, fig. b); estos árboles pertenecen a relictos de monte nativo del Espinal periestépico, caracterizados por su vegetación de tipo xerófilo con predominio de especies del género *Prosopis* (Cabrera, 1976). El clima de la región Este del área del Espinal es subhúmedo – húmedo, templado, con poca deficiencia de agua y con promedios que oscilan los 1000 mm anuales (Wasenius et al., 2004); los suelos predominantes en el Departamento corresponden a Argiudoles típicos o ácuicos (Carrizo et al., 2011).

II.1.6.- *Prosopis affinis* jóvenes y adultos

Los ejemplares estudiados pertenecen a dos rodales naturales ubicados en la zona suburbana de la ciudad de Gualeguaychú, Departamento Gualeguaychú, provincia de Entre Ríos; el rodal A (lámina 4, fig. c) se encuentra ubicado a 33° 03' 17.4'' latitud sur, 058° 32' 35.6'' longitud oeste y el rodal B (lámina 4, fig. d) se ubica a 33° 03' 19.9'' latitud sur, 058° 32' 46.4'' longitud oeste. Los individuos adultos utilizados para mediciones arquitecturales fueron 18, mientras que para el relevamiento de valores dendrométricos se utilizaron 40 árboles de menos de 10 cm de dap y 70 árboles de más de 10 cm de dap, entre ambos rodales. El clima de la región corresponde al Templado Húmedo de Llanura, con valores de temperaturas típicos de los climas Templados y cuyas precipitaciones alcanzaron entre los años 2001-2012 un promedio anual de 1.285 mm, con el máximo mensual en marzo (205 mm) y el mínimo en julio (48 mm); la mayor incidencia de heladas para Gualeguaychú se da entre los meses de mayo a septiembre, con la mayor ocurrencia en

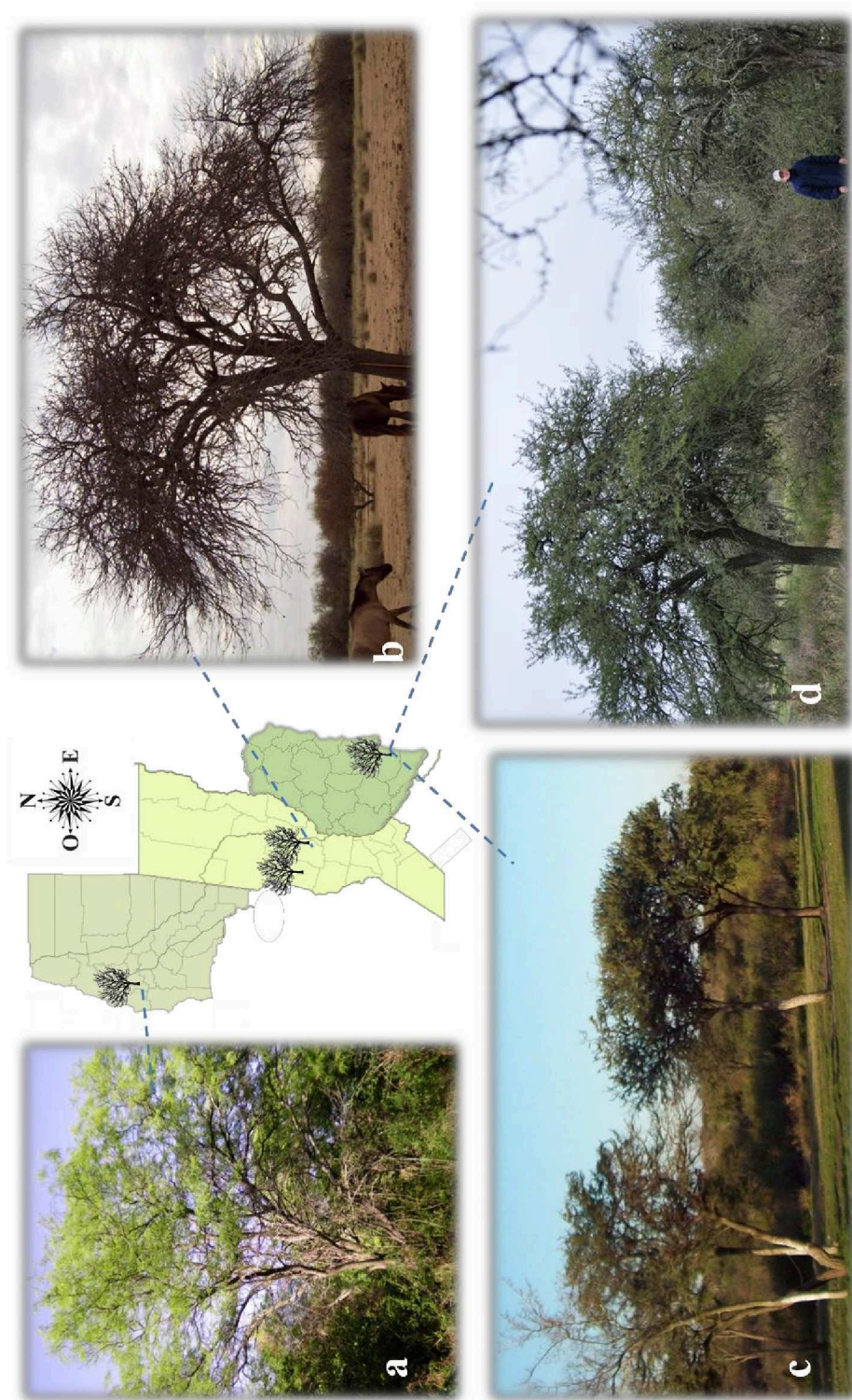


Lámina 3: Sitios de muestreo de poblaciones de *P. alba* y *P. affinis*. a, rodal de *P. alba* de 16 años; b, árboles de *P. alba* de más de 25 años; c, árboles de *P. affinis* pertenecientes al rodal A; d, árboles de *P. affinis* pertenecientes al rodal B.



julio (Paparotti & Gvozdenovich, 2015). El paisaje presenta una planicie suavemente ondulada con suelos bien drenados y profundos, predominando los Vertisoles y Argiudoles vérticos o ácuicos, con epipedón mólico y grueso horizonte argílico por debajo (Paparotti & Gvozdenovich, 2015).

En los rodales naturales se observaron individuos con características intermedias entre ambas especies o bien de otras especies de *Prosopis*, los cuales fueron identificados como híbridos, por lo que no se tuvieron en cuenta en el análisis arquitectural y dendrométrico.

II.2- Caracteres analizados para cada nivel de observación

La estructura de cada planta fue descrita a 4 niveles de organización (a) fitómero, (b) brote, (c) eje articulado y (d) árbol. Para cada uno de ellos se observaron y registraron diferentes caracteres morfológicos, arquitecturales y dendrométricos según el detalle que se presenta a continuación.

A nivel de **fitómero** se determinó: la longitud del entrenudo, cantidad de pinnas por hoja, posición de la hoja (a fin de determinar la filotaxis a nivel de brote), el desarrollo de la yema axilar (sin desarrollo, brote vegetativo o estructura reproductiva) y la inclinación de brotes.

Con respecto a los **brotes** se registró: la longitud total, el diámetro en la base, el grado de inclinación, el número de nudos, la presencia de profilos, la supervivencia del meristema apical, el tipo de crecimiento (definido o indefinido), el orden de ramificación del brote y tipos de producción axilar (braquiblastos, brotes de entrenudos largos, yemas y estructuras reproductivas). Los brotes que presentaron mayor vigor de crecimiento fueron identificados como **brotes relevo** (BrRel); en las Fabáceas los brotes relevo se caracterizan por desarrollarse sobre un eje curvado, permitiendo su crecimiento en altura por adición de nuevos brotes (Oldeman, 1989).



En los **ejes articulados**, es decir, ejes constituidos por porciones de brotes lignificados, unidos entre sí y con capacidad de ramificarse en nuevos ejes articulados, se realizaron observaciones de (1) procesos de crecimiento, (2) procesos de ramificación, (3) diferenciación morfológica, y (4) presencia y posición de estructuras reproductivas.

A nivel del **árbol**, los caracteres registrados fueron: la altura total, el diámetro en la base, el diámetro a 1,30 m (dap), los radios de copa, la altura a la primera ramificación importante, la rectitud de fuste, la sanidad, la forma general de la copa y posición sociológica (dominado, dominante o codominante). Para un detalle de cómo se realizaron las mediciones y registros de estos parámetros consultar el ítem II.6. También se analizó la presencia de reiteración y su tipo (traumática o adaptativa, total o parcial, inmediata o diferida).

II.3.- Unidades de medición en función de la edad de los individuos

En **P. alba** y **P. affinis** obtenidas de semilla se midieron mensualmente y durante el primer año de crecimiento, el eje principal y todos los brotes correspondientes a cada orden de ramificación producido. Los datos se volcaron a planillas respetando la organización jerárquica de las plantas, siguiendo la metodología propuesta por Godin et al. (1997a, 1997b). De esta forma se describió, desde el momento de germinación, el crecimiento del eje embrionario y los sucesivos órdenes de ramificación manteniendo las relaciones topológicas existentes entre las distintas estructuras (lámina 4, fig. a).

Para **P. alba** y **P. affinis de 2 años**, se examinó mensualmente con el mayor nivel de detalle (nivel de fitómero) el crecimiento de los relevos, mientras que para el resto de las ramas que no tuvo esa función se dejó indicada su presencia y posición sobre su eje portador. De esta manera se pudieron describir plantas con una estructura relativamente compleja de forma precisa y siguiendo una ordenada codificación de los datos de crecimiento (lám. 4, fig. a).



En los ejemplares de **P. alba** de **8, 16 y más de 25 años**, y en los ejemplares de **P. affinis jóvenes y adultos** utilizados para este estudio se eligieron, de cada uno, cuatro brotes, ubicados a una altura media del árbol (lám. 4, fig. b) y orientados cada uno hacia un punto cardinal (este, oeste, norte y sur) (lám. 4, fig. c). La evaluación se realizó mediante un estudio no destructivo (Sánchez et al., 2004). Cada uno de los brotes fue originado en la estación de crecimiento anterior al período de reposo invernal. La medición del crecimiento primario de cada brote se realizó al final del alargamiento, luego de la detención de la actividad meristemática (medición estática). Mediante este método se reporta la longitud alcanzada y el número de entrenudos producidos por el meristema apical a un tiempo dado que, en la mayoría de las especies nativas de zonas templadas, coincide con la estación favorable de crecimiento (Guédon & Costes, 1997). En árboles adultos, debido a que se desconoce el orden de ramificación de los brotes anuales seleccionados, se le asignó el orden An1 al brote elegido; al año siguiente se realizó una nueva medición, asignándosele a cada brote el orden correspondiente a cada brote producido por el anterior (An2 a los brotes portados por An1; An3 a los portados por An2, etc.) (lám. 4, fig. d). En los brotes An1 se comparó estadísticamente su longitud, número de nudos y diámetro, de manera que el inicio del estudio se realizó con brotes similares entre sí. Para los brotes producidos por An1 se registró la longitud y número de entrenudos, diámetro de la base del brote y la producción axilar de cada nudo, dejando constancia respecto de la evolución de las yemas axilares: yemas sin desarrollar, desarrolladas en estructuras florales, braquiblastos o brotes de entrenudos largos.

En todos los casos donde fue necesario el registro de la posición de alguna estructura, el registro y la numeración se realizó desde la base de la estructura portadora al ápice.

II.4.- Detalle de las características estructurales registradas en función de la edad de las plantas

A continuación se detalla para cada unidad de medición la información registrada.



II.4.1.- *Prosopis alba* y *P. affinis* de 1 año:

- ✓ Diámetro en la base de cada brote (diamA_n), siendo n el orden de ramificación.
- ✓ Número de nudos del eje principal y de los brotes.
- ✓ Longitud de entrenudos (LEn) y longitud de brotes (LBr).
- ✓ Número de pinnas y presencia o ausencia de hojas, se calculó la moda del número de pinnas y se la correlacionó con el número de nudo sobre el que aparece dicha hoja. La presencia-ausencia de hoja en el nudo se utilizó para calcular la supervivencia de la misma, la cual se expresó como porcentaje.
- ✓ Filotaxis: para su descripción se consideraron arbitrariamente 12 posibles posiciones sobre el tallo (lám. 5, fig. a).
- ✓ Ápices vivos o muertos.
- ✓ Inclinación del eje principal: para su medición se adjudicó a cada fitómero del eje A1 un valor en grados en un rango de 90° a 180° (90° : nudo ubicado sobre una porción del eje totalmente vertical; 180° : nudo ubicado sobre una porción del eje totalmente horizontal) (lám. 5, fig. b).
- ✓ Orden de brotes producidos: al eje originado a partir de la plúmula del embrión se lo denominó A1, los brotes producidos por éste A2 y así sucesivamente.

II.4.2.- *Prosopis alba* y *P. affinis* de 2 años:

- ✓ Diámetro en la base de cada brote (diamA_n), siendo n el orden de ramificación.
- ✓ Brotes relevo: se identificaron y diferenciaron de los brotes que no tuvieron esa función (lám. 4, fig. a). Esto último permitió seguir la línea de crecimiento del brote portador a partir de una rama derivada de una de las yemas axilares (Barthélémy et al., 1999; Interián-Ku et al., 2009). Para cada uno de ellos se registró: número de nudos, longitud de entrenudos (LEn), longitud del brote relevo, filotaxis (lám. 5, fig. a), número de pinnas por hoja y por nudo, la presencia o ausencia de hoja. Además, se establecieron clases para los relevos según longitud: relevos cortos (BrRelC), relevos medios (BrRelM), relevos largos (BrRelL) y relevos muy largos (BrRelmL).



- ✓ Ápices vivos o muertos.
- ✓ Orientación de crecimiento de ejes vegetativos: se describieron según la siguiente clasificación: verticales (V), verticales curvados (Vc), horizontales (Hor), horizontales curvados (Hc), oblicuos (Obli) y con geotropismo positivo (G), los cuales se ubican sobre un eje portador (Ep) (lám. 5, fig. c).
- ✓ Orden de brotes producidos: al eje originado a partir de la plúmula del embrión se lo denominó A1, a los brotes producidos por éste A2 y así sucesivamente.

II.4.3.- *Prosopis alba* de 8, 16 y más de 25 años de edad; *P. affinis* jóvenes y adultos, para cada una las ramas marcadas en función de su ubicación en la copa:

- ✓ Diámetro en la base de cada brote ($diamA_n$), siendo n el orden de ramificación.
- ✓ Número de nudos por brote.
- ✓ Longitud de entrenudos (LEn) y longitud de Brotes (LBr).
- ✓ Filotaxis (lám. 5, fig. a), número de pinnas, hoja presente o ausente.
- ✓ Ápices vivos o muertos.
- ✓ Orden de brotes producidos: en virtud de que se desconoce su jerarquía (orden de ramificación) y su edad fisiológica se denominó An1 al brote elegido en primer término, An2 al brote portado por el anterior, etc. (lám. 4, fig. d).

II.5.- Producción de las yemas axilares

En virtud de que cada hoja presenta en posición axilar una yema o una entidad botánica producto de su desarrollo (Bell, 1991), se describieron los siguientes tipos de producción axilar para la descripción de ambas especies:

(1) yema sin desarrollar; (2) braquiblasto (Braq) (brotes de entrenudos muy cortos y por lo tanto, con las hojas muy próximas entre sí, que portan frecuentemente estructuras reproductivas (Martínez, 1975; Burkart, 1979) (lám. 5, fig. d); (3) estructuras reproductivas (ERep) (lám. 5, fig. d); (4) brotes de entrenudos largos, los cuales se clasificaron según la cantidad de nudos.



Los brotes de entrenudos largos se agruparon según la cantidad de nudos por brote: brotes cortos (BrC), brotes medios (BrM), brotes largos (BrL) y brotes muy largos (BrmL) (lám. 5, fig. e). Estas longitudes de brote se establecieron de la siguiente manera: se contabilizó el número de nudos del brote más largo, se le restó el número de nudos del brote más corto y el resultado de esta resta fue dividido por cuatro (por ser cuatro las clases preestablecidas). De esta manera se pudo agrupar a los brotes que presentaron una determinada cantidad de nudos dentro de un rango. Con el mismo criterio también se establecieron longitudes para los relevos: relevos cortos (BrRelC), relevos medios (BrRelM), relevos largos (BrRelL) y relevos muy largos (BrRelmL).

El tratamiento estadístico de los datos arquitecturales se realizó mediante el programa InfoStat® (Di Renzo et al., 2008); para la comparación de medias de las magnitudes de los brotes se utilizó el test de Tukey con 5% de significancia. Para establecer las relaciones entre el diámetro, longitud y número de nudos de los brotes se utilizaron funciones de regresiones lineares entre las variables.

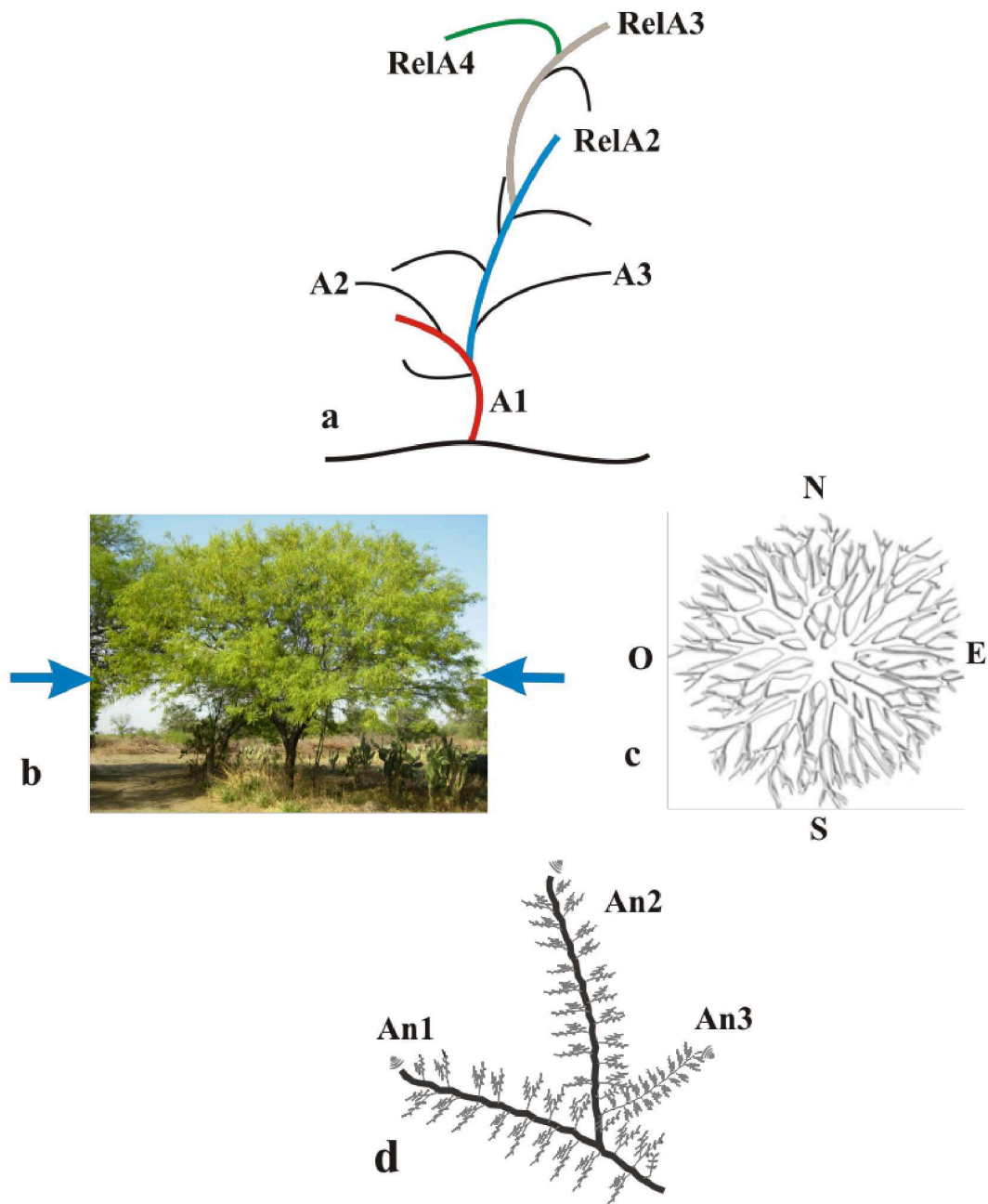


Lámina 4: Codificación de ejes y posición en la copa. a, relaciones topológicas entre los ejes ;b, posición de brotes seleccionados en plantas adultas; c, orientación de los brotes seleccionados en plantas adultas; d, brote anual con producción axilar de nuevos brotes. Referencias: A1, eje embrionario; A2, brote de orden 1; A3, brote de orden 2; An1,orden de ramificación de un brote anual; An2, brote producido por el brote de orden An1; An3, brote producido por el brote de orden An2; RelA2, brote relevo de orden 1; RelA3, brote relevo de orden 2; RelA4, brote relevo de orden 3.

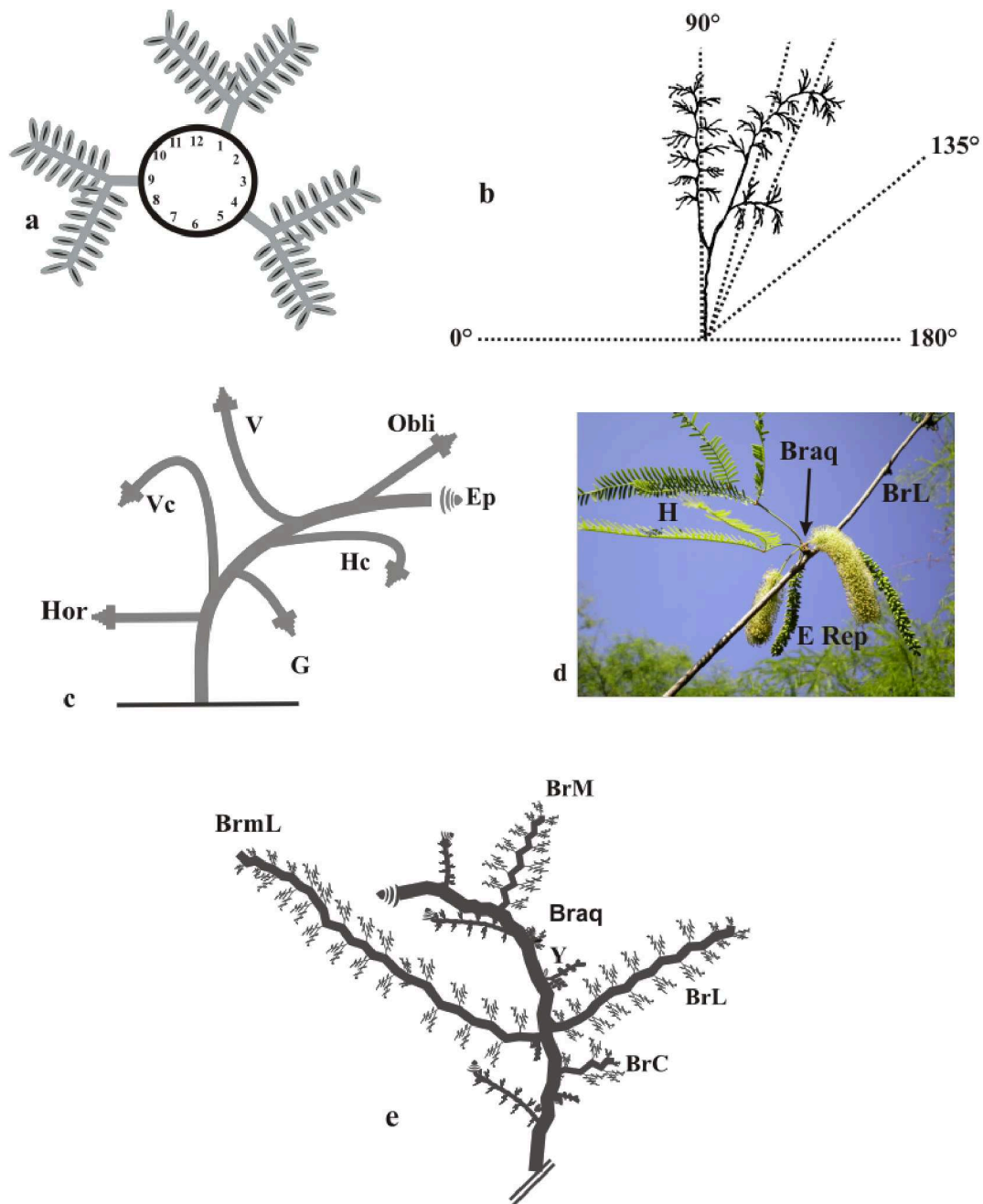


Lámina 5: Metodología para el análisis del eje principal, brotes y hojas. a, posiciones consideradas para el estudio de la filotaxis; b, forma de medición del grado de inclinación de ejes en planta de 1 año; c, orientación de crecimiento de ejes vegetativos; d, detalle de braquiblasto y posición de las estructuras reproductivas; e, diferentes longitudes de brotes. Referencias: Braq, braquiblasto; BrC, brotes cortos; BrL, brotes largos; BrM, brotes medios; BrmL, brotes muy largos; Ep, eje portador; ERep, estructura reproductiva; G, geotropismo positivo; H, hojas; Hc, horizontal curvado; Hor, horizontal; Obli, oblicuo; V, vertical; Vc, vertical curvado; Y, yema sin desarrollar.



II.6.- Magnitudes dendrométricas

Para ambas especies y para todas las edades de plantas estudiadas se realizó un registro de las magnitudes dendrométricas. Se registraron tanto magnitudes cuantitativas como cualitativas.

II.6.1.- Magnitudes dendrométricas cuantitativas

Diámetro a la altura del cuello (D): en plantas de *P. alba* y *P. affinis* cultivadas hasta los 2 años de edad y en renovales a campo (CR), entre estos últimos solo se incluyen a los árboles más jóvenes con un diámetro a la altura del pecho menor de 10 cm.

Diámetro a la altura del pecho (dap): se realizó cuando al menos uno de los fustes superó los 10 cm de diámetro a 1,30 m; en el caso de árboles de más de un fuste se consideró un máximo de tres; en el caso de existir ramificaciones por debajo de 1,30 m se consideró un máximo de tres ramas, eligiendo las más importantes. En *P. affinis* de rodales naturales se establecieron tres clases diamétricas: clase de renovales (CR), con menos de 10 cm de dap; clase diamétrica I (CI) con árboles de entre 10 y 30 cm de dap y clase diamétrica II (CII) con árboles de más de 30 cm de dap.

Altura total (H_t): en plantas de hasta 1 año se calculó mediante la sumatoria de longitud de entrenudos (En) del eje principal; en plantas de 2 años y árboles jóvenes se midió con cinta métrica con precisión de cm; y en árboles adultos se midió con clinómetro Suunto.

Altura de fuste (H_f): determinada desde el nivel del suelo hasta la altura de la primera ramificación principal (Giménez et al., 2001).

Cantidad de fustes: las plantas se clasificaron en unifustales o multifustales.



Ancho de copa: se midió en cuatro orientaciones (norte, sur, este y oeste) para árboles adultos de las dos especies estudiadas.

Para cada población se calculó el **Incremento Anual** (IA) (Imaña & Encina, 2008)

$$IA = Y_{(t+1)} - Y_{(t)}$$

Donde, IA corresponde al Incremento Anual; Y a la dimensión de la variable considerada y t es la edad. En todas las poblaciones se calculó para cada árbol el incremento anual del diámetro (IAD), el incremento anual de la altura total (IAH_t) y el incremento anual de la altura de fuste (IAH_f).

Los datos dendrométricos cuantitativos se analizaron estadísticamente con el programa InfoStat® (Di Renzo et al., 2008); para la comparación de medias de las magnitudes de los árboles se utilizó el test de Tukey con 5% de significancia. Para establecer las relaciones entre el diámetro, ancho de copa, altura y altura de fuste se utilizaron funciones de regresiones entre las variables (lineares o parabólicas, según el caso).

II.6.2.- Magnitudes dendrométricas cualitativas

Para árboles adultos del monte nativo y cultivados, independientemente de su edad, los caracteres registrados fueron: rectitud (1, recto; 2, torcido y 3 muy torcido), sanidad de fuste (1, sano; 2; enfermo y 3 muy enfermo) y sanidad de copa (B, Buena; R, regular y M, mala) (Primer Inventario Nacional de Bosques, 2005).



III.- RESULTADOS

III.1.-ARQUITECTURA Y SECUENCIA DE DESARROLLO DE *P. alba*

III.1.1- Secuencia de desarrollo inicial: árbol del futuro

Luego de la germinación y emergencia de los cotiledones se produce la elongación del epicótilo portando el meristema apical a partir del cual, a través de la producción sucesiva de fitómeros se irá formando el eje A1 (eje principal) (lám. 6, fig. a y b); con la adición de fitómeros aparecen nuevas hojas, mientras que las hojas basales formadas en primer término comienzan a caer luego del segundo mes de crecimiento (lám. 6, fig. c).

Al mismo tiempo que se produce la elongación del eje A1 aparecen brotes laterales, los cuales varían en el número final de entrenudos según su vigor; algunos de los cuales presentan crecimiento muy limitado (no más de 10 entrenudos), mientras que otros de mayor desarrollo formaron hasta 40 entrenudos. Al finalizar el primer año de crecimiento el eje principal se encuentra curvado y las ramificaciones que porta pueden explorar el espacio en distintos planos (lám. 6, fig. d); las yemas axilares ubicadas en los cotiledones también pueden desarrollar ramificaciones.

Incluso creciendo sin restricciones el meristema apical del eje principal posee vida limitada, por ello la exploración en el espacio, en el inicio del segundo año de crecimiento, se produce a partir de brotes largos de primer orden (los A2). Estos brotes constituyen los brotes de relevo (BrRel) que permiten a la planta desarrollar el crecimiento en altura, dada la imposibilidad que determina el cese de actividad del meristema apical originado desde el embrión. Parte de los ejes A2 se transforman entonces en BrRel del eje A1; a su vez los brotes A2 producirán relevos A3 y así sucesivamente (lám. 6, fig. e). La parte basal del eje A1 más la superposición simpodial de la porción basal y media de los BrRel producidos en secuencia origina un fuste articulado principal (F), a partir del cual se desarrollan o bien brotes de escasa longitud o relevos vigorosos. Es por esto que la altura del fuste es determinada por la posición de los primeros relevos constitutivos de los ejes articulados,

III- Resultados



mientras que la parte distal del A1 y de estos BrRel se curva para actuar como una rama (lám. 7, fig. a). Una planta puede presentar más de un eje articulado construido de esta manera (lám. 7, fig. b), el crecimiento en diámetro es importante sobre todo en la parte basal de los mismos y la inclinación le permite a cada eje alejarse de los otros.

Las ramificaciones laterales son de longitud variable, desde braquiblastos (lám. 7, fig. c) hasta brotes de más de 1 m de longitud, tomando algunas de ellas, como se menciona en el párrafo anterior, función de BrRel y pueden o no presentar espinas (lám. 7, fig. d), las cuales son más grandes cuanto mayor es el vigor de los brotes. Con base en esto, la planta, al final del segundo año de crecimiento cuenta con cinco categorías de ejes morfológicamente distintos (tabla 1) que le permiten explorar el espacio de manera vertical y horizontal (esta última es más importante en esta etapa de desarrollo), no observándose en ningún caso estructuras reproductivas.

Tabla 1: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes en plantas de *P. alba* de dos años.

	Fuste articulado principal	Relevos (que constituyen ejes articulados)	Ramas	Ramitas	Braquiblastos
Crecimiento	Rítmico	Rítmico (varios pulsos)	Rítmico Dos pulsos	Rítmico Un pulso	Rítmico. Un pulso
Ramificación	Inmediata o diferida Simpodial (pseudomonopodio) Rítmica Basítona (mesótona en menor medida)	Diferida o inmediata Simpodial Rítmica Basítona (mesótona en menor medida) Epitonía en relevos horizontales	Diferida o inmediata Simpodial Rítmica Basítona Epitonía en ramas horizontales	Diferida o inmediata Simpodial Rítmica Basítona	Inmediata o diferida Rítmica
Diferenciación morfológica de ejes	Vertical Corto	Verticales y horizontales Largos	Verticales y horizontales Longitud intermedia	Verticales y horizontales Mixtas	Corto

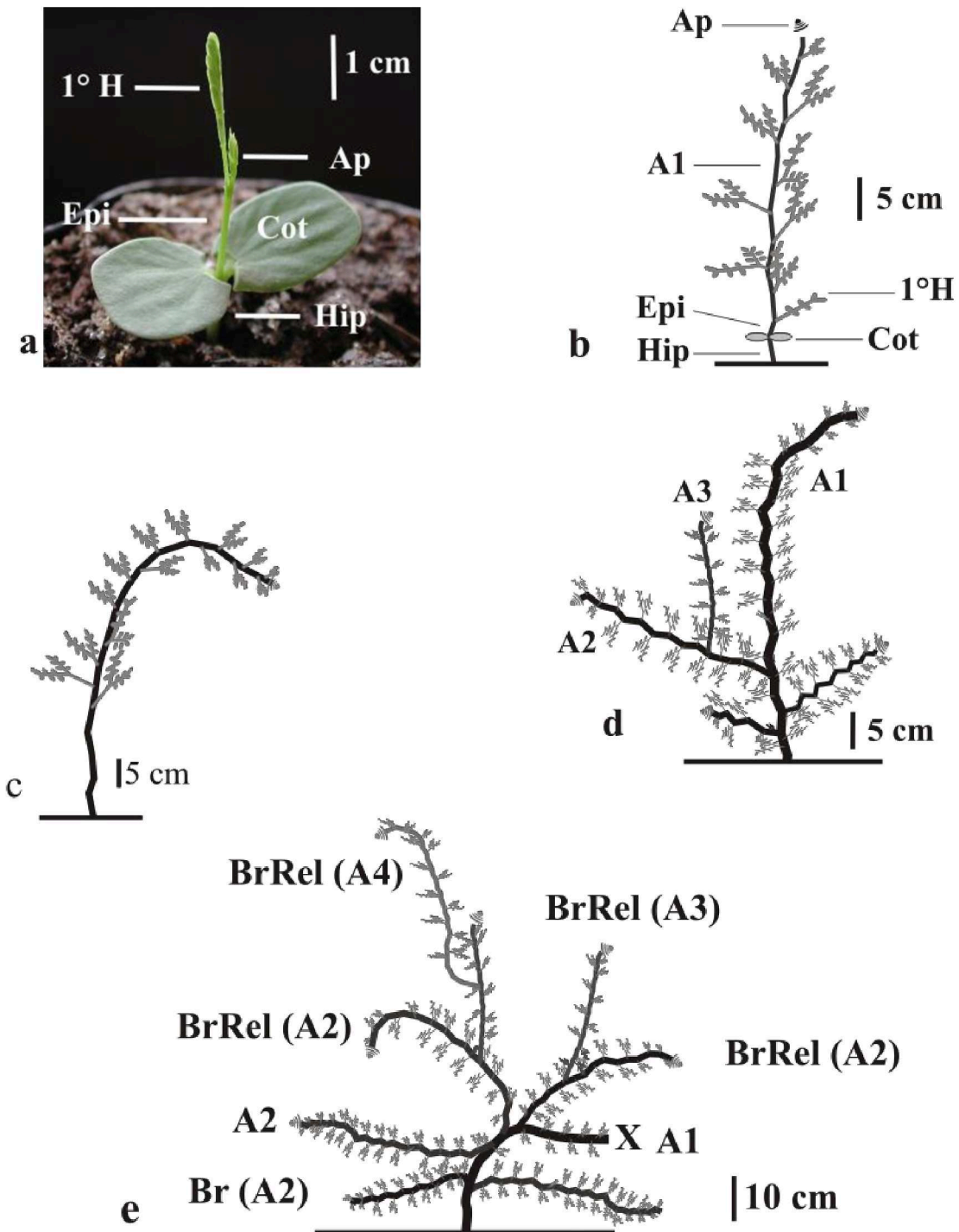


Lámina 6: Primeros estadios de desarrollo de *Prosopis alba*. a, plántula; b, planta sin ramificaciones; c, inclinación del eje A1 en plantas de un año; d, ramificaciones de primer y segundo orden en plantas de un año; e, brotes relevo en plantas de dos años. Referencias: A1, eje principal; A2, ejes de primer orden; A3, ejes de segundo orden; Ap, ápice; Cot, cotiledones; Hip, hipocótilo; Epi, epicótilo; 1°H, primera hoja; Br, brote; BrRel, brote relevo; X, ápice muerto.

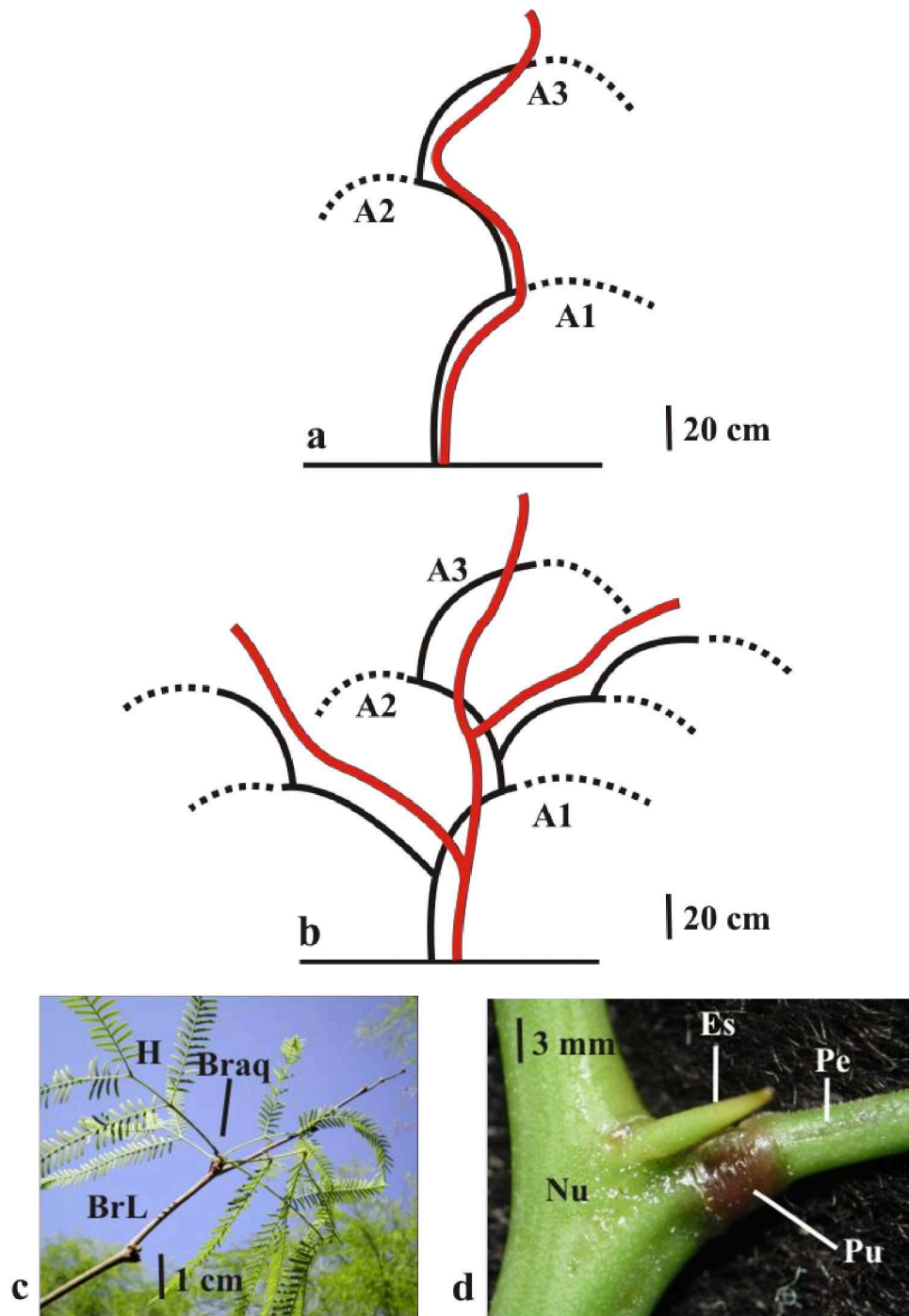


Lámina 7: Estructura de ejemplares de 2 años de *Prosopis alba*. a, construcción simpodial del eje a partir de relevos; b, planta con más de un eje construido simpodialmente; c, porción de un eje con braquiblasto; d, nudo en el cual se observa la espina y el pecíolo de la hoja correspondiente a ese nudo. Referencias: A1, eje principal; A2, ejes de primer orden; A3, ejes de segundo orden; Braq, braquiblasto; BrL, brote largo; Es, espina; Nu, nudo; Pe, pecíolo; Pu, pulvino. En a y en b las líneas negras continuas representan la porción de brote que constituye el eje articulado; las líneas negras de puntos indican la porción del eje que se transforma en rama; y las líneas rojas los ejes articulados.



En síntesis, la secuencia de desarrollo inicial de crecimiento da como resultado plantas con fuste articulado principal de baja altura el cual constituye un pseudomonopodio (Barthélémy & Caraglio, 2007); los relevos son estructuralmente fundamentales ya que conforman los ejes principales, también articulados y las primeras ramas importantes sobre los cuales se edificará la planta en los primeros años.

III.1.2.- Arquitectura de ejemplares adultos

III.1.2.1.- Inicio de la etapa adulta: árbol del presente

En esta etapa pueden observarse en algunos individuos las primeras inflorescencias, aunque en número reducido. En condiciones normales de crecimiento la producción de las primeras estructuras reproductivas (lám. 8, fig. a) ocurre cuando el árbol tiene entre 6 y 8 años de edad.

El crecimiento secundario genera aumento de diámetro y compensa la rectitud del fuste articulado principal, de forma tal que, exteriormente, no presenta indicios de estar constituido de manera simpodial. Las ramas de menor diámetro del fuste mueren y caen, pudiendo existir ramificación diferida a causa de traumas (podas por ejemplo, lám. 8, fig. b). La longitud del fuste, generalmente corta, está determinada por la posición de ejes articulados principales; no obstante se han observado individuos que pueden desarrollar un fuste articulado de más de 2 m. Los ejes articulados principales se construyen de manera similar al fuste, con BrRel vigorosos, los cuales se suceden de manera simpodial dando lugar al crecimiento en longitud de cada eje articulado; mientras que el aumento de diámetro se produce debido a la actividad cambial. En estos ejes articulados el crecimiento secundario favorece el enderezamiento y disimula su origen simpodial.

Cada eje articulado produce ramificaciones a partir de las yemas axilares. Las ramificaciones con crecimiento horizontal ocupan el espacio existente entre los ejes



articulados mientras que las de crecimiento vertical prolongan la longitud en altura. En un determinado punto del desarrollo del árbol cada eje articulado comienza a producir en su extremo distal ramas que determinan el crecimiento del eje, la formación de estas ramas y su superposición simpodial constituye el principio de la construcción de la copa; cada conjunto formado por el eje articulado y las ramas que porta es denominado rama maestra (Drénou, 2006). Por otra parte la disposición de las ramas maestras en la copa muestra diferencias entre ramas de la base de la copa, con crecimiento casi horizontal (30°) y ramas del interior que crecen de manera vertical (90°) estableciéndose un gradiente creciente del ángulo de inserción sobre el fuste articulado principal que las porta.

A medida que el árbol continúa su desarrollo las ramas maestras pierden sus hojas en la parte basal, pueden o no presentar espinas y presentan la corteza rugosa. Además pueden mantener ramas pequeñas vivas o muertas en la parte basal y ramas, ramitas y braquiblastos en la parte distal formando una copa de aspecto laxo.

En esta etapa de desarrollo del árbol el sombreamiento interno comienza a ser evidente. Las inflorescencias aparecen sobre braquiblastos, ramitas y ramas producidas en la estación de crecimiento o en años anteriores (inmediatas o diferidas) en posición axilar. En base a lo anterior se puede concluir que el inicio de la etapa adulta comienza con los siguientes procesos arquitecturales: conformación de un fuste articulado principal que porta ejes articulados, algunos de los cuales, los de mayor vigor de crecimiento, se transforman en ramas maestras con función estructural; las ramas maestras portan ramas de menor diámetro que llevan además brotes anuales periféricos, formando una copa más o menos compacta. Como el ángulo de inserción de las ramas maestras de la periferia es diferente al de las ramas maestras internas de la copa, la misma comienza a tomar forma globosa (lámina 8, fig. c). Las estructuras reproductivas son siempre axilares, las ramas presentan siempre crecimiento determinado y la unidad arquitectural continúa presentando cinco categorías de ejes con diferencias morfológicas y funcionales que evolucionan según la edad, incorporando nuevas características (tabla 2).



Tabla 2: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes de la unidad arquitectural en plantas de P. alba.

	Fuste articulado	Ejes articulados	Ramas	Ramitas	Braquiblastos
Crecimiento	Se bifurca en ejes articulados	Rítmico	Dos o tres pulsos de crecimiento	Un pulso de crecimiento	
Ramificación	Diferida Pseudomonopodio	Diferida Se transforman en ramas maestras	Inmediata o diferida Simpodial Rítmica Basítona y mesótona Epitonía en ramas horizontales	Ramifican en baja proporción Inmediatas o diferidas Simpodial Rítmica Basítona	Inmediatas o diferidas Rítmica
Diferenciación morfológica de ejes	Corto Torcido (el crecimiento 2° favorece la rectitud)	Tienden a horizontales en la base de la copa y verticales en el centro	Horizontales y verticales Largos	Horizontales y verticales Cortas	Cortos
Estructuras reproductivas	No	No	Si, laterales	Si laterales	Si laterales

III.1.2.2.- Árbol reiterado

En esta etapa el árbol posee un fuste con una altura aproximada de entre 0,5 y 2 m, su límite superior llega hasta la primera ramificación importante; el fuste puede estar más o menos inclinado y la tortuosidad del mismo es compensada por el crecimiento secundario. Las ramas maestras surgen de un punto en común, a partir del cual ya no se distingue un eje principal sino que la bifurcación marca el inicio de varias ramas estructurales muy desarrolladas (lám. 8, fig. d), esta situación es la más común aunque suelen verse fustes de gran altura.

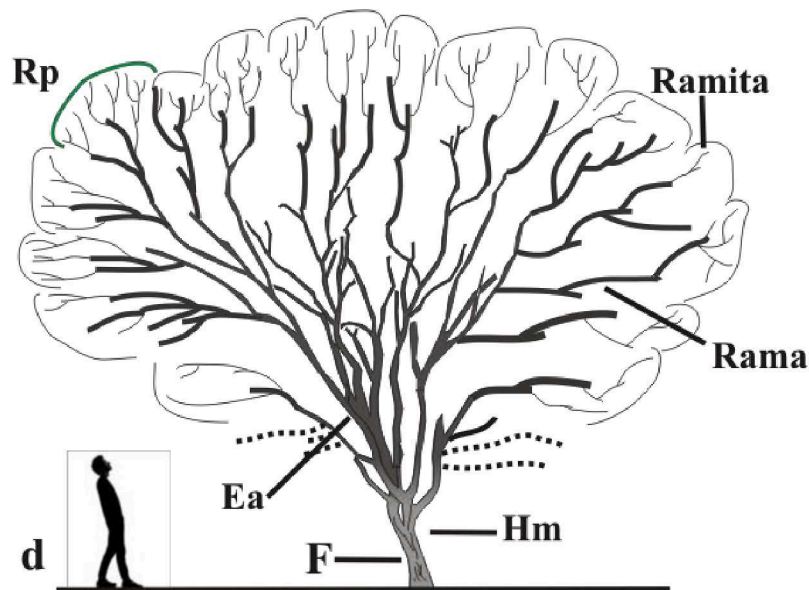
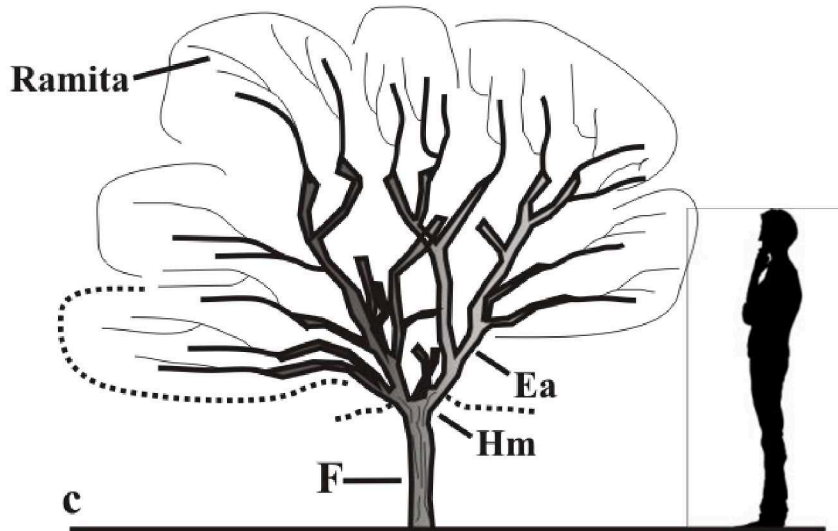


Lámina 8: Árbol del presente en *Prosopis alba*. a, estructura reproductiva sobre braquiblasto; b, reiteración diferida a causa de poda; c, árbol en el inicio de la etapa adulta; d, árbol reiterado. Referencias: Braq, braquiblasto; Ea, eje articulado; ERep, estructura reproductiva; F, fuste; Hm, horquilla maestra; Rp, reiteración parcial. En c y d las líneas de puntos representan ramas muertas (o en senescencia) por sombreado.



En esta etapa el fuste no presenta ramificaciones laterales de escaso diámetro ya que se pierden a causa del sombreamiento que generan las ramas maestras, las cuales se bifurcan desde la horquilla maestra (Hm) (terminología propuesta por Drénou, 2006), generalmente a baja altura. Las ramas maestras presentan un gradiente de inclinación evidente entre la base de la copa (ramas horizontales) y el centro de la copa (ramas verticales).

El interior de la copa se encuentra desprovisto de ramas de bajo diámetro a causa del sombreamiento, la zona media presenta ramas gruesas con función estructural, las cuales a su vez portan brotes foliosos y braquiblastos que se ubican hacia el exterior de la copa. Estos ejes exteriores portan las inflorescencias que, al igual que las hojas, aparecen luego del reposo invernal. La forma de la copa es globosa y el aspecto compacto es producto de una trama intrincada de ramas, ya que estas reiteraciones parciales se encuentran muy cerca unas de otras (lám. 9, fig. a).

En árboles de mayor edad el sombreamiento interno se intensifica, se incrementa la muerte de ramas dentro de la copa y se distinguen reiteraciones totales (lám. 9, fig. b), las cuales están formadas por ramas maestras que han perdido, en general, las ramas de escaso diámetro, pudiendo mantener ramas muertas en la parte basal y media; bifurcándose en la parte distal en reiteraciones parciales provistas de brotes con función fotosintética y reproductiva. La forma de sombrilla caracteriza a la copa en este estadio, con ramas maestras horizontales en la base y verticales en el interior.

III.1.2.3.- El árbol viejo y senescente: árbol del pasado

Los algarrobos se caracterizan por ser árboles longevos y en edades muy avanzadas la altura varía entre 9,5 y 15 m, diámetros de fuste de hasta 1,5 m y copas de 15 m de diámetro (Galera, 2000). En los árboles viejos las ramas maestras presentan aspecto tortuoso y portan ramas foliosas principalmente en la parte

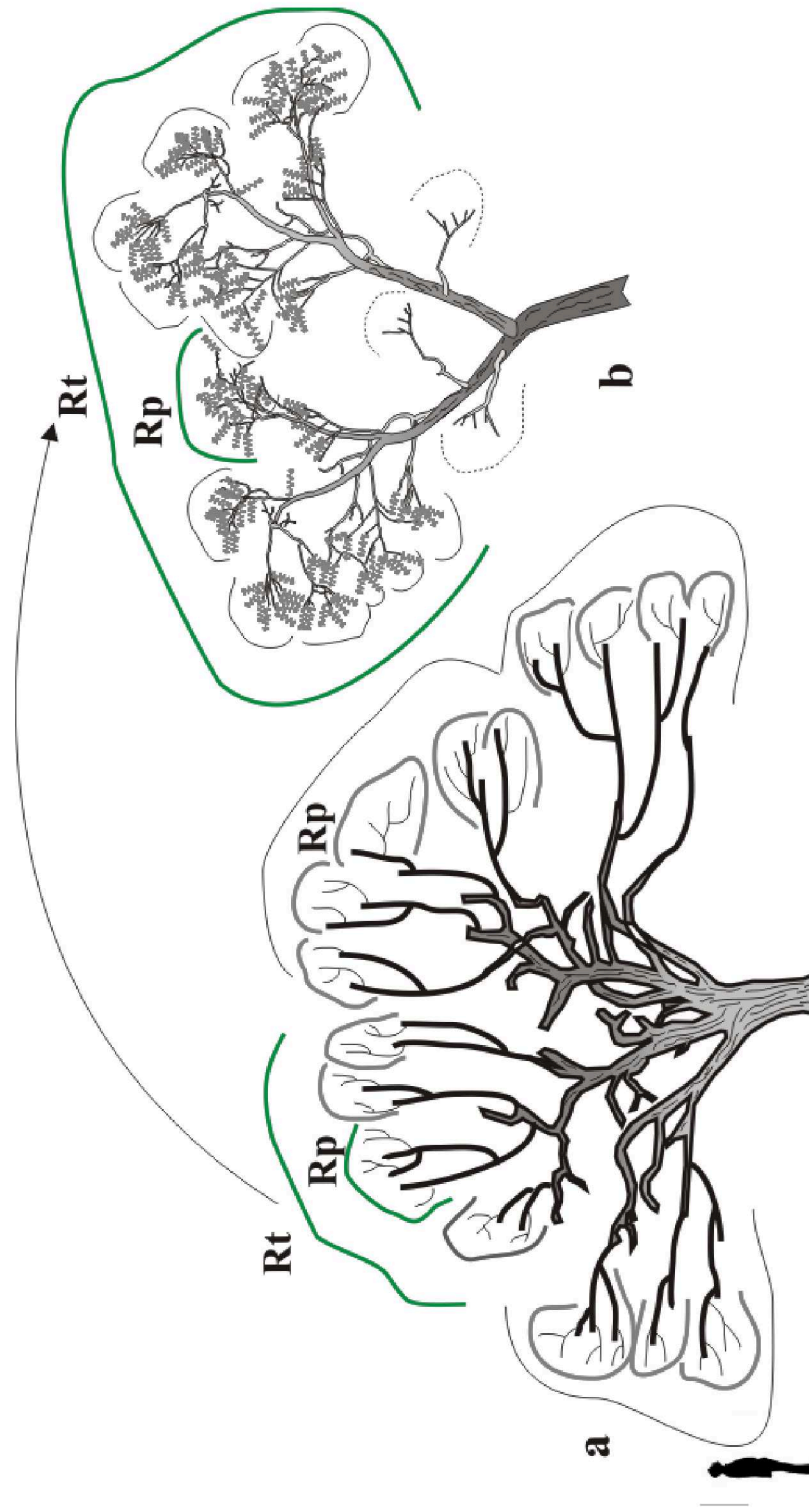


Lámina 9: Árbol reiterado de Prosopis alba. a, árbol con reiteraciones totales; b, detalle de cada reiteración total. Referencias: Rp, reiteración parcial; Rt, reiteración total. Las líneas de puntos indican ramas muertas.



distal. Las ramas de la periferia pueden doblarse bajo el peso que soportan hasta llegar, incluso, a tocar el suelo. Se observa gran cantidad de espacio entre cada rama maestra producto de la muerte de ramas de gran diámetro tanto en la base de la copa como en altura, signo del inicio de la senescencia (lám. 10, fig. a).

El fuste puede alcanzar más de un metro de diámetro; la pérdida de ramas reduce paulatinamente el ancho y la altura de copa, fenómeno que es remediado con la aparición de reiteraciones diferidas (lám. 10, fig. b) que compensan la muerte de ramas. Este proceso puede mantener la vida del árbol durante muchos años antes de que ocurra la muerte. La actividad fotosintética y reproductiva es escasa y limitada solamente a ramas ubicadas en la periferia de las reiteraciones. La muerte del árbol se produce estando gran parte de su estructura principal en pie (fuste y ramas maestras), lo que se conoce comúnmente como madera campana (Alvarez, 2008).

III.1.3.- Variabilidad arquitectural de *P. alba*

III.1.3.1.- Variabilidad observada en diferentes sitios de muestreo

Las diferencias arquitecturales observadas entre individuos se presentaron principalmente en torno a cuatro parámetros: a) proporción de brotes largos; b) posición de los brotes; c) curvatura del eje articulado principal y de los brotes; d) número de ramificaciones axilares.

- a) Proporción de brotes largos: en plantas jóvenes se observó gran cantidad de brotes largos (lám. 11, fig. a), no obstante es frecuente ver individuos con producción de ejes de pocos entrenudos y menos vigorosos (lám. 11, fig. b). En árboles adultos también se observaron fenotipos en los cuales predominaron ramas largas, dando como resultado individuos de

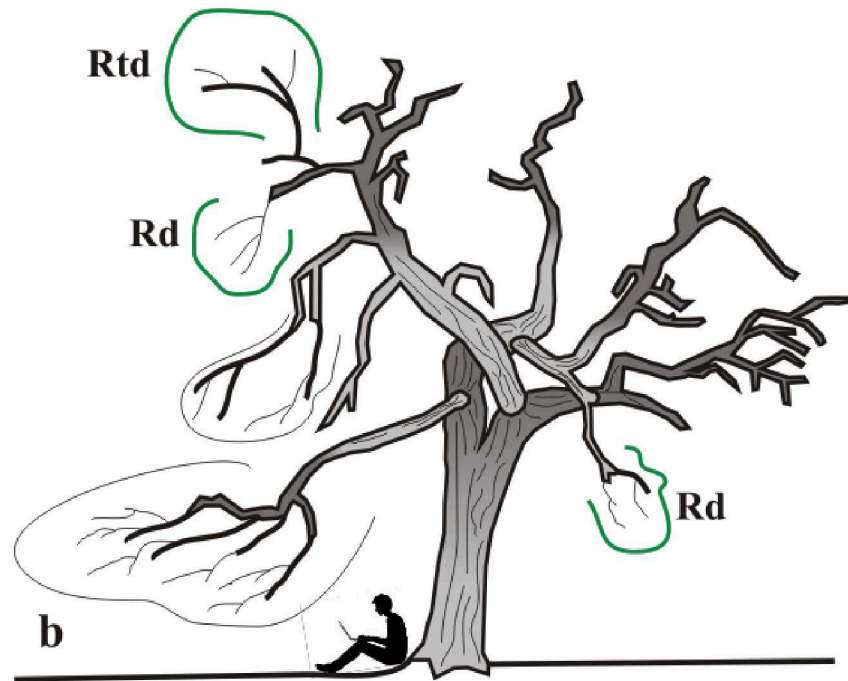
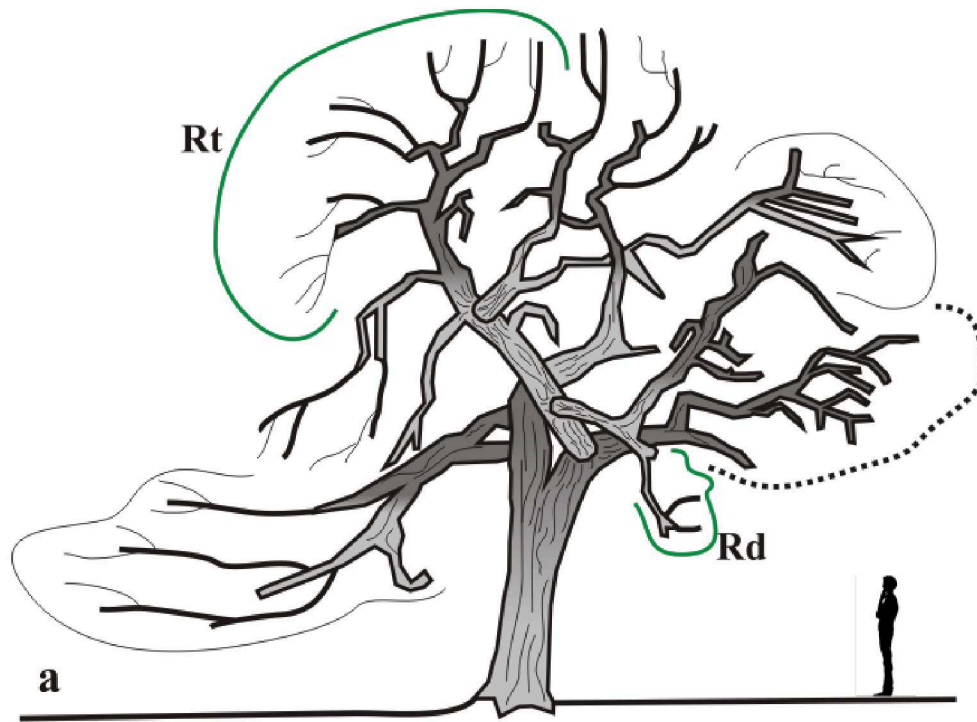


Lámina 10: Árbol del pasado de *Prosopis alba*. a, inicio de la senescencia; b, senescencia avanzada. Referencias: Rd, reiteración diferida; Rt, reiteración total; Rtd, reiteración total diferida. Las líneas de puntos representan ramas muertas.



mayor altura y diámetro de copa y con distribución laxa de las ramas, en contraposición con árboles de copas compactas y de menores dimensiones.

- b) Posición de brotes: predomina la posición basal y media de brotes sobre sus portadores, no obstante se observaron árboles con ramificación media y distal. Las plantas con este último comportamiento tienen, en estadios iniciales, ejes articulados principales a mayor altura y en estadios adultos presentan fustes con altura considerable (2 m o más) antes de la formación de las primeras ramas maestras.
- c) Curvatura de los ejes articulados principales y de los brotes: variaciones en la curvatura de las diferentes categorías de ejes determinan que algunos árboles jóvenes presenten una arquitectura más “compacta” y con fustes articulados principales en “zigzag” (lám. 11, fig. c) mientras que otros tienen apariencia “laxa” (lám. 11, fig. d), con un fuste articulado recto. Producto de estas diferencias puede observarse que en árboles adultos la curvatura de los fustes es variable, desde árboles muy torcidos, en los cuales el crecimiento secundario difícilmente puede dar un aspecto cilíndrico, a otros con crecimiento recto. De la misma manera ramas maestras originadas por brotes con mayor curvatura dan origen a copas compactas (lám. 12, fig. a) en contraposición con copas laxas (lám. 12, fig. b), en donde las ramas maestras son formadas por brotes erguidos.
- d) Número de ramificaciones axilares: varía notablemente entre plantas de estadios juveniles, desde árboles con pocas ramificaciones, frecuentemente largas (lám. 11, fig. a), a otros con muchas ramificaciones, generalmente cortas (lám. 11, fig. b); estas características se correlacionan en árboles adultos con copas laxas o compactas respectivamente.

III.1.3.2.- Variabilidad debida al ambiente

En condiciones ambientales que generan estrés en el árbol tales como salinidad o anegamiento frecuente, el crecimiento de la planta se ve disminuido de manera cuantitativa (menor diámetro del fuste, menor altura total, mayor cantidad de ramas muertas, reducido

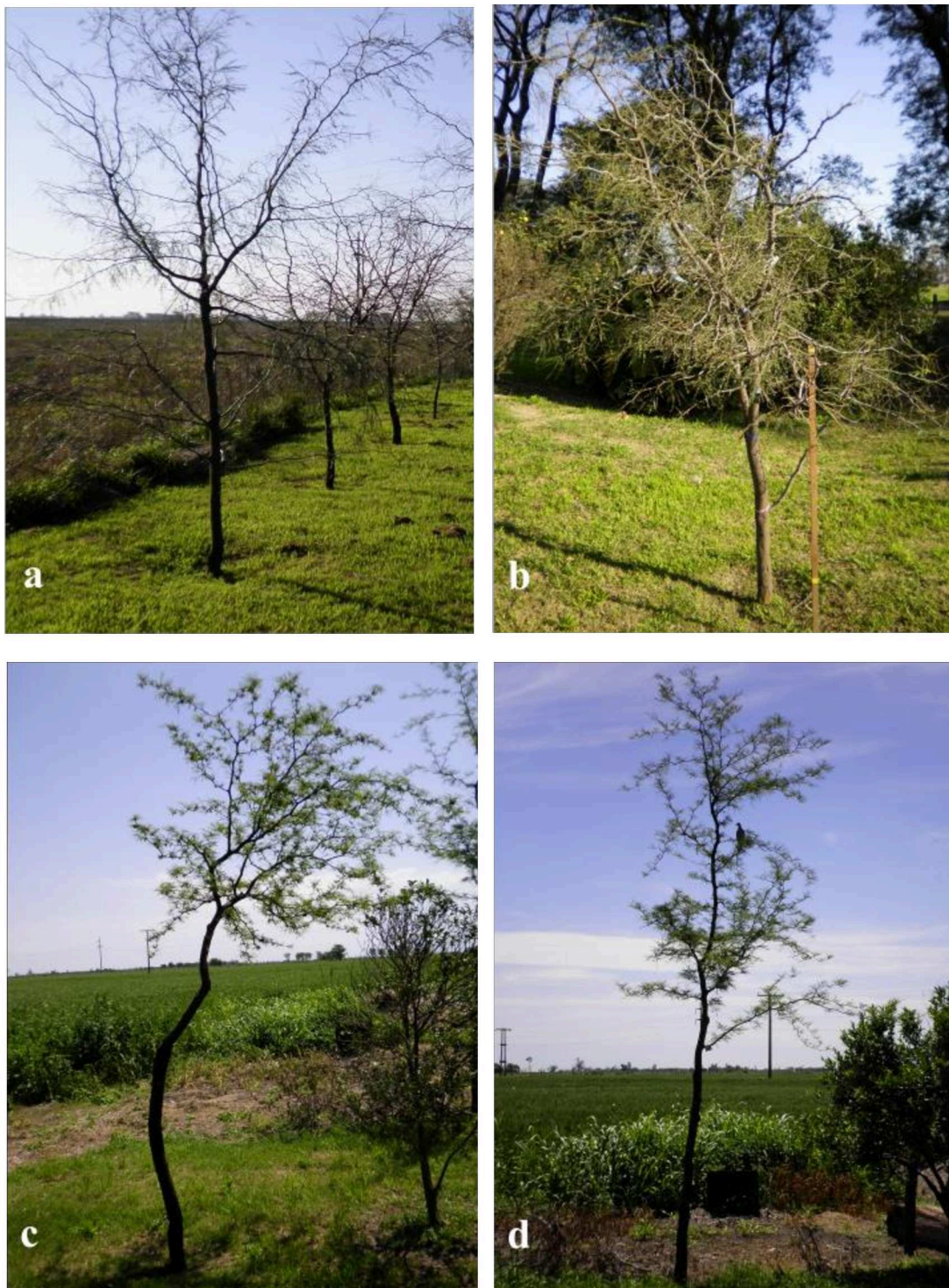


Lámina 11: Variaciones arquitecturales de *Prosopis alba* en estadios juveniles. a, ramas largas y escasas; b, ramas cortas y numerosas; c, fuste articulado curvado; d, fuste articulado recto.

III- Resultados



tamaño de copa, ramas cortas en la periferia de la copa, hojas pequeñas) y cualitativa (fustes y ramas con poco vigor, aspecto decrepito, fustes torcidos).

Posiblemente el factor que mayores modificaciones genera en la forma del árbol es el sombreado producto del crecimiento en competencia. En algunos árboles las consecuencias observadas a causa de baja incidencia de luz solar fueron: fuste recto, libre de ramas de poco diámetro, construcción de la copa a partir de un fuste de mayor altura, ramas maestras erguidas (lám. 12, fig. c). En otros se observó gran cantidad de ramas muertas en la base y ramas maestras largas que elevan los brotes anuales (lám. 12, fig. d). Cuando aumenta la falta de luz los efectos observados son: fustes de poco diámetro, copas deformadas, escasa producción de brotes anuales y de estructuras reproductivas, ramas muertas, estado general decrepito. Si el árbol se encuentra creciendo con distribución desigual de la radiación los fustes resultan muy torcidos, con crecimiento desigual de la copa en búsqueda de radiación.

El ataque de insectos provocó variaciones en el crecimiento: daños intensos ocasionados por “taladros” (*Oncíderes* sp.) generaron la muerte incluso en ramas estructurales de gran diámetro, modificando la forma del árbol. Los insectos y aves cortadoras tales como cotorras (*Myopsitta* sp.) limitaron el crecimiento en longitud de ramas de la periferia de la copa (lám. 13, fig. a) dando como resultado reiteraciones de tipo “tenedor” según la terminología propuesta por Drénou (2000), en las cuales los brotes axilares que surgen de yemas ubicadas debajo del corte continúan con el crecimiento del eje de manera vertical, mientras que los brotes producidos más abajo se transforman en ejes con crecimiento más o menos horizontal. Los ejes producidos luego de la muerte del ápice son diferidos y su ramificación tiene carácter acrótono por originarse en la parte distal de ejes verticales o bien epítonos o hipótonos por originarse sobre ejes con crecimiento horizontal (lám. 13, fig. b),

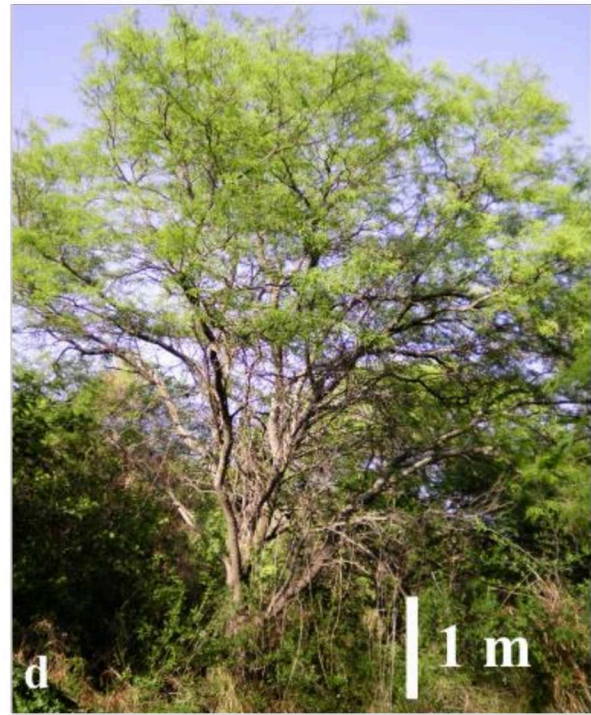
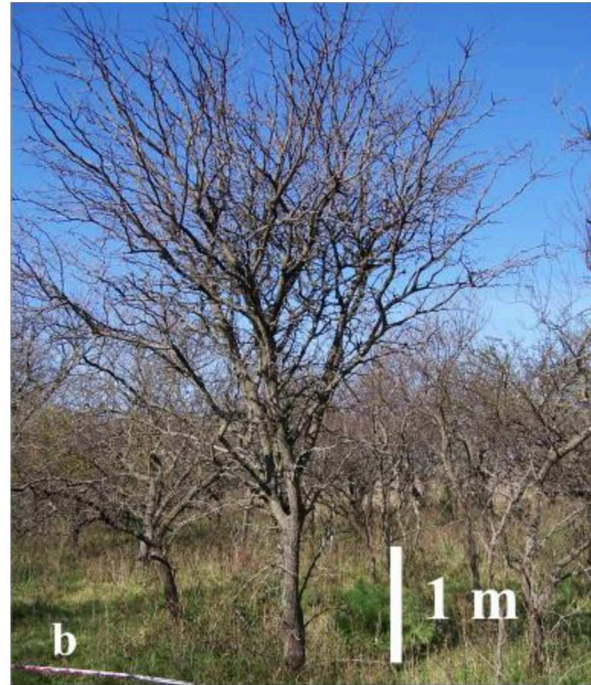


Lámina 12: Variaciones endógenas y debidas al ambiente en *Prosopis alba*. a, árbol con ramas maestras y brotes curvados; b, árbol con ramas maestras y brotes rectos; c, árbol joven creciendo en competencia con fuste recto, libre de ramas y con ramas maestras verticales; d, árbol joven creciendo en competencia con ramas muertas en la base de la copa y ramas foliosas en la parte superior.

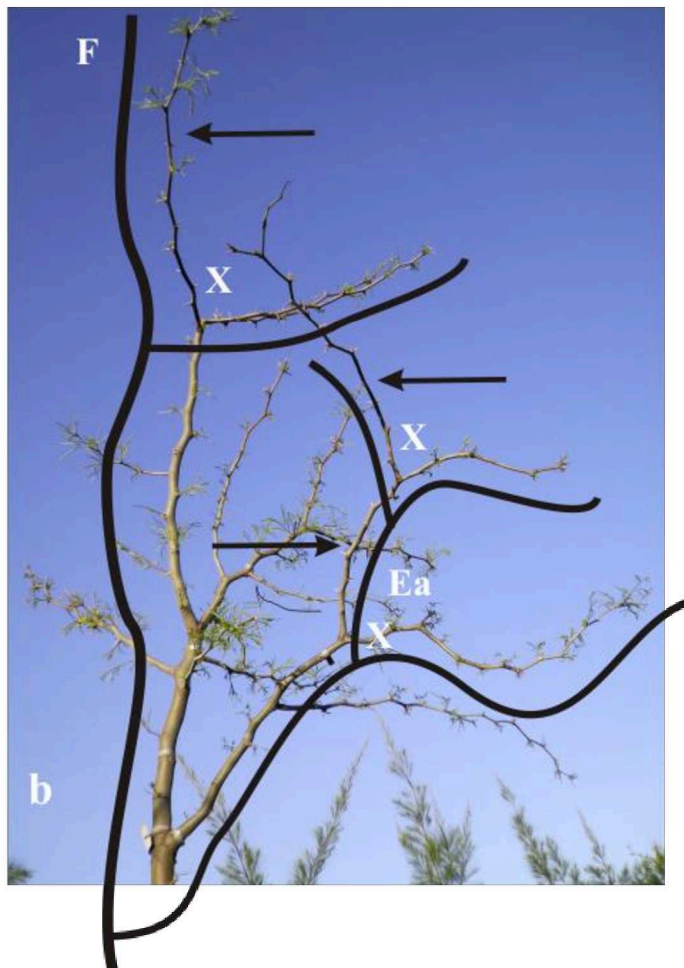
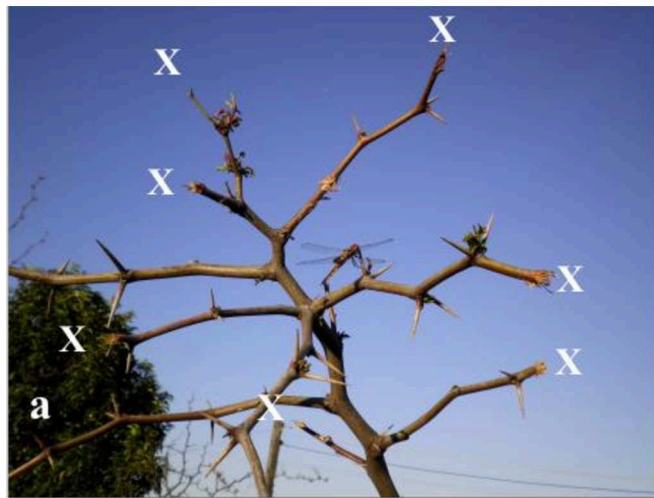


Lámina 13: Efecto del ambiente sobre la arquitectura de *Prosopis alba*. a, detalle de daños en ramas (X) ocasionado por cotorras; b, ramificación diferida, acrótona y epítóna luego del daño en el fuste articulado principal y en ejes articulados. Referencias: Ea, eje articulado; F, fuste articulado; X, pérdida del extremo distal del eje. Las flechas en b señalan los relevos que reemplazan a los ejes dañados.



III.2.- CUANTIFICACIÓN DEL CRECIMIENTO DE DIFERENTES ÓRDENES DE RAMIFICACIÓN DE *P. alba*

III.2.1.- Plantas de un año

III.2.1.1.- Eje principal

El crecimiento del eje principal, como se describe en el apartado anterior, fue determinado; al final de esta etapa el 75% de los árboles presentó el meristema apical vivo (lám. 14, fig. a), mientras que en el resto ocurrió muerte y caída del ápice (lám. 14, fig. b); la longitud fue creciente hasta 300 días aproximadamente y luego se mantuvo constante hasta el final del período analizado (lám. 14, fig.c); el promedio de longitud del eje A1 fue de 104.8 cm ($\pm 2,5$ cm); la inclinación del mismo aumentó con el aumento de la longitud (lám. 14, fig. d). La relaciones entre la longitud del eje A1 y el tiempo, entre el diámetro del eje A1 y el tiempo, y la inclinación de A1 con su longitud fueron descritas a través de ecuaciones cuadráticas con coeficientes satisfactorios, como se verá en el apartado III.5.1 (magnitudes dendrométricas de *P. alba*). El eje conservó siempre la filotaxis espiralada con cinco ortósticos y la simetría radial en la región horizontal, con reorientación de las hojas a causa de la torsión de los pecíolos.

El crecimiento secundario producido durante el primer año de crecimiento generó cierta rectitud sobre todo en la parte basal y media. Cada entrenudo se desarrolla hasta alcanzar su longitud definitiva, con posterior incremento del diámetro producto de la actividad cambial. El diámetro se incrementó de manera continua (lám. 14, fig. e).

III.2.1.2.- Producción axilar

Del total de plantas que presentó el meristema apical del eje principal vivo, el 75% desarrolló ramificaciones de primer orden, produciendo desde un brote (25% de las plantas) hasta ocho brotes A2 por planta (8% de las plantas), los cuales fueron brotes cortos en su mayoría. Las primeras ramificaciones se observaron seis meses luego de la germinación en un número escaso de plantas (5%); no obstante el 75% de las plantas presentó al menos un brote entre el séptimo y octavo mes a partir de la germinación. En plantas en que murió el

III- Resultados



meristema apical durante el primer año (25%) la ramificación ocurrió en el 100% de los casos.

Los brotes A2 aparecieron preferentemente en los nudos inferiores del eje principal, es decir en posición basítona (lám. 14, fig. f). El diámetro de las ramificaciones al final del primer año fue notablemente inferior a la del eje principal (lám. 14, fig. g).

Durante este período de crecimiento el máximo orden de ramificación fue dos; sin embargo, los ejes A3 se desarrollaron en baja frecuencia debido a que los mismos aparecieron sólo al finalizar el primer año de crecimiento. Sólo el 15 % de las plantas produjo brotes A3; el máximo número de estos brotes por planta fue cuatro y se formaron predominantemente sobre brotes A2 con función de relevo (brotes largos o muy largos). No obstante estos ejes tuvieron similares frecuencias relativas que los brotes A2 para las cuatro longitudes de brote analizadas (tabla3).

En la lám. 15 se grafica el crecimiento de los brotes A2 (fig. a, b, c, d) y el crecimiento de los brotes A3 (fig. e, f, g, h); en ambos órdenes de brotes se observaron brotes cortos (BrC), brotes medios (BrM), brotes largos (BrL) y brotes muy largos (BrmL). Los braquiblastos sobre A1 fueron poco frecuentes, encontrándose especialmente en nudos donde la hoja tectriz se había caído; su posición sobre el eje principal fue similar al resto de los brotes, es decir, basítona.

Tabla 3: Frecuencia absoluta (FA) y frecuencia relativa (FR) de brotes cortos (BrC), brotes medios (BrM), brotes largos (BrL) y brotes muy largos (BrmL) para los ejes A2 y A3.

	Frecuencias	BrC	BrM	BrL	BrmL
A2	FA	68	40	18	6
	FR	0,51	0,30	0,13	0,04
A3	FA	8	3	3	1
	FR	0,53	0,20	0,20	0,06

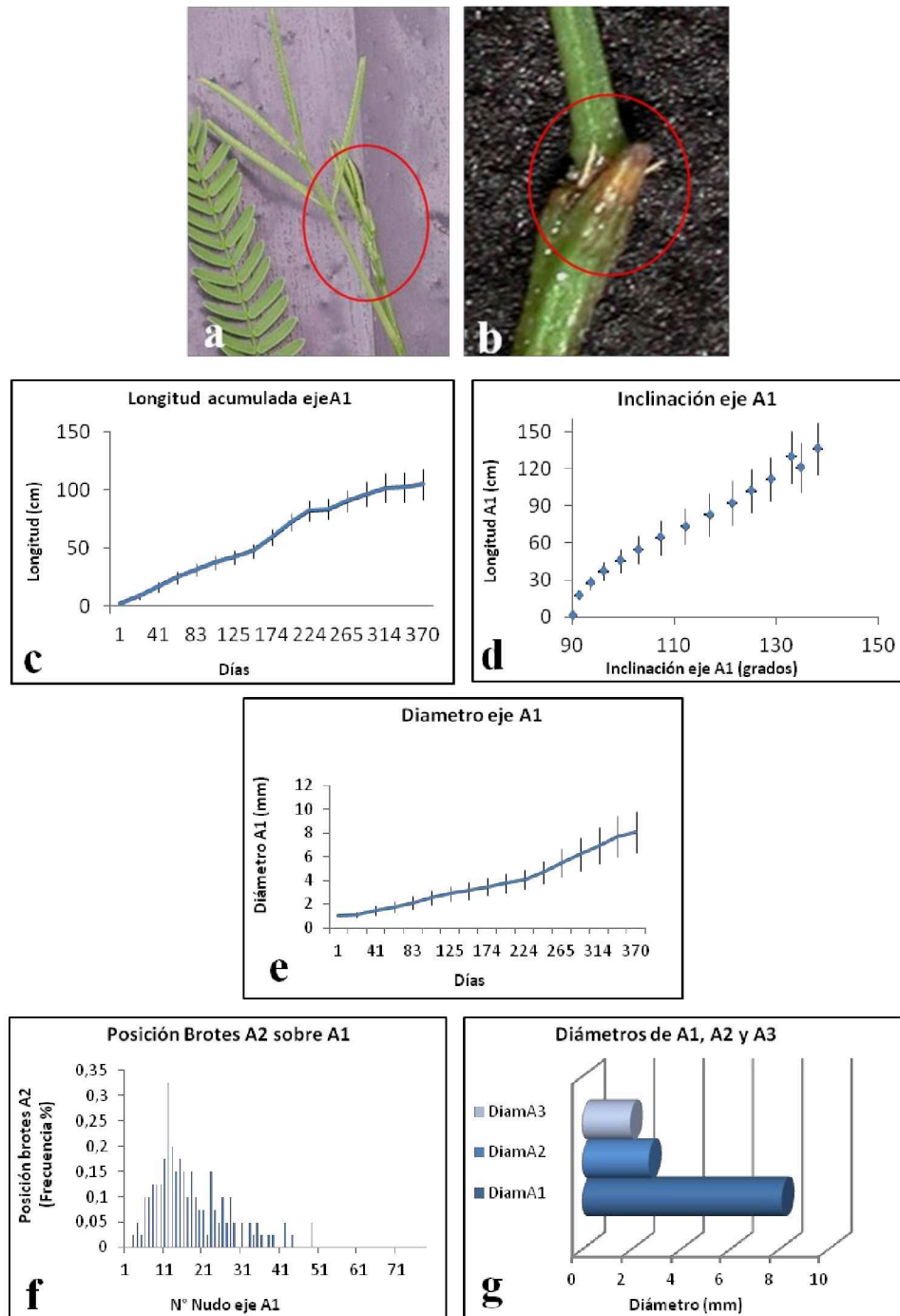


Lámina 14: Cuantificación del crecimiento de *Prosopis alba* de un año. a, meristema apical vivo; b, meristema apical muerto; c, variación de la longitud del eje principal en el tiempo; d, inclinación del eje principal (90° totalmente vertical, 180° totalmente horizontal); e, variación del diámetro del eje principal en el tiempo; f, posición de los brotes A2 sobre los nudos del eje A1 (principal) contados desde la base; g, diámetro promedio de los ejes A1, A2 y A3 al finalizar el primer año de crecimiento. Referencias: A1, eje principal; A2 y A3, ramificaciones de primer y segundo orden respectivamente; DiamA1, diámetro del eje principal; DiamA2, diámetro de brotes A2; DiamA3, diámetro de brotes A3.

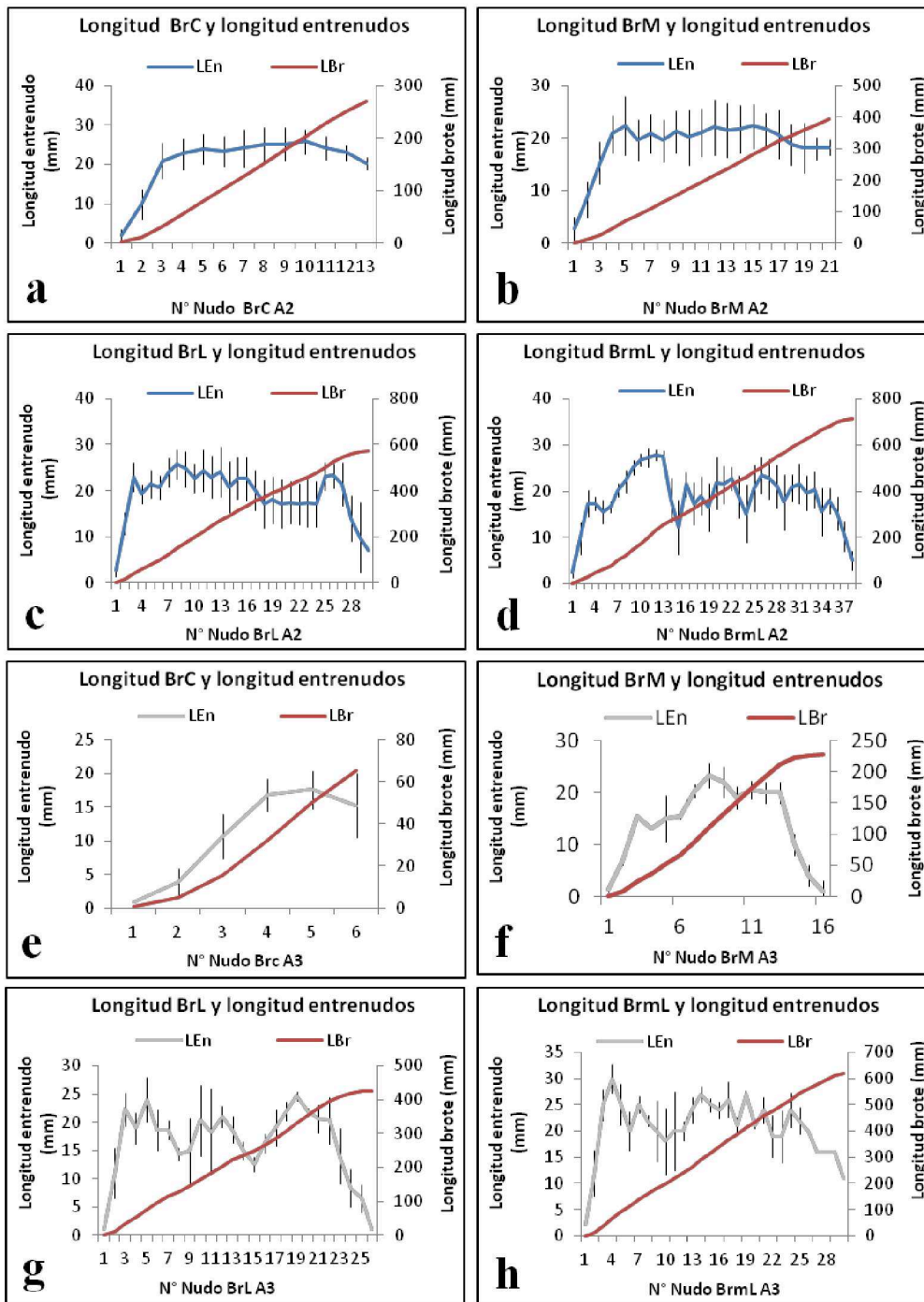


Lámina 15: Tamaño de brotes de *P. alba* de un año. a, b, c, d, longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A2 ; e, f, g, h, longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A3 . Referencias: BrC, brotes cortos; BrL, brotes largos; BrM, brotes medios; BrmL, brotes muy largos; LEn, longitud de entrenado; LBr, longitud de brote.



III.2.1.3. Estructuras foliares

La primera hoja del eje A1, el protófilo, es compuesta (de una pinna, opositoparipinnadas) mientras que el resto de las hojas son bipinnaticompuestas. El número de pinnas por hoja fue variable, desde dos hasta diez, mostrando mayor cantidad de pinnas conforme van creciendo los ejes (lám. 16, fig. a); la presencia de hojas con mayor número de pinnas coincidió con zonas de mayor vigor de crecimiento del brote en todos los órdenes analizados; el 35% de las hojas del eje A1 se perdieron por senescencia al final del primer año (lám. 16, fig. b).

En las ramificaciones los prófilos aparecen a ambos lados de la base de la rama, de apariencia escamosa, a veces difícilmente visibles (lám. 16, fig. c). Tanto en el eje A1 como en ramificaciones cada hoja presenta estípulas (lám. 16, fig. d) y pueden estar acompañadas o no de espinas, las cuales son más frecuentes cuanto el crecimiento de los ejes es más vigoroso.

En plantas cultivadas en sala de crecimiento se observó el plegamiento de los folíolos y foliólulos en respuesta a los cambios de luz y al tacto en virtud de la presencia de pulvínulos. Este fenómeno puede verse también en plantas a campo durante la noche, sobre todo en las hojas jóvenes. Se observaron además en sala de crecimiento secreciones azucaradas a partir de nectarios presentes en la base de cada pinna, lo cual no es frecuente ver en plantas a la intemperie (lám. 16, fig. e).

III.2.2- Plantas de dos años

III.2.2.1.- Fuste articulado principal

Como se explicó en la sección III.1, durante el segundo año de crecimiento el eje principal no produjo nuevos entrenudos y finalmente se desencadenó la senescencia y muerte de su meristema apical, dependiendo el posterior crecimiento en altura del árbol de la producción de brotes de relevo (BrRel). Los brotes relevo se caracterizan por un

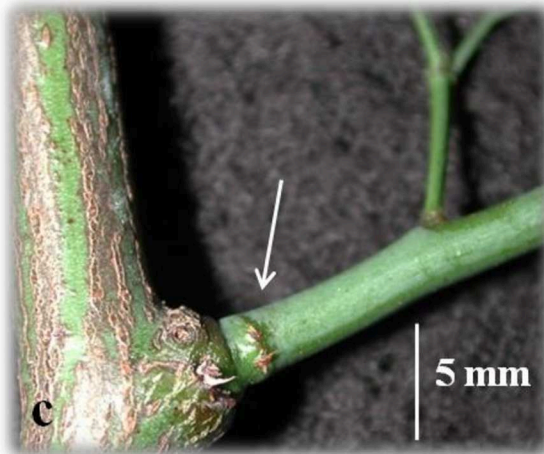
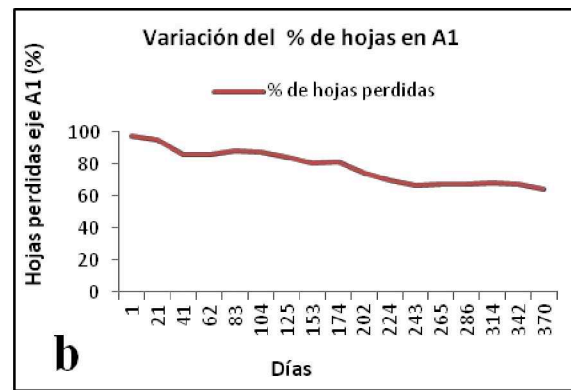
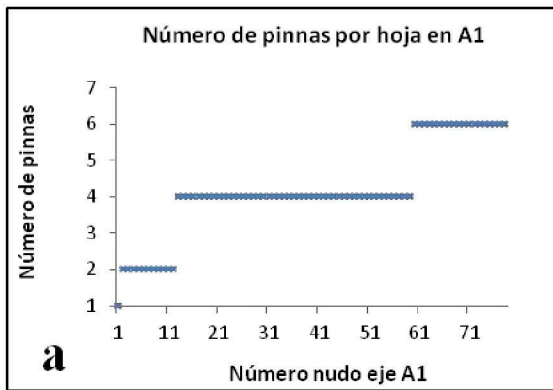
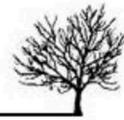
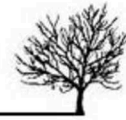


Lámina 16: Estructuras foliares de *Prosopis alba*. a, moda del número de pinnas por hoja; b, supervivencia de hojas; c, detalle de prófalo (flecha); d, detalle de estípulas en la base foliar; e, secreción azucarada sobre el raquis principal de la hoja, a la altura de inserción de las pinnas.

III- Resultados



crecimiento vigoroso desde el inicio de su desarrollo lo que permite diferenciarlos del resto de los brotes (lám. 17, fig. a); su posición sobre A1 es mayormente basal y media (lám. 17, fig. b y c) lo que determina un fuste de escasa longitud. La aparición de los relevos puede ser inmediata o diferida; alrededor de uno de cada diez brotes de orden A2 cumplen la función de relevo (tabla 4), aunque no todos ellos prosperarán en la construcción de un eje principal a causa de la caída natural de ramas a medida que el árbol crece.

Al aumentar el orden de ramificación la cantidad de brotes relevo producido aumenta (tabla 4), en este caso su función se relaciona no sólo a la construcción del fuste sino a la formación de las ramas de diferente importancia, aumentando de esta manera no sólo la altura de la planta sino su exploración horizontal.

Tabla 4: Porcentaje de brotes que cumplen la función de relevos (%BrRel) para cada orden de ramificación.

Orden	% BrRel
A2	10
A3	20
A4	33
A5	42
A6	58

III.2.2.2.- Producción axilar

Los brotes relevo con mayor frecuencia de aparición fueron brotes curvados y brotes con crecimiento vertical; el resto de los brotes que no presentaron función de relevos mostraron crecimiento horizontal (capaces de expandir la copa horizontalmente), brotes horizontales curvados y curvados. Los brotes oblicuos y con geotropismo positivo fueron poco frecuentes (tabla 5).

Los brotes relevo se diferenciaron del resto, por un lado, en la forma de explorar el espacio y por otro, en el crecimiento en diámetro. Como es de esperarse, los brotes de



menor orden (de mayor desarrollo) poseen un mayor diámetro que los formados en última instancia, estableciéndose una jerarquía de diámetros tanto para los BrRel como para los Br. Para cada orden, el diámetro mayor correspondió siempre a los BrRel (lám. 17, fig. d). La longitud del relevo aumentó con el número de nudos, y tanto la longitud de entrenudos como la longitud del relevo pudieron describirse a partir de funciones polinómicas de grado 3 (tabla 6), en las cuales la variable y corresponde a la longitud y la variable x corresponde al número de nudo del brote relevo. La longitud de los entrenudos y de los brotes relevos para todos los órdenes de ramificación se muestran en las láminas 18, 19 y 20 (fig. a, b, c y d).

Las plantas de dos años produjeron ejes hasta de quinto orden (A6). Todos estos ejes presentaron crecimiento definido por cese de la actividad del meristema apical en el período de reposo invernal (que no vuelve a retomarse en primavera).

En cuanto a la posición sobre el eje portador en la que se desarrollan, para todos los órdenes, la posición basítona presentó la mayor frecuencia, aunque también existió, en menor medida, producción de ramificaciones en la región media del portador (lám. 21, fig. a, b, c, d).



Tabla 5: Frecuencia de aparición relativa (%) de brotes con diferentes orientaciones espaciales y diferente orden de ramificación en plantas de dos años.

Br	%					
	V	C	H	HC	OBLI	G
A2	6,12	14,77	49,37	29,75	0,00	0,00
A3	4,69	18,75	46,88	29,30	0,00	0,39
A4	5,45	20,91	38,18	31,82	1,82	1,82
A5	10,26	28,21	41,03	20,51	0,00	0,00
A6	40,00	60,00	0,00	0,00	0,00	0,00
BrRel						
A2	53,33	44,44	2,22	0,00	0,00	0,00
A3	20,31	67,19	9,38	3,13	0,00	0,00
A4	16,36	69,09	7,27	3,64	3,64	0,00
A5	35,71	39,29	7,14	7,14	7,14	3,57
A6	28,57	42,86	14,29	14,29	0,00	0,00

Referencias: brotes (Br), brotes relevo (BrRel), verticales (V), curvados (C), horizontales (H), horizontales curvados (HC), oblicuos (OBLI) y brotes con geotropismo positivo (G), órdenes de ramificación (A2, A3, A4, A5 y A6).

III.2.2.3.- Estructuras foliares

La filotaxis es alterna espiralada y los brotes presentaron simetría radial en todos los órdenes de ramificación. En brotes con crecimiento horizontal pudo observarse reorientación de láminas por torsión de los pecíolos; lo mismo pudo observarse en el tramo horizontal de brotes curvados. El número de pinnas por hoja es bajo en la parte basal del brote (entre 1 y 2 pares de pinnas por hoja) y aumenta en la parte media (entre 3 y 4 pares de pinnas por hoja); en los órdenes que alcanzaron mayor longitud el número de pinnas en el extremo distal fue constante (3 pares de pinnas en A3) o bien aumentó (4 pares de pinnas en A5 y A6). Se observaron zonas homogéneas, en las cuales el número de pinnas no se modificó sustancialmente y tramos de brotes donde la cantidad de pinnas varió entre 3 y 4 pares.

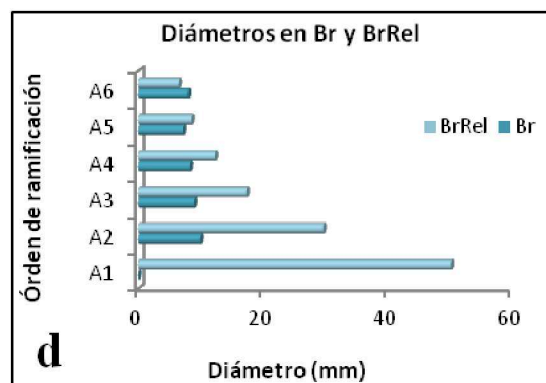
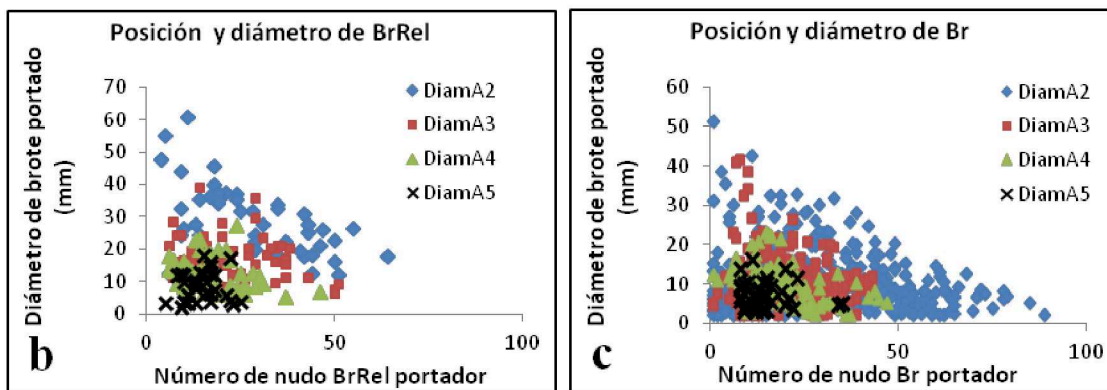
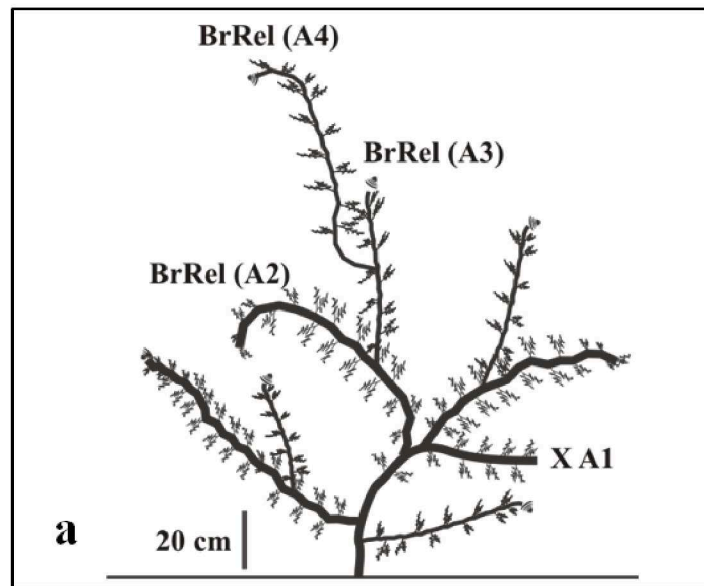


Lámina 17: Cuantificación del crecimiento en árboles de *P. alba* de 2 años. a, posición de los relevos en la estructura; b, posición de brotes relevo sobre sus portadores en función del diámetro; c, posición de brotes sobre sus portadores en función del diámetro; d, diámetros promedio de brotes y brotes relevo al final de segundo año de crecimiento. Referencias: DiamA2-6, diámetro de brotes de orden sucesivo; Br, brote; BrRel, brote relevo.

III- Resultados

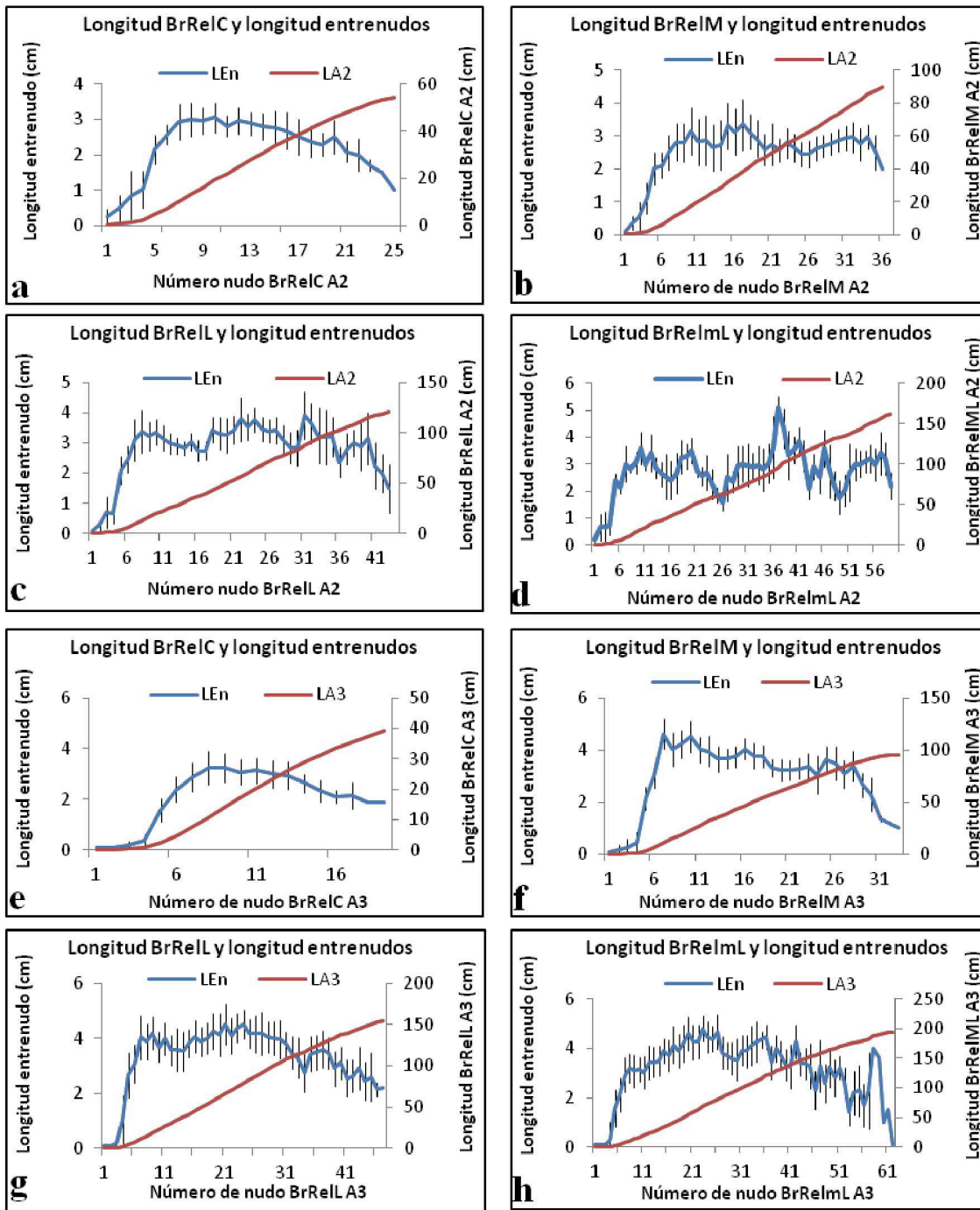


Lámina 18: Longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A2 y A3 en *Prosopis alba* de dos años. a, b, c, d, brotes A2; e, f, g, h, brotes A3. Referencias: LEn, longitud de entrenado; LA2, longitud de brote relevo A2; LA3, longitud de brote relevo A3; BrRelC, brote relevo corto; Br RelL, brote relevo largo; BrRelM, brote relevo medio; BrRelmL, brote relevo muy largo.

III- Resultados

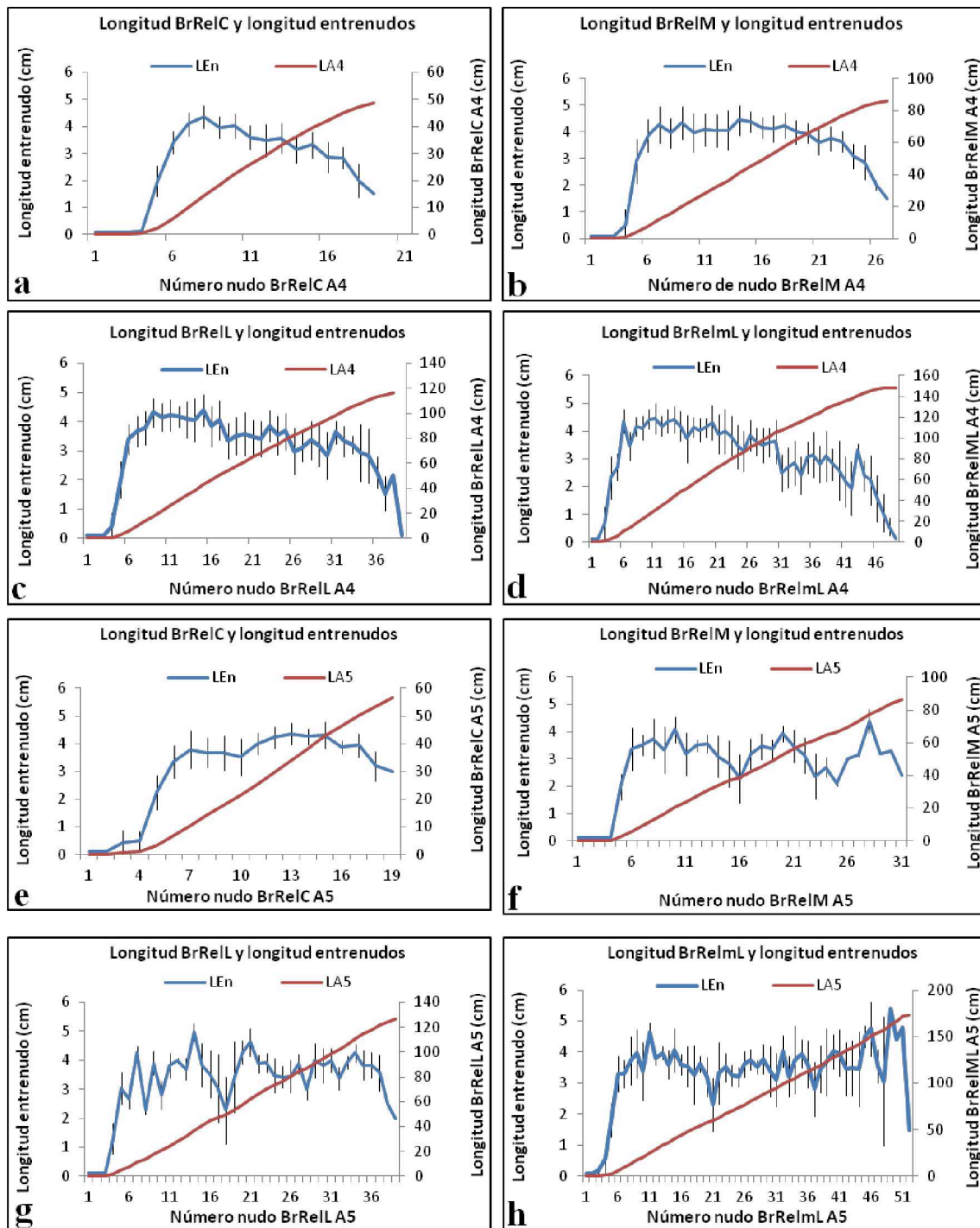
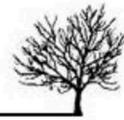


Lámina 19: Longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A4 y A5 en *Prosopis alba* de dos años. a, b, c, d, brotes A4; e, f, g, h, brotes A5. Referencias: LEn, longitud de entrenado; LA4, longitud de brote relevo A4; LA5, longitud de brote relevo A5; BrRelC, brote relevo corto; Br RelL, brote relevo largo; BrRelM, brote relevo medio; BrRelmL, brote relevo muy largo.

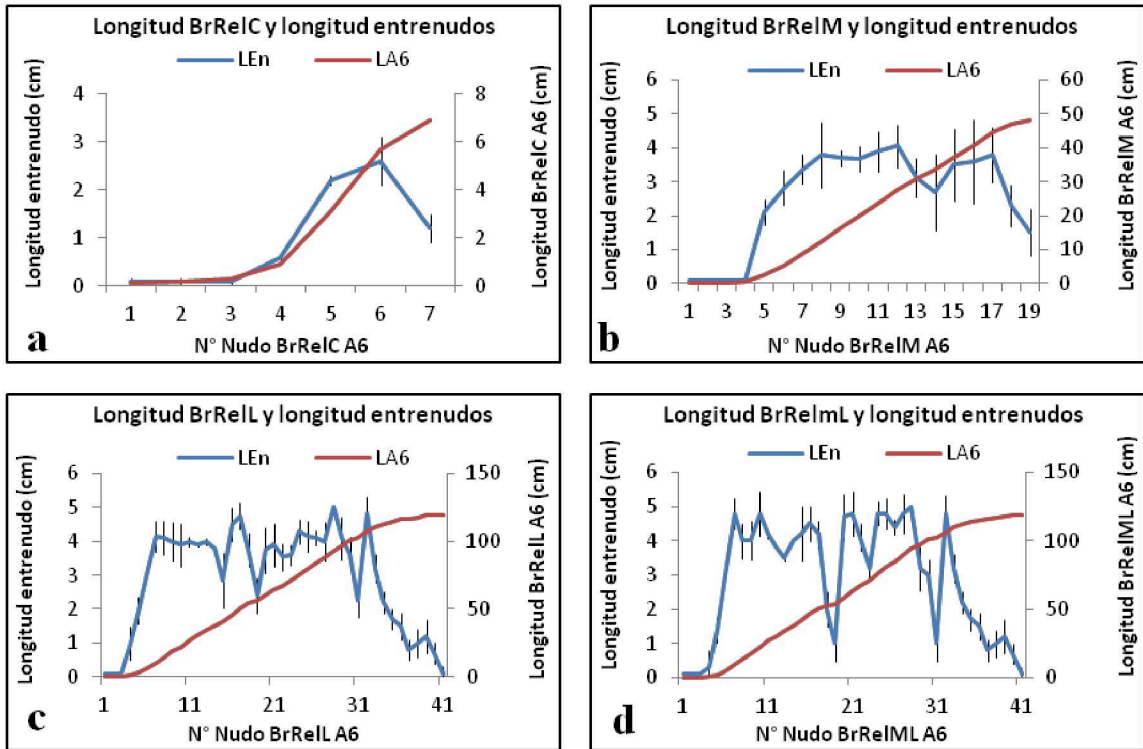


Lámina 20: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes A6 en *Prosopis alba* de dos años. a, b, c, d, brotes A6. Referencias: LA6, longitud de relevos A6; LEn, longitud de entrenudos; BrRelC, relevos cortos; BrRelL, relevos largos; BrRelM, relevos medios; BrRelML, relevos muy largos.

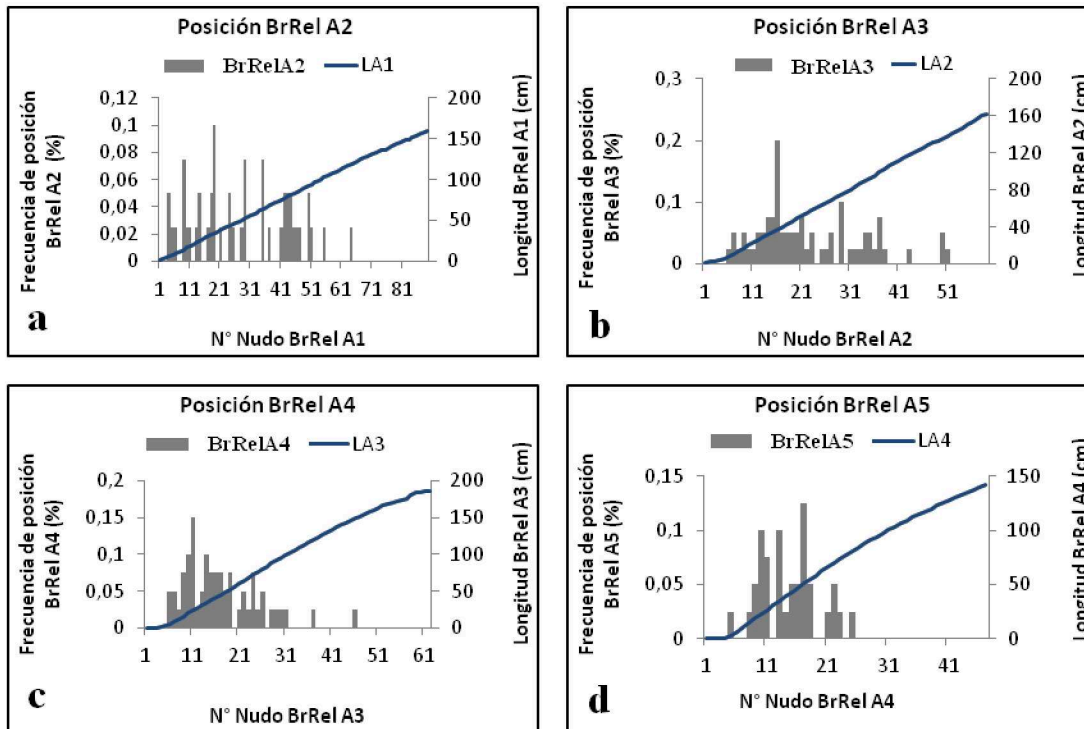


Lámina 21: Posición de brotes relevo sobre sus brotes portadores en *Prosopis alba* de dos años. a, b, c, d, posición de brotes relevo sobre sus brotes portadores. Referencias: LA1-LA4, longitud de brotes de orden A1-A4; BrRelA1, frecuencia de relevos A1; BrRelA2, frecuencia de relevos A2; BrRelA3, frecuencia de relevos A3; BrRelA4, frecuencia de relevos A4; BrRelA5, frecuencia de relevos A5.

III- Resultados



Tabla 6: Ecuaciones y coeficientes de determinación (R^2) de cinco órdenes de brotes en *P. alba* de dos años. Referencias: LA; longitud acumulada del relevo; LEn, longitud de entrenudos; BrRelC, relevos cortos; BrRelL, relevos largos; BrRelM, relevos medios; BrRelmL, relevos muy largos. Donde x , número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) e y , longitud de los entrenudos (LEn) según su posición en el brote y longitud acumulada (LA) de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal).

Orden topológico	Relevo	LEn	LA
A2	BrRelC	$y = 0,0007x^3 - 0,0427x^2 + 0,7267x - 0,6822$. $R^2 = 0,9282$	$y = -0,0048x^3 + 0,1793x^2 + 0,7249x - 1,7364$. $R^2 = 0,9992$
	BrRelM	$y = 0,0004x^3 - 0,0256x^2 + 0,5347x - 0,4097$. $R^2 = 0,8541$	$y = -0,0011x^3 + 0,0663x^2 + 1,6193x - 4,1446$. $R^2 = 0,9989$
	BrRelL	$y = 0,0001x^3 - 0,0124x^2 + 0,378x + 0,0948$. $R^2 = 0,7413$	$y = -0,0011x^3 + 0,0805x^2 + 1,5592x - 3,9311$. $R^2 = 0,9996$
	BrRelmL	$y = 5E-05x^3 - 0,0057x^2 + 0,201x + 0,8855$. $R^2 = 0,3354$	$y = -0,0002x^3 + 0,0221x^2 + 2,2043x - 4,8003$. $R^2 = 0,9988$
A3	BrRelC	$y = 0,0007x^3 - 0,0526x^2 + 0,9021x - 1,4744$. $R^2 = 0,875$	$y = -0,0128x^3 + 0,4143x^2 - 1,27x + 0,7315$. $R^2 = 0,9987$
	BrRelM	$y = 0,0005x^3 - 0,0381x^2 + 0,8109x - 1,0075$. $R^2 = 0,7828$	$y = -0,0032x^3 + 0,1516x^2 + 1,5532x - 5$. $R^2 = 0,9982$
	BrRelL	$y = 0,0002x^3 - 0,0197x^2 + 0,5492x - 0,25$. $R^2 = 0,8296$	$y = -0,0014x^3 + 0,0959x^2 + 2,0559x - 6,0266$. $R^2 = 0,9996$
	BrRelmL	$y = 8E-05x^3 - 0,0112x^2 + 0,4157x - 0,2809$. $R^2 = 0,7763$	$y = -0,001x^3 + 0,0821x^2 + 1,8253x - 7,3008$. $R^2 = 0,9994$
A4	BrRelC	$y = 0,0004x^3 - 0,0574x^2 + 1,1043x - 1,8722$. $R^2 = 0,8387$	$y = -0,0168x^3 + 0,5367x^2 - 1,6414x + 0,7637$. $R^2 = 0,9981$
	BrRelM	$y = 0,0006x^3 - 0,0469x^2 + 0,9693x - 1,4127$. $R^2 = 0,8695$	$y = -0,0064x^3 + 0,2797x^2 + 0,4079x - 2,5368$. $R^2 = 0,9991$
	BrRelL	$y = 0,0003x^3 - 0,0279x^2 + 0,6749x - 0,6918$. $R^2 = 0,753$	$y = -0,0019x^3 + 0,1005x^2 + 2,1007x - 6,7322$. $R^2 = 0,9983$
	BrRelmL	$y = 0,0002x^3 - 0,018x^2 + 0,4842x + 0,4522$. $R^2 = 0,737$	$y = -0,0009x^3 + 0,0408x^2 + 3,3424x - 8,894$. $R^2 = 0,9991$
A5	BrRelC	$y = -0,0003x^3 - 0,0245x^2 + 0,8032x - 1,2498$. $R^2 = 0,9233$	$y = -0,0125x^3 + 0,4583x^2 - 1,2704x + 0,6544$. $R^2 = 0,9995$
	BrRelM	$y = 0,0009x^3 - 0,05x^2 + 0,8802x - 1,2975$. $R^2 = 0,6886$	$y = -0,0019x^3 + 0,0993x^2 + 1,6423x - 5,0085$. $R^2 = 0,9974$
	BrRelL	$y = 0,0003x^3 - 0,0214x^2 + 0,5411x - 0,2562$. $R^2 = 0,6318$	$y = 0,0114x^2 + 3,1213x - 9,4512$. $R^2 = 0,9982$
	BrRelmL	$y = 0,0002x^3 - 0,0145x^2 + 0,4084x + 0,2107$. $R^2 = 0,5069$	$y = 4E-06x^3 + 0,0073x^2 + 3,1328x - 9,5693$. $R^2 = 0,999$
A6	BrRelC	$y = -0,0972x^3 + 1,1333x^2 - 3,348x + 2,6$. $R^2 = 0,9048$	$y = -0,0417x^3 + 0,7524x^2 - 2,506x + 2,1$. $R^2 = 0,9814$
	BrRelM	$y = -0,0005x^3 - 0,0224x^2 + 0,7803x - 1,3478$. $R^2 = 0,8371$	$y = -0,0142x^3 + 0,4849x^2 - 1,5942x + 0,9782$. $R^2 = 0,9987$
	BrRelL	$y = 1E-04x^3 - 0,0162x^2 + 0,5168x - 0,2463$. $R^2 = 0,7402$	$y = -0,0027x^3 + 0,1548x^2 + 1,2241x - 3,7717$. $R^2 = 0,9987$
	BrRelmL	$y = 0,0001x^3 - 0,0195x^2 + 0,5779x - 0,505$. $R^2 = 0,6149$	$y = -0,0028x^3 + 0,1602x^2 + 1,1925x - 4,1385$. $R^2 = 0,9982$



III.2.3.- Plantas de 8, 16 y más de 25 años

III.2.3.1.- Brotes An1

III.2.3.1.1.- Longitud y diámetro

Inicialmente la velocidad de crecimiento de los brotes es baja, produciendo entrenudos cortos, mientras que los entrenudos sucesivos presentaron mayor longitud; hacia el final se vuelve a reducir la longitud de los entrenudos. La longitud acumulada de los entrenudos pudo representarse a través de una curva de tipo sigmoidea (lám. 22, fig. a, b, c.).

Los diámetros de brotes mostraron diferencias significativas para las tres poblaciones (lám. 22, fig. d) como también los incrementos de diámetros (Inc) (0,5 mm; 1,2 mm y 1,8 mm para las poblaciones de 8, 16 y 25 años respectivamente), producto de la actividad del cambium vascular desde el segundo año de crecimiento. El análisis del incremento e incremento porcentual (Inc%) mostró que ramas con diámetro inicial alto no necesariamente tienen aumentos importantes de diámetro al año siguiente, esto se debe a que el nivel de variabilidad de este parámetro para los ejemplares y ramas muestreadas fue muy alto (tabla 7). Sin embargo, tanto los valores de Inc como de Inc% son mayores para todas las orientaciones en función de la edad de la población.

III.2.3.1.2.- Braquiblastos, estructuras reproductivas y ramas

La presencia de braquiblastos (Braq) y estructuras reproductivas (ERep) fue observada en brotes anuales (Br) de las tres poblaciones y en cada una de las orientaciones. La frecuencia de observación de los mismos estuvo relacionada con el vigor de crecimiento del brote. Mayor longitud de entrenudo se correlacionó con mayor frecuencia de braquiblastos (lám. 23, fig. a, b y c) y estructuras reproductivas (lám. 23, fig. d, e, f), siendo la población de 16 años la que presentó las mayores frecuencias. Los braquiblastos y

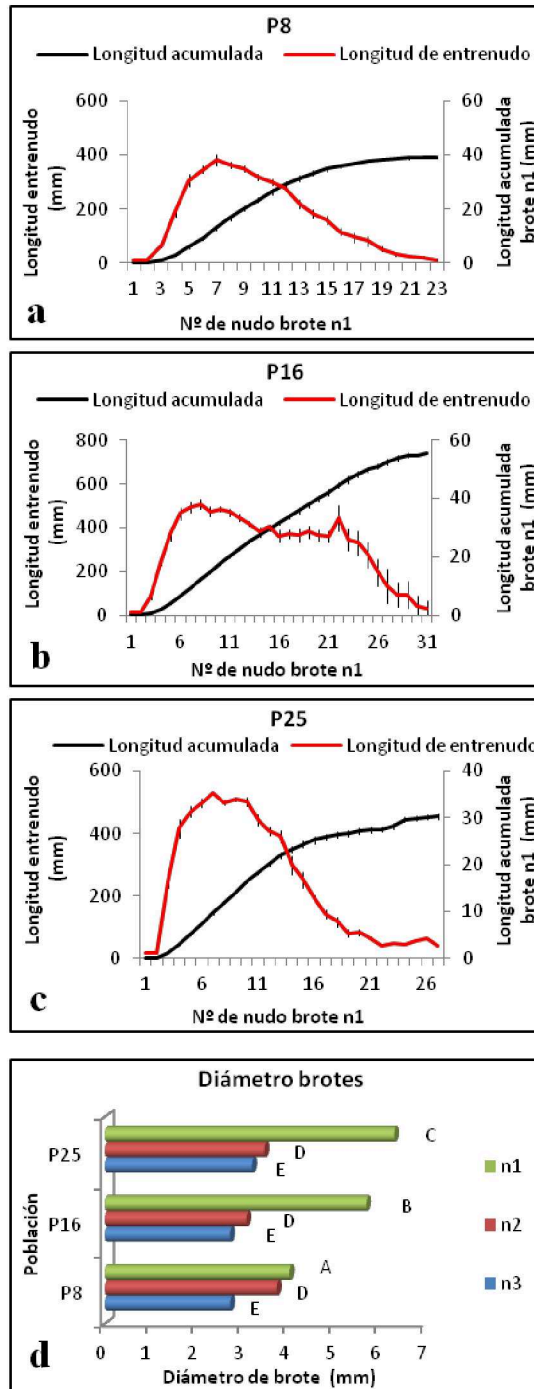


Lámina 22: Cuantificación de la longitud y diámetro de brotes anuales en tres poblaciones de *Prosopis alba*. a, b y c, longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de brotes An1 para poblaciones de 8, 16 y más de 25 años respectivamente; d, diámetro de brotes para las tres poblaciones según el orden de ramificación. Referencias: An1-3, órdenes de ramificación sucesivos. En d, letras distintas indican diferencias estadísticamente significativas (al 5%).

III- Resultados



estructuras reproductivas se ubicaron en todos los casos en posición axilar, de esta manera los brotes continúan incrementando su longitud hasta el final del período de crecimiento.

Los brotes de orden An2 se desarrollaron con mayor frecuencia en la porción del brote portador (An1) con entrenudos más largos, siendo las frecuencias muy bajas o nulas en la parte distal de los mismos. Este resultado fue común a las tres poblaciones analizadas, sin embargo la cantidad de brotes (lám. 24, fig. a, b y c), de estructuras reproductivas y de braquiblastos varió en función de la edad de las plantas. Existe una frecuencia importante de nudos que no manifiestan ningún tipo de producción axilar durante la estación de crecimiento; no obstante muchos de ellos generarán nuevos braquiblastos, estructuras reproductivas y brotes de orden An2 en la próxima estación de crecimiento. La cantidad de brotes producidos dependió de la orientación de la rama, fueron más frecuentes los brotes en las ramas con orientación norte y este (lám. 24, fig. d).

Tabla 7: Aumento del diámetro (mm) de brotes An1 medidos a través de incrementos (Inc) e incrementos porcentuales (Inc%) en diferentes orientaciones, para tres poblaciones de P. alba.

	Este		Norte		Oeste		Sur		Promedio de Inc	Promedio de Inc %
	Inc	Inc %	Inc	Inc %	Inc	Inc %	Inc	Inc %		
P8	0,5 ±0,8	10,2 ±11,4	0,7 ±1,0	11,7 ±11,7	0,4 ±0,7	7,8 ±9,7	0,5 ±0,5	9,8 ±10,4	0,52 a	9,9 a
P16	1,3 ±1,3	21,1 ±22,7	1,8 ±1,8	21,0 ±16,6	0,90 ±0,83	12,8 ±10,7	0,50 ±0,53	7,5 ±6,0	1,12 b	15,6 b
P25	1,8 ±1,2	21,4 ±12,3	1,8 ±0,8	21,3 ±8,6	1,8 ±0,8	23,4 ±10,7	1,6 ±1,2	19,0 ±11,9	1,75 c	21,3 c

Referencias: Poblaciones con letras distintas son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$).

III.2.3.2.- Brotes An2

III.2.3.2.1.- Longitud y diámetro

La longitud de Br pudo representarse a partir de una curva “S”, en donde los nudos de los perfiles son seguidos de entrenudos cortos y posteriormente de entrenudos de mayor

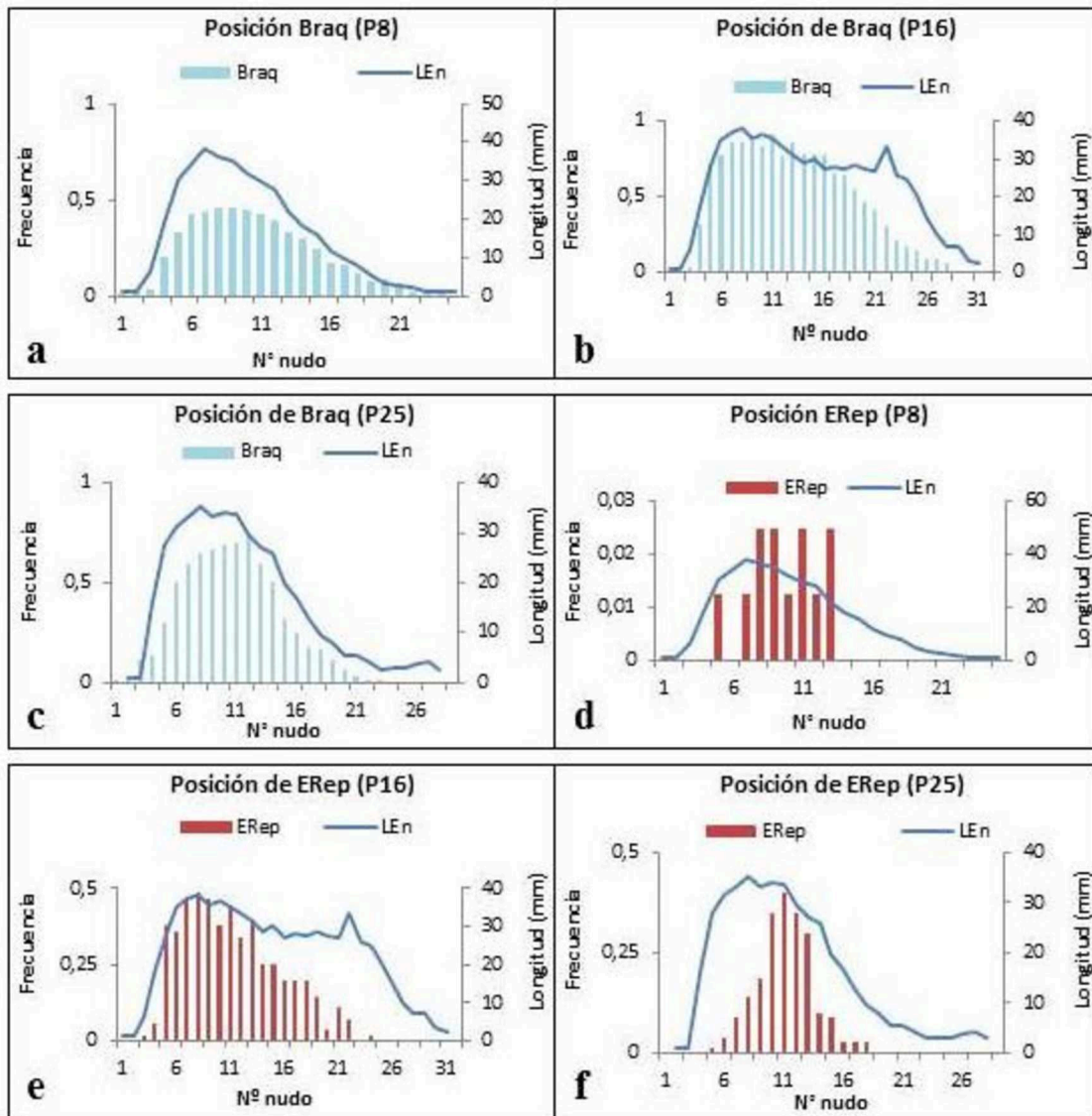


Lámina 23: Posición de braquiblastos y estructuras reproductivas en *Prosopis alba*. a, b, c, frecuencia de braquiblastos en brotes de orden An1 para poblaciones de 8, 16 y más de 25 años respectivamente; d, e, f, frecuencia de estructuras reproductivas en brotes de orden An1 para poblaciones de 8, 16 y más de 25 años respectivamente. Referencias: Braq, braquiblastos; ERep, estructuras reproductivas; LEn, longitud de entrenudos.

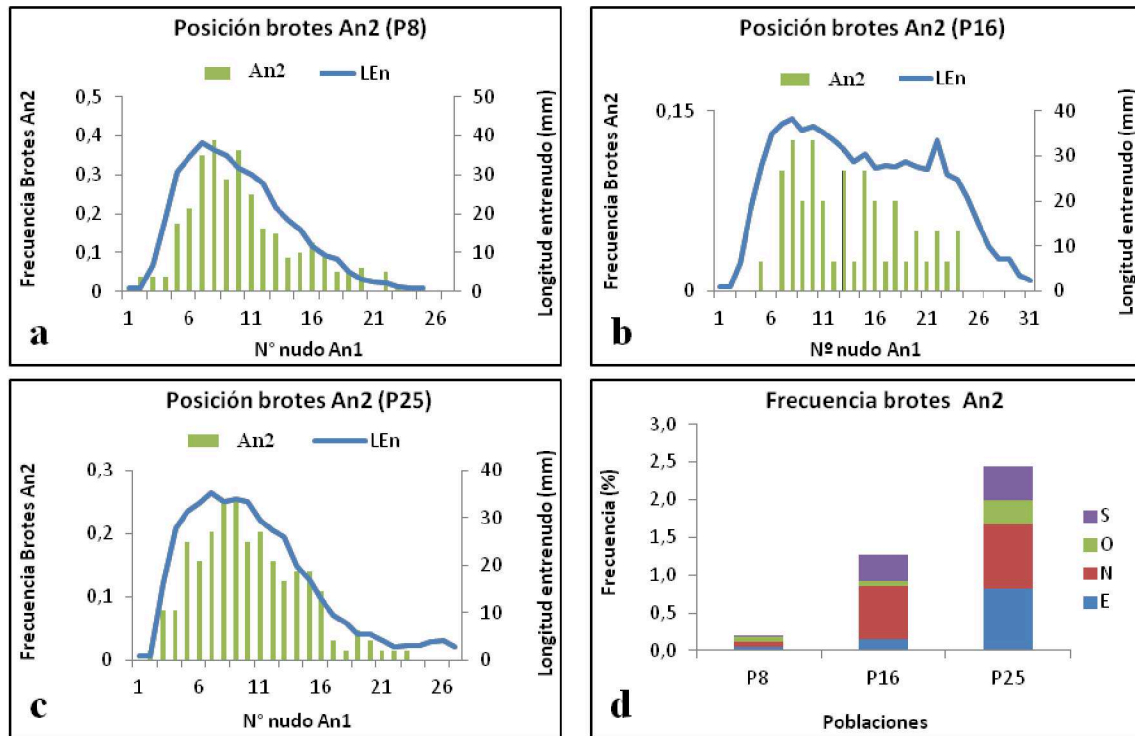


Lámina 24: Cuantificación de brotes en árboles adultos de *Prosopis alba*. a, b, c, frecuencia de brotes de orden An2 sobre sus portadores An1 para la población de 8 años, 16 años y más de 25 años respectivamente; d, frecuencia de brotes de orden An2 según orientación. Referencias: E, este; LEn, longitud de entrenudo del brote de orden An1; N, norte; An2, frecuencia de brote de orden An2; O, oeste; P8, P16 y P25: poblaciones de 8, 16 y más de 25 años respectivamente; S, sur.



longitud; en todos los brotes se observó crecimiento definido y posterior agotamiento y muerte del meristema apical una vez finalizada la estación de crecimiento.

Los brotes mostraron tamaños diferentes en función de su longitud y de la edad de la población estudiada. En la lám. 25 (fig. a, b, c) se observa el tamaño de brotes cortos y en la lám. 25 (fig. d, e, f) los brotes medios; los brotes largos mostraron alternancia de producción de entrenudos cortos y largos (lám. 25, fig. g, h, i). Los brotes de mayor longitud resultaron los BrL de la población de 16 años. En las tres poblaciones la mayor longitud de entrenudos observados correspondió a brotes largos; es decir, la longitud final de los brotes estuvo relacionada con la cantidad de entrenudos por brote y con la longitud de los mismos.

Los diámetros de brotes de orden An2 resultaron menores que los de sus portadores, diámetros grandes de los brotes portadores no implicaron necesariamente diámetro grandes en los brotes de orden An2. No se observaron diferencias significativas entre los diámetros de cada orden de brote analizado entre las poblaciones (lám. 22, fig. d).

III.2.3.2.2.- Braquiblastos, estructuras reproductivas y ramas

En las tres poblaciones se observó presencia de braquiblastos y estructuras reproductivas siendo la población más joven la que mostró las menores frecuencias de aparición; la mayor frecuencia se dio en las orientaciones este y norte (lám. 26 fig. a y b). La frecuencia de observación de brotes An3 fue diferente para las tres edades estudiadas y para cada orientación analizada (lám. 26, fig. c). Se destaca que es en la población de 16 años donde se observa mayor cantidad de brotes producidos.

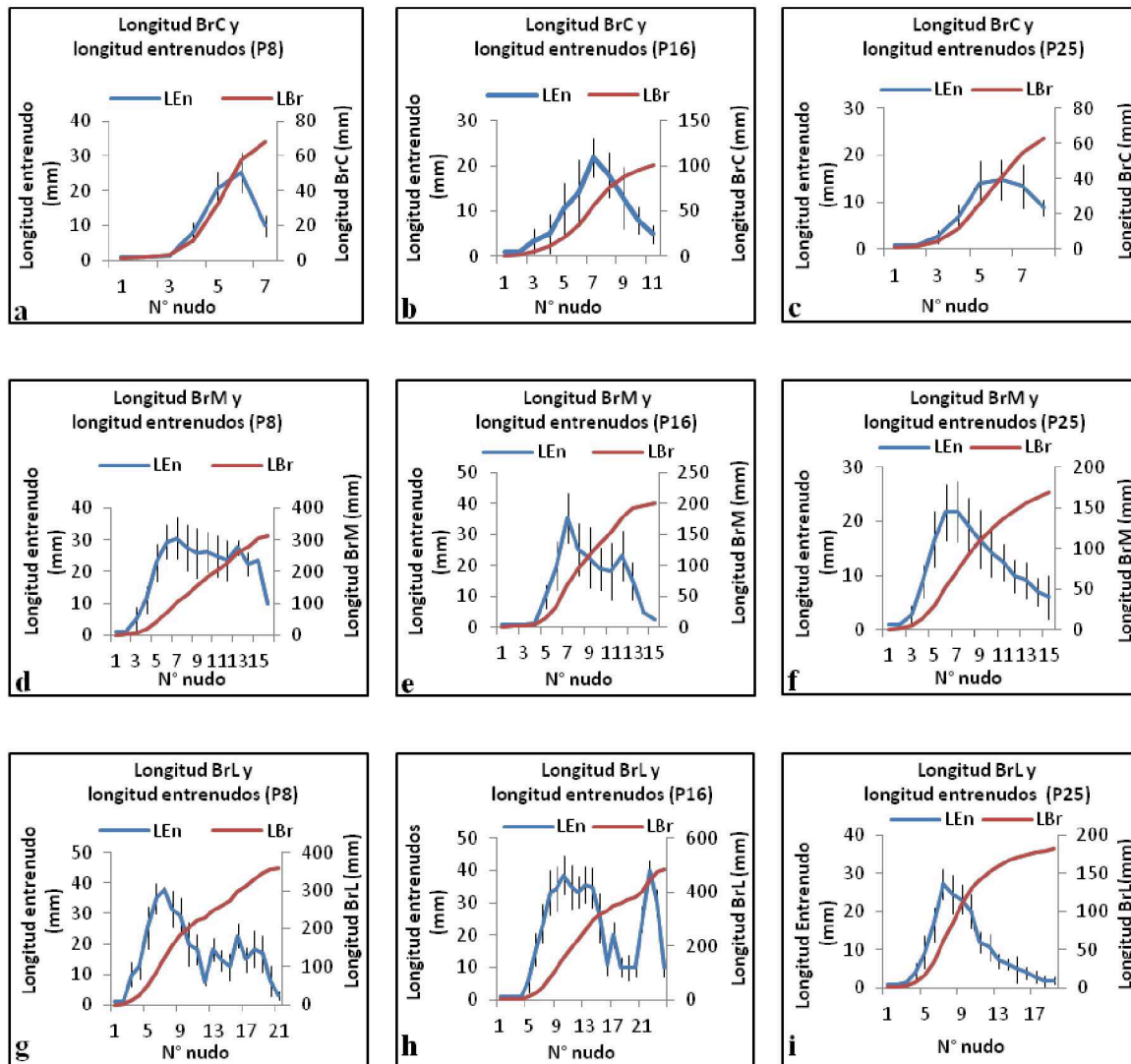


Lámina 25: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) en tres poblaciones de *Prosopis alba*. a, b c, brotes cortos; d, e, f, brotes medios; g, h, i, brotes largos. Referencias: BrC, brotes cortos; BrL, brotes largos; BrM, brotes medios; LBr, longitud de brote; LEn, longitud de entrenudos para las poblaciones de 8 (P8), 16 (P16) y más de 25 años (P25).



III.2.3.3.- Brotes An3

III.2.3.3.1.- Longitud y diámetro

En este orden de ramificación se encontraron principalmente brotes cortos (BrC) en las tres poblaciones; y sólo en la población más vieja se registró además brotes de longitud media (BrM). Los BrC resultaron más largos que los de orden An2 en las poblaciones de 8 y 16 años (lám. 26, fig. d, e); en la población de más de 25 años los BrC resultaron de mayor longitud que los BrC An2 (lám. 26, fig. f) y los BrM mostraron una longitud levemente superior a los correspondientes de orden An2 (lám. 26, fig. g). Los diámetros de este orden de ramificación fueron los menores observados y no hubo diferencias significativas entre las poblaciones (lám. 22, fig. d).

III.2.3.3.2.- Braquiblastos y estructuras reproductivas

Si bien se observó presencia de braquiblastos y estructuras reproductivas en esta jerarquía de brotes, las frecuencias resultaron muy bajas. No obstante, su presencia nos permite caracterizar esta ramificación como de tipo simultánea, es decir, existe desarrollo de ramas a partir de yemas axilares al mismo tiempo que lo hacen sus brotes portadores (An2). El mayor orden de ramificación generado por el crecimiento anual en ramas que no sufrieron traumatismos por herbivoría fue de An3; con menor frecuencia pudieron verse brotes An4 cuya presencia coincidió con la pérdida traumática del meristema apical de su rama portadora debido a insectos, aves o ganado durante el desarrollo de las mismas, induciendo la aparición de nuevos brotes de tipo “tenedor” (comportamiento descrito en el apartado III.1.3.2).

El meristema apical murió durante el período invernal en todos los órdenes de brotes; sin embargo en algunos inviernos más suaves puede permanecer vivo y de esta manera retomar la actividad de elongación una vez superado el período de reposo invernal. Estos meristemas muestran muy bajo vigor de crecimiento comparado con el que presentan las yemas axilares brotadas durante la nueva estación de crecimiento.

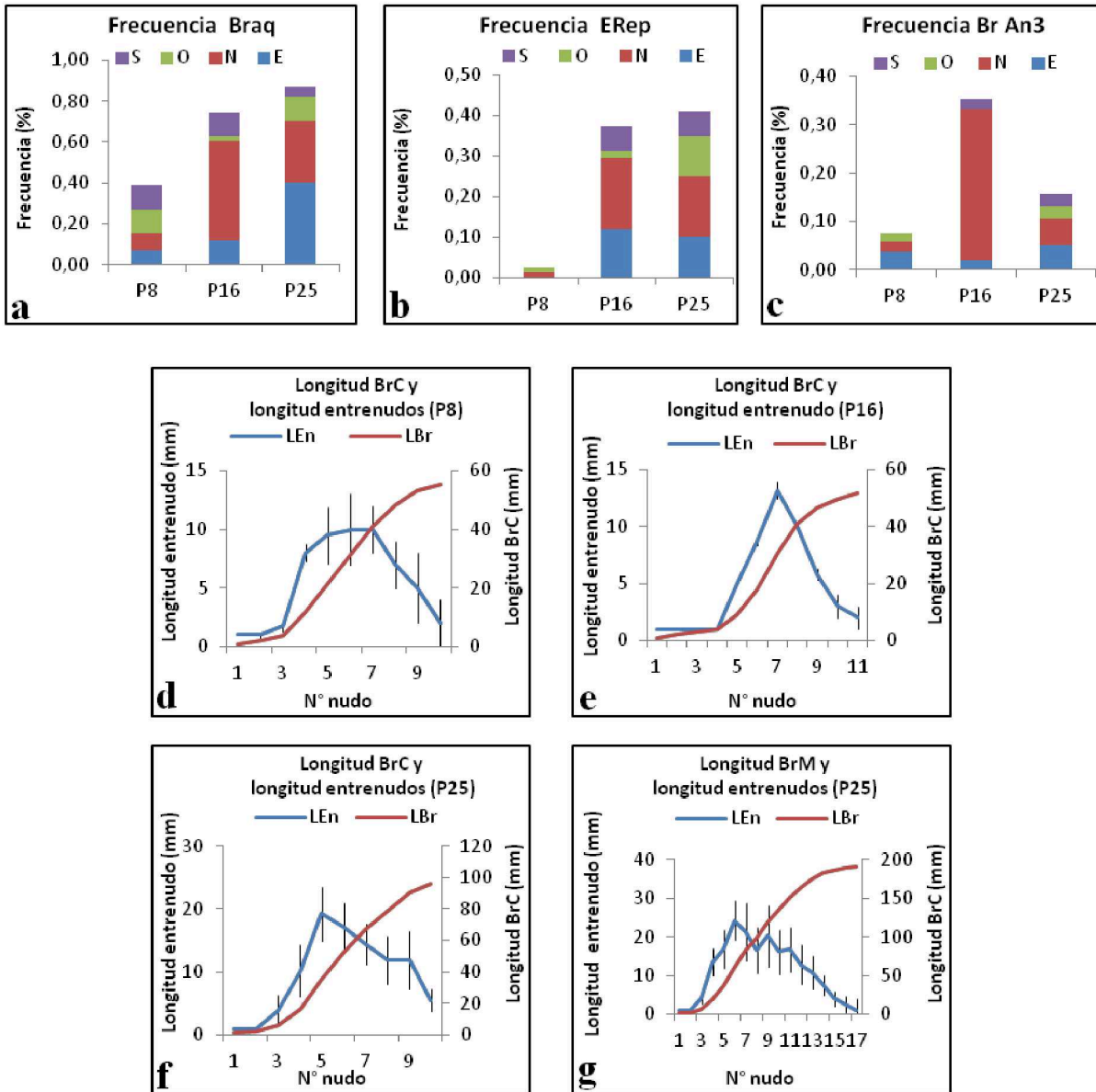


Lámina 26: Cuantificación de brotes en árboles adultos de *Prosopis alba*. a, frecuencia de braquiblastos; b, frecuencia de estructuras reproductivas; c, frecuencia de brotes de orden An3; d, e, f, longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) en brotes cortos para las tres poblaciones; g, longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) en brotes medios para la población de más de 25 años. Referencias: Braq, braquiblastos; ERep, estructuras reproductivas; Br, brotes; An3: orden de ramificación An3; P8, P16 y P25, poblaciones de 8, 16 y más de 25 años de edad respectivamente.



III.3.- ARQUITECTURA Y SECUENCIA DE DESARROLLO DE *P. affinis*

III.3.1.- Secuencia de desarrollo inicial: árbol del futuro

La aparición de los cotiledones es precedida por la elongación del epicótilo que porta al meristema apical (lám. 27, fig. a), el cual produce fitómeros sucesivos que dan origen a un eje principal (A1) (lám. 27, fig. b). A medida que este eje aumenta en longitud se va curvando y de sus yemas axilares se desarrollan brotes A2. La ramificación de A1 resultó por ello inmediata (o siléptica). Los brotes A2 surgieron principalmente en la parte basal y, en menor medida, de la parte media del eje portador, por lo que la ramificación del eje principal pudo describirse como de tipo basítona y mesótona. Se pudieron distinguir brotes muy cortos (braquiblastos) y otros de mayor longitud, algunos de los cuales, sobre todo los de gran desarrollo, se transformaron en brotes relevo (BrRel). Estos brotes A2 continuaron el crecimiento del eje principal de manera simpodial, mientras que la parte distal del eje A1 tomó posición horizontal, comportándose como una rama, por lo que el crecimiento en altura depende de los BrRel (lám. 27, fig. c). Finalmente se desarrollaron sobre los ejes A2, los brotes A3.

Con la llegada del período de reposo invernal se detiene la actividad de los meristemas apicales y axilares. Al final del primer año de crecimiento las plantas se caracterizaron por presentar un eje A1 foliado, curvado, con crecimiento definido a causa del cese de actividad del meristema apical, aun bajo condiciones de crecimiento favorables. Las ramificaciones, también de crecimiento definido, presentaron diferentes longitudes, las de mayor vigor son las que pueden constituirse en relevos de su eje portador. En algunas plantas el crecimiento de brotes A2 fue similar o superior al de A1 (lám. 27, fig. d); este comportamiento sumado a la ramificación basítona dio a las plantas, desde estadios iniciales del desarrollo, aspecto arbustivo.

En el segundo año la planta continuó produciendo brotes de diferentes longitudes con crecimiento definido, los brotes fueron cada vez más largos, su curvatura más

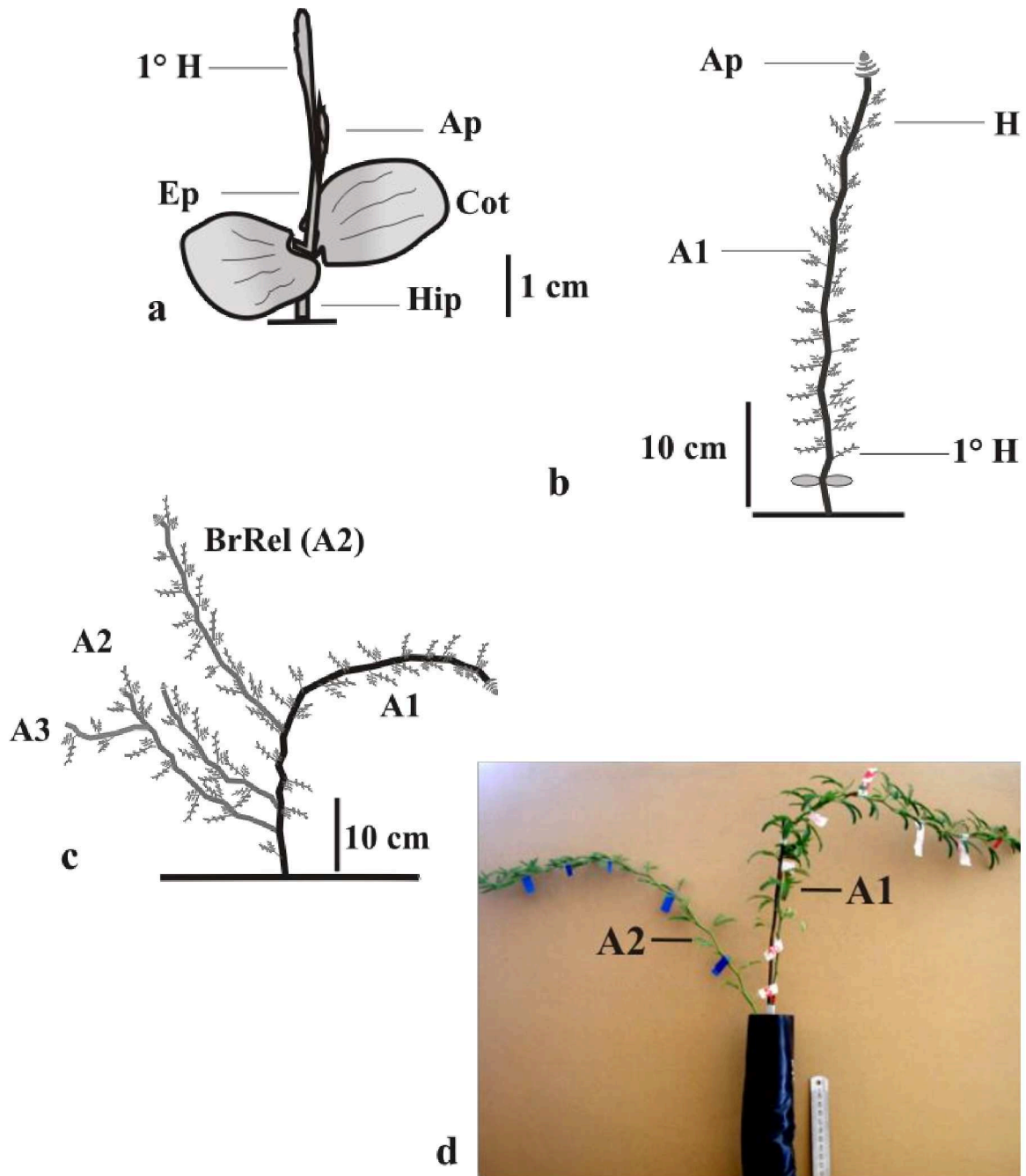


Lámina 27: Primeros estadios de desarrollo de *Prosopis affinis*. a, plántula ; b, construcción del eje principal a partir del meristema apical; c, ramificaciones en planta de un año; d, eje principal y brote de primer orden. Referencias: A1- A3, órdenes de ejes; Ap, ápice; Cot, cotiledones; Ep, epicótilo; H, hoja; Hip, hipocótilo; 1° H, primera hoja.



pronunciada y su aparición más frecuente respecto de los brotes cortos. En la zona curvada de estos brotes largos surgieron relevos que continuaron con el crecimiento en altura, mientras que la parte distal creció de manera horizontal (como si fuera ramificación lateral), construyéndose de esta manera un eje articulado principal con función de fuste formado por la parte vertical de los brotes de orden sucesivo que porta a su vez ramas estructurales construidas de igual manera (es decir, formado por la porción basal de ejes sucesivos). Al final del segundo año de crecimiento la planta presentó un fuste articulado principal de pocos centímetros, aunque se observaron individuos con un fuste articulado de mayor altura. Los ejes articulados resultaron lignificados, de escasa rectitud, generalmente con grandes espinas, con crecimiento secundario incipiente y función estructural. También se observaron ramas de menor porte, péndulas, provistas de espinas y dispuestas de manera laxa en todas direcciones, sin constituir una copa. Todas las categorías de ejes presentaron crecimiento determinado y en ninguna de ellas se observaron estructuras reproductivas. Las características principales de las diferentes categorías de ejes se detallan en la tabla 8.

Como consecuencia del crecimiento anteriormente descrito en plantas jóvenes, plantas con dos o más ejes articulados principales creciendo a baja altura sobre el fuste articulado dieron origen a árboles multifustales, mientras que plantas con un fuste articulado de mayor altura generaron árboles unifustales. El mecanismo de relevos no solo le permitió al árbol joven crecer en altura sino que también posibilitó la exploración horizontal.



Tabla 8: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes en plantas de *P. affinis* de dos años.

	Fuste articulado principal	Ejes articulados	Ramas	Ramitas	Braquiblastos
Crecimiento	Rítmico	Rítmico (muchos pulsos)	Dos pulsos	Un pulso	Rítmico. Un pulso
Ramificación	Lateral Inmediata o diferida Simpodial Rítmica Basítona (mesótona en menor medida)	Lateral Diferida o inmediata Simpodial Rítmica Basítona o mesótona (sobre la curvatura) Epitonía en relevos horizontales	Lateral Diferida o inmediata Simpodial Rítmica Basítona Epitonía en ramas horizontales	Lateral Diferida o inmediata Simpodial Rítmica Basítona	Lateral Inmediatas o diferidas Rítmica
Diferenciación morfológica de ejes	Vertical o inclinado Tortuoso (“zigzag”) Corto	Verticales y horizontales Muy largos	Verticales y horizontales Longitud intermedia	Verticales y horizontales Cortas	Corto

III.3.2.- Arquitectura de ejemplares adultos

III.3.2.1.- Inicio de la etapa adulta: árbol del presente

La aparición de las primeras estructuras reproductivas en Ñandubay se observó en una cohorte de 7 años, aunque solo algunos individuos presentaron floración, indicando el inicio de la etapa adulta. Los árboles mostraron sobre el fuste dos a cuatro ejes articulados principales, de corteza rugosa, frecuentemente con espinas; en virtud de que los ejes principales fueron construidos simpodialmente presentaron aspecto de “zigzag”, no obstante el crecimiento secundario generó aumento de diámetro compensando en parte esa característica. Algunos ejes articulados dieron origen a ramas de escaso diámetro, algunas de las cuales permanecieron unidas a la base de los fustes articulados mientras otras comenzaron a morir; por otra parte los ejes ubicados en la región media del fuste, de mayor

III- Resultados



desarrollo, originaron ramas que permanecieron unidas por más tiempo, aunque muchas de ellas murieron posteriormente. Los ejes articulados ubicados a mayor altura presentaron gran desarrollo y dieron origen a ramas maestras que surgieron de un punto de bifurcación del fuste articulado, denominado horquilla maestra (siguiendo a Drénou 2000), comenzando a construirse así la copa (lám. 28, fig. a).

Se observó la necesidad de madurez suficiente (a partir de los siete años) para que comience la formación de la copa, la cual se caracterizó en esta etapa por ser poco compacta, formada por ramas maestras con tendencia al crecimiento horizontal en la base de la copa y vertical en el centro. Las ramas maestras portaron a su vez ramas largas construidas de manera simpodial con brotes anuales largos en sus extremos, explorando el espacio en todas direcciones. Las estructuras reproductivas aparecieron sobre braquiblastos, en posición axilar de los brotes (lám. 28, fig. b) y presentaron la madurez suficiente para producir frutos con semilla (lám. 28, fig. c). La unidad arquitectural quedó definida por 5 categorías de ejes de crecimiento definido (tabla 9, lám. 28, fig. a).

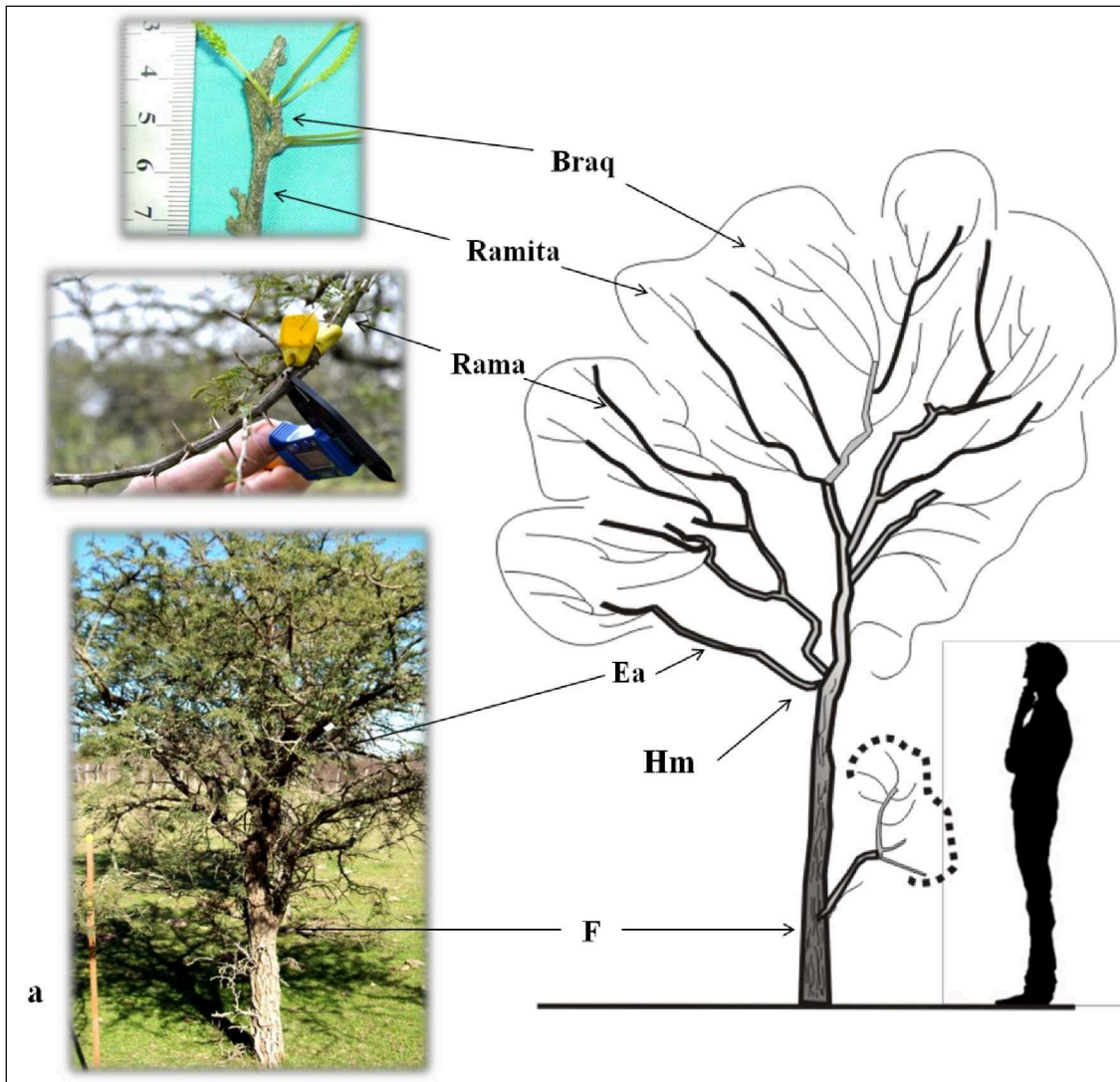


Lámina 28: Inicio de la etapa adulta y unidad arquitectural en *Prosopis affinis*. a, árbol en inicio de etapa adulta con todas las categorías de ejes que componen la unidad arquitectural; b, rama con ramitas, braquiblastos e inflorescencias; c, fruto. Referencias: Braq, braquiblasto; Ea, eje articulado (rama maestra); F, fuste articulado; Hm, horquilla maestra. La línea de puntos representa a las ramas que se perderán en el futuro.



Tabla 9: Características morfológicas de las diferentes categorías de ejes de la unidad arquitectural en plantas de *P. affinis*.

	Fuste articulado	Ejes articulados	Ramas	Ramitas	Braquiblastos
Crecimiento	Se bifurca en ejes articulados	Se bifurcan en ramas	Dos o tres pulsos	Un pulso	Un pulso
Ramificación	Lateral Diferida Pseudomonopodio	Lateral Diferida Se transforman en ramas maestras	Lateral Inmediata o diferida Simpodial Rítmica Basítona - mesótona Epitonía	Lateral (ramifican en baja proporción) Inmediatas o diferidas Simpodial Rítmica Basítona	Lateral Inmediatos o diferidos Rítmica
Diferenciación morfológica de ejes	Corto Torcido, el crecimiento 2° compensa la rectitud	Tienden a horizontales en la base de la copa y verticales en el centro	Brotos anuales largos	Brotos cortos	Brotos cortos
Estructuras reproductivas	No	No	Si, lateral	Si, lateral	Si, lateral

III.3.2.2.- Árbol reiterado

En estos árboles la falta de rectitud del fuste y el desarrollo de ejes articulados fueron menos evidentes a causa del crecimiento secundario; pudieron observarse individuos con el fuste muy torcido y otros con el fuste recto o casi recto. Las ramas laterales de escaso diámetro desaparecieron, quedando la altura del fuste determinada por la posición de los ejes articulados (ramas maestras) que se bifurcaron en la horquilla maestra. La altura del fuste resultó muy variable según los individuos observados, encontrándose desde árboles con fustes bifurcados a pocos centímetros y con ejes articulados de gran desarrollo (lám. 29, fig. a), o bien a árboles con el fuste de mayor altura (lám. 29, fig. b). De esta forma la posición de las ramas maestras sobre el fuste determinó variaciones arquitecturales fundamentales, como se verá en el punto III. 3.3.

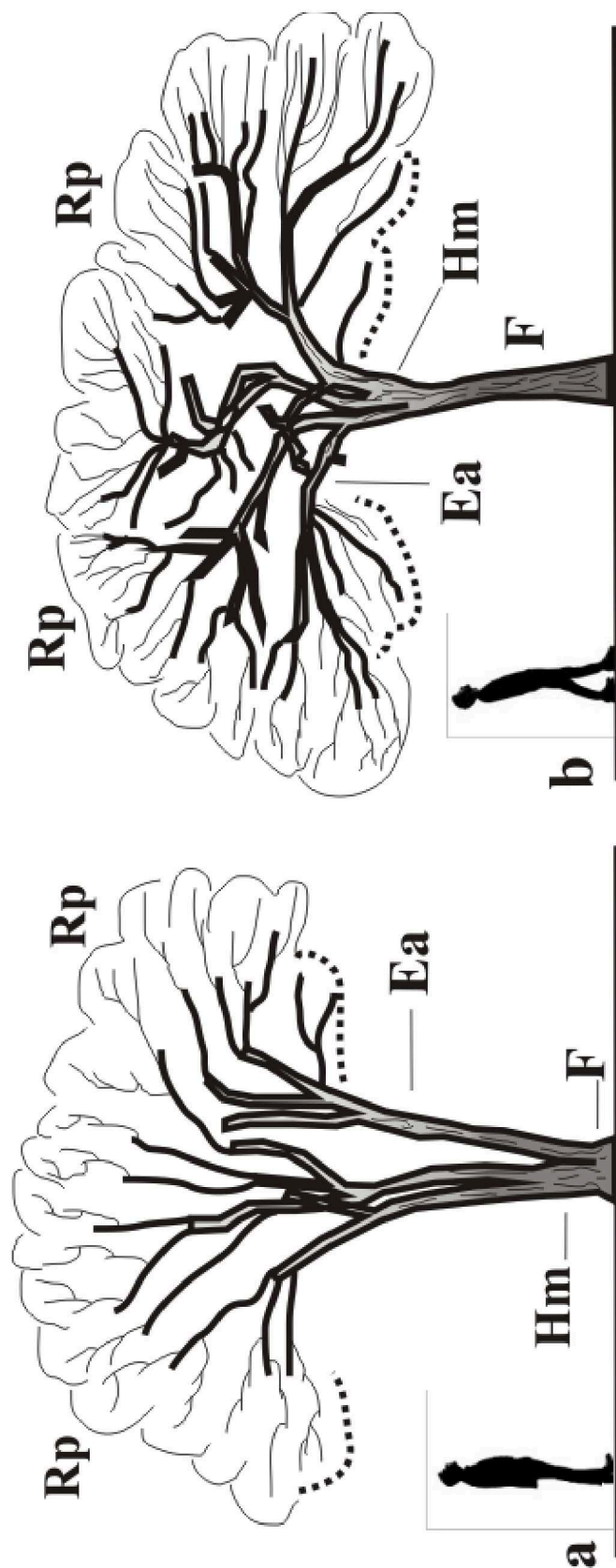


Lámina 29: Árboles reiterados de *Prosopis affinis*. a, fuste de baja altura; b, fuste de mayor altura. Referencias: Ea, eje articulado (rama maestra); F, fuste; Hm, horquilla maestra; Rp, reiteraciones parciales. Las líneas de puntos representan las ramas muertas.



Árboles reiterados desarrollaron entre dos y cuatro ramas maestras, pudiendo éstas presentar ramas menores en la parte basal y media, generalmente muertas. Las ramas maestras generaron a su vez reiteraciones parciales (Rp) formadas por ramas de menor diámetro construidas simpodialmente, a partir de las cuales surgieron brotes anuales de longitud variable, generalmente cortos. La copa del árbol reiterado presentó tres regiones bien definidas: una región de ramas maestras, gruesas, con alto sombreadamiento; una región de ramas de diámetro medio, escasamente foliadas; y la periferia de la copa. Esta última región de mayor exposición a la luz solar, presentó ramas portadoras de braquiblastos, estructuras reproductivas y brotes anuales con capacidad de ramificar de manera inmediata (siléptica), produciendo nuevos brotes, braquiblastos y estructuras reproductivas. Las Rp se formaron muy cercanas unas de otras, presentando la periferia de la copa aspecto compacto.

A medida que el árbol avanzó en edad alcanzó el mayor volumen de copa; las ramas que crecieron de forma horizontal prolongaron la copa lateralmente; este patrón de crecimiento, unido al peso de las ramas, hizo que las mismas pudieran, en algunas ocasiones, crecer hacia abajo, llegando muy cerca del suelo (lám. 30, fig. a). En el interior de la copa la muerte de ramas se intensificó, dejando claros que permitieron el ingreso de luz; se observó además la aparición de reiteraciones parciales diferidas (lám. 30, fig. a). Las ramas maestras que crecieron verticalmente aumentaron la altura total y se transformaron en reiteraciones totales (Rt) (lám. 30, fig. b).

III.3.2.3.- El árbol viejo y senescente: árbol del pasado

Esta etapa se caracteriza por la pérdida de gran parte de su copa; las ramas que permanecen muestran escaso vigor, se observan brotes foliosos solo en los extremos, los que presentan muy pocas estructuras reproductivas. A medida que las ramas mueren los espacios son ocupados por reiteraciones diferidas, algunas de las cuales se desarrollan hasta transformarse en reiteraciones totales diferidas (Rtd) (lám. 31, fig. a).

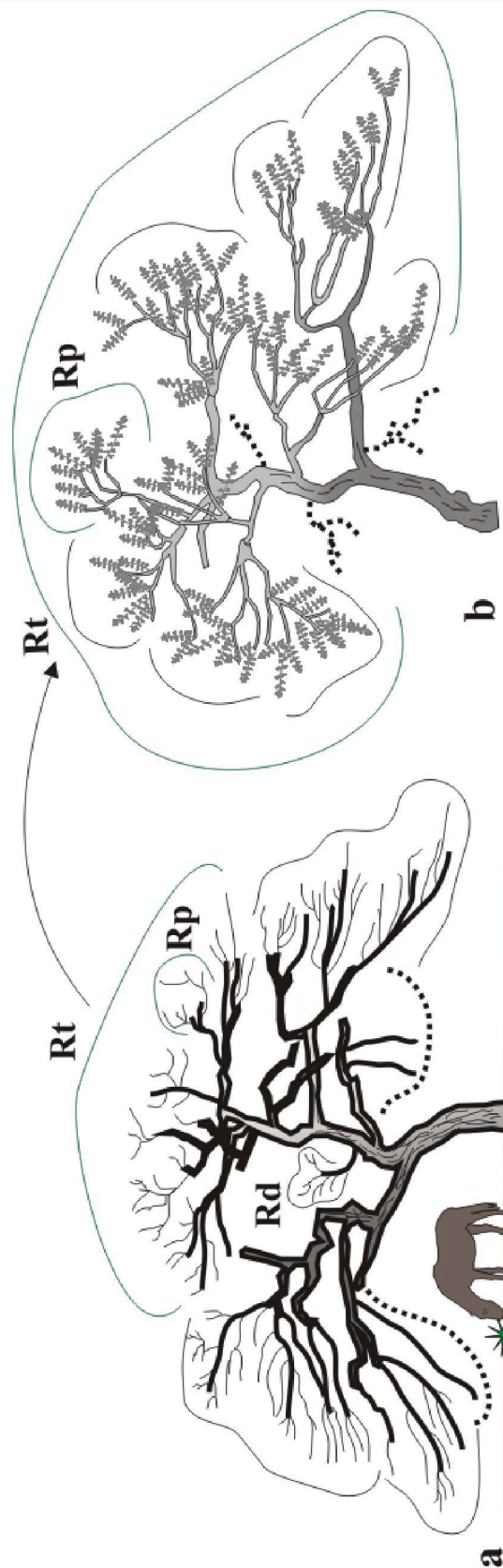


Lámina 30: Reiteración total en árbol de *Prosopis affinis* de mayor edad. a, árbol con el máximo desarrollo; b, reiteración total. Referencias: Rd; reiteración diferida; Rp, reiteración parcial; Rt, reiteración total. Las líneas de puntos representan las ramas muertas.



A medida que el árbol envejeció las ramificaciones diferidas surgieron cada vez más abajo, por lo que la altura total disminuyó. Sin embargo, se observaron algunos individuos que pudieron regenerarse a partir de reiteraciones a baja altura aun luego de haber perdido toda su copa (lám. 31, fig. b).

En la etapa final de la vida del árbol, cuando se produce la muerte, el fuste y parte de las ramas principales permanecen en pie, esto es debido a la durabilidad de su madera, tanto de la parte aérea como de la subterránea, que hace que estas estructuras permanezcan erguidas por largo tiempo.

III.3.3.- Variabilidad arquitectural de *P. affinis*

III.3.3.1.- Variabilidad observada en diferentes sitios de muestreo

La observación de árboles en todos los estadios de desarrollo permitió describir diferencias morfológicas de *P. affinis*, principalmente en: a) rectitud del fuste, b) posición de los ejes articulados sobre el fuste, c) persistencia y vigor de ramas; y d) longitud y curvatura de ejes articulados y ramas.

a) Rectitud del fuste

La conformación simpodial del fuste determinó que éste sea generalmente tortuoso (lám. 32, fig. a); solo a partir del crecimiento secundario de muchos años los árboles lograron cierta rectitud. No obstante pudieron observarse plantas jóvenes en donde los ejes superpuestos dieron origen a fustes articulados casi rectos (lám. 32, fig. b). En árboles adultos, estas características se correlacionan con fustes muy curvados para el primer caso, o bien, fustes rectos, sin indicios externos de haber sido construidos por simpodios (lám. 32, fig. c).

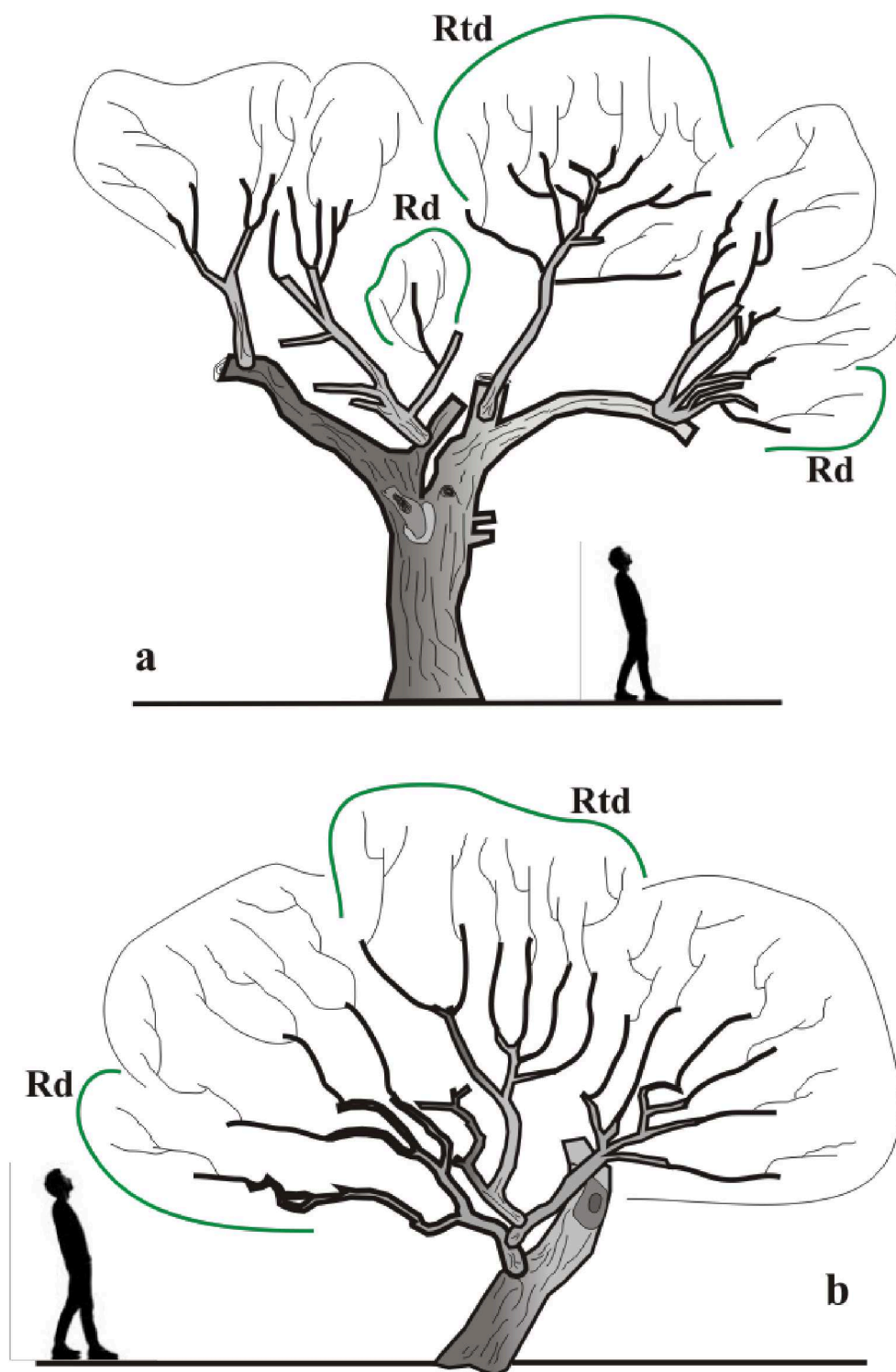


Lámina 31: Árboles de *Prosopis affinis* senescentes. a, árbol senescente; b, árbol reiterado luego de la muerte de la copa. Referencias: Rd, reiteración diferida; Rtd, reiteración total diferida.



b) Posición de los ejes articulados sobre el fuste

La ramificación basítona determinó que los ejes articulados principales se formen a baja altura, determinando que el fuste sea generalmente corto y bifurcado (lám. 33, fig. a); sin embargo, pudieron verse individuos con fustes que se bifurcaron en ejes articulados a mayor altura (lám. 33, fig. b).

c) Persistencia y vigor de ramas

La persistencia de ramas sobre los ejes articulados presentó variabilidad entre individuos; esta característica estuvo relacionada con el vigor de crecimiento de ramificaciones laterales de plantas jóvenes en el período de formación de la copa. Árboles con ramas maestras en desarrollo y copa en formación presentaron ramificaciones de diámetro importante unidas al fuste (lám. 33, fig. a). Estas ramas modificaron la estructura del árbol joven, pero posteriormente se secaron y no formaron parte del árbol adulto. Otros individuos, en cambio, mostraron sobre su fuste ramas de escaso diámetro, que cayeron rápidamente, desarrollando ramas importantes (ramas maestras) solo a partir de la horquilla maestra (lám. 33, fig. b).

d) Longitud y curvatura de ejes articulados y ramas

Desde estadios iniciales, en plantas de un año, se observaron diferencias en la longitud y curvatura de los brotes (lám. 34, fig. a). En plantas de dos años se encontraron dos patrones predominantes: por un lado, brotes cortos con curvatura pronunciada en las cuales los ejes articulados formados a partir de ellos resultaron rígidos, cortos y contruidos por un gran número de relevos; las ramas que se formaron con este patrón generaron una trama intrincada en la planta, la cual presentó aspecto compacto y con mayor crecimiento lateral (lám. 34, fig. b). Por otro lado, en otras plantas de dos años se desarrollaron brotes largos que describieron curvas amplias y formaron en conjunto ejes articulados largos y flexibles, compuestos por pocos relevos. Las ramas formadas con este patrón de crecimiento resultaron péndulas y la planta presentó aspecto laxo, con mayor capacidad de exploración vertical (lám. 34, fig. c).

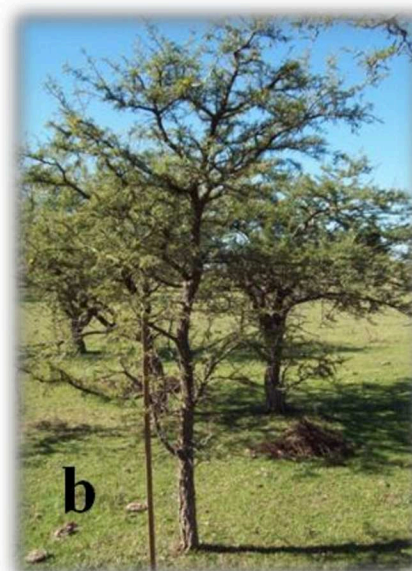


Lámina 32: Diferencia de rectitud de fuste en *Prosopis affinis*. a, árbol joven con fuste tortuoso; b, árbol joven con fuste casi recto; c, árboles adultos con fuste tortuoso (derecha) y casi recto (izquierda).



Estos patrones observados en plantas jóvenes, se correlacionaron en plantas adultas con caracteres tales como el tamaño de la copa, forma de la copa y velocidad de crecimiento: árboles con copas de poco tamaño, compactas, más anchas que altas y con alta mortandad de ramas en el interior (lám. 34, fig. d), se diferenciaron de árboles con copas altas, laxas, iluminadas y sanas (lám. 34, fig. e). En el monte, los primeros resultaron mayormente árboles dominados, mientras que los segundos fueron árboles del estrato dominante.

III.3.3.2.- Variabilidad debida al ambiente

III.3.3.2.1.- Efectos del sombreadamiento

En condiciones de sombreadamiento dentro de la copa la pérdida de ramas fue más rápida, comenzando con la muerte de las más pequeñas. Cuando la copa presentó un desarrollo mayor se limitó más el ingreso de luz en el interior y se observó la muerte de ramas de mayor diámetro. La pérdida de ramas favoreció la aparición de reiteraciones diferidas, fenómeno que permitió la recuperación parcial de la copa. Árboles de *P. affinis* creciendo en competencia por luz presentaron disminución de vigor general, bajo diámetro, desrame natural a mayor altura, copas reducidas y deformadas (lám. 35, fig. a).

III.3.3.2.2.- Efecto de heladas

En inviernos benignos se produjo la muerte de los ápices de brotes anuales con las primeras heladas, fenómeno que se observó en todas las edades, reanudándose en la primavera la brotación a partir de yemas axilares. No obstante, en inviernos severos, las heladas provocaron la muerte de ejes principales en plantas jóvenes, surgiendo a partir del traumatismo por frío reiteraciones diferidas de la base de la planta, resultando los árboles con fuste de baja altura y varios ejes articulados (lám. 35, fig. b).

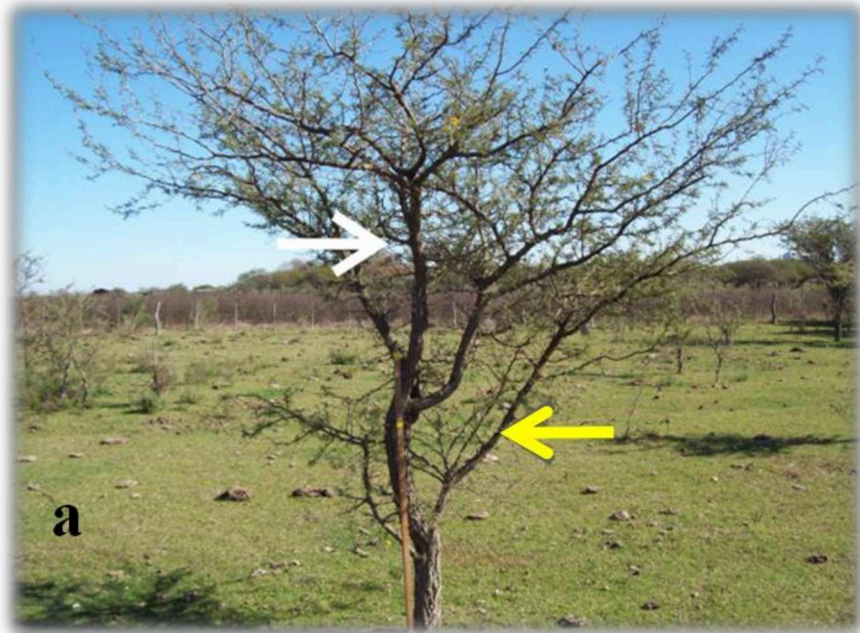


Lámina 33: Persistencia de ramas en árboles jóvenes de *Prosopis affinis*. a, árbol con ramas persistentes sobre el fuste; b, árbol con ramas secas o que caerán rápidamente. Las flechas amarillas marcan ramas que forman una copa incipiente (luego caerán); las flechas blancas indican la horquilla maestra a partir de la cual se formará la copa; la flecha negra muestra ramas muertas.



III.3.3.2.3.- Variaciones inducidas por ganado y cotorras

Los daños producidos por ganado consistieron en pisoteo de renuevos y ramoneo de ápices, lo cual promovió la ruptura de la dominancia apical favoreciendo la formación de plantas con fuste bajo y numerosos ejes principales. En plantas adultas se observaron marcas en la corteza de los fustes por “rascado” de los animales y ramoneo de ramas que crecieron a baja altura, sin modificarse el patrón de crecimiento. La aparición de renuevos fue muy frecuente a causa de la dispersión de semillas.

Los daños por cotorras (que cortan ramas para construir nidos, lám. 36, fig. a y b) fueron comunes en todas las plantas de cada una de las edades estudiadas promoviendo la aparición de ramificaciones diferidas en forma de “tenedor” (según Drénou, 2006). Los cambios morfológicos provocados por el corte de ramas resultaron evidentes sobre todo en plantas jóvenes, por poseer éstas brotes de mayor longitud.

La brotación de las yemas axilares de ramas dañadas se produjo inmediatamente por debajo del corte de la rama, generando numerosos brotes diferidos. El brote más distal tomó la función de relevo continuando el crecimiento longitudinal de la rama cortada, el resto de los brotes ocuparon posición lateral (lám. 36, fig. c); el crecimiento secundario posterior generó aumento de diámetro en toda la rama construida simpodialmente, disimulando las interrupciones ocurridas por traumas. Este proceso fue común en la construcción de ramas y ejes articulados principales a partir de relevos en posición acrótona (en brotes que crecieron verticalmente), y epítóna (en brotes horizontales). Cuando el brote fue cortado en el período de reposo (invierno) los relevos aparecieron en la estación de crecimiento posterior (primavera), mientras que si el brote dañado se encontraba en pleno crecimiento los brotes diferidos aparecieron inmediatamente luego del daño. En todos los casos los relevos diferidos presentaron características morfológicas (filotaxis, orientación y curvatura) similares a brotes originados de manera inmediata; no obstante se observaron

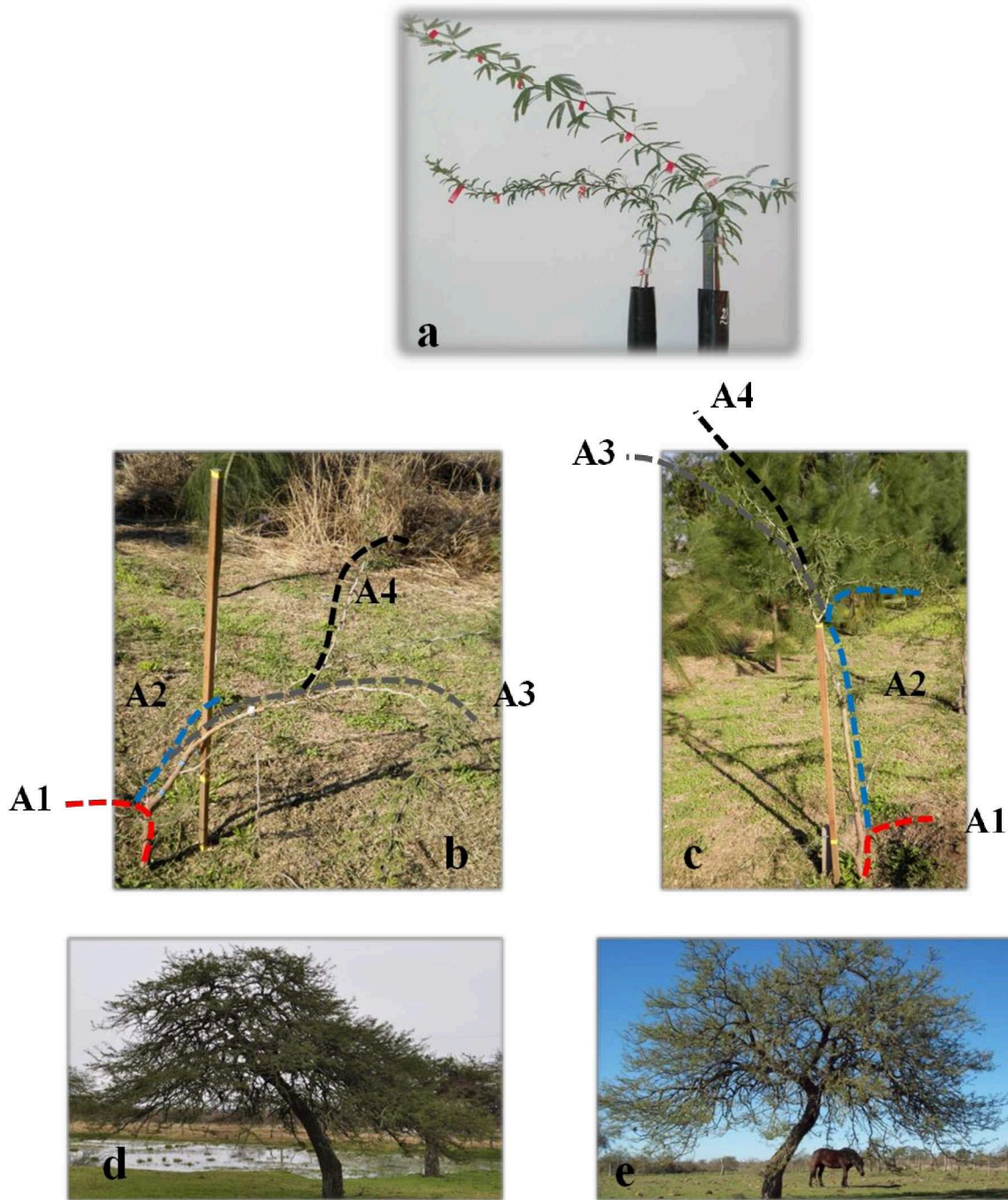


Lámina 34: Variabilidad arquitectural en diferentes estadios de *Prosopis affinis*. a, plantas de un año con diferentes patrones de crecimiento; b, planta de dos años con eje articulado principal corto y mayor crecimiento horizontal; c, planta con eje articulado principal largo; d, árbol adulto con copa compacta, más ancha que alta; e, árbol de copa laxa. Referencias: A1, eje principal; A2-4, ejes de orden sucesivo.



relevos muy vigorosos surgidos de la interrupción del crecimiento de su brote portador en pleno crecimiento, especialmente en plantas jóvenes.

III.3.3.2.4.- Variaciones inducidas por el hombre

La perturbación más extrema que pudo observarse fue causada por el hombre: la tala del árbol. En estos casos la respuesta fue la reconstrucción del árbol a partir de brotes que dieron origen a ejes simpodiales articulados, generando de esta forma un árbol multifustal.

La eliminación parcial de la copa a partir de la extracción de ramas maestras generó deformaciones en el árbol, en algunos casos la ramificación diferida compensó en parte la rama eliminada, en otros, no se observó regeneración de ramas ni cicatrización de tejidos, favoreciendo el ataque de insectos “taladro”.

En árboles jóvenes sometidos a poda surgieron ramificaciones diferidas en el lugar de la rama extraída y en algunas plantas, en donde la poda fue intensa, se produjo el vuelco a causa del debilitamiento del eje principal; en este último caso el crecimiento en altura fue continuado por reiteraciones diferidas de la región curvada del eje (lám. 36, fig. d y e).



Lámina 35: Variaciones inducidas por el ambiente sobre la arquitectura de *Prosopis affinis*. a, árboles adultos creciendo en competencia; b, árbol de seis años creciendo a partir de reiteraciones diferidas.

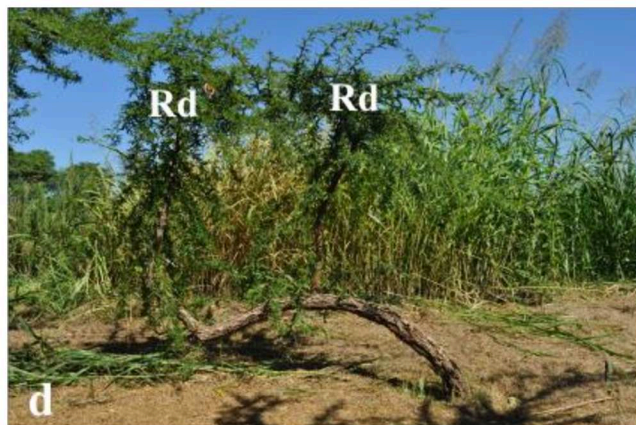
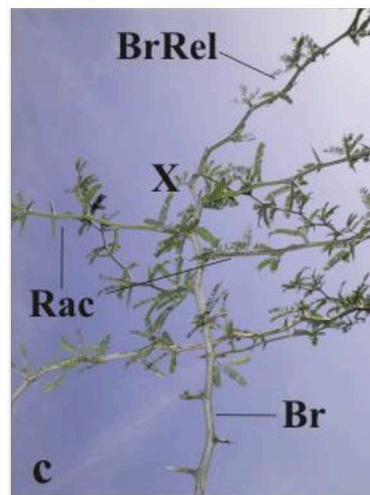


Lámina 36: Variaciones inducidas por el ambiente sobre la arquitectura de *Prosopis affinis*. a, b, daño generado por cotorras; c, ramificación simpodial luego del corte del brote; d, e, ramificaciones diferidas en árboles caídos. Referencias: Br, brote; BrRel, brote relevo; Rac, ramificación acrótona; Rd, ramificación diferida; X, lugar del corte.



III.4.- CUANTIFICACIÓN DEL CRECIMIENTO DE DIFERENTES ÓRDENES DE RAMIFICACIÓN DE *P. affinis*

III.4.1.- Plantas de un año

III.4.1.1- Eje principal

El crecimiento en longitud de A1 fue lento en el tramo inicial y con entrenudos cortos; mayor crecimiento en el tramo medio y detención total de la producción de entrenudos al final del primer año (lámina 37, fig. a). Finalizado el alargamiento de cada entrenudo comenzó el crecimiento en diámetro producto de la actividad cambial; se observó la aparición de una peridermis rugosa de color pardo sobre los entrenudos basales que luego se extendió al resto del eje principal; en la base de A1 el diámetro creció de manera continua (lámina 37, fig. b), siendo notablemente superior al de las ramificaciones al final del primer año de crecimiento (lámina 37, fig. c). La inclinación de A1 fue evidente, los primeros entrenudos crecieron verticalmente y a medida que se incrementó la longitud del eje aumentó la curvatura (lámina 37, fig. d), de forma tal que al final del primer año de crecimiento el eje principal presentó una zona basal vertical, una curva de radio variable y una parte distal con crecimiento horizontal (lámina 37, fig. e). La relaciones entre la longitud del eje A1 y el tiempo, entre el diámetro del eje A1 y el tiempo, y la inclinación de A1 con su longitud fueron descriptas a través de ecuaciones cuadráticas con coeficientes satisfactorios, como se verá en el apartado III.5.2 (magnitudes dendrométricas de *P. affinis*).

III.4.1.2.- Estructuras foliares

Luego de la aparición de los cotiledones surgió la primera hoja que resultó compuesta (de una sola pinna) mientras que el resto fueron bipinnaticompuestas, con 1 a 3 pares de pinnas opositoparipinnadas por hoja; la cantidad de pinnas varió según la posición de la hoja sobre el eje (lámina 37, fig. f); las hojas resultaron de mayor tamaño cuanto más vigoroso fue el crecimiento de A1. Las hojas de *P. affinis* mostraron una importante tasa de



permanencia sobre el eje A1 ya que solo el 5% de las mismas se perdieron por senescencia durante el primer año de crecimiento (lámina 38, fig. a).

En las ramificaciones, las primeras estructuras foliares son los prófilos que aparecen a modo de escamas seguidos de hojas de dos pinnas; al igual que en el eje principal el tamaño y el número de pinnas dependió del vigor de crecimiento del brote y el meristema apical se encontró cubierto de primordios foliares hasta el final de su función meristemática.

La filotaxis es espiralada con cinco ortósticos en toda la extensión del eje principal y ramificaciones; en ejes o porciones de ejes que crecieron de forma horizontal se observó la reorientación hacia arriba de las hojas a partir de la torsión de los pecíolos.

III.4.1.3.- Producción axilar

La producción de brotes axilares de A1 se produjo durante el período de alargamiento del eje y prosiguió luego de la detención del crecimiento del mismo; la actividad de las yemas axilares del eje principal dio origen a braquiblastos (lámina 38, fig. b) y a brotes de diferentes longitudes (lámina 37, fig. e). Más del 50% de los brotes A2 se formaron en los primeros 17 nudos del eje principal (lámina 38, fig. c) y los de mayor diámetro aparecieron en la parte basal de la planta (lámina 38, fig. d), es decir que la ramificación fue basítona. La mayor frecuencia de producción de brotes se relacionó con los períodos de mayor vigor de crecimiento de A1, por lo que resultó de tipo rítmica (lámina 38, fig. e). En cuanto al tamaño de los mismos, más del 80% de los brotes fueron cortos (BrC) y medios (BrM) siendo escasa la producción de brotes largos (BrL) y muy largos (BrmL) (lámina 38, fig. f).

En los brotes de primer orden se observaron BrC, BrM, BrL y BrmL, los cuales fueron constituidos por entrenudos cortos intercalados con entrenudos largos (lámina 39, fig. a, b, c, d). De igual forma los brotes de segundo orden presentaron alternancia en la longitud de sus entrenudos (lámina 39, fig. e, f, g, h). Ambos órdenes de brotes



presentaron crecimiento determinado por agotamiento del meristema apical, incluso creciendo en condiciones controladas.

Sólo se observó hasta tercer orden de ramificación, estos brotes presentaron menor frecuencia ya que aparecieron al finalizar el primer año de crecimiento; en los primeros 10 nudos de los brotes A2 se formó más del 70% de los A3 por lo que su posición fue basítona (lámina 38, fig. g).

III.4.2.- Plantas de dos años

III.4.2.1.- Ejes principales articulados

La altura promedio de los árboles fue de 1,6 m ($\pm 0,5$ m); la posición de la primera ramificación importante definió la altura del fuste (0,20 m $\pm 0,10$ m), presentando las plantas en esta etapa crecimiento arbustivo.

El vigor de crecimiento de las plantas estuvo relacionado con la disponibilidad de agua y altas temperaturas; la mayor cantidad de brotes A3 se formó durante el verano cuando las condiciones favorecieron su producción y más de la mitad de estos brotes se desarrollaron como brotes relevo (tabla 10).

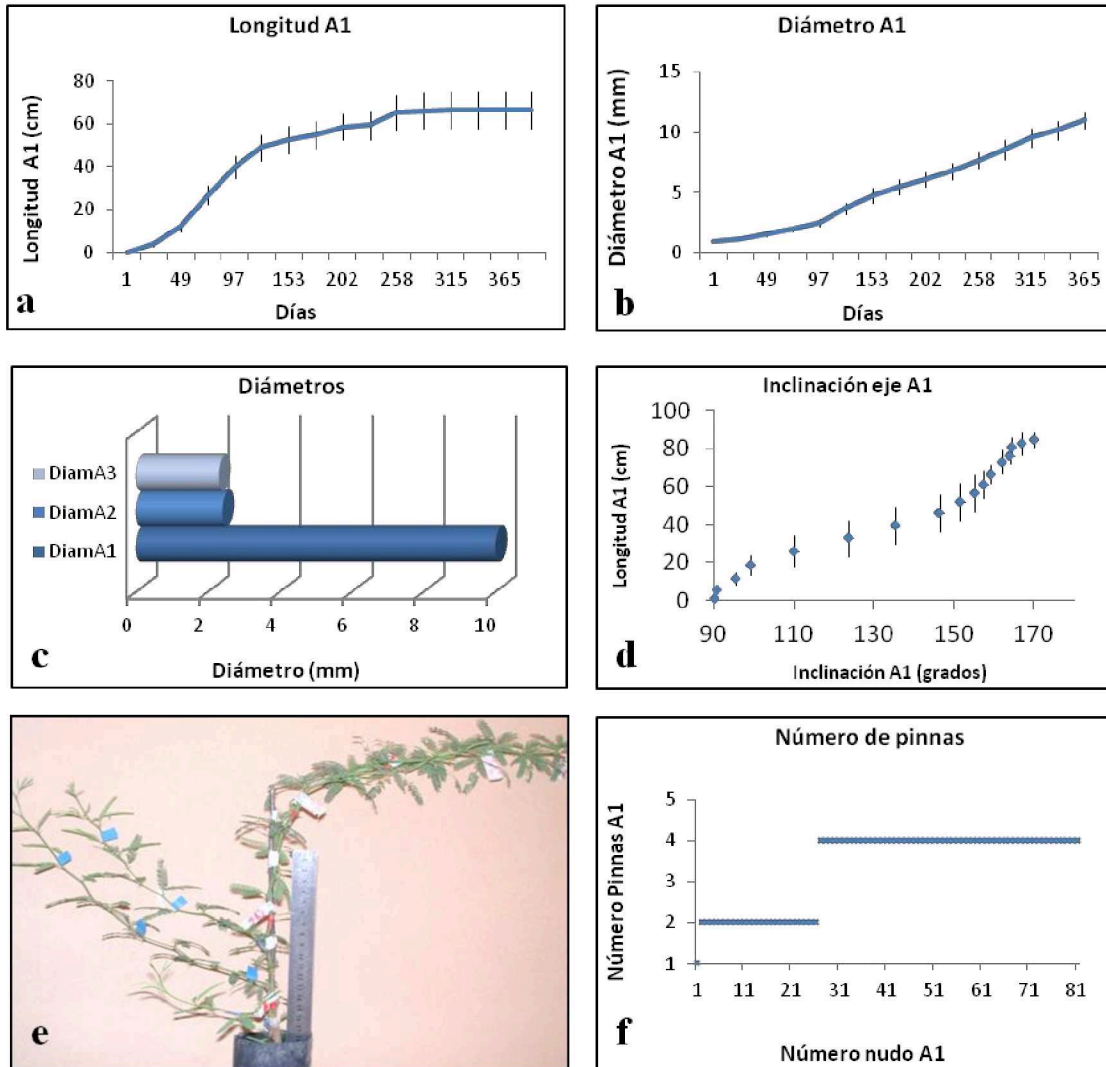


Lámina 37: Cuantificación del crecimiento en plantas de un año de *Prosopis affinis*. a, evolución de la longitud del eje principal; b, evolución del diámetro del eje principal; c, diámetros del eje principal y brotes A2 y A3 al final del primer año; d, inclinación y longitud del eje principal (90°, totalmente vertical; 180°, totalmente horizontal); e, curvatura del eje principal; f, número de pinnas según la posición de la hoja sobre A1. Referencias: A1, eje principal, DiamA1, diámetro del eje principal; DiamA2-A3: diámetros de brotes de orden sucesivo.

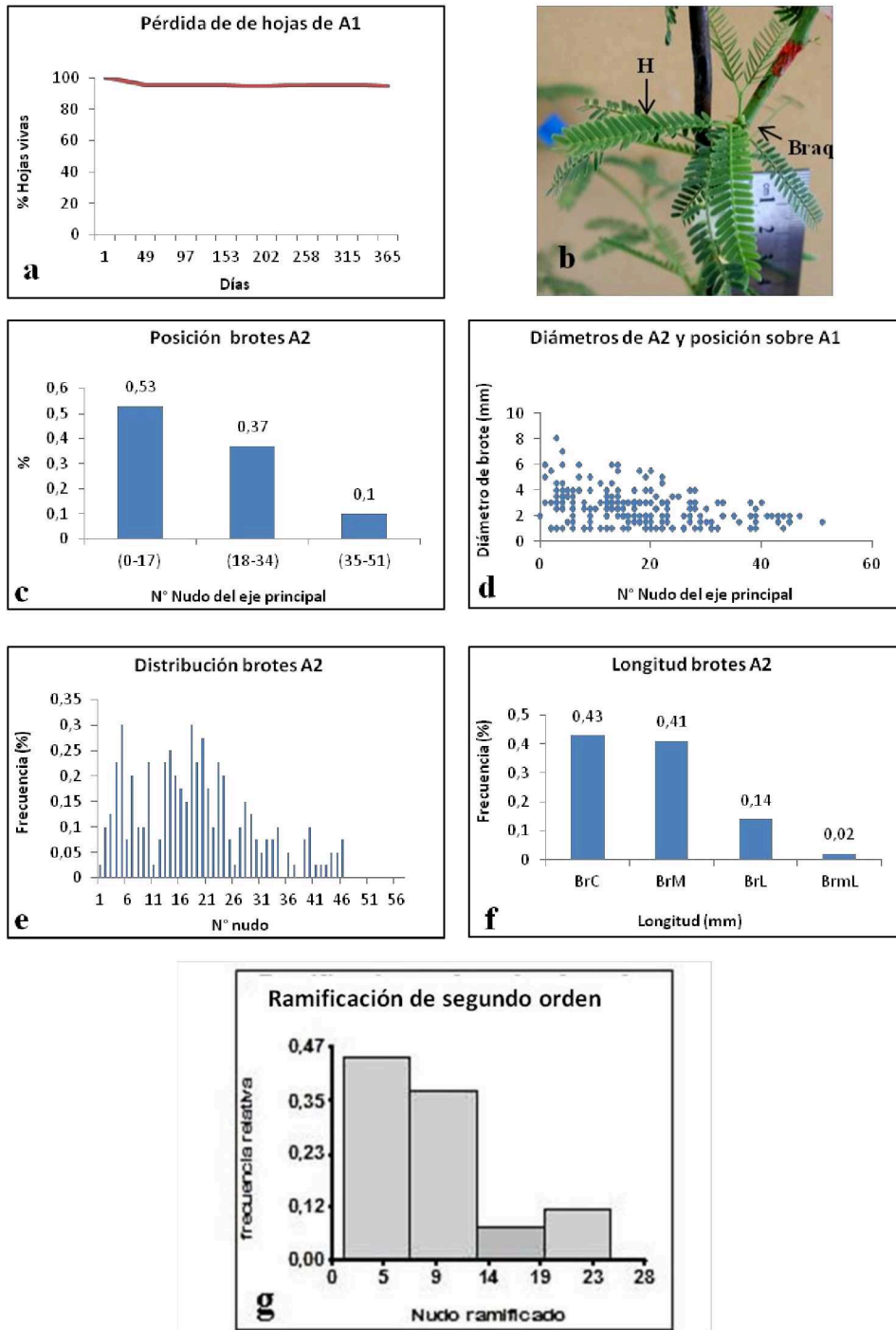


Lámina 38: Principales características del crecimiento de plantas de un año de *Prosopis affinis*. a, supervivencia de hojas sobre A1; b, detalle de braquiblasto; c, posición de brotes A2 sobre su portador; d, relación entre diámetro y la posición de brotes A2; e, frecuencias de distribución de brotes A2; f, frecuencias de longitud de brotes A2; g, posición de brotes A3. Referencias: A2, brotes de primer orden; A3, brotes de segundo orden; Braq, braquiblasto; BrC, brotes cortos; BrM, brotes medios; BrL, brotes largos; BrmL, brotes muy largos; H, hoja.

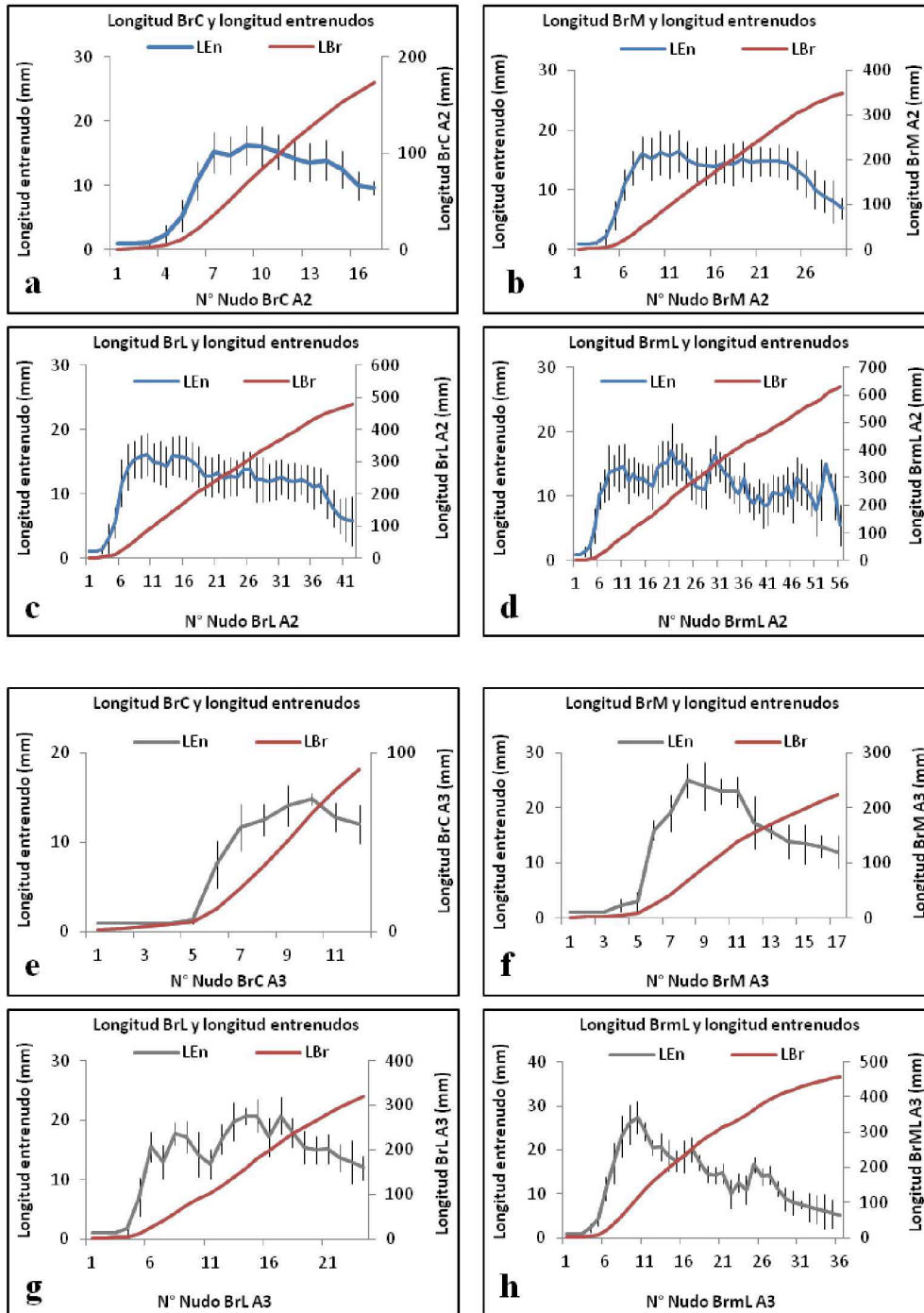


Lámina 39: Longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes de orden A2 y A3 al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) en *Prosopis affinis* de un año. a, b, c, d, brotes A2; e, f, g, h, brotes A3. Referencias: BrC, brote corto; BrL, brote largo; BrM, brote medio; BrmL, brote muy largo; LBr, longitud del brote; LEn, longitud de entrenado.



Tabla 10: Porcentaje de brotes con función de relevos (%BrRel) para cada orden de ramificación en plantas de dos años de *P. affinis*.

Orden	% BrRel
A2	14
A3	55
A4	19
A5	5
A6	0

III.4.2.2.- Producción axilar

En la lámina 40 se muestra la longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenudos en brotes A2 (fig. a, b, c, d), A3 (lámina 40, fig. e, f, g, h) y para brotes A4 (lámina 41, fig. a, b, c, d). El comportamiento fue similar para los tres órdenes, los entrenudos fueron cortos en el inicio y en el final de los brotes, y de mayor longitud en el tramo medio, por lo que la curva de longitudes acumuladas fue de tipo sigmoidea. Los relevos más largos correspondieron a ejes A3 ($1.725 \text{ mm} \pm 100 \text{ mm}$) (lámina 40, fig. h).

Los brotes A5 y A6 resultaron de baja frecuencia y escasa longitud por haberse producido al final de la etapa favorable de crecimiento, aportando escasa longitud al crecimiento de los ejes principales articulados; en algunos casos su presencia se relacionó con daños ocasionados por insectos o aves a sus brotes portadores, dando origen a ramificaciones traumáticas diferidas conocidas como “brotes tenedor”. En todos los órdenes de brotes el meristema apical detuvo su crecimiento con el inicio del período de reposo, muriendo posteriormente.

La posición de los brotes en todos los órdenes analizados fue predominantemente basítona aunque también se observaron ramas mesótonas (lámina 42, fig. a, b, c, d). Los



brotos laterales se agruparon en niveles según el vigor de crecimiento del eje portador y la ramificación resultó rítmica.

Los diferentes órdenes de ramificación se formaron de manera jerárquica, presentando un gradiente de diámetros que variaron desde $30 \text{ mm} \pm 6 \text{ mm}$ en A1 hasta $10,5 \text{ mm} \pm 3,5 \text{ mm}$ en A5; los mayores diámetros correspondieron a los brotes relevo respecto del resto de los brotes (lámina 42, fig. e).

A partir de funciones polinómicas de grado tres pudo describirse la longitud de entrenudos y la longitud acumulada en los relevos con coeficientes satisfactorios (tabla 11); este tipo de función fue la que mejor se ajustó para describir las relaciones entre las magnitudes de los brotes. Los brotes A6 fueron los de mayor orden observado en el segundo año.

III.4.2.3.- Estructuras foliares

El mayor tamaño de las hojas (mayor cantidad de pinnas por hojas) se relacionó con el vigor de crecimiento entre brotes y con el orden de ramificación; dentro de cada brote, las hojas con mayor número de pinnas se observaron en regiones de entrenudos largos. El número de pinnas varió entre dos y seis. La filotaxis resultó espiralada con cinco ortósticos en todos los órdenes analizados; en los brotes con crecimiento horizontal se observó el torcimiento de los pecíolos y reorientación de las láminas hacia arriba.

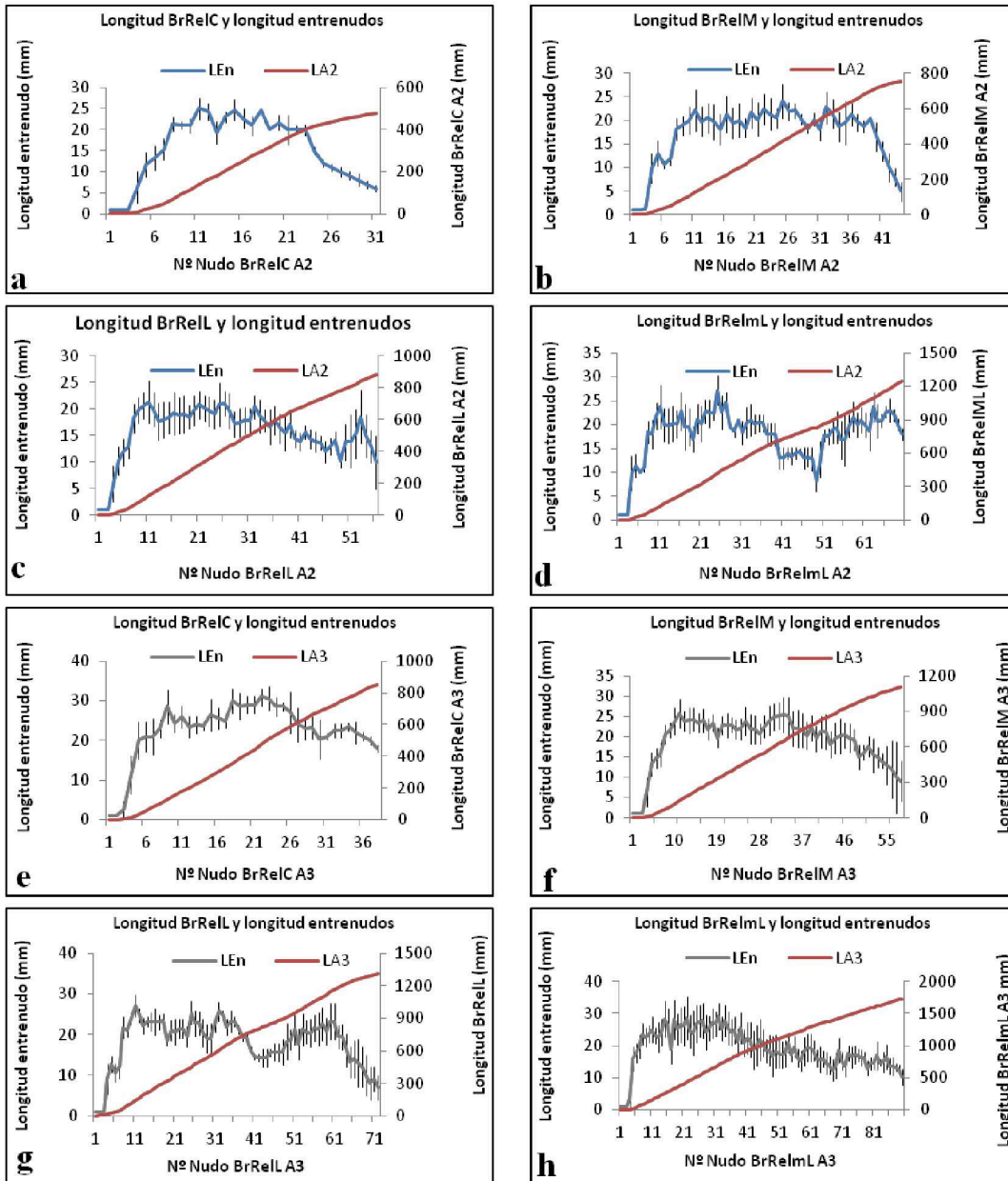


Lámina 40: Longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes relevo A2 y A3 al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) de plantas de *Prosopis affinis* de dos años. a, b, c, d, brotes relevo A2; e, f, g, h, brotes relevo A3. Referencias: BrRel, brotes relevo; BrRelC, relevos cortos; BrRelM, relevos medios; BrRelL, relevos largos; BrRelML, relevos muy largos; LEn, longitud de entrenado; LA2, longitud de relevos A2; LA3, longitud de relevos A3.

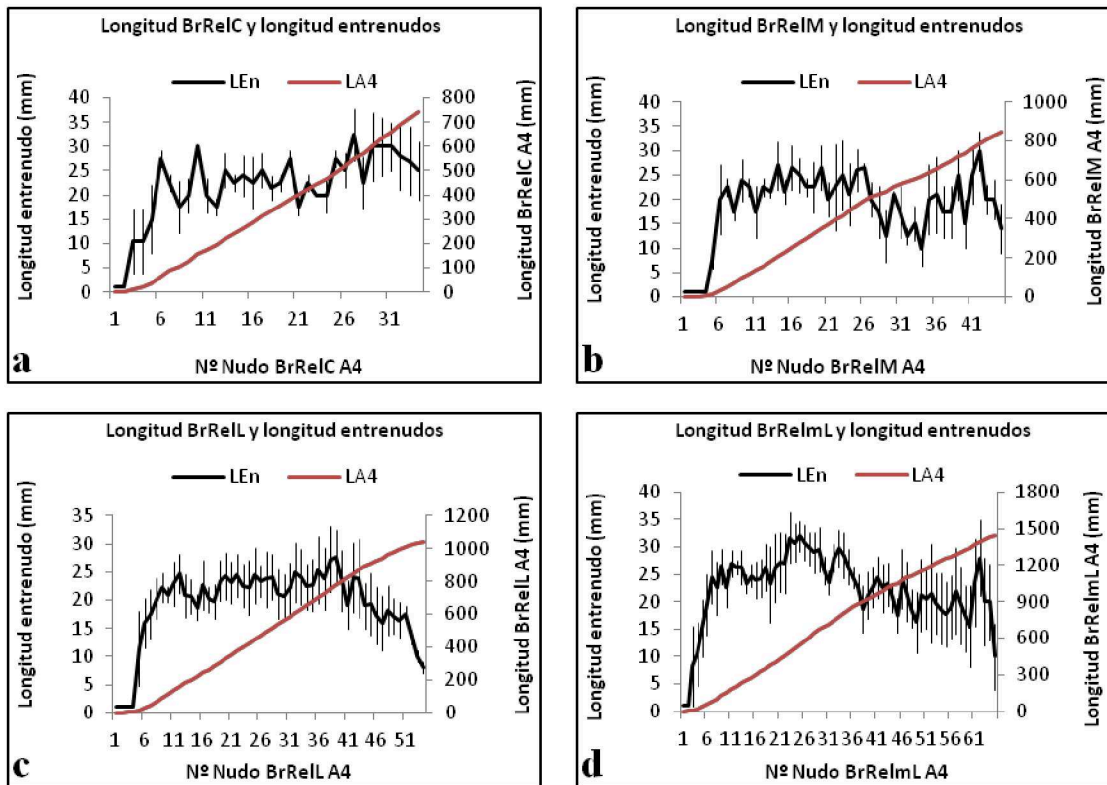


Lámina 41: Longitud de los entrenudos según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes relevo A4 al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) de plantas de *Prosopis affinis* de dos años. a, b, c, d, brotes relevo A4. Referencias: BrRelC, relevos cortos; BrRelM, relevos medios; BrRelL, relevos largos; BrRelmL, relevos muy largos; LEn, longitud de entrenudo; LA4, longitud de relevos A4.

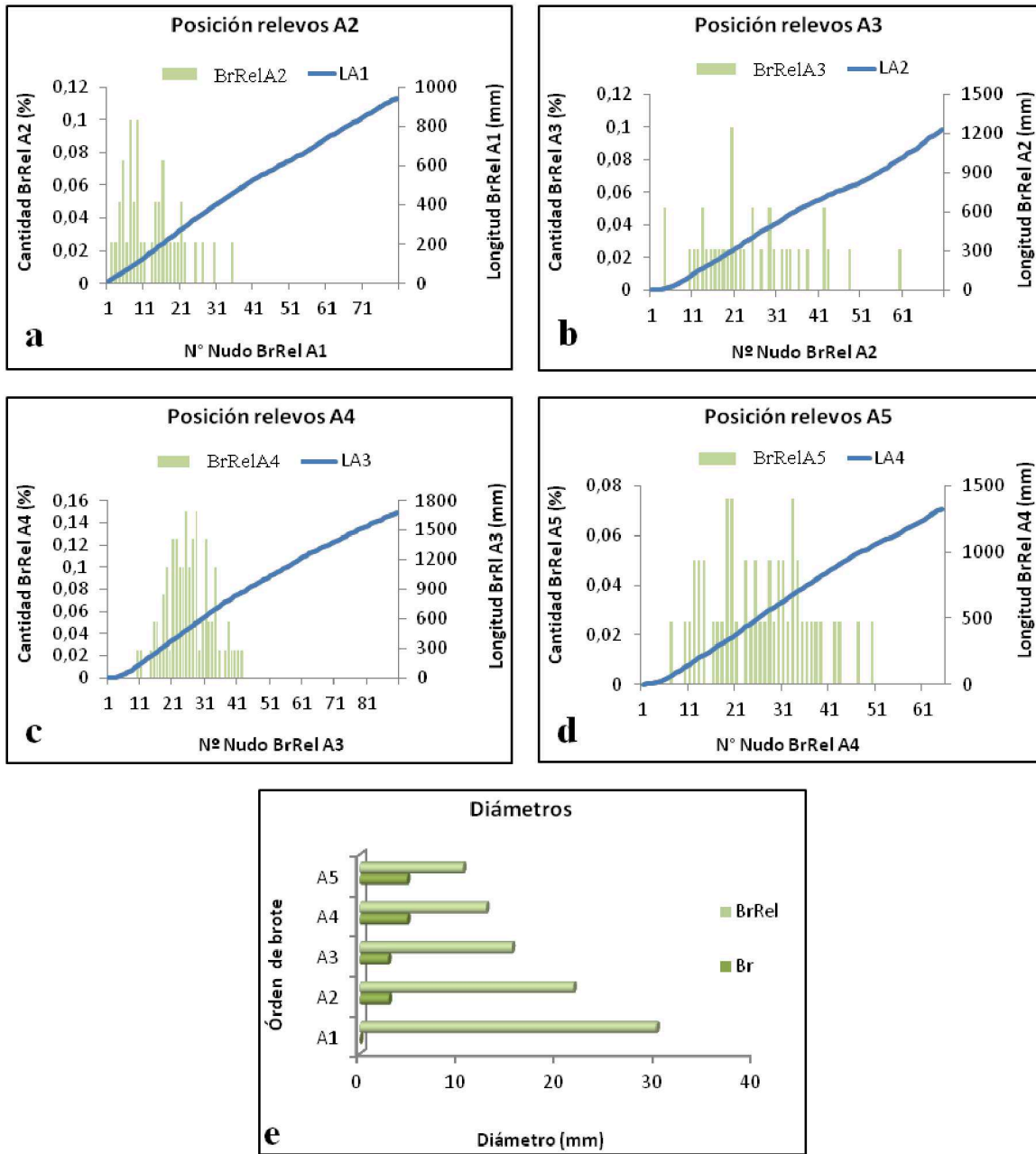


Lámina 42: Posición de brotes relevo sobre su brote portador y diámetro de brotes relevo en plantas de *Prosopis affinis* de dos años. a, b, c, d, posición de brotes relevo sobre su brote portador y longitud acumulada de los correspondientes brotes portadores (LA1-LA4); e, diámetros de brotes para cada orden de ramificación. Referencias: Br, brote; BrRel, brote relevo; BrRel A1-A5, brotes relevo de orden A1-A5; LA1-LA4, longitud acumulada de brotes A1-A4.



Tabla 11: Ecuaciones y coeficientes de determinación (R^2) de tres órdenes de brotes en *P. affinis* de dos años. Referencias: LA; longitud acumulada del relevo; LEn, longitud de entrenudos; BrRelC, relevos cortos; BrRelL, relevos largos; BrRelM, relevos medios; BrRelmL, relevos muy largos. Donde x , número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal) e y , longitud de los entrenudos (LEn) según su posición en el brote y longitud acumulada (LA) de los brotes al aumentar el número de entrenudos considerados (contados desde el extremo proximal).

Orden topológico	Relevo	LEn	LA
A2	BrRelC	$y = 0,0026x^3 - 0,2265x^2 + 4,8861x - 7,6274$ $R^2 = 0,9358$	$y = -0,0336x^3 + 1,5327x^2 + 0,2108x - 8,8231$ $R^2 = 0,9995$
	BrRelM	$y = 0,0003x^3 - 0,057x^2 + 2,1183x + 0,505$ $R^2 = 0,804$	$y = -0,0084x^3 + 0,5953x^2 + 7,8537x - 21,817$ $R^2 = 0,9996$
	BrRelL	$y = 0,0008x^3 - 0,0815x^2 + 2,3978x - 0,6789$ $R^2 = 0,8116$	$y = -0,0035x^3 + 0,2531x^2 + 13,078x - 42,391$ $R^2 = 0,9991$
	BrRelmL	$y = 0,0006x^3 - 0,065x^2 + 2,085x + 1,3564$ $R^2 = 0,6508$	$y = 0,0003x^3 - 0,0615x^2 + 21,262x - 80,275$ $R^2 = 0,9972$
A3	BrRelC	$y = 0,0021x^3 - 0,1785x^2 + 4,3076x - 3,1775$ $R^2 = 0,8651$	$y = -0,0148x^3 + 0,9016x^2 + 10,077x - 26,402$ $R^2 = 0,9996$
	BrRelM	$y = 0,0005x^3 - 0,0618x^2 + 2,1937x + 1,7463$ $R^2 = 0,789$	$y = -0,0046x^3 + 0,3647x^2 + 14,015x - 43,534$ $R^2 = 0,9996$
	BrRelL	$y = 0,0002x^3 - 0,034x^2 + 1,3895x + 5,8639$ $R^2 = 0,4611$	$y = -0,0009x^3 + 0,0558x^2 + 19,841x - 68,191$ $R^2 = 0,9987$
	BrRelmL	$y = 0,0003x^3 - 0,0396x^2 + 1,645x + 5,9638$ $R^2 = 0,7094$	$y = -0,0006x^3 - 0,002x^2 + 25,342x - 102,89$ $R^2 = 0,9988$
A4	BrRelC	$y = 0,0033x^3 - 0,2008x^2 + 3,9259x - 0,5986$ $R^2 = 0,6868$	$y = -0,0008x^3 + 0,2046x^2 + 16,777x - 36,098$ $R^2 = 0,9991$
	BrRelM	$y = 0,0023x^3 - 0,1808x^2 + 4,2089x - 5,8257$ $R^2 = 0,6513$	$y = -0,0053x^3 + 0,3406x^2 + 14,806x - 50,362$ $R^2 = 0,9972$
	BrRelL	$y = 0,0003x^3 - 0,0522x^2 + 2,0694x + 1,0594$ $R^2 = 0,7611$	$y = -0,0058x^3 + 0,4921x^2 + 10,419x - 32,617$ $R^2 = 0,9996$
	BrRelmL	$y = 0,0006x^3 - 0,0764x^2 + 2,5483x + 3,0763$ $R^2 = 0,7232$	$y = -0,0031x^3 + 0,2424x^2 + 20,295x - 61,846$ $R^2 = 0,9991$



III.4.3.- Plantas adultas

Los brotes anuales de árboles adultos de *P. affinis* tuvieron crecimiento definido y rítmico; la ramificación fue inmediata o diferida; las ramas aparecieron preferentemente en la parte basal (ramificación basítona) de sus ejes portadores y en menor proporción en la parte media mientras que los brotes surgidos por ramificación traumática se encontraron preferentemente en posición acrótona. Las dos clases diamétricas estudiadas (CI, clase diamétrica con árboles de entre 10 cm y 30 cm de diámetro; y CII, clase diamétrica con árboles de más de 30 cm de diámetro) presentaron con mayor frecuencia brotes cortos. En árboles de mayor diámetro (CII) la proporción de brotes largos fue mayor que en los árboles de CI. Los árboles de CI presentaron los brotes del mayor orden de ramificación y diámetro que los CII.

III.4.3.1.- Brotes An1

La mayor longitud de brotes encontrada para los CI fue de 385 mm (lámina 43, fig. a) mientras que en árboles de mayor diámetro (CII) se observaron brotes con mayor número de nudos y un máximo de 445 mm (lámina 43, fig. b). Para ambas clases diamétricas los brotes presentaron crecimiento definido. Los diámetros no mostraron diferencias significativas entre clases diamétricas en los dos años observados, aunque sí resultó significativo el incremento anual de diámetros de brotes en ambas clases (tabla 12).

III.4.3.2.- Brotes An2

El diámetro promedio de todos los brotes en CI fue menor que en CII (tabla 12); en CI se observó gran cantidad de brotes de diámetro bajo y diámetro medio (diámetros 1 y 2) (lámina 43, fig. c y d). En ambas clases diamétricas se produjeron similares cantidades totales de brotes An2, predominando los BrC (tabla 13). Las longitudes finales para BrC, BrM y BrL fueron similares en ambas clases diamétricas mientras que los brotes muy largos tuvieron mayor longitud en CI (lámina 44).



III.4.3.3.- Brotes An3

La mayor longitud de brotes se registró en los BrmL de CI (lámina 45). La diferencia entre los diámetros de CI y CII no resultó significativa (tabla 12). La cantidad de brotes anuales producidos en este orden resultó similar entre ambas clases diamétricas; en CI predominaron los brotes cortos mientras que en CII los brotes cortos y medios resultaron los más numerosos (tabla 13).

Tabla 12: Diámetros de brotes anuales para dos clases diamétricas de *P. affinis*.

Brote	Clase	Diámetro (mm)	n	E. E.	
An1_2013	CI	4,32	28	0,36	A
	CII	4,11	36	0,26	A
An1_2014	CI	6,48	28	0,36	A
	CII	5,89	36	0,26	A
An1_2013	CI	4,32	28	0	A
An1_2014		6,48	28	0	B
An1_2013	CII	4,11	36	0	A
An1_2014		5,89	36	0	B
An2	CI	2,52	132	0,12	A
	CII	2,87	82	0,16	A
An3	CI	2,81	54	0,16	A
	CII	2,61	41	0,18	A
An4	CI	3,08	8	0,35	A
	CII	2,04	10	0,31	B

Referencias: An1_2013, brote formado en 2013; An1, brote en 2014; An2, An3 y An4, brotes axilares de orden sucesivo. Medias con una letra común (columna de la derecha) no son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$). E.E., error estándar; n, número de muestras en la cual se basa el cálculo.

III- Resultados

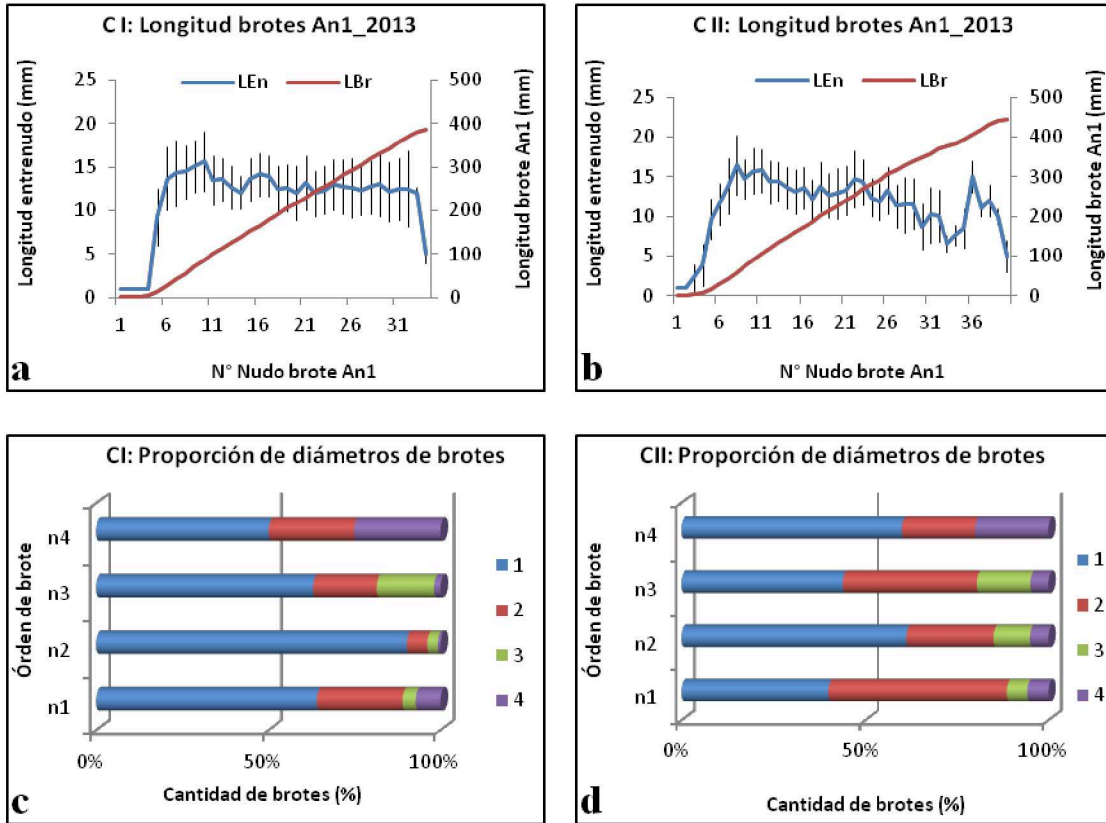


Lámina 43: Longitud y diámetro de brotes para las dos clases diamétricas de *Prosopis affinis*. a, longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) de los brotes de CI; b, longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) de los brotes de CII; c, proporción de diámetros de brotes en CI; d, proporción de diámetros de brotes en CII. Referencias: LBr, longitud de brotes; LEn, longitud de entrenados; CI, clase diamétrica I; CII, clase diamétrica II; An1_2013, brote formado en 2013; An1, brote en 2014; An2, An3 y An4, brotes axilares de orden sucesivo; 1, diámetro bajo; 2, diámetro medio; 3 diámetro alto; 4, diámetro muy alto.

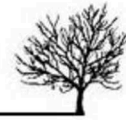


Tabla 13: Cantidad de brotes anuales producidos en dos clases diamétricas de *P. affinis*. Referencias: BrC, brote corto; BrL, brote largo; BrM, brote medio; BrmL, brote muy largo; CI, clase diamétrica I; CII, clase diamétrica II; An2-An4, órdenes de brotes.

	An2	An3	An4	% total
CI				
BrC	46,5	17,9	2,1	66,5
BrM	13,8	3,6	1,0	18,5
BrL	6,7	4,1	1,0	11,8
BrmL	1,0	2,1	0,0	3,1
% total	68,0	27,7	4,1	
CII				
BrC	27,3	12,1	4,5	43,9
BrM	12,9	11,4	1,5	25,8
BrL	12,1	6,1	1,5	19,7
BrmL	9,1	1,5	0,0	10,6
% total	61,4	31,1	7,6	

III.3.4.4- Brotes An4

Este fue el orden de menor frecuencia de aparición y fueron predominantemente cortos en ambas clases (tabla 13). Este tipo de brotes se encontró en mayor proporción en los árboles de mayor diámetro. Los brotes An4 presentaron un diámetro significativamente mayor en la población de menor diámetro a la altura del pecho y su frecuencia de aparición fue baja. Además se observaron brotes An5 en escasa cantidad, por lo cual no fueron cuantificados.

III- Resultados

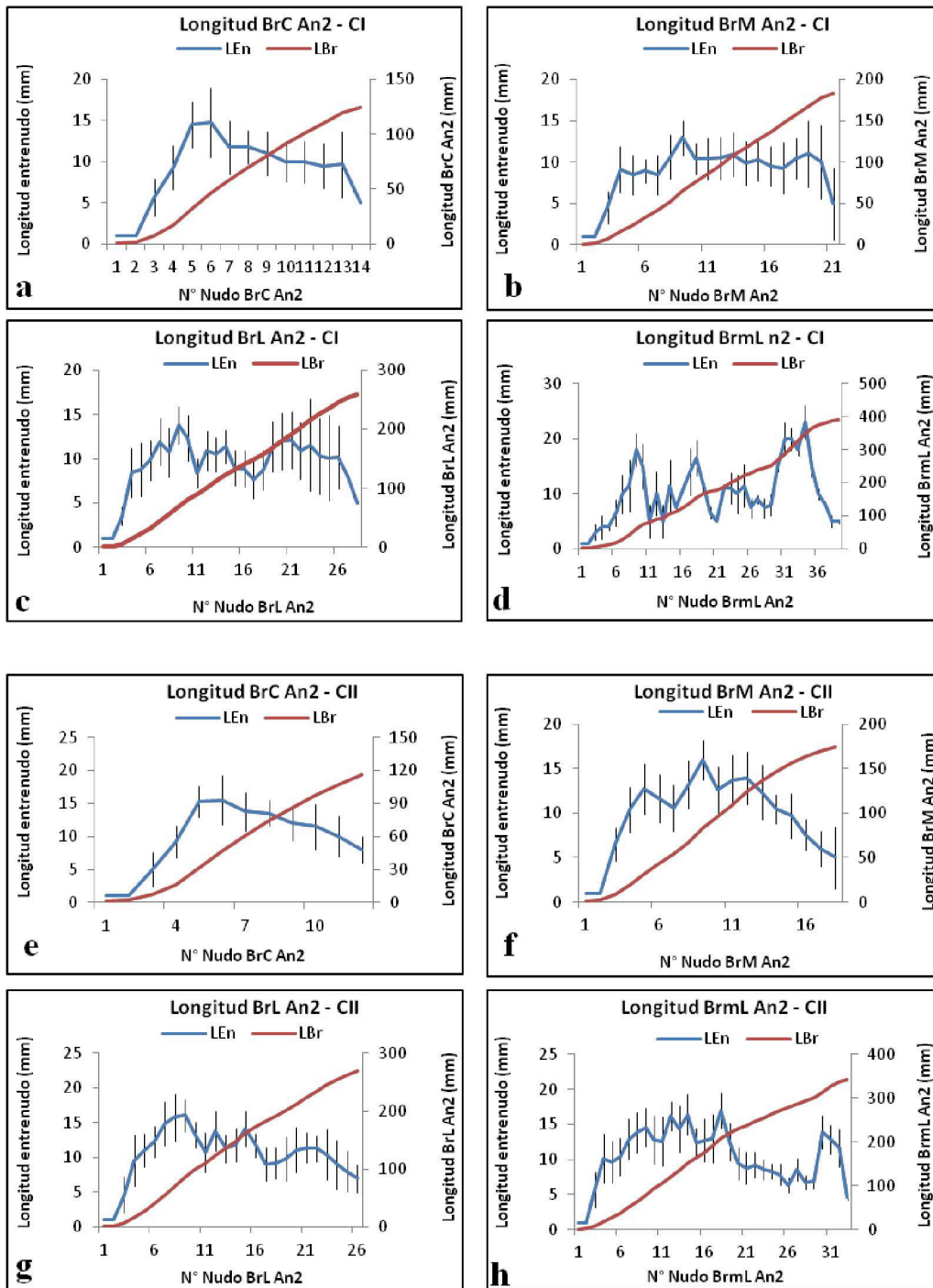


Lámina 44: Longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes An2 al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) en árboles de dos clases diamétricas de *Prosopis affinis*. a, b, c, d, brotes de árboles de la clase CI; e, f, g, h, brotes de árboles de la clase CII. Referencias: BrRelC, brote relevo corto; BrRelL, brote relevo largo; BrRelM, brote relevo medio; BrRelmL, brote relevo muy largo; LBr, longitud de brote; LEn, longitud entrenados.

III- Resultados

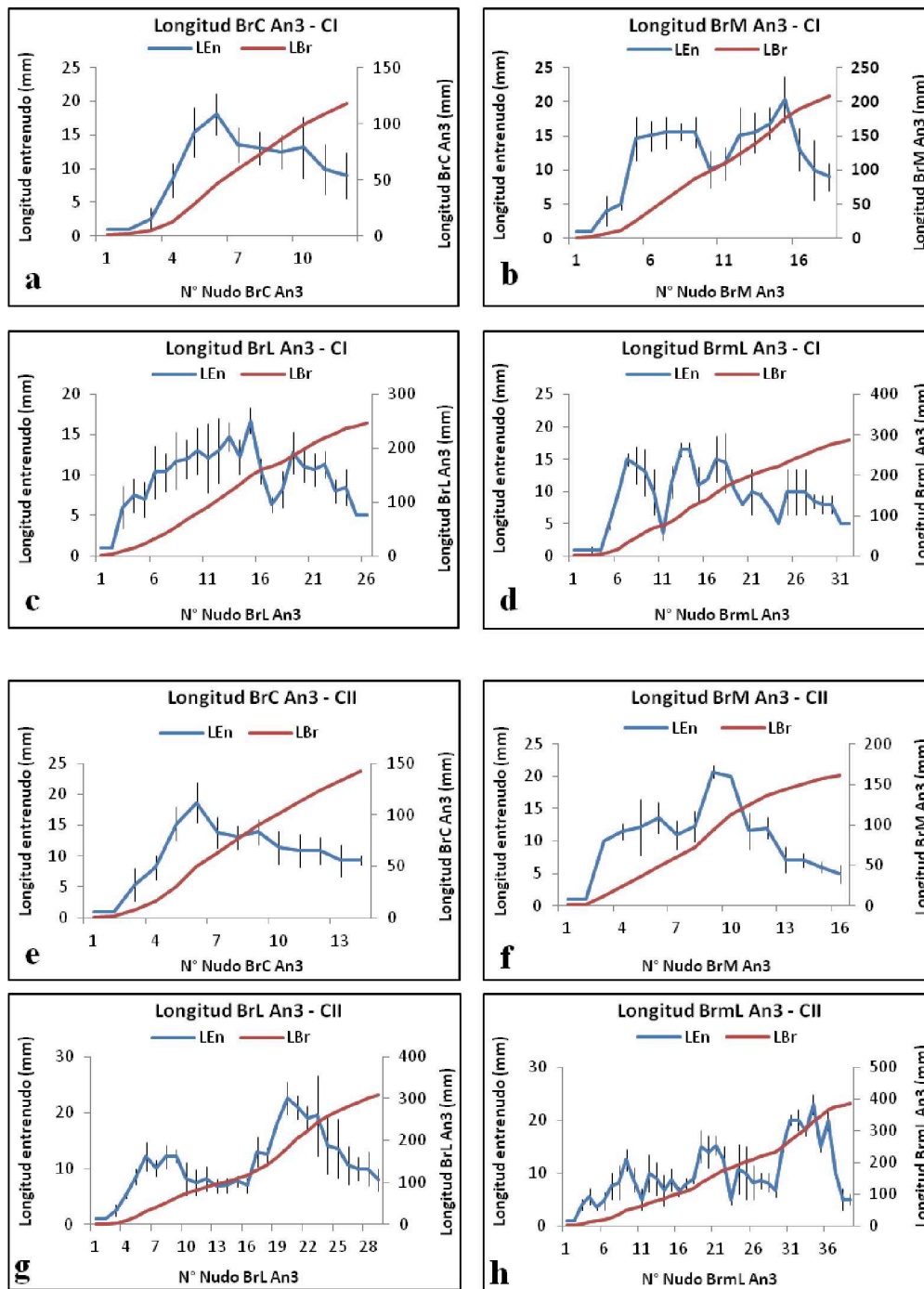


Lámina 45: Longitud de los entrenados según su posición en el brote y longitud acumulada de los brotes An3 al aumentar el número de entrenados considerados (contados desde el extremo proximal) en árboles de dos clases diamétricas de *Prosopis affinis*. a, b, c, d, brotes de árboles de la clase CI; e, f, g, h, brotes de árboles de la clase CII. Referencias: BrRelC, brote relevo corto; BrRelL, brote relevo largo; BrRelM, brote relevo medio; BrRelmL, brote relevo muy largo; LBr, longitud de brote; LEn, longitud entrenados.



III.5.- MAGNITUDES DENDROMÉTRICAS EN *P. alba* Y *P. affinis*

III.5.1.- Magnitudes dendrométricas de *P. alba*

III.5.1.1.- Caracteres cuantitativos

Plantas de un año mostraron correlaciones entre magnitudes del eje principal: la longitud y el diámetro de A1 se correlacionaron con el tiempo desde el momento de la germinación; la inclinación de A1 fue mayor a medida que aumentó la longitud (lám. 14, fig. c, d y e). Los coeficientes resultaron satisfactorios utilizando ecuaciones cuadráticas (tabla 14).

En plantas adultas el incremento anual de diámetro sólo fue marcadamente diferente para la población de 8 años de edad, la que mostró un incremento promedio de 2,63 cm. No se observaron diferencias significativas en IAD entre P16 y P25. La altura total mostró diferencias entre la población más joven y la de mayor edad, correspondiendo las mayores variaciones con respecto al incremento anual a la población más joven. Sin embargo, no hubo diferencias en H_t y IAH_t entre P16 y P25. Con respecto a la altura del fuste (H_f), es importante remarcar que el mayor valor y estadísticamente diferente correspondió a P25, la cual si bien es la población de mayor edad, es una población que creció sin ningún tipo de conducción. Mientras que en P8 y P16 H_f fue muy similar. Por otro lado, el IAH_f no resultó estadísticamente diferente para las tres poblaciones (tabla 15).

Cuando se correlacionó la altura y el diámetro en cada población de manera individual los coeficientes de determinación fueron bajos ($R^2=0,24$; $R^2=0,52$ y $R^2=0,55$ en poblaciones de 8, 16 y más de 25 años respectivamente); pero cuando se correlacionaron todos los valores de todas las poblaciones el coeficiente fue mayor ($R^2 = 0,87$) (tabla 14), por lo que el crecimiento de la altura en función del diámetro se describió a través de una curva sigmoidea (lám. 46, fig. a). El ancho de copa aumentó con el crecimiento de la altura (lám. 46, fig. b) y con el diámetro (lám. 46, fig. c); la relación entre las variables pudo describirse a partir de ecuaciones polinómicas (tabla 14).



Tabla 14: Correlaciones entre magnitudes dendrométricas en P. alba.

Correlación	Especie	Poblaciones	Función
Longitud en función del tiempo	P. alba	P1	$y = -0,1068x^2 + 8,8185x - 8,8667$ $R^2 = 0,9887$
Diámetro en función del tiempo	P. alba	P1	$y = 0,0182x^2 + 0,1147x + 0,9629$ $R^2 = 0,9939$
Altura e inclinación	P. alba	P1	$y = -0,012x^2 + 5,2024x - 358,06$ $R^2 = 0,985$
Altura y diámetro de todas las poblaciones	P. alba	P1, P8, P16, P25	$y = 5E-05x^3 - 0,0082x^2 + 0,4645x + 0,0351$ $R^2 = 0,8704$
Ancho de copa en función de la altura	P. alba	P25	$y = -0,1248x^2 + 3,1424x - 6,996$ $R^2 = 0,5885$
Ancho de copa en función del diámetro	P. alba	P25	$y = -0,0014x^2 + 0,2953x - 2,1255$ $R^2 = 0,6517$

Referencias: P1, población de un año; P8, población de 8 años; P16, población de 16 años; P25, población de más de 25 años.

III.5.1.2.- Caracteres cualitativos

Las plantas de uno y dos años presentaron excelentes características de sanidad por haber crecido en condiciones controladas. Las poblaciones cultivadas adultas (P8 y P16) mostraron valores altos de fuste sano y con buena vitalidad de copa; por el contrario, la población correspondiente al rodal natural (P25) mostró un 74 % de la población con el fuste enfermo y las copas presentaron vitalidad de regular a mala (tabla 16). Las poblaciones P8 y P16, al haber sido podadas y conducidas, presentaron en forma predominante fuste recto mientras que para P25 sólo el 10% de los árboles contó con esa característica (lám. 46, fig. d).



Tabla 15: Magnitudes dendrométricas y su incremento anual para cuatro poblaciones de P. alba.

	Poblaciones	Medias	n	E.E.	
D (cm)	P1	0,80	40	1,42	A
	P8	16,11	60	1,16	B
	P16	26,62	40	1,42	C
	P25	60,02	26	1,76	D
IAD (cm)	P1	0,80	40	0,17	A
	P8	2,63	60	0,13	B
	P16	1,12	40	0,16	A
	P25	1,10	26	0,20	A
H_t (m)	P1	1,05	40	0,16	A
	P8	5,26	60	0,13	B
	P16	8,26	40	0,16	C
	P25	8,37	26	0,20	C
IAH_t (m)	P1	0,05	40	0,07	A
	P8	0,68	60	0,05	B
	P16	0,44	40	0,07	C
	P25	0,30	26	0,08	C
H_f (m)	P1	0,01	40	0,06	A
	P8	1,70	60	0,05	B
	P16	1,61	40	0,06	B
	P25	1,92	26	0,07	C
IAH_f (m)	P1	2,4E-04	40	0,01	A
	P8	0,03	60	0,01	A
	P16	0,09	40	0,01	A
	P25	0,00	26	0,01	A

Referencias: D, diámetro; IAD, incremento anual en el diámetro; H_t, altura total; IAH_t, incremento anual en altura total; H_f, altura del fuste; IAH_f, incremento anual en altura del fuste; E. E.: error estándar. Medias con letras en común no son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$).



Tabla 16: Porcentaje de plantas de P. alba de tres poblaciones con diferentes niveles de vitalidad de copa y de sanidad de fuste.

Sanidad Fuste	Vitalidad de copa								
	P8			P16			P25		
	B	R	M	B	R	M	B	R	M
1	95,0	1,7	0,0	82,5	7,5	0,0	0,0	4,3	4,3
2	1,7	1,7	0,0	7,5	2,5	0,0	2,9	38,6	32,9
3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,9	14,3

Referencias: B, buena; R, regular; M, mala; 1, sano; 2, enfermo; 3, muy enfermo.

III.5.2.- Magnitudes dendrométricas de P. affinis

III.5.2.1.- Caracteres cuantitativos

En P. affinis de un año la longitud y el número de nudos de A1 se correlacionaron con el diámetro del eje (lám. 46 fig. e y f); además, la longitud del eje principal estuvo correlacionada con la cantidad de nudos (lám. 46, fig. g). Para describir las correlaciones entre longitud, diámetro y número de nudos del eje principal en plantas de un año se utilizaron ecuaciones cuadráticas (tabla 17).

Las correlaciones entre altura y diámetro para cada población de forma individual presentaron bajos coeficientes de determinación ($R^2=0,36$ y $R^2=0,30$ para las clases diamétricas CI y CII respectivamente); pero cuando se incluyeron los valores de todas las poblaciones el coeficiente de determinación fue satisfactorio ($R^2=0,90$) (tabla 17); de esta manera el crecimiento de la altura y del diámetro de P. affinis se describieron a partir de una curva sigmoidea (lám. 46, fig. h).

El ancho de copa aumentó con el crecimiento del diámetro de los árboles (lám. 47, fig. a) y con la altura (lám. 47, fig. b), siendo el crecimiento del ancho de copa creciente



hasta un determinado punto a partir del cual se mantuvo constante; la relación entre las variables se describió a partir de ecuaciones polinómicas (tabla 17).

En plantas cultivadas de dos años los valores de diámetro y altura resultaron estadísticamente similares a los valores de renovales de rodales naturales de esta especie, aunque estos últimos de mayor edad (tabla 18). La mayor altura se observó, como era de esperarse, en árboles de mayor diámetro aunque la altura de fuste fue significativamente menor, posiblemente producto de la falta de conducción silvicultural (tabla 18).

Tabla 17: Correlaciones entre magnitudes dendrométricas en *P. affinis*.

Correlación	Especie	Poblaciones	Función
Longitud en función del tiempo	<i>P. affinis</i>	P1	$y = -0,4831x^2 + 12,703x - 15,586$ $R^2 = 0,9826$.
Diámetro en función del tiempo	<i>P. affinis</i>	P1	$y = 0,0137x^2 + 0,5443x - 0,016$ $R^2 = 0,9941$
Altura e inclinación	<i>P. affinis</i>	P1	$y = 0,0071x^2 - 0,9085x + 32,688$ $R^2 = 0,9716$
Longitud en función del diámetro	<i>P. affinis</i>	P1	$y = -6,1778x^2 + 168,4x - 131,87$ $R^2 = 0,8127$
Número de nudos en función del diámetro	<i>P. affinis</i>	P1	$y = -0,0393x^2 + 16,575x - 95,26$ $R^2 = 0,8547$
Longitud en función del número de nudos	<i>P. affinis</i>	P1	$y = -0,6399x^2 + 12,048x - 3,299$ $R^2 = 0,7632$
Altura y diámetro de todas las poblaciones	<i>P. affinis</i>	P1, P2, CR, CI, CII	$y = 8E-05x^3 - 0,0095x^2 + 0,3741x + 0,2946$ $R^2 = 0,9082$
Altura en función del ancho de copa	<i>P. affinis</i>	CI y CII	$y = -0,1802x^2 + 3,0072x - 3,9913$ $R^2 = 0,5902$
Diámetro en función del ancho de copa	<i>P. affinis</i>	CI y CII	$y = -0,0043x^2 + 0,3598x + 0,0981$ $R^2 = 0,6802$

Referencias: CR, clase de renovales; CI, clase diamétrica I; CII, clase diamétrica II.



Tabla 18: Magnitudes dendrométricas en *P. affinis* de diferentes edades.

	Poblaciones	Medias	n	E.E.	
D (cm)	P2	3,0	39	0,67	A
	CR	4,4	73	0,49	A
	CI	17,6	155	0,34	B
	CII	34,6	13	1,15	C
H_t (m)	P2	1,6	39	0,08	A
	CR	1,4	73	0,11	A
	CI	4,3	155	0,06	B
	CII	4,9	13	0,19	C
H_f (m)	P2	0,2	39	0,07	A
	CR	0,3	73	0,05	A
	CI	1,9	155	0,003	B
	CII	1,0	13	0,12	C

Referencias: P2, población de dos años; CR, clase de renovales; CI, clase diamétrica entre 10 cm y 20 cm de dap; CII, clase diamétrica con más de 20 cm de dap; D, diámetro; H_t, altura total; H_f, altura del fuste; E. E.: error estándar; n, número de la muestra. Medias con letras en común (última columna de la derecha) no son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$).

III.5.2.2.- Caracteres cualitativos

Los árboles de uno y dos años, que crecieron en condiciones controladas, presentaron características óptimas de sanidad. La clase de los renovales (CR) presentó fustes sanos y vitalidad de copa buena en el mayor porcentaje de las plantas, mientras que el porcentaje restante se vio afectado principalmente por rotura de brotes ocasionado por ganado vacuno y cotorras; esta clase presentó la mayor frecuencia de árboles torcidos (lám. 47, fig. c). La falta de rectitud resultó evidente sobre todo en renovales (lám. 48, fig. a) observándose fustes en “zigzag”, mientras que en árboles adultos el crecimiento secundario compensa la rectitud. La mala sanidad de fuste se relacionó principalmente con árboles que resultaron dominados y crecieron en condiciones de sombreado intenso (lám. 48, fig. b), con

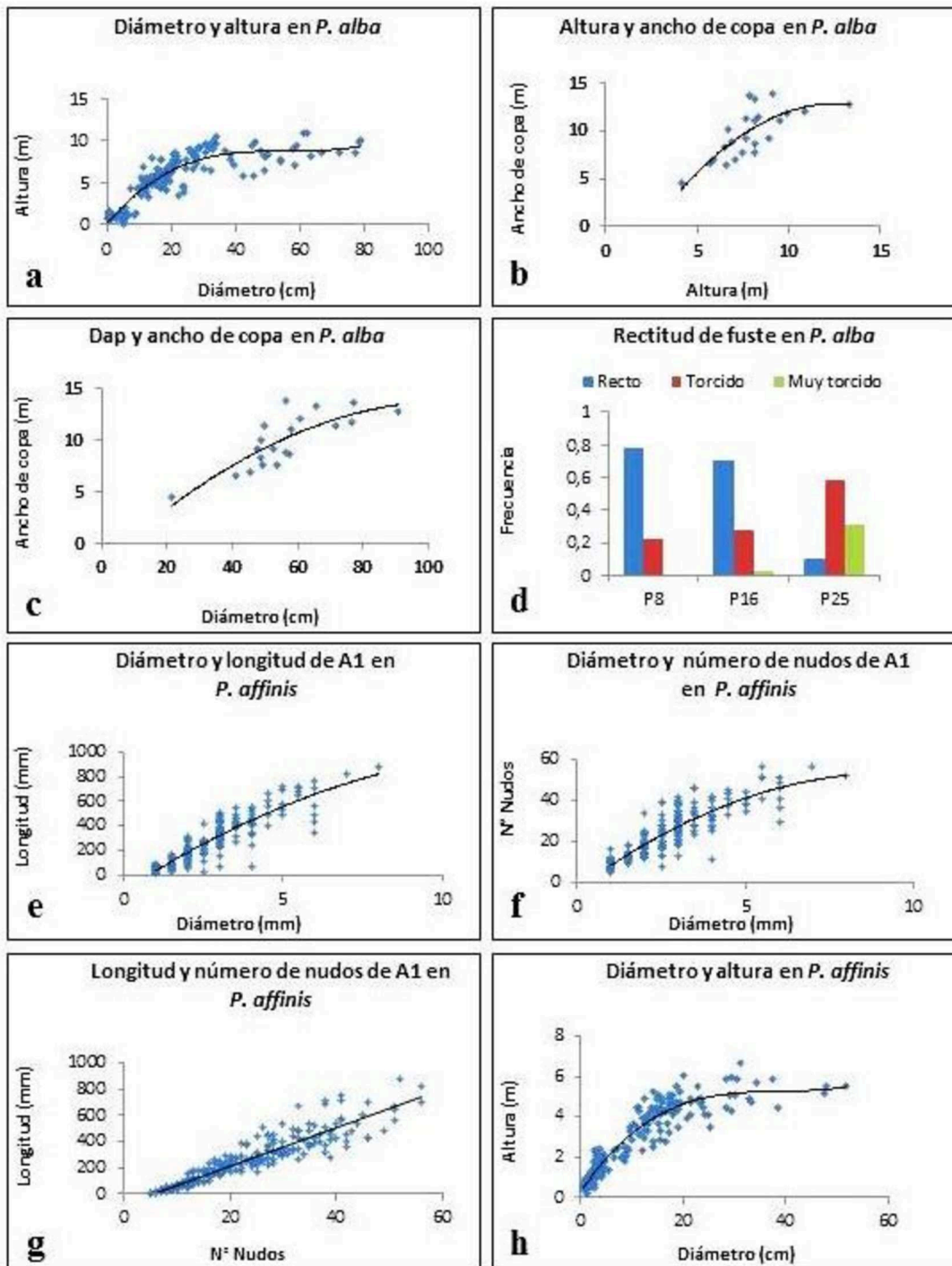


Lámina 46: Correlaciones de magnitudes dendrométricas en *Prosopis alba* y *Prosopis affinis*. a, altura y diámetro en *P. alba*; b, altura y ancho de copa en *P. alba*; c, ancho de copa y diámetro en *P. alba*; d, rectitud de fuste en *P. alba*; e, longitud y diámetro en *P. affinis*; f, número de nudos y diámetro en *P. affinis*; g, longitud y número de nudos en *P. affinis*; h, altura y diámetro en *P. affinis*. Referencias: Dap, diámetro a la altura del pecho; P8, P16, P25, poblaciones de 8, 16 y más de 25 años.



fustes “llorados” (lám. 48, fig. c) o dañados por “taladros” (lám. 48, fig. d). No obstante, árboles que crecieron sin competencia y con buena sanidad de fuste (lám. 48, fig. e) presentaron, principalmente los de mayor diámetro, copas con poco vigor de crecimiento, propio del proceso de senescencia (lám. 48, fig. f).

En la clase diamétrica CI se observaron numerosos individuos dominados a causa de la alta densidad, lo cual se reflejó en el alto porcentaje de copas cuya vitalidad fue mala y fustes de sanidad regular; el 75% de los árboles de CII mostraron fuste sano aunque más del 70% presentó vitalidad de copa regular y mala (tabla 19).

Tabla 19: Porcentaje de plantas de *P. affinis* de tres poblaciones con diferentes niveles de vitalidad de copa y de sanidad de fuste.

Sanidad Fuste	Vitalidad de copa								
	CR			CI			CII		
	B	R	M	B	R	M	B	R	M
1	66,0	11,0	0,0	0,0	14,0	9,0	24,0	35,0	6,0
2	3,0	16,0	5,0	0,0	11,0	56,0	0,0	12,0	12,0
3	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,0	0,0	0,0	6,0

Referencias: B, buena; R, regular; M, mala; 1, sano; 2, enfermo; 3, muy enfermo.

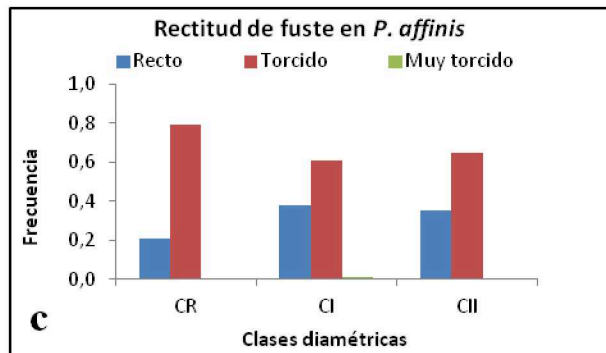
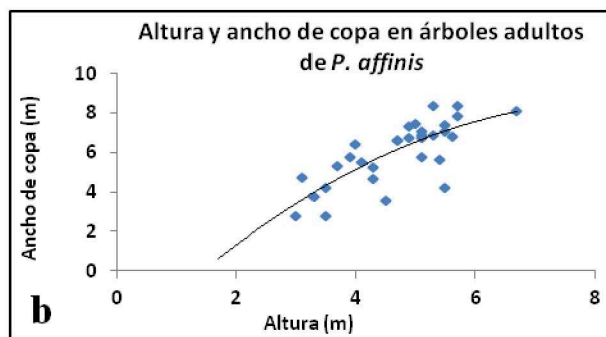
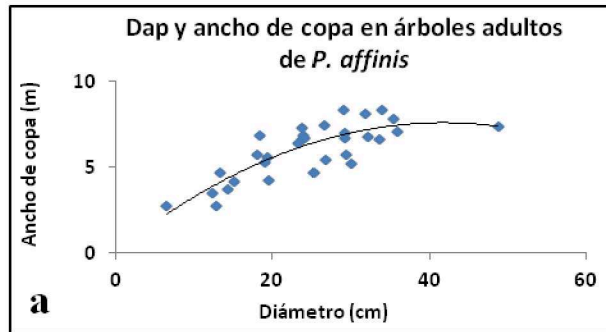


Lámina 47: Caracteres cuantitativos y cualitativos en diferentes clases diamétricas de *Prosopis affinis*. a, ancho de copa y diámetro en árboles adultos; b, ancho de copa y altura en árboles adultos; c, rectitud del fuste en tres clases diamétricas. Referencias: CR, clase de renovales; CI, clase diamétrica I; CII, clase diamétrica II, dap; diámetro a la altura del pecho.



Lámina 48: Caracteres cualitativos en diferentes clases diamétricas de *Prosopis affinis*. a, renewal; b, árboles de escaso desarrollo; c, fuste bifurcado y “llorado”; d, daños por “taladros”; e, fuste de *P. affinis* con estado sanitario bueno; f, copa de *P. affinis* con vitalidad regular.



IV.-DISCUSIÓN

IV.1.- Arquitectura de *P. alba* y *P. affinis*

Todos los organismos poseen un plan de desarrollo que se realiza durante el curso de la ontogenia (Sussex & Kerk, 2001). El análisis arquitectural revela la dinámica de crecimiento de las plantas a través del estudio de los principales eventos morfológicos sucesivos que ocurren durante el desarrollo de la planta, desde la germinación hasta la muerte, logrando una estrategia de comprensión global de la estructura (Caraglio et al., 2007).

IV.1.1.-El modelo arquitectural

El modelo arquitectural de un árbol determina el plan de crecimiento del mismo, el cual no debe ser confundido con la “forma” o “fisonomía”, ya que estos últimos son conceptos estáticos, mientras que el primero implica diferentes fases de cambios (Hallé, 1978). Asimismo, es esencial entender que los descriptores arquitecturales caracterizan el desarrollo pero son influenciados por las características del hábitat y las presiones ambientales a las que está expuesto el árbol y por lo tanto son plásticos (De Almeida Batista et al., 2014).

El modelo arquitectural de *P. alba* y *P. affinis* se construye totalmente sobre ejes de crecimiento definido. El fuste y los ejes articulados principales se forman a partir de brotes con crecimiento vertical en la parte basal, una curvatura en la parte media y crecimiento horizontal (o curvado hacia abajo) en la parte distal, el crecimiento posterior es continuado por relevos que surgen de la parte basal y media del brote portador. Esta forma de construcción de la estructura global se presenta en los modelos de Champagnat, Mangenot y Troll descritos por Hallé (1978). Los tres modelos se edifican a partir de superposición de ejes, donde la parte basal vertical cumple el rol de fuste y la parte distal horizontal el rol de rama, separados por una curva de radio variable (Hallé & Oldeman, 1970).



El modelo de Troll se construye a partir de un eje principal totalmente plagiótropo o con una breve región ortótropa y con filotaxis dística (Hallé & Oldeman, 1970; Oldeman, 1986), al que se le van sumando nuevos ejes de similares características, o con porciones ortótropas cada vez más pequeñas; de esta forma se genera un fuste articulado que se va enderezando luego por crecimiento secundario (Hallé, 2004). Más de la mitad de las especies arbóreas de leguminosas tropicales responden a este modelo (Oldeman, 1986), siendo el más común en lugares húmedos como los bosques ecuatoriales (Hallé, com. pers.). Sin embargo no es el único modelo descrito para esta familia en este ambiente (Oldeman, 1986). En las especies estudiadas el crecimiento del eje principal es esencialmente ortótropo, con filotaxis espiralada, curvándose gradualmente a medida que el eje se elonga, por lo cual no corresponden a este modelo.

En el modelo de Mangelot el meristema del eje principal edifica una parte basal vertical con filotaxis espiralada y una parte distal horizontal con filotaxis dística (Hallé & Oldeman, 1970), con una curvatura producto de una brusca diferenciación apical (Hallé, 2004). Este tampoco es el caso de *P. alba* y *P. affinis*, ya que como se mencionó más arriba la curvatura es gradual y la filotaxis del eje es siempre espiralada (aunque con reorientación de pecíolos en la parte distal del eje de crecimiento plagiótropo).

Por último, en el modelo de Champagnat la parte basal y la distal del eje resultan morfológicamente idénticas con filotaxis generalmente espiralada, pudiendo existir algunas diferencias secundarias entre las partes del eje (Hallé & Oldeman, 1970; Oldeman, 1986; Hallé, 2004), por ejemplo la causada por una reorientación de los pecíolos que da a la parte distal “apariencia” de filotaxis dística. En este modelo el extremo distal del eje, que es inicialmente ortotrópo se curva hacia abajo creando una apariencia plagiótropa (Hallé, 2004). Este es el comportamiento que se observó en *P. alba* y *P. affinis*, donde la parte del eje que crece horizontalmente presenta ortotropía dorsiventral según Oldeman (1986). En este modelo son frecuentes las espinas, como así también los caracteres xeromórficos (Hallé, com. pers.), tal como se manifiesta en ambas especies estudiadas aquí.



Estudios preliminares sobre la forma de las plantas de *Prosopis alba* y *Prosopis nigra*, realizados por Moglia et al. en la Estación Forestal Fernández (Santiago del Estero), determinaron que ambas especies crecen conforme al modelo arquitectural de Troll, (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos, 2003). Sánchez et al. (2004) estudiaron la arquitectura de *Prosopis juliflora* y *Acacia tortuosa* y mencionan que ambas poseen una arquitectura compleja, sin identificar específicamente los modelos de ambas especies. En estudios arquitecturales de tres especies de *Acacia*, Gómez & Vester (2001) mencionan que en leguminosas ocurren frecuentemente dos modelos muy parecidos (Champagnat y Troll) y que ambos pueden encontrarse incluso en el mismo género.

Para Edelin (1991) la identificación del modelo arquitectónico de un árbol es difícil debido a la gran variabilidad estructural de las plantas. En ambas especies estudiadas, como se mencionó, los ejes se construyen simpodialmente por superposición de brotes, sin embargo la identificación del fuste y las ramas no es fácil a primera vista y para la determinación del modelo se presentaron tres dificultades principales: 1) sólo en algunos casos los brotes que ofician de relevo surgieron de la curva de su brote portador; 2) en caso de traumatismo y pérdida del meristema apical de un brote la ramificación del eje cambia a acrótona; 3) los ejes ortótopos dorsiventrales de ambas especies pueden confundirse con ejes mixtos.

La primera de las dificultades aparece al observar que la ramificación es basítona en mayor medida y mesótona en baja frecuencia, de forma tal que los brotes que surgen de la curva de su eje portador son menos abundantes y no siempre detectables. Sin embargo, según Oldeman (1986) el meristema lateral que continúa el crecimiento del eje permitiendo el crecimiento en altura del árbol se desarrolla en algún punto de esta curva. Para Algarrobo Blanco y Ñandubay la construcción de pseudomonopodios a partir de brotes producidos en la curva es evidente solo en algunas plantas jóvenes. Es por ello que la caracterización y evaluación en estadios tempranos del desarrollo es de mucha utilidad en forestales (Burghardt et al., 2000). Además, el conocimiento de la dinámica del crecimiento de plantines puede darnos una idea de la potencialidad de establecimiento de los mismos, sobre todo en condiciones limitantes (Dalmasso et al., 1994). Es importante recordar, además,

IV. Discusión



que la mayoría de los árboles se ajustan a su modelo por un período limitado de tiempo, como árboles jóvenes y ellos continúan su desarrollo generando modificaciones relacionadas a la formación de la copa (Tomlinson, 1983).

El segundo aspecto se refiere a que en brotes con pleno desarrollo, la pérdida de meristemas apicales promueve la aparición de nuevos brotes en la región terminal como respuesta al trauma; cuando se produce la desactivación del meristema apical el eje es relevado por otro (arquitectura “de bayoneta”) o por otros (arquitectura de “tenedor”) (Arias, 2004). Esta continuidad del crecimiento a partir de relevos resulta fácil de percibir en el momento, pero, luego de la cicatrización del brote, se hace difícil advertir la forma en que se ha construido la ramificación.

Finalmente, la tercera característica y quizás la más importante para determinar el modelo arquitectural en Algarrobo y Ñandubay, es la presencia de ejes ortótopos dorsiventrales que suelen confundirse con brotes mixtos. Los brotes mixtos son ejes que combinan partes de filotaxis espirada y dística generadas por cambios en el funcionamiento del meristema y que además se encuentran asociadas a un crecimiento ortótropo y plagiótropo de los ejes respectivamente (Hallé & Oldeman, 1970). Por otra parte los ejes ortótopos dorsiventrales implican una modificación del posicionamiento de las hojas por torsión de los pecíolos, que si bien da un aspecto de filotaxis dística a la rama, no se genera a partir de cambios a nivel meristemático (Oldeman, 1986). La observación de esta característica resulta crucial para la identificación del modelo de Champagnat; donde la morfología de la parte distal del brote no es muy diferente de la parte basal (Hallé & Oldeman, 1970). Hallé (2004) describe al modelo de Champagnat como un apilamiento de ejes donde la base es vertical y el extremo se torna horizontal debido a la baja rigidez de los tejidos, con hojas dispuestas de forma espiralada y con floración en posición axilar o terminal. Esta característica fue más evidente en *P. affinis*, sin embargo en ambas especies, al analizar el estadio joven, pudo observarse este comportamiento de los ejes (lámina 49).

La distribución del género *Prosopis* abarca una gran variedad de condiciones ambientales, lo que lleva a que los factores que controlan la dinámica de los algarrobales



sean distintos en cada región y en cada condición ambiental, dificultando el análisis general de ciertos aspectos (Villagra, 2000). Sin embargo, no obstante las dificultades planteadas, en las poblaciones observadas las características morfológicas cualitativas necesarias para determinar el modelo se mantuvieron constantes, variando sólo los caracteres cuantitativos.

IV.1.2.- Unidad arquitectural

En la determinación de la unidad arquitectural todos los ejes presentes, sin importar la complejidad de la estructura, se pueden agrupar en categorías de acuerdo a sus características morfológicas, anatómicas o rasgos distintivos funcionales (Barthélémy & Caraglio, 2007). Esta determinación de la unidad arquitectural presenta cierta complejidad en virtud de la gran variedad morfológica de brotes que pueden observarse en el momento de la aparición de las estructuras reproductivas (Grosfeld, 2002). En Fabáceas, además, la combinación de brotes en el patrón de ramificación es menos evidente que en otros grupos de árboles (Oldeman, 1986). Grosfeld (2002) estudiando especies de Cupressaceae, menciona también que no siempre resulta evidente determinar con facilidad el número de categorías de ejes que conforman la unidad arquitectural debido a la escasa diferenciación morfológica entre órdenes de ramificación sucesivos a causa de la transición gradual de las características morfológicas y funcionales.

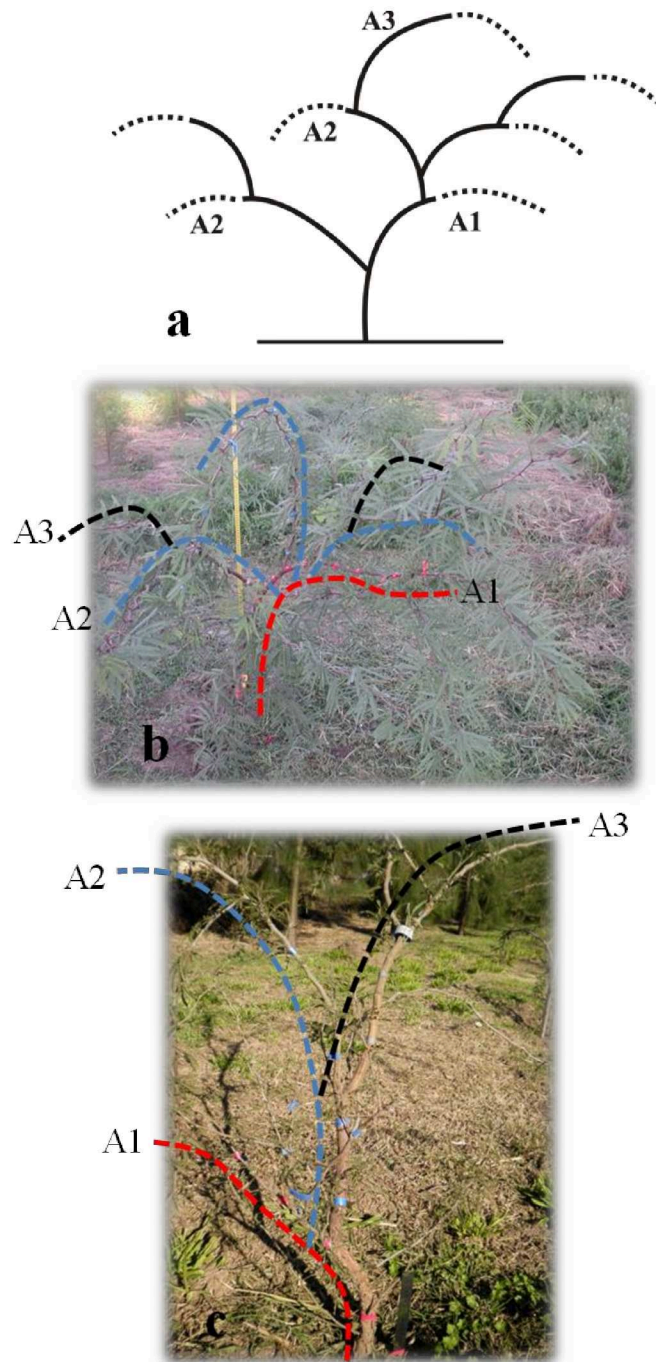


Lámina 49: Modelo arquitectural de Champagnat en *P. alba* y *P. affinis*. a, esquema del modelo; b, árbol joven de *P. alba* creciendo según el modelo; c, árbol joven de *P. affinis* creciendo según el modelo. Referencias: A1, eje principal (línea roja); A2, brote relevo de primer orden (línea azul); A3, brote relevo de segundo orden (línea negra).



La unidad arquitectural es específica y a diferencia del modelo describe la arquitectura precisa de una planta (Barthélémy & Caraglio, 2007). La unidad arquitectural en *P. alba* y *P. affinis* está formada por cinco categorías de ejes: un fuste articulado principal, ejes articulados principales que originan ramas maestras, ramas, ramitas y braquiblastos. Para ambas especies la unidad arquitectural fue determinada luego de la aparición de las primeras estructuras reproductivas, las cuales se observaron entre los 6-8 años de edad. Según Drénou (2006) y Drénou et al. (2013), la cantidad de categorías de ejes está dada por procesos intrínsecos propios de cada especie y en general los árboles presentan entre 3 y 5 categorías de ejes en su aparato aéreo.

En ambas especies el fuste articulado se formó por superposición de relevos, en *P. alba* fue corto cuando no se realizaron podas (excepcionalmente largo en algunos árboles) y recto o torcido, mientras que en *P. affinis* resultó generalmente corto y torcido. Los ejes articulados determinaron la altura del fuste y presentaron ángulos de inserción más verticales en *P. alba* que en *P. affinis*. Las ramas en Algarrobo Blanco presentaron crecimiento rítmico, 2 ó 3 pulsos, posición vertical o curvada y filotaxis espiralada, a veces dorsiventral; en Ñandubay el crecimiento también fue rítmico, con 3 o más pulsos, posición vertical curvada u horizontal y filotaxis generalmente dorsiventral. Las ramitas presentaron caracteres similares en ambas especies: crecimiento determinado, baja ramificación lateral y filotaxis espiralada en Algarrobo Blanco, mientras que en Ñandubay la filotaxis resultó espiralada o dorsiventral. Los braquiblastos en las dos especies se encontraron presentes en ramas y ramitas portando hojas y estructuras reproductivas.

La identificación del fuste, ramitas y braquiblastos en *P. alba* y *P. affinis* resultó relativamente simple. Por otro lado, las ramas maestras, construidas simpodialmente a partir de brotes largos, resultaron menos evidentes debido a las diferencias morfológicas respecto de la longitud (brotes medios, largos y muy largos) y orientación (verticales, horizontales y oblicuos) que presentaron sus brotes, requiriéndose mayor detalle de observación para diferenciarlos en la unidad arquitectural. La utilización de los criterios morfológicos cualitativos tales como el tipo de crecimiento de los ejes, el vigor de sus brotes, el tipo de ramificación, la filotaxis y la simetría de los brotes, complementados con



caracteres cuantitativos, como la longitud de entrenudos, el número de nudos o el diámetro de brotes, permitió diferenciar más claramente las distintas categorías de ejes constituyentes de la unidad arquitectural. Para Grosfeld (2002) la complementariedad de datos cualitativos y cuantitativos permite establecer diferencias funcionales y morfológicas de los ejes al momento de expresión de la unidad arquitectural.

IV.1.3.- Reiteraciones

El proceso de duplicación de la unidad arquitectural permite la formación de la copa del árbol, pasando de una estructura relativamente simple a una más compleja (Sabatier et al., 1999). El hecho de que la reiteración sea un componente importante en el desarrollo de la copa también sugiere que la arquitectura básica no es la única clave para la supervivencia de los árboles en el bosque en competencia con ejemplares de la misma o de otras especies (Tomlinson, 1983). En *P. alba* y *P. affinis* la edificación de la copa es un proceso ordenado jerárquicamente de manera endógena y que le permite a estas especies ampliar la capacidad fotosintética, pero también ocupar espacios disponibles y competir con otros árboles por recursos, especialmente de luz.

Luego de la aparición de las estructuras reproductivas en ambas especies el proceso de reiteración da origen a numerosas ramas que se incrementan en número y tamaño a medida que aumenta la edad de los árboles, aumentando el orden de ramificación y la complejidad arquitectural de los mismos. En árboles jóvenes de Algarrobo Blanco en plantación de 8 años y en individuos de Ñandubay del monte nativo las reiteraciones aparecen en diversas posiciones de la copa, con lo cual en los primeros momentos de la formación de la misma resulta poco compacta y con ingreso de luz solar en su interior. Estas reiteraciones de tipo secuencial son en su mayoría parciales (es decir repitiendo sólo parte de la secuencia de ejes de la unidad arquitectural) y construidas siempre de manera simpodial, principalmente por brotes largos, brotes cortos y braquiblastos que llevan hojas y/o estructuras reproductivas. Las reiteraciones totales se constituyen, por otra parte, por las ramas maestras de *P. alba* y *P. affinis*, las cuales surgen a partir de que las plantas alcanzan determinada madurez, limitando la altura final del fuste. En ambas especies las

IV. Discusión



reiteraciones totales se forman en relación con cambios estructurales que ocurren alrededor de los 8 años de edad, como: (a) notable incremento del diámetro del fuste articulado principal y de los ejes articulados (que originan ramas maestras), (b) crecimiento de los ejes articulados con dirección horizontal en la base de la copa y vertical en el centro de la misma, (c) presencia de estructuras reproductivas. Estas reiteraciones se manifiestan como un evento programado que ocurre después de un determinado umbral de diferenciación durante la vida del árbol (Barthélémy et al., 1991). Para las dos especies las reiteraciones originadas a partir de brotes vigorosos son las que dan origen a reiteraciones totales que forman ramas maestras. La reiteración total es uno de los mecanismos que ambas especies utilizan para aumentar el tamaño de copa en altura y en diámetro. Mientras que las ramas maestras que crecen horizontalmente en la base de la copa promueven el crecimiento horizontal y las que crecen en el interior de la misma lo hacen verticalmente, entre ambas existe un gradiente de inclinación en los ejes que le confiere a la copa su forma característica. Según Barthélémy et al. (1997) durante la ontogenia de los árboles se producen modificaciones conocidas como gradiente morfogenético, las cuales actúan sobre las entidades botánicas que conforman su estructura. Este gradiente refleja la lenta evolución de los equilibrios existentes entre el conjunto de meristemas (Drénou, 2006).

También fue posible detectar la presencia en ambos *Prosopis* de reiteraciones adaptativas o traumáticas. Según Arias (2004) las reiteraciones permiten la renovación de ejes que portan hojas y aumentan el área fotosintética. La formación de nuevas reiteraciones parciales aumenta la posibilidad de dirigir el crecimiento de la copa hacia lugares más luminosos para el aprovechamiento de mayor disponibilidad de un recurso; la presencia de reiteraciones parciales estuvo mayormente asociada a una respuesta por competencia, siendo una estrategia utilizada a menudo en estas especies. Se observó además un aumento en la producción de ramificaciones cuando se produjeron claros en la copa de ambas especies debido a la pérdida de ramas. La pérdida de ramas permitió el ingreso de radiación e indujo la aparición de brotes vigorosos que se transformaron en reiteraciones, ocupando el espacio y colaborando con la renovación de la copa.



La reiteración, además de posibilitar la generación de nuevos brotes conforme al plan estructural de la planta, posibilita la supervivencia del árbol cuando es afectado por diferentes factores (Drénou et al., 2013; Jiménez-Rojas et al., 2002; Barthélémy et al., 1991). La mayoría de los árboles se ajustan a su arquitectura básica durante un periodo limitado, muchas veces solo como árboles jóvenes, mientras que la estructura final de la copa es el resultado de la modificación de la misma relacionada con acontecimientos accidentales (Tomlinson, 1983). Las reiteraciones traumáticas constituyeron un mecanismo de reparación del crecimiento de plantas jóvenes de Algarrobo y Ñandubay, sobre todo en brotes largos, ya que el crecimiento de brotes dañados es continuado por relevos vigorosos. Morfológicamente no se observaron diferencias importantes entre reiteraciones traumáticas y reiteraciones automáticas porque, de todos modos, las ramas de *P. alba* y *P. affinis* se construyen de manera simpodial a partir de relevos. En estas especies las reiteraciones traumáticas tienen un rol ecológico importante pues permiten la continuidad del crecimiento interrumpido por daños mecánicos, climáticos o herbivoría. En *P. alba* la presencia de reiteraciones traumáticas resultó frecuente a causa de la ruptura de la dominancia apical por parte de insectos y la interrupción del crecimiento se compensó con la generación de brotes relevo. En *P. affinis* estos daños fueron menos observados y los brotes resultaron de mayor longitud. Para ambas especies la brotación es más vigorosa cuanto mayor es el vigor de crecimiento del brote dañado. En *Prosopis glandulosa*, Martínez et al. (2009) observaron en brotes cortados por insectos mayor crecimiento de brotes laterales que modificaron la arquitectura en los árboles dañados respecto de su forma original. De la misma manera cuando esta especie fue sometida a mayor presión de herbivoría, el aspecto general de las plantas comidas por liebres fue diferente de las plantas testigo (Martínez & López-Portillo, 2003b). Según Gadd et al. (2001) las plantas tienen una considerable capacidad para responder a los herbívoros con aumento de rebrote, compensando los brotes eliminados con mayor crecimiento en longitud de los próximos brotes. Cualquiera sea el evento traumático que afecte al árbol es muchas veces impredecible, por lo que gran parte de la posibilidad de recuperación de copas dañadas depende de la capacidad del árbol para conservar meristemas de reserva (Tomlinson, 1983). Para Grosfeld (2002) la existencia de un traumatismo interrumpe el proceso de



diferenciación secuencial de los ejes imponiendo nuevas correlaciones temporarias entre los ejes laterales cercanos al daño.

En la parte periférica de la copa de árboles adultos la reiteración traumática se observó a partir de la generación de brotes cortos que mantuvieron el crecimiento de la parte externa de la copa ante la pérdida de ramas. Desde el punto de vista de la supervivencia de árboles de Algarrobo y Ñandubay las reiteraciones traumáticas diferidas que aparecieron a baja altura contribuyeron a la prolongación de la vida del árbol, incluso habiendo perdido gran parte de la copa. Para Nicolini et al. (2001) la producción de brotes epicórmicos en árboles que han alcanzado su máximo desarrollo forma parte de procesos naturales de desarrollo de la copa que contribuyen a la mayor longevidad de los árboles. Estos procesos son complejos y requieren de análisis amplios para su comprensión (Meier et al., 2012).

IV.2.- Dinámica de crecimiento: los árboles del futuro, presente y pasado

El árbol cambia conforme crece en tamaño y la esencia del análisis arquitectural consiste en describir esos cambios (Hallé, 1978). Para determinar con precisión el desarrollo arquitectural es necesario observar la dinámica de crecimiento, la cual se manifiesta en su totalidad únicamente cuando se consideran las fases principales del crecimiento del individuo (Jiménez-Rojas et al., 2002). La descripción desde esta perspectiva permitió en *P. alba* y *P. affinis* conocer los cambios arquitecturales más importantes que se producen durante su ontogenia facilitando la reconstrucción posterior del desarrollo de cada individuo. El conocimiento de su desarrollo provee un contexto para el entendimiento de la morfogénesis con aplicaciones en agronomía, forestación y manejo de poblaciones (de Reffye & Houllier, 1997).

Para ambas especies las plantas jóvenes (el árbol del futuro) mostraron un crecimiento del eje principal inicialmente vertical y luego horizontal y la exploración del espacio aéreo fue realizada por brotes relevo largos; mientras que los brotes cortos y braquiblastos formaron una estructura capaz de optimizar la captación de luz. En ambas



especies el follaje es caduco y las hojas nuevas comienzan a desarrollarse al finalizar el invierno; en *P. affinis* el follaje del año anterior es más persistente que en *P. alba*. El aporte de hojas originadas en braquiblastos y brotes cortos resulta fundamental en el momento de brotación primaveral en Algarrobo y Ñandubay; en éstos la producción de braquiblastos y ramas cortas a partir de yemas axilares latentes constituye un recurso fundamental en la renovación del follaje.

En los estadios iniciales las plantas se encuentran expuestas a diversos factores adversos que afectan su crecimiento, como son condiciones ambientales desfavorables o daño por diferentes organismos. Según Galera (2000) la mayoría de las especies del género *Prosopis* son palatables para el ganado y animales silvestres y en el caso de que algún animal las coma, las plantas emiten rebrotes dando como resultado plantas con varios fustes. Fisher (1977) coincide con lo anterior y menciona además que la presencia de múltiples fustes en *Prosopis* se debe a la destrucción del meristema apical por el accionar de procesos físicos o heladas. Alvarez et al. (2011) estimó que la mayor proporción de individuos jóvenes de *P. flexuosa* son multifustales a causa de la degradación que generan el sobrepastoreo y la extracción de leña. Es por ello que las estrategias de supervivencia resultan imprescindibles en ambas especies estudiadas: los brotes largos constituyen una forma de alcanzar luz sobre los pastizales o arbustales, las grandes espinas (observadas principalmente en plantas jóvenes) son utilizadas como defensa ante los herbívoros, la gran capacidad de producir rebrotes permite reponer ejes dañados y el sistema radicular profundo garantiza el suministro de agua y nutrientes. Si bien en este trabajo no se realizaron mediciones de raíces, la observación de un importante crecimiento radicular pivotante en plantas cultivadas permite estimar este comportamiento.

En un árbol adulto (el árbol de presente) la reproducción y la construcción de la copa determinan la estructura. Los árboles del presente se caracterizaron por poseer copas reiteradas, con reiteraciones totales que forman ramas maestras verticales y reiteraciones parciales que constituyen la parte externa de la copa. En la copa de los árboles del presente los complejos reiterados totales portan además reiteraciones parciales (Jiménez-Rojas et al., 2002). Esto fue observado en ambos *Prosopis* y en otras especies de angiospermas como

IV- Discusión



Platanus acerifolia (Craglio & Edelin, 1990); *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis* (Jiménez-Rojas et al., 2002); *Vismia baccifera* (Arias, 2004); *Juglans regia* y *Juglans nigra* (Sabatier et al., 1999); *Tectona grandis* y *Acacia mangium* (Leroy, 2005); y en gimnospermas como *Abies alba* (Drénou et al., 2013); *Pilgerodendrum uviferum*, *Fitzroya cupressoides*, *Austrocedrus chilensis* y *Cupressus sempervirens* (Grosfeld, 2002), entre otros.

La autopoda de ramas de menor diámetro probablemente sea inducida por el sombreado interno, que provocaría que éstas se sequen y caigan; este comportamiento es provocado posiblemente por el carácter heliófilo de estas especies (Galera, 2000) y la copa presenta así aspecto compacto en la periferia pero con mayor espacio libre en su interior. La pérdida de ramas en el interior de la copa también ha sido reportado en otras especies (Drénou et al., 2013; Grosfeld, 2002).

La bifurcación del fuste en una horquilla maestra determina la altura del mismo. Esta altura es generalmente reducida tanto para *P. alba* como para *P. affinis* por lo que la mayor altura que logran los árboles está determinada principalmente por el crecimiento vertical de las ramas maestras con reiteraciones parciales en sus extremos. El ancho de copa es determinado por ramas maestras con crecimiento horizontal en la base de la misma. Para Drénou (2006) las ramas maestras son conjuntos ramificados que poseen la misma estructura que el fuste que las sustenta y que, durante su desarrollo, generan reiteraciones que edifican ramas maestras de segundo orden, construyendo así la copa.

En individuos de mayor tamaño se observaron indicios de decaimiento en el vigor. El paso de árbol del presente a árbol del pasado consiste en una transición lenta y muy subjetiva que no siempre resulta fácil de establecer (Arias, 2004). En el caso de las especies de *Prosopis* analizadas aquí la observación de algunas características tales como mayor producción de brotes cortos y braquiblastos, claros en la copa a causa de la muerte de ramas, falta de vitalidad de la copa o menor cantidad de estructuras reproductivas, permitieron determinar el cambio de estado. Las mediciones de brotes anuales resultaron



de importancia para complementar las observaciones realizadas, tal como sugieren Taugourdeau et al. (2012) en estudios sobre abeto blanco.

Neville (1969) y Oldeman (1986) mencionan que los brotes cortos en Fabáceas constituyen una estrategia contra la senescencia. Estudiando árboles viejos de *Betula maximowicziana*, Ishihara (2013) observó que la producción de ejes cortos o largos se relaciona con procesos endógenos en individuos con reducido vigor y menciona que estos procesos pueden contribuir al mantenimiento de la productividad de los árboles, prolongando su longevidad. Si bien en árboles muy viejos no se realizaron mediciones de crecimiento anual, las observaciones de tipo cualitativas permitieron comprender la forma en que Algarrobo y Ñandubay prolongan su vida a partir de reiteraciones que ocurren cada vez a menor altura y que posibilitan en el árbol la regeneración de la copa. Las reiteraciones diferidas se originan a partir de brotes producidos por yemas epicórmicas, las cuales persisten durante mucho tiempo en las ramas y fustes como “meristemas de repuesto” (Saito, 1994). Por otra parte, la producción de ejes largos ocurre después de eventos traumáticos tales como roturas, lesiones de ramas o defoliación (Ishihara, 2013). Las reiteraciones diferidas pueden transformarse en reiteraciones totales y constituyen un mecanismo fundamental en la prolongación de la vida de árboles del pasado en estas especies; estas reiteraciones se originan fundamentalmente en las partes del árbol donde es posible el ingreso de luz solar, de manera que el proceso de formación de reiteraciones totales le dan mayor amplitud a la copa (Arias, 2004). Árboles longevos produjeron reiteraciones diferidas sobre el fuste o ramas expuestas a la radiación, mientras que árboles dominados en el estrato inferior presentaron copas decrepitas sin posibilidad de renovarse a partir de reiteraciones. Para Jiménez-Rojas et al. (2002) las reiteraciones totales de los árboles conforman subcopas que interactúan con las demás como un individuo independiente dentro de la copa del árbol adulto, aprovechando la energía incidente en el dosel. Si bien la presencia de reiteraciones diferidas resulta importante para diagnosticar el estado de senescencia, la presencia de las mismas no implica la muerte inminente de los árboles; las observaciones permitieron constatar que este proceso puede prolongar la vida de estas especies durante muchos años. Para Drénou et al. (2013) el deterioro del fuste,



mortalidad de ramas, crecimiento reducido o follaje anormal pueden resultar preocupantes, no obstante no conducen automáticamente a la muerte del árbol.

IV.3.- Magnitudes dendrométricas y caracteres de crecimiento cuantitativo de *P. alba* y *P. affinis*

La información referida al crecimiento es básica para una correcta planificación del manejo y para su adecuada aplicación (Araujo et al., 2007). El desarrollo inicial de *P. alba* y *P. affinis* en condiciones sin restricciones permitió expresar mayor desarrollo de diámetro y altura, comparado con ejemplares crecidos en condiciones naturales, demostrando que estas especies se comportan de una manera muy plástica cuando se proveen ambientes óptimos de crecimiento. En ambientes naturales los algarrobos presentan bajas tasas de crecimiento especialmente durante los primeros años de vida, sobre todo cuando las condiciones no son favorables; la variabilidad climática ha demostrado ser un factor determinante (Villagra et al., 2002). El factor más limitante parecería ser la disponibilidad de agua, ya que existe una correlación positiva entre ésta y el crecimiento en altura (Vilela et al., 1996). Vilela et al. (1996) encontraron, en plantas de un año, diferencias en el diámetro de *P. alba* en función de sus procedencias, lo que indica que esta variable está correlacionada no solo con las condiciones de crecimiento, sino también el genotipo de las plantas. A la misma conclusión arribaron Ledesma et al. (2008) quienes reportan diferencias en diámetro y en la altura de plantas cultivadas en función del origen y procedencia. Esto refuerza la idea de que las propuestas de forestación con algarrobos deben generarse a partir de germoplasma seleccionado con buen fuste y buena tasa de crecimiento en altura y diámetro (Palacios & Brizuela, 2005).

En *P. affinis* de un año, la altura fue levemente inferior a *P. alba* creciendo en las mismas condiciones. No obstante Bennadji (2012) encontró en plantas de Ñandubay de 10 meses, alturas que duplican a las obtenidas en este trabajo, atribuyendo esos valores a la procedencia de las plantas y a la excelente adaptación y supervivencia de las mismas. El diámetro alcanzado también fue mayor comparado con algarrobos de este trabajo crecidos en condiciones controladas, lo que muestra que su cultivo y utilización como especie de



interés forestal resulta alentadora. El crecimiento medido a través de la altura total del tallo en plantas jóvenes presenta patrones de variación que habilitan acciones de selección para Ñandubay (Bennadji, 2012).

La longitud de los brotes en ambas especies fue reducida en plantas de un año y aumentó posteriormente en plantas de dos años. En plantas adultas se produjo nuevamente disminución de longitud de brotes y reducción del número de pulsos de crecimiento en las dos especies. Sin embargo, para todas las edades observadas, el crecimiento de los brotes anuales aumentó cuando la disponibilidad de lluvias fue mayor. En plantas jóvenes existe una evolución progresiva del tamaño de brotes en el momento de establecimiento de los árboles (Sabatier et al., 1999). Según Bell (1991) los ejes largos están especializados en la exploración del medio ambiente mientras que los ejes cortos se especializan en la explotación del mismo. Con respecto a los pulsos de crecimiento, Osada et al. (2002), encontraron que la cantidad de pulsos de crecimiento de los brotes anuales disminuye con la edad de los árboles, fenómeno que estaría relacionado con la penetración de la luz a través de las grandes copas.

En árboles adultos de *P. alba*, los valores de dap en árboles de 8 años fueron similares a los encontrados por Atanasio (2012) en un ensayo de poda de árboles de edad similar. Este último encontró diferencia entre el diámetro de árboles no podados vs. podados con diferente intensidad. En una plantación de 9 años de edad con individuos en situación de competencia debido a la alta densidad, Navall & Senillani (2004) observaron disminución de los incrementos en diámetro e incremento de $0,90 \text{ m} \cdot \text{año}^{-1}$ respecto de la altura total de los árboles, éste último aumento estimulado a causa del carácter heliófilo del Algarrobo. Estos autores mencionan otras posibles causales de bajo crecimiento tales como salinidad del suelo y competencia interespecífica por falta de control de arbustos. En árboles de 16 años de *P. alba* se observó que la implantación del rodal y su correcto manejo silvicultural tuvo correlación directa con el crecimiento en diámetro, comparados con los valores obtenidos por Giménez et al. (2001) quienes encontraron que árboles del monte nativo alcanzaron el diámetro de 30 cm a los 36 años.



En condiciones naturales *P. alba* ramifica con frecuencia a baja altura y con ramas gruesas; su fuste es generalmente torcido, produciendo rollizos de escasa longitud (Atanasio, 2012). Si bien la población de árboles de más de 25 años del monte nativo careció de manejo silvícola, mostró la mayor altura de fuste (H_f), que en promedio fue de 1,92 m; esto pudo deberse a la extracción permanente de ramas basales. Sin embargo, la extracción de ramas con diferentes fines como leña (Palacios & Brizuela, 2005), carpintería menor, manejo del ganado dentro de los relictos de monte, tendido de alambrados, limpieza para el paso de maquinaria agrícola, apertura de caminos internos dentro del monte, entre otros, sin la debida planificación, no aseguran la obtención de un fuste adecuado ya que la madera de calidad, extraída del monte nativo, es cada vez más escasa (Atanasio, 2012). En *P. affinis*, el promedio de los individuos más altos fue de 4,9 m y la mayor altura observada fue de 6,7 m; Coirini & Karlin (2011) informan que en el distrito Ñandubay los árboles rara vez superan los 10 m. El dap medio (34,6 cm) y el dap máximo (48 cm) encontrados en árboles adultos muestran que Ñandubay es una especie apta para obtener fustes maderables. Tortorelli (2009) describe árboles de Algarrobo Blanco con 18 m de alto y 1,5 m de diámetro, y árboles de Ñandubay de hasta 20 m de alto y 0,60 m de diámetro, aunque observa que frecuentemente son de entre 8 y 12 m de alto y 0,40 m de diámetro. Un estudio de crecimiento comparativo entre *P. nigra* y *P. affinis* realizado en el monte nativo por Sabbatini et al. (2009), mostró que el crecimiento expresado en $\text{cm}^2 \cdot \text{ha} \cdot \text{año}^{-1}$ es mayor en Algarrobo Negro que en Ñandubay.

Los coeficientes de determinación entre altura y diámetro fueron variables según la especie y la población observada; en las poblaciones de *P. alba* de 8, 16 y más de 25 años los valores de R^2 fueron de 0,24, 0,52 y 0,55 respectivamente. Para la clase diamétrica comprendida entre 10 cm y 30 cm de dap (CI) y para la clase diamétrica de más de 30 cm de dap (CII) de *P. affinis* la relación entre la altura y el dap presentó valores de R^2 de 0,36 y 0,30 respectivamente. Los valores de R^2 encontrados entre altura y diámetro en ambas especies muestran que estas variables están correlacionadas entre si, no obstante, se observó mayor correlación entre la altura y el ancho de copa y el dap y el ancho de copa; esto indica que para poder estimar altura y diámetro con mayor precisión debería recurrirse a otras variables relacionadas con la copa o la edad, entre otras. Para Juárez de Galíndez et al.



(2007), la altura total y el diámetro son dos variables correlacionadas entre sí; no obstante estos autores también encontraron en *P. nigra* bajos coeficientes. En ocasiones las relaciones hipsométricas no representan una relación biológica bien definida habiendo gran variabilidad en altura para un diámetro determinado en sitios y edades diferentes (Chapman & Meyer, 1949, citado por Caldeira et al., 2002).

Daniel et al. (2013) encontraron relaciones entre magnitudes de copa y altura en sistemas silvopastoriles, importantes para comprender interacciones de los árboles con las propiedades del suelo y calidad del forraje debajo de las copas. Para estimar valores más directos del tamaño del árbol, Malleux (1970) considera indispensable comparar el tamaño de copa con algún otro parámetro. Juárez de Galíndez et al. (2007) sugieren trabajar en *P. nigra* con diámetro de copa ó altura de copa para obtener mejores resultados. Si bien el ancho de copa en P25 mostró buena correlación, Giménez et al. (2001) mencionan que en árboles de más de 45 años de *P. alba* las correlaciones comienzan a ser menores, dependiendo además de la posición sociológica que ocupa el árbol en el monte.

El hecho de que el análisis entre el diámetro y la altura del conjunto de los datos muestre mayores valores del coeficiente de determinación, hace pensar en la necesidad de ampliar los rangos de edad de los árboles para lograr valores más confiables de R^2 . Bender et al. (2015) muestran que, cuando se analizaron en conjunto los valores de altura y diámetro de cuatro poblaciones de *P. alba* de diferentes edades, el coeficiente de determinación entre estas variables fue mayor. No escapa a este análisis el hecho de que los valores pertenecientes a las poblaciones sometidas a algún tipo de manejo muestren una menor dispersión que los de poblaciones del monte nativo, con lo que es de esperar que correlaciones para forestaciones debidamente manejadas puedan permitir establecer predicciones más confiables. La falta de datos de árboles de bajas dimensiones, sobre todo en el monte nativo, puede resultar una dificultad para encontrar correlaciones entre las variables de crecimiento; no obstante la inclusión de datos dendrométricos de plantas jóvenes cultivadas permite obtener curvas de correlación entre la altura y el diámetro con coeficientes muy satisfactorios. Los daños por herbivoría son muy frecuentes en *Prosopis*, especialmente en plantas jóvenes; en los sistemas silvopastoriles la producción ganadera



limita el crecimiento de renovales, esto hace que no existan valores en el extremo inferior de las curvas de crecimiento, las que consecuentemente presentan bajos coeficientes de correlación (Daniel et al., 2013).

Las características morfoarquitecturales que presentan mayor variación cuantitativa entre ambas especies son la longitud de los brotes que conforman el fuste articulado, su posición sobre los ejes portadores y el ángulo de inserción de los mismos. Estas diferencias se relacionan con la manera en que *P. alba* y *P. affinis* construyen los fustes, la rectitud de los mismos, la forma en que se insertan las ramas maestras y el tamaño y la forma de la copa.

IV.4.- Características arquitecturales, dendrométricas y manejo en *P. alba* y *P. affinis*

Una explotación forestal racional implica una serie de conocimientos precisos acerca de la biología y comportamiento de las especies a fin de estimar los volúmenes de madera susceptibles de explotación (Bormann & Berlyn, 1983). Caracteres cualitativos inherentes a la biología de los árboles pueden explicar en gran parte las diferencias entre poblaciones implantadas comparadas con árboles del bosque nativo (Grulke et al., 2007). El desarrollo de un árbol corresponde a la transformación progresiva de su estructura y de su funcionamiento desde la germinación hasta su muerte (Drénou, 2006). La arquitectura de los árboles afecta en gran medida la productividad de las plantaciones forestales (Hollender & Dardick, 2015). Poorter et al. (2012) estudiaron la arquitectura en especies forestales de los géneros *Pinus*, *Quercus* y *Fagus*, encontrando que la arquitectura determina la captura de luz, estabilidad mecánica y dominio sobre los competidores y, por lo tanto, el rendimiento del árbol.

Karlin & Bernasconi (2005) señalan que la región del espinal se caracterizó por una extracción forestal desmedida y sin ningún tipo de planificación, lo que llevó a que en la actualidad no se disponga de suficientes ejemplares con fustes de calidad. Asimismo Lewis et al. (2006) apuntan que la mayor parte del Espinal Periestépico ha sido intervenido y severamente modificado por el hombre, eliminando la vegetación leñosa en parte o por



completo. En el distrito del Ñandubay, más del 85 % de los campos analizados utiliza el monte para autoconsumo de postes, leña y varillas, tendencia observada tanto en productores chicos como en los medianos y grandes (Coirini & Karlin, 2011). Grulke et al. (2007) sostienen que el aprovechamiento simplemente consiste en la extracción de los mejores individuos, lo que ha llevado a una degradación de los bosques a diferentes niveles. Esta información condice con la observación, durante la realización de este trabajo, de ejemplares en condiciones defectuosas (torcidos y enfermos), producto de una extracción selectiva de individuos sanos y rectos. No es sorprendente que algunos montes del Espinal con especies de alto valor como el Algarrobo y el Ñandubay, llegaran al riesgo de extinción como tipos forestales de importancia y como ecosistemas únicos (Sabattini et al., 2002).

Esta tesis permitió constatar que la curvatura de los ejes en plantas jóvenes es un carácter inherente a las especies estudiadas y tiene un papel preponderante en la estructura general que desarrollarán las plantas en el futuro. Según Osada (2006) cuando la rama se inclina el crecimiento en altura se reduce, pero la expansión lateral de la copa se incrementa. Por esta razón adecuar las prácticas silviculturales a las características arquitecturales de cada especie es fundamental para obtener fustes rectos con un mínimo de costos (Seitz, 1995). El crecimiento medido a través de la altura total del tallo en plantas jóvenes presenta patrones de variación que habilitan acciones de selección para Ñandubay (Bennadji, 2012). Plantas cultivadas de *P. affinis* de dos años no presentaron diferencias estadísticas respecto de la altura total, diámetro y altura de ramificación con renovales de mayor edad creciendo a campo, lo que permite suponer que las prácticas culturales favorecen notablemente el crecimiento de Ñandubay. El buen comportamiento a campo de plantas cultivadas, incluso comparado con especies forestales exóticas, radica en sus características biológicas y ecológicas intrínsecas, propias de las especies nativas (Bennadji, 2012).

En ambientes naturales la supervivencia de plantas jóvenes está sujeta a diversos factores adversos tales como mortalidad (Bush & Van Auken, 1991), competencia con herbáceas (Ledesma & Carranza, 2009) o herbivoría (Villagra, 2000), fenómenos que rompen la dominancia apical, dando como resultado plantas con varios fustes (Galera,



2000). Alvarez et al. (2011) mostraron la relación que existe entre el hábito de crecimiento en árboles de *P. flexuosa* y la productividad y mencionan que las diferencias de crecimiento entre árboles de uno y múltiples fustes son debidas a diferentes capacidades fotosintéticas; en algarrobos de un solo fuste la capacidad fotosintética no se vería afectada como sí por la competencia entre fustes (Alvarez, 2008).

Como se vio en árboles de Algarrobo y Ñandubay jóvenes, muchas de las ramas que forman sus copas son transitorias, siendo reemplazadas por ramas maestras, de manera que los árboles del futuro poseen copas transitorias. Este tipo de respuesta estructural que se modifica y afianza durante la ontogenia depende mucho de las condiciones de luminosidad (Drénou, 2006). En los bosques, la luz es uno de los principales factores que determinan el crecimiento e induce a respuestas morfológicas que comprenden cambios en la arquitectura de la copa y la altura del fuste (Lang et al., 2010). Los resultados de Aiba & Nakashizuka (2009) sostienen que en especies de clima templado con alto requerimiento de luz, la arquitectura optimiza el crecimiento en altura en situaciones de competencia. Además del crecimiento en altura, la competencia por luz puede promover el desrame natural de estas especies favoreciendo el crecimiento de fustes libres de ramas. Por el contrario, en un medio abierto las ramas basales pueden vivir toda la vida del árbol (Drénou, 2006). Por tanto, la densidad de plantación es un aspecto crucial en el estudio de estas especies, ya que incidirá sobre la forma y el porte de las plantas durante los primeros años (Joseau et al., 2013); no obstante para estos autores, este es un aspecto aún en estudio en *Prosopis*.

En Algarrobo Blanco y Ñandubay, la formación de ejes articulados es el proceso mediante el cual estas especies construyen el fuste. La observación de diferencias arquitecturales entre los individuos tales como rectitud de los ejes, ejes articulados formados por brotes largos o árboles con escasas ramificaciones permiten identificar plantines con características forestales relacionadas directamente con la producción de madera de calidad. Sin embargo, es en el inicio de la etapa de árbol reiterado donde ocurre un proceso arquitectural fundamental en las dos especies estudiadas y que tiene relación con la producción: la aparición de reiteraciones totales que surgen a partir de una horquilla maestra que determina la altura del fuste. Según Drénou (2000, 2006) esta horquilla está



destinada a llevar las ramas maestras del árbol adulto y marcan el fin de la edificación del fuste, lo cual es deseable ya que este entra entonces en fase de engrosamiento. No obstante este autor aconseja que cuando la horquilla aparece por debajo del nivel deseado es aconsejable podar para alargar artificialmente la edificación del fuste.

Para todas las edades y ambientes estudiados, tanto Algarrobo como Ñandubay presentaron reiteraciones traumáticas. Estas pueden surgir como reacción a diversas prácticas silvícolas. En el recepado, la ruptura de la dominancia apical genera árboles de rápido crecimiento en los primeros años, fenómeno descrito para la mayoría de las especies del género (Galera, 2000). En podas y raleos, el aumento en la disponibilidad de recursos, como luz, activa el desarrollo de yemas epicórmicas (Barthélémy & Caraglio, 2007; Atanasio, 2012). La práctica de poda en las forestaciones contribuye a mejorar la calidad de fuste de los ejemplares permitiendo obtener trozas más largas y producir madera libre de nudos (Atanasio, 2012). Conocer los mecanismos de respuesta que presentan los árboles a estas prácticas resulta fundamental en el manejo de especies como *P. alba* y *P. affinis* y, según Drénou et al. (2013), la observación de los árboles es un acto de manejo en sí mismo.

La aplicación de prácticas forestales para mejorar el hábito de crecimiento, la calidad y la producción de la madera en *Prosopis* ha sido sugerida por diversos autores (Elfadl & Luukkanen, 2003; Pasiecznik et al., 2001; Patch & Felker, 1997a, 1997b). El conocimiento de los cambios en la ontogenia de *P. alba* y *P. affinis* resultan fundamentales para entender su arquitectura y la forma en que las prácticas culturales pueden incidir en su desarrollo. La conducción de Ñandubay con fustes libres de ramas es posible, si se interpreta correctamente la arquitectura de esta especie y se pone en práctica la poda como tarea cultural fundamental para lograr este objetivo. La arquitectura es una herramienta de diagnóstico visual y los forestales pueden, con esta herramienta, juzgar correctamente el estado de los árboles y tomar así las decisiones de gestión adecuadas a sus objetivos (Drénou et al., 2013).



IV.5.- Utilidad de las características morfológico-arquitecturales de *P. alba* y *P. affinis* para de selección temprana para forestaciones con estas especies.

La posibilidad de realizar forestaciones originadas a partir de germoplasma con alguna homogeneidad y un mínimo grado de selección mejora los caracteres forestales (Palacios & Brizuela, 2005). Uno de los caracteres a tener en cuenta, especialmente en *P. affinis*, es la curvatura del eje principal y de las ramificaciones, lo que puede constituir una importante limitante al momento de producir plantines forestales de calidad. No obstante, el grado de la inclinación no es un carácter definitivo ya que el crecimiento secundario permite un cierto enderezamiento. La variabilidad observada en esta característica permite suponer que la posibilidad de selección de las mejores plantas para programas de mejoramiento es una alternativa viable.

La capacidad de generar ejes vegetativos a partir de yemas axilares de las dos especies las hace naturalmente multifustales; no obstante la existencia de árboles unifustales es una condición que debe ser tomada en cuenta en selecciones de individuos con mejores características forestales. La presencia de un fuste no produce disminuciones en la capacidad fotosintética de las especies de *Prosopis* (Alvarez, 2008). En planes de mejoramiento a partir de reproducción vegetativa, por otra parte, la capacidad de rebrote de plantines a partir de yemas axilares es un aspecto primordial para lograr la clonación de plantas madre a partir de miniestacas (De Souza et al., 2014); en árboles de mayor desarrollo la presencia de brotes producidos a partir de yemas epicórmicas (Atanasio, 2012) permite obtener material vegetal que puede ser utilizado para la clonación y ser evaluado a partir de la capacidad de enraizamiento de la miniestacas y de la aptitud forestal del árbol joven (De Souza et al., 2014).

En las poblaciones cultivadas de las dos especies se observaron diferencias interespecíficas en el desarrollo, ya que en rodales con la misma edad cronológica coexistieron árboles en los cuales se expresaron en distinto momento dos eventos principales: la formación de la unidad arquitectural (a partir de la aparición de estructuras reproductivas) y de ramas maestras (que determinaron la altura del fuste). Estas diferencias

IV- Discusión



donde árboles de la misma especie y de la misma edad cronológica pueden tener edades ontogénicas muy diferentes, desarrollándose algunos más deprisa que otros (Drénou, 2006), deben tenerse en cuenta en las propuestas de manejo forestal ya que una de las características más importantes en rodales implantados es la homogeneidad del crecimiento.



V.- CONCLUSIONES

- ✓ La presente tesis constituye un aporte al conocimiento arquitectural de los árboles nativos, contribuyendo al mayor conocimiento de la riqueza forestal de nuestro país.
- ✓ Este estudio permitió caracterizar la dinámica de crecimiento de dos especies nativas con aptitud forestal. Determinar la forma en que *P. alba* y *P. affinis* construyen el fuste y las ramas principales y secundarias posibilitó comprender su modelo arquitectural y la unidad arquitectural. A partir de esta información es posible interpretar un aspecto importante de la biología de estas especies y poder, a partir de allí, sugerir las herramientas de manejo más adecuadas.
- ✓ El estudio de la longitud y diámetro de brotes anuales, cantidad de brotes producidos y órdenes de ramificación permitió comprender la forma en que se construyen los fustes articulados principales y las ramificaciones de gran tamaño, los cuales se tornan cada vez más complejos con la sucesiva producción de brotes.
- ✓ El modelo de Champagnat es el que mejor se adecuó a las características morfológicas de *P. alba* y *P. affinis*. La secuencia de desarrollo se describió a partir de la observación de árboles del futuro, presente y pasado, encontrándose en cada fase de desarrollo características propias de cada estadio.
- ✓ La unidad arquitectural de ambas especies está constituida por cinco categorías de ejes: fuste articulado principal, ejes articulados que constituyen ramas maestras, ramas, ramitas y braquiblastos; cada una de las categorías presenta diferentes funciones morfológicas y estructurales.
- ✓ Variables tales como longitud, diámetro, cantidad e inclinación de brotes determinan parámetros productivos en la unidad arquitectural; en ella se mantienen estables las



características cualitativas; por otra parte los caracteres cuantitativos se expresan de manera variable según factores endógenos y ambientales.

- ✓ Las variaciones arquitecturales encontradas dentro de cada especie se correlacionaron con la expresión de sus magnitudes dendrométricas; la longitud de los brotes y la forma en que éstos se disponen sobre sus ejes portadores definen la altura del fuste; de la misma forma el momento de formación de las ramas maestras determina la altura del fuste y favorece el aumento del diámetro del mismo; el ángulo de inserción de las ramas varía dentro de cada especie, modificando la forma del árbol, el tamaño de la copa y el ingreso de luz en la misma.
- ✓ Las variaciones arquitecturales entre las dos especies radican fundamentalmente en la longitud de los brotes que conforman el fuste articulado, su posición sobre los ejes portadores y el ángulo de inserción de los mismos. Estas diferencias explican la manera en que *P. alba* y *P. affinis* construyen los fustes, la rectitud de éstos, la forma en que se insertan las ramas maestras y el tamaño y la forma de la copa.
- ✓ Los valores promedio de altura, dap y ancho de copa hallados en cada especie son similares a los reportados por otros autores. Las correlaciones entre dap y altura son consistentes con las mencionadas por diversos autores. Cuando se correlaciona el dap y la altura de un conjunto de árboles con edades diferentes los coeficientes son aún mayores y el crecimiento de estas magnitudes para cada especie puede describirse a partir de una curva sigmoidea. El dap y la altura de árboles adultos se correlacionan con el ancho de copa con coeficientes satisfactorios en ambas especies, coincidiendo con lo observado en otras especies nativas por otros autores.
- ✓ La observación detallada de caracteres morfológicos y arquitecturales en los primeros meses de crecimiento de estas especies aporta importantes elementos para determinar las mejores aptitudes en un plantín forestal; la longitud de entrenudos del eje principal, el vigor de los relevos que constituyen el fuste articulado principal, el tamaño de las

V- Conclusiones



hojas, el diámetro en la base del eje principal y los brotes, la cantidad de brotes, la curvatura de los ejes, entre otros, resultan parámetros que deben ser tenidos en cuenta en la búsqueda de criterios tempranos de selección de las mejores aptitudes forestales para plantaciones de calidad.



VI.-BIBLIOGRAFÍA

- AGUIRRE, C. & FASSBENDER, D. 2013. Selección de árboles plus de siete especies forestales nativas de importancia ecológica y económica en la selva central del Perú. Deutsche Gesellschaft für Internationale Zusammenarbeit (GIZ), Proyecto de Conservación de Bosques Comunitarios (CBC). Lima. 62 p.
- AIBA, M. & NAKASHIZUKA, T. 2009. Architectural differences associated with adult stature and wood density in 30 temperate tree species. *Functional Ecology* 23: 265-273.
- ALVAREZ, J. 2008. Bases ecológicas para el manejo sustentable del bosque de algarrobos (*Prosopis flexuosa* D.C.) en el noreste de Mendoza. Argentina. Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Comahue. Bariloche. Argentina.
- ALVAREZ, J.; VILLAGRA, P.; VILLALBA, R.; CONY, M. & ALBERTO, M. 2011. Wood productivity of *Prosopis flexuosa* DC woodlands in the central Monte: influence of population structure and tree-growth habit. *Journal of Arid Environments*, 75(1): 7-13.
- ARAUJO, P.; JUÁREZ DE GALÍNDEZ, M. & ITURRE, M. 2007. Crecimiento de las especies principales de un bosque en regeneración del Chaco Santiagueño. *Quebracho* (14): 36-46.
- ARIAS, T. 2004. Arquitectura de raíces y vástagos de *Vismia baccifera* y de raíces de *Vismia macrophylla* (Clusiaceae). *Caldasia*, 26(2): 333-358.
- ATANASIO, M. 2012. Crecimiento de *Prosopis alba* Griseb. sometido a diferentes intensidades de poda. Tesis de Maestría en Ciencias Forestales – Orientación en Silvicultura y Manejo Forestal. Universidad Nacional de Misiones. Misiones. Argentina. 68p.
- AUCLAIR, D.; LECOUSTRE, R.; NAUDET, J. & PIGNARD, G. 2001. Visualisation des paysages forestiers a partir des bases de données de l'ifn. *Revue Forestière Française*, 53 (3-4): 468-474.
- BARTHÉLÉMY, D. 1991. Levels of organization and repetition phenomena in seed plants. *Acta Biotheoretica* 39 (3-4): 309-323.

VI. Bibliografía



- BARTHÉLÉMY, D.; EDELIN, C. & HALLÉ, F. 1989. Architectural concepts for tropical trees. In: L.B. Holm-Nielsen; I. Nielsen & H. Balslei (Eds.). *Tropical Forest: Botanical Dynamics, Speciation And Diversity*. Academic Press. London.
- BARTHÉLÉMY, D., EDELIN, C., & HALLÉ, F. 1991. Canopy architecture. *Physiology of trees*, Chichester: John Wiley and Sons, 1-20.
- BARTHÉLÉMY, D.; CARAGLIO, Y.; COSTES, E.; BOUCHON, J. & REFFYE, P. 1997. Architecture, morphogenetic gradients and physiological age of plants. In: Bouchon J, de Reffye P, Barthe'le'my D eds. *Mode'lisatión et simulation de l'architecture des ve'ge'taux*. Sciences Update. Paris: Editions INRA, 89–136.
- BARTHÉLÉMY, D.; GROSFELD, J.; BOUROULET-HALLARD, F. & DUCATILLION, C. 1999. Biology, growth and development. In “Cypress Handbook”, E. Teissier Du Cros (Ed.) Studio Leonardo, Italie. 26-33p.
- BARTHÉLÉMY, D. & Y. CARAGLIO. 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99: 375-407.
- BELL, A. 1991. *Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology*. Oxford University press inc., New York, Unit States. 341p.
- BENDER, A.; ARAUJO, J.; PERRETA, M. & MOGLIA, J. 2015. Magnitudes dendrométricas de cuatro poblaciones de Algarrobo Blanco (*Prosopis alba* Griseb.) de diferentes edades. *Revista FAVE - Ciencias Agrarias* 14 (1): 17-32.
- BENNADJI, Z. 2012. Diversificación de especies forestales en zona litoral. Serie de actividades de difusión 697. Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria. Uruguay.
- BREA, M.; FRANCO, M.; BONOMO, M., & POLITIS, G. 2013. Análisis antracológico preliminar del sitio arqueológico Los Tres Cerros 1 (Delta Superior del río Paraná), provincia de Entre Ríos. *Revista del Museo de La Plata, Sección Antropología*, 13 (87): 346-360.
- BORMANN, F. H. & BERLYN, G. 1983. *Edad y tasa de crecimiento de los árboles tropicales*. Compañía Editorial Continental. México. Prólogo VIIIp.
- BRIZUELA, M.; BURGHARDT, D.; TANONI, D. & PALACIOS, R. 2000. Estudio de la variación morfológica en tres procedencias de *Prosopis flexuosa* y su manifestación en cultivo bajo condiciones uniformes. *Multequina*, 9: 7-15.

VI. Bibliografía



- BRIZUELA, M.; BURGHARDT, A.; MARTÍNEZ, S.; DE PANIS, D. & PALACIOS, R. 2007. Crecimiento y exomorfología de plántulas de *Prosopis alba* Griseb. y *Prosopis hassleri* Harms en condiciones uniformes de cultivo. Rca. Revista científica agropecuaria.
- BURGHARDT, A.; BRIZUELA, M. & PALACIOS, R. 2000. Variabilidad en plántulas de algunas especies de *Prosopis* L. (Fabaceae). En busca de descriptores morfológicos. *Multequina* 9: 23-33.
- BURKART, A. 1952. Las Leguminosas Argentinas Silvestres y Cultivadas. Descripción sistemática de la familia, los géneros y principales especies, de su distribución y utilidad en el país y en las regiones limítrofes. Ed. Acme Agency. 569 p.
- BURKART, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). (Part 1 and 2). Catalogue of the recognized species of *Prosopis*. *Journal of the Arnold Arboretum*. 57: 488-491 y 520-522.
- BURKART, A. 1979. Flora ilustrada catarinense. Leguminosas Mimosoideas. I Parte. *Herbário Barbosa Rodrigues*. Itajaí-SC. 304p.
- BUSH, J. & VAN AUKEN, O. 1991. Importance of time of germination and soil depth on growth of *Prosopis glandulosa* (Leguminosae) seedlings in the presence of a C4 grass. *Am. J. Bot.*, 1732-1739.
- CABRERA, A. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, Tomo II, Fascículo 1, 85 pp. Buenos Aires, Argentina. Ed. ACME.
- CALDEIRA, M.; SCHUMACHER, M.; SCHEEREN, L.; BARICHELLO, L. R. & WATZLAWICK, L. 2002. Relação hipsométrica para *Acacia mearnsii* com diferentes idades. *Boletim de Pesquisa Florestal*, Colombo, 45: 57-68. Brasil.
- CARAGLIO, Y. & EDELIN, C. 1990. Architecture et dynamique de croissance du platane. *Platanus hybrida* Brot. (Platanaceae) (Syn. *Platanus acerifolia* (Aiton) Willd.), *Bulletin De La Société Botanique De France*. *Lettres Botaniques*, 137:4-5, 279-291.
- CARAGLIO, Y.; BECQUEY, J.; GALLOIS, F. & VIDAL, C. 2000. Réaction de jeunes merisiers a deux modalités de taille. *Foret-Entreprise* 132 : 25-29.
- CARAGLIO, Y.; PIMONT, F. & RIGOLOT, E. 2007. *Pinus halepensis* Mill. architectural analysis for fuel model ling. In: Leon eV. (ed.), Lovreglio R. (ed.). *Proceedings of the*



international workshop MEDPINE 3: conservation, regeneration and restoration of Mediterranean pines and their ecosystems. Bari: CIHEAM. p. 43-59.

- CARRIZO, M. E.; PILATTI, M.; ALESSO, C. & IMHOFF, S. 2011. Atributos químicos de suelos argiúdoles cultivados y no cultivados del departamento Las Colonias (Santa Fe). *Cienc. suelo*, 29 (2): 173-179.
- CLINE, G.; RHODES, D. & FELKER, P. 1986. Micronutrient, phosphorus and ph influence on growth and leaf tissue nutrient levels of *Prosopis alba*, *Prosopis glandulosa*. *Forest Ecology And Management* 16 (1) : 81-83.
- COIRINI, R. & KARLIN, M. 2011. Modelos de producción sostenible para la ecorregión Espinal. Informe técnico en el marco de la consultoría: manual de buenas prácticas y modelos de producción sostenible. Freiburg. UNIQUE, Forestry and land use. 17p.
- CORRADINI, P.; EDELIN, C.; BRUNEAU, A. & BOUCHARD, A. 2002. Architectural and genotypic variation in the clonal shrub *Taxus canadensis* as determined from random amplified polymorphic DNA and amplified fragment length polymorphism. *Canadian Journal of Botany*, 80 (2) : 205-219.
- COSTES, E. & GUÉDON, Y. 1997. Modeling the sylleptic branching on one-year-old trunks of apple cultivars. *Journal of the American Society of Horticultural Science* 122: 53-62.
- DABADIE, P.; de REFFYE, Ph. & DINOUCARD, P. 1988. Modélisation de la croissance et de l'architecture d'un Bambou: *Phyllostachys viridi-glaucescens* Rivière A. et C. Communication IIème Congrès International du Bambou. 15 p.
- DALMASSO, A.; MASUELLI, R. & SALGADO, O. 1994. Relación vástago-raíz durante el crecimiento en vivero de tres especies nativas del Monte *Prosopis chilensis*, *Prosopis flexuosa* y *Bulnesia retama*. *Multequina*, 3: 35-43.
- DANIEL, O.; PEZZONI, T.; MURILO BUMBIERIS NOGUEIRA. I.; CREMON, T. & TADEU VITORINO, A. 2013. Relações alométricas em árvores de *Pterodon emarginatus* Vogel em um sistema silvipastoril. *Cerne*, Lavras. Brasil. 19 (1): 141-149.
- D'ANTONI, H. & SOLBRIG, O. 1977. Algarrobos in South American cultures: past and present. In: B.B. Simpson (Ed.). *Mesquite: its biology in two desert scrub ecosystems*, 189-199.
- DE ALMEIDA BATISTA, N.; BIANCHINI, E.; DE SOUZA CARVALHO, E. & PIMENTA, J. 2014. Architecture of tree species of different strata developing in environments with the



same light intensity in a semideciduous forest in southern Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 28 (1): 34-45.

- DEMAIO, P.; KARLIN, U. & MEDINA, M. 2002. Árboles nativos del centro de Argentina. *Literature of Latin America*. 210 p
- DE REFFYE, P.; BLAISE, F. & GUÉDON, Y. 1993. Modélisation et simulation de l'architecture et de la croissance des plantes. *Revue Du Palais De La Découverte*, 21 (209): 23-48.
- DE REFFYE, P. & HOULLIER, F. 1997. Modeling plant growth and architecture : some recent advances and applications to agronomy and forestry. *Current Science*, 73 (11) : 984-992.
- DE SOUZA, J.; BENDER, A.; TIVANO, J.; BARROSO, D.; MROGINSKI, L.; VEGETTI, A. & FELKER, P. 2014. Rooting of *Prosopis alba* mini-cuttings. *New forests*, 45 (5): 745-752.
- DE STEVEN, D. 1991. Experiments on mechanisms of tree establishment in old field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72 (3): 1076-1088.
- DI RIENZO J.; CASANOVES, F.; BALZARINI, M.; GONZALEZ, L.; TABLADA M. & ROBLEDO C.W. (2008). *InfoStat, versión 2008*, Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- DRÉNOU, C. (2000). Pruning trees: the problem of forks. *Journal of Arboriculture*, 26 (5): 264-269.
- DRÉNOU, C. 2006. *La poda de los árboles ornamentales, del por qué al cómo*. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 264p.
- DRÉNOU, C.; GIRAUD, F. ; GRAVIER, H. ; SABATIER, S., & CARAGLIO, Y. 2013. Le diagnostic architectural: un outil d'évaluation des sapinières déperissantes. *Forêt méditerranéenne*, 34 (2), 87-98.
- EDELIN, C. 1984. *L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale*. Tesis Doctoral.
- EDELIN, C. 1991. Nouvelles données sur l'architecture des arbres sympodiaux: le concept de plan d'organisation. *L'Arbre, Biologie et développement. Naturalia Monspelienisia*, Montpellier.
- ELFADL, M. & LUUKKANEN, O. 2003. Effect of pruning on *Prosopis juliflora*: considerations for tropical dryland agroforestry. *Journal of Arid Environments*, 53(4), 441-455.

VI. Bibliografía



- FELKER, P.; ANDERSON, P.; PERINO, D. & MILLAR, D. 1994. Grading mesquite lumber. Special Publ. Of Center Semi-Arid Forest Resources, Texas A&M Kingsville.
- FISHER, C. 1977. Mesquite and modern man in Southwestern North América. Mesquite: its biology in two desert ecosystems, 177-188, B. B. Simpson, ed. Stroudsburg, Pennsylvania.
- FISHER, J. 1992. How predictive are computer simulations of tree architecture?. *International Journal of Plant Sciences* 153: 137-146.
- GADD, M.; YOUNG, T. & PALMER, T. 2001. Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and plant defense in *Acacia drepanolobium*. *Oikos*, 92 (3): 515-521.
- GALERA, F. M. 2000. Los Algarrobos. Las especies del género *Prosopis* (algarrobos) de América Latina con especial énfasis en aquellas de interés económico. FAO-UNC. Córdoba.
- GALERA, F. & ARIAS, R. 2003. Productividad en cultivo para *Prosopis alba* var. *Panta* y *Prosopis nigra* como madera y forraje no convencional en el NO de Córdoba. 2° Congreso Nacional sobre manejo de pastizales naturales, San Cristóbal, Santa Fe, 8-10/10/2003.
- GIMÉNEZ, A. M.; RÍOS, N.; MOGLIA, J.G. & LÓPEZ, C. 1998. Leño y corteza de *Prosopis alba* Griseb., Algarrobo Blanco, en relación con algunas magnitudes dendrométricas. *Bosque* 19: 53-62.
- GIMÉNEZ, A.M.; RÍOS, N. & MOGLIA, J.G. 1999. Análisis epidométrico y consideraciones anatómicas en *Prosopis alba* Griseb., Algarrobo Blanco, mimosaceae. Jornadas forestales de la Región Chaqueña. Roque Saenz Peña, Chaco.
- GIMÉNEZ, A. M.; MOGLIA, J. G.; HERNÁNDEZ, P. & BRAVO, S. 2000. Leño y corteza de *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron, Mimosaceae, en relación a algunas magnitudes dendrométricas. *Revista Forestal Venezolana* 44 (2): 29-37.
- GIMÉNEZ, A. M; NORFOL, R.; MOGLIA, J. G.; HERNANDEZ, P. & BRAVO, S. 2001. Estudio de magnitudes dendrométricas en función de la edad en *Prosopis alba* Griseb., Algarrobo Blanco, Mimosaceae. *Revista Forestal Venezolana* 45(2): 175-183.
- GIMÉNEZ, A. M.; RÍOS, N.; HERNÁNDEZ, P. & MOGLIA, J. G. 2009. Influencia de la edad en el crecimiento de vinal (*Prosopis ruscifolia* Burkart), en la Provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Madera y Bosques* 15 (2): 45-57. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México.



- GODIN, C.; COSTES, E. & CARAGLIO, Y. 1997a. Exploring plant topological structure with the Amapmod Software: An Outline. *Silva Fennica*, 31: 355-366.
- GODIN, C., GUÉDON, Y., COSTES, E., & CARAGLIO, Y. 1997b. Measuring and analysing plants with the AMAPmod software. In: M. T. Michalewicz (Ed.): *Plants to Ecosystems. Advances in Computational Life Sciences*. CSIRO. Australia. p. 53-84.
- GODIN, C., & CARAGLIO, Y. 1998. A multiscale model of plant topological structures. *Journal of theoretical biology*, 191 (1): 1-46.
- GÓMEZ, A. & VESTER, H. 2001. Desarrollo arquitectónico de tres especies de Acacia. *Boletín de la sociedad Botánica de México*, 69: 7-14.
- GROSFELD, J. 2002. Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D.Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. Argentina.
- GRULKE, M.; BRASSIOLO, M.; DÍAZ LANES, F.; OBST, K.; ORTÍZ, G.; SOTO, G. & MICHELA, J. 2007. Manual para el manejo forestal sustentable de los bosques nativos de la Provincia del Chaco. Ministerio de la Producción del Gobierno de la Provincia del Chaco. 135 pp. En: <http://produccion.chaco.gov.ar/Bosques/Forestal%20N/MANUAL.pdf>. Acceso: 08 de Diciembre de 2015.
- GUÉDON, Y. & COSTES, E. 1997. Modélisation de la croissance d'un axe végétatif. Bouchon J., de Reffye P.; Barthélémy D. (Eds), *Modélisation et simulation de l'architecture des végétaux*, Sciences Update, Editions INRA, Paris, France. 173-185.
- GUÉRARD, N.; BARTHÉLÉMY, D.; CABANETTES, A.; COURDIÉ, F. & TRICHET, P. 2001. Influence de la compétition herbacée sur la croissance et l'architecture de jeunes Chênes rouges d'Amérique (*Quercus rubra* L.) en plantation. *Ann. For. Sci.*, 58 (4): 395-410.
- HALLÉ, F. 1978. Architectural variation at the specific level in tropical trees. *Tropical Trees As Living Systems*. Tomlinson, P.B. y Zimmermann, H. (Eds.). Cambridge Univ. Press, p. 209-221.
- HALLÉ, F. 2004. *Architectures de plantes*. JPC éditions. Montpellier. 162 p.
- HALLÉ, F. & OLDEMAN, R. 1970. *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. PARIS : MASSON.



- HARPER, J. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London, New York. 892 p.
- HEURET, P.; MEREDIEU, C.; COUDURIER, T. ; COURDIER, F. & BARTHELEMY, D. 2006. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae). *Am. J. Bot* 93(11): 1577-1587.
- HOLLENDER, C. & DARDICK, C. 2015. Molecular basis of angiosperm tree architecture. *New Phytologist*, 206(2): 541-556.
- IMAÑA, J. & ENCINA, O. 2008. *Epidometría forestal*. Universidad de Brasilia (Brasília) y Universidad de los Andes (Mérida). 72 p.
- INTERIÁN-KU, V.; VALDEZ-HERNÁNDEZ, J.; GARCÍA-MOYA, E.; ROMEROMANZANARES, A.; BORJA-DE-LA-ROSA, M. & VAQUERA-HUERTA, H. 2009. Arquitectura y morfometría de dos especies arbóreas en una selva baja caducifolia del sur de Yucatán, México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 85: 17-29.
- ISHIHARA, M. 2013. Role of axis reversal from the short-shoot to long-shoot habit for crown maintenance in slow-growing *Betula maximowicziana* trees. *Am. J. Bot.* 100(2): 346-356.
- JIMÉNEZ-ROJAS, E.; LONDOÑO-VEGA, A. & VESTER, H. 2002. Descripción de la arquitectura de *Iryanthera tricornis*, *Osteophloeum platyspermum* y *Virola pavonis* (Myristicaceae). *Caldasia* 24(1): 65-94.
- JOSEAU, M.; VERGA, A.; DEL PILAR DÍAZ, M.; & JULIO, N. 2013. Morphological diversity of populations of the genus *Prosopis* in the semiarid chaco of northern Córdoba and southern Santiago Del Estero. *American Journal of Plant Sciences*, 4(11): 2092-2111.
- JUÁREZ DE GALÍNDEZ, M.; GIMÉNEZ, A.; RÍOS, N. & BALZARINI, M. 2005. Modelación de crecimiento en *Prosopis alba* Griseb. empleando dos modelos biológicos. *Quebracho* 12: 34-42.
- JUÁREZ DE GALÍNDEZ, M.; PECE, M.; GAILLARD DE BENÍTEZ, C.; SANGUEDOLCE, J.; MARIOT, V. & MAZZUCO, R. 2007. Ecuaciones altura-diámetro en *Prosopis nigra* (Griseb) Hieron (Algarrobo Negro) en Santiago del Estero, Argentina. *Foresta Veracruzana*, 9(1): 9-14.
- KARLIN, U. & BERNASCONI, J. 2005. Tecnologías tradicionales. PIARFON (Proyectos de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos). Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. 14 pp.

VI. Bibliografía



[http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/PBVyAP/File/A3/PIARFON%](http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/PBVyAP/File/A3/PIARFON%20MyE/TecTradicional.pdf)

20MyE/TecTradicional.pdf. Acceso: 22 de Junio de 2011.

- LANG, A.; HÄRDTLE, W.; BRUELHEIDE, H.; GEIßLER, C.; NADROWSKI, K.; SCHULDT, A. & VON OHEIMB, G. 2010. Tree morphology responds to neighbourhood competition and slope in species-rich forests of subtropical China. *Forest Ecology and Management*, 260(10): 1708-1715.
- LAURI, P.; MAGUYLO, K. & TROTTIER, C. 2006. Architecture and size relations: an essay on the apple (*Malus domestica*, Rosaceae) Tree. *Am. J. Bot.* 93(3): 357-368.
- LEDESMA, T.; DE BEDIA, G. & LÓPEZ, C. 2008. Productividad de *Prosopis alba* Griseb. en Santiago del Estero. *Quebracho* 15: 5-9. Santiago del Estero, Argentina.
- LEDESMA, M., & CARRANZA, C. 2009. Competencia entre dos especies de gramíneas y renovales de *Prosopis flexuosa* DC. Implicancias en sistemas silvopastoriles del Chaco Arido Argentino. In Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. 1. 2009 05 14-16, 14, 15 y 16 de mayo de 2009. Posadas, Misiones. AR.
- LEROY, C. 2005. Rôle de l'architecture dans l'interception lumineuse des couronnes de *Tectona grandis* et *Acacia mangium*. Utilisation pour la simulation des bilans radiatifs dans les systèmes agroforestiers. Tesis doctoral. Universidad de Montpellier, Francia.
- LEROY, C. & CARAGLIO, Y. 2003. Effects of tube shelters on the growth of young Turkish pines (*Pinus brutia* Ten., Pinaceae). *Ann. For. Sci.*, 60 (6): 539-547.
- LEWIS, J.; PIRE, E.; BARBERIS, I. & PRADO, D. 2006. Los bosques del espinal periestépico en las proximidades de la localidad de Coronda, Provincia de Santa Fe (Argentina). *Revista de Investigaciones de la Facultad de Ciencias Agrarias (Universidad Nacional de Rosario)* 10: 13-26. <http://www.fcagr.unr.edu.ar/Investigacion/revista/rev10/1.htm>. Acceso: 04 de julio de 2011.
- LINTUNEN, A. 2013. Crown architecture and its role in species interactions in mixed boreal forests. *Dissertationes Forestales* 165. 55p.
- LÓPEZ, C.; MALDONADO, A. & SALIM, V. 2001. Variación genética de progenies de *Prosopis alba*. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* 10 (1): 59-68.
- LORENZ, G. 1995. Caracterización ecológica de un suelo Eutric Regosol bajo bosque en el Chaco Semiárido, Argentina. *Quebracho. Revista de ciencias forestales* 3: 13-23. Santiago del Estero. Argentina.

VI. Bibliografía



- MALLEUX, J. 1970. Estudio de la relación D.A.P con el diámetro de copa en un bosque húmedo sub tropical. *Revista forestal del Perú*. V4 (1-2): 1-5.
- MARTÍNEZ, A. & LÓPEZ-PORTILLO, J. 2003a. Allometry of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* along a topographic gradient in the Chihuahuan desert. *Journal of Vegetation Science*, 14(1): 111-120.
- MARTÍNEZ, A. & LÓPEZ-PORTILLO, J. 2003b. Growth and architecture of small honey mesquites under jackrabbit browsing: overcoming the disadvantage of being eaten. *Annals of Botany*, 92(3): 365-375.
- MARTÍNEZ, A.; LÓPEZ-PORTILLO, J.; EBEN, A. & GOLUBOV, J. 2009. Cerambycid girdling and water stress modify mesquite architecture and reproduction. *Population ecology*, 51(4): 533-541.
- MARTÍNEZ, S. 1975. Estudio morfológico de las yemas axilares de algunas Leguminosas leñosas de la flora argentina. *Darwiniana* 19 (2/4): 458-489.
- MEIER, A.; SAUNDERS, M. & MICHLER, C. 2012. Epicormic buds in trees: a review of bud establishment, development and dormancy release. *Tree Physiology*, 32(5): 565-584.
- MELONI, D., GULOTTA, M., & MARTÍNEZ, C. 2008. *Prosopis ruscifolia* Griseb.(vinal) tolera concentraciones salinas equivalentes al agua de mar y excluye iones tóxicos de la parte aérea. *Quebracho*, 16: 32-40.
- MENENDEZ, J., & LA ROCCA, S. 2007. Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos, Segunda etapa, Inventario de campo de la Región del Espinal Distritos Caldén y Ñandubay. Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la nación Argentina, Buenos Aires (Argentina).
- MORELLO, J. 1958. La Provincia Fitogeográfica del Monte. Ópera Lilloana II. Instituto Miguel Lillo. Tucumán.
- NAVALL, M. & SENILLANI, M. G. 2004. Crecimiento y calidad maderera de plantaciones de *Prosopis alba* Gris. (Algarrobo Blanco) en el Área de Riego del Río Dulce, provincia de Santiago del Estero. XIX Jornadas Forestales de Entre Ríos. Argentina.
- NEVILLE, P. 1969. Morphogenese chez *Gleditsia triacanthos* L. III. Etude histologique et experimentale de la senescence des bourgeons. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 10 (3): 302-324.
- NICOLINI, E. 1997. Approche morphologique du développement du hetre (*Fagus sylvatica* L.). Thèse de doctorat, Université de Montpellier II, Montpellier, France.

VI. Bibliografía



- NICOLINI, E. & CHANSON, B., 1999. La pousse courte feuillée, un indicateur du degré de différenciation chez le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). *Canadian Journal of Botany*, 77(11) 1539-1550.
- NICOLINI, E.; BARTHELEMY, D. & HEURET, P. 2000. Influence de la densité du couvert forestier sur le développement architectural de jeunes chênes sessiles, *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. (Fagaceae), en régénération forestière. *Canadian Journal Of Botany*, 78 (12): 1531-1544.
- NICOLINI, E.; CHANSON, B. & BONNE, F. 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Ann. Bot.*, 87(6): 737-750.
- NORMAND, F.; KOWIR, A.; TROTTIER, C. & LAURI, P. 2009. Is axis position within tree architecture a determinant of axis morphology, branching, flowering and fruiting? an essay in Mango. *Ann. Bot.* 103: 1325-1336.
- OFFERMANS, D. 1986. Crown shyness: a parameter for ageing in *Piptadeniasum africanum*. *Neth. J. Agr. Sci.* 34.
- OLDEMAN, R. 1972. L'architecture de la forêt guyanaise. Ph.D. Thesis, Université Montpellier. II, France.
- OLDEMAN, R. 1974. L' Architecture de la forêt guyanaise. Mémoires ORSTOM, 73. Paris.
- OLDEMAN, R. 1986. Biological implications of leguminous tree architecture. In *Advances in legume biology. Proceedings of the 2nd International Legume Conference*, St. Louis Missouri. p. 23-27.
- OLDEMAN, R. 1989. Biological implications of leguminous tree architecture. *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden* 29: 17-34.
- OSADA, N. 2006. Crown development in a pioneer tree, *Rhus trichocarpa*, in relation to the structure and growth of individual branches. *New phytologist*, 172(4): 667-678.
- OSADA, N.; TAKEDA, H.; FURUKAWA, A. & AWANG, M. 2002. Changes in shoot allometry with increasing tree height in a tropical canopy species, *Elaeteriospermum tapos*. *Tree Physiology*, 22(9): 625-632.
- PALACIOS, R. & BRIZUELA, M. 2005. *Prosopis*: Historia y elementos para su domesticación. *Agrociencia* IX (1y2): 41- 51.
- PAPAROTTI, O. & GVOZDENOVICH, J. 2015. Caracterización de zonas y subzonas RIAP Entre Ríos. INTA. Centro Regional Entre Ríos. En:



- http://inta.gov.ar/sites/default/files/script-tmp-inta-_caracterizacin_zonas_y_subzonas_entre_ros.pdf. Acceso: 30 de noviembre de 2015.
- PASIECZNIK, N.; FELKER, P.; HARRIS, P.; HARSH, L.; CRUZ, G.; TEWARI, J.; CADORET, K. & MALDONADO, L. 2001. The *Prosopis juliflora* - *Prosopis pallida* Complex: A Monograph. HDRA, Coventry, UK.
- PASIECZNIK, N.; HARRIS, P. & SMITH, S. 2004. Identifying tropical *Prosopis* species: a field guide. HDRA, Coventry, UK.
- PATCH, N. & FELKER, P. 1997a. Influence of silvicultural treatments on growth of mature mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) nine years after initiation. *For. Ecol. Manage.* 94: 37-45.
- PATCH, N. & FELKER, P. 1997b. Silvicultural treatments for sapling mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *glandulosa*) to optimize timber production and minimize seedling encroachment. *For. Ecol. Manage.* 96 (3): 231-240.
- PERRY, G. 1988. *Prosopis*. *Flora of Australia* 12: 7-13.
- POORTER, L.; LIANES, E.; MORENO-DE LAS HERAS, M. & ZAVALA, M. A. 2012. Architecture of Iberian canopy tree species in relation to wood density, shade tolerance and climate. *Plant ecol.*, 213(5): 707-722.
- PRIMER INVENTARIO NACIONAL DE BOSQUES NATIVOS. 2005. Proyecto Bosque Nativo y Áreas Protegidas BIRF 4085-AR 1998-2001. Manual de análisis de fustes. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ministerio de Salud y Ambiente. 50 p. En:http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/UMSEF/File/PINBN/nueva_version_manual_es/pinbn_manual_analisis_fuste.pdf. Acceso: 30 de noviembre de 2015.
- PROKOPIUK, D., CRUZ, G., GRADOS, N., GARRO, O., & CHIRALT, A. 2000. Estudio comparativo entre frutos de *Prosopis alba* y *Prosopis pallida*. *Multequina*, 9(1): 35-45.
- PROSOBO. 2007. Producción de semillas y plantines de árboles nativos seleccionados de la cuña boscosa santafecina - Programa Social de Bosques (ProSoBo). Facultad de Ciencias Agrarias (Universidad Nacional del Litoral) y FUNDAPAZ. En: <http://www.fca.unl.edu.ar/arbolesnativos/proyecto.html>. Acceso: 30 mar 2009
- PUNTIERI, J.; SOUZA, M.; BRION, C.; MAZZINI, C. & BARTHÉLÉMY, D. 2003. Axis differentiation in two South American *Nothofagus* species (Nothofagaceae) *Ann. Bot.* 92 (4): 589-599.

VI. Bibliografía



- PUNTIERI, J. & GHIRARDI, S. 2010. Growth-unit structure in trees: effects of branch category and position on *Nothofagus nervosa*, *N. obliqua* and their hybrids (Nothofagaceae). *Trees* 24: 657-665
- RAFFAELE E.; PUNTIERI, J.; MARTINEZ, P.; MARINO, J.; BRION, C. & BARTHÉLÉMY, D. 1998. Comparative morphology of annual shoots in seedlings of five *Nothofagus* species from Argentinean Patagonia. *C. R. Acad. Sci. Paris* 321: 305-311.
- ROIG, F. 1993. Aportes a la Etnobotánica del Género *Prosopis*. En: Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (eds). *Conservación y Mejoramiento de Especies del Género Prosopis. Quinta Reunión Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo*, Mendoza, Argentina, p 99-119.
- SAAVEDRA, S. 2004. Determinación con base ecológica de la productividad potencial forestal en la provincia de Santiago del Estero. Tesis doctoral Universidad Politécnica de Madrid, Esc. Técnica Superior de Ingenieros de Montes.
- SABATIER, S.; BARTHÉLÉMY, D.; DUCOUSSO, I. & GERMAIN, E. 1999. Allongement Et Morphologie Des Pousses Annuelles Issues De Greffe Chez Le Noyer Commun, *Juglans regia* L. cv. « Lara » (Juglandaceae). *Canadian Journal of Botany*. 77: 1595-1603.
- SABATIER, S.; BARTHÉLÉMY, D. & DUCOUSSO, I. 2003. Periods of organogenesis in mono- and bicyclic annual shoots of *Juglans regia* L. (Juglandaceae). *Ann. Bot.*, 92 (2): 231-238.
- SABATTINI, R.; MUZZACHIODI, N., & DORSCH, A. 2000. Evaluación del crecimiento de *Prosopis* spp. en un monte nativo del centro-norte de Entre Ríos. *Revista Multequina*, 9: 111-118.
- SABATTINI, R.; MUZZACHIODI, N. & DORSCH, A. 2002. Manual de prácticas de manejo del monte nativo. Cátedra de Ecología, Fac. de Ciencias Agropecuarias UNER.
- SAITO, S. 1994. A dissective study on the dwarf shoots and its elongation for long shoots of *Kalopanax pictus*. *Transactions of the Meeting of the Hokkaido Branch of the Japanese Forestry Society* 42: 73-75.
- SÁNCHEZ, A.; PARIACOTE, F.; ALFONZO, S. & FLORES, R. 2004. Arquitectura y fenología de las especies *Prosopis juliflora* y *Acacia tortuosa* en el semiárido del estado Falcón, Venezuela. *Arch. Latinoam. Prod. Anim.* 12 (1): 72-81.

VI. Bibliografía



- SECRETARÍA DE AGRICULTURA, GANADERÍA, PESCA Y ALIMENTOS. 2003. Investigación Forestal al Servicio de la Producción. Buenos Aires. 127 p.
- SEELSTRANG, A. 1978. Informe de la Comisión Exploradora del Chaco, Primera Edición: Tipografía y litografía del "Courier de la Plata", Buenos Aires.
- SEITZ, R. 1995. Manual da poda de espécies arbóreas florestais. FUPEF.
- SMITH, F. & LONG, J. 1989. The influence of canopy architecture on stemwood production and growth efficiency of *Pinus contorta* var. *latifolia*. *J. Appl. Ecol.*, 26 (2): 681-691.
- SUSSEX, I. & KERK, N. 2001. The evolution of plant architecture. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 4(1): 33-37.
- TALEISNIK, E. & LAUNESTEIN, D. 2011. Leñosas perennes para ambientes afectados por salinidad. Una sinopsis de la contribución argentina a este tema. *Ecología Austral* 21: 3-14. Asociación Argentina de Ecología. Argentina.
- TAUGOURDEAU, O.; DAUZAT, J.; GRIFFON, S.; SABATIER, S.; CARAGLIO, Y. & BARTHÉLÉMY, D. 2012. Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability. *Ann. For. Sci.*, 69(6): 713-721.
- TOMLINSON, P. 1983. Tree Architecture: New approaches help to define the elusive biological property of treeform. *American Scientist* 71 (2): 141-149.
- TORTORELLI, L.A. 2009. Maderas y bosques argentinos. Tomo I. 2ª ed. actualizada. Orientación Gráfica Editora. Buenos Aires. Argentina. 515 p.
- VALLADARES, F. & NIINEMETS, U. 2007. The architecture of plant crowns: from design rules to light capture and performance. En: PUGNAIRE, F. & VALLADARES, F. 2007. *Functionan plant ecology*. Taylor and Francis, New York. p 101-149.
- VEGA, M., CASTILLO DE MEIER, G. & GÓMEZ, M. 2005. Evaluación de tratamientos pregerminativos en semillas de *Prosopis alba* Griseb. *Revista de ciencia y tecnología*, 2 (2): 33-40.
- VENTÍN, A.; GARCÍA SOLÁ, E.; CORACE, J.; MARTINA, P.; AEBERHARD, M. 2006. Estudio de propiedades físico-mecánicas - termo-físicas de especies maderables de uso alternativo del bosque chaqueño aplicables a la construcción. Resumen: T-088.
- VERGA, A. 2000. Algarrobos como especies para forestación: una estrategia de mejoramiento. *SAGPyA forestal* 16: 12-18.

VI. Bibliografía



- VERGA, A.; LÓPEZ LAUENSTEIN, D.; LÓPEZ, C.; NAVALL, M.; JOSEAU, J.; GÓMEZ, C. & MARCÓ, M. 2009. Caracterización morfológica de los algarrobos (*Prosopis* sp.) en las regiones fitogeográficas Chaqueña y Espinal norte de Argentina. *Quebracho* (Santiago del Estero), 17(1): 31-40.
- VERZINO, G.; CARRANZA, C.; LEDESMA, M.; JOSEAU, J. & DI RIENZO, J. 2003. Adaptive genetic variation of *Prosopis chilensis* (Molina) Stuntz. Preliminary results from one test-site. *For. Ecol. Manage.* 175: 119-129.
- VESTER, H. 1997. The role of tree architecture in canopy development; a case study in secondary forests. *The Trees and the Forest*. Araracuara, Colombia.
- VESTER, H. 2002. Modelos arquitectónicos en la flora arbórea de la Península de Yucatán. *Bol. Soc. Bot. México* 71: 45-57. Sociedad Botánica de México, A. C. Distrito Federal, México.
- VILELA, A.; BRIZUELA, M. & PALACIOS, R. 1996. Influencia del riego sobre el tamaño de las hojas y el crecimiento en altura y diámetro en *Prosopis alba*, *P. flexuosa* y *P. alpataco* (Mimosaceae), cultivados bajo invernadero. Facultad de ciencias exactas y naturales, Universidad de Buenos Aires. *Invest. Agr.: Sist. Rec. For.* 5 (1): 45-55.
- VILELA, A.; BRIZUELA, M. & PALACIOS, R. 1997. Utilización de especies nativas Argentinas: Tasa de crecimiento y ramificación en *P. alba*, *P. flexuosa* y *P. alpataco*. *Forestación y Silvicultura en zonas áridas y semiáridas de Chile*. INFOR, CORFO. 118-126 p. Chile.
- VILLAGRA, P. 2000. Aspectos ecológicos de los algarrobales argentinos. *Multequina*, 9(2): 35-51.
- WASENIUS, S.; FORESTELLO, S.; KARLIN, U.; ZAPATA, R. & COIRINI, R. 2004. Caracterización Social, Económica y Ambiental del Espinal de Santa Fe. Cartilla Nro: 1. Proyecto de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos (PIARFON). 19p. En: <http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/PBVyAP/File/A3/PIARFON%20MyE/SF-1cartilla.pdf>. Acceso: 30 de noviembre de 2015.
- WELDON, D., 1986. Exceptional physical properties of texas mesquite wood. *For. Ecol. Manage.* 16 : 149–153.
- WIGHTMAN, S. & FELKER, P. 1990. Soil and foliar characterization for *Prosopis*. *J. Arid. Environ.* 18: 351-365.

VI. Bibliografía



WHISLER, F.; ACOCK, B.; BAKER, D.; FYE, R.; HODGES, H.; LAMBERT, J.; LEMMON, H.; MCKINION, J. & REDDY, V. 1986. Crop simulation models in agronomic systems. *Adv. Agron.* 40:141-208.