
CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA Y GENÉTICA DE POBLACIONES DEL GÉNERO *PROSOPIS* DEL CHACO SEMIÁRIDO DEL NORTE DE CÓRDOBA Y SUR DE SANTIAGO DEL ESTERO

Joseau, M.J.¹¹, Verga, A.²²; Díaz, M del P.³³ y N. Julio⁴

RESUMEN

De los extensos bosques de *Prosopis* presentes en Argentina sólo quedan relictos y su explotación irracional genera un empobrecimiento genético, con alarmante pérdida de la biodiversidad. Uno de los relictos importantes lo constituye el corredor que une el Chaco semiárido con el árido, ubicado entre sierras y salinas al norte de Córdoba y sur de Santiago del Estero. En esta región se ponen en contacto cuatro de las especies arbóreas más importantes del género *Prosopis* (*P. chilensis*, *P. flexuosa*, *P. alba* y *P. nigra*). Debido a que entre estas especies se forman híbridos fértiles, este corredor posee una enorme diversidad.

El objetivo de este trabajo consistió en caracterizar morfológica y genéticamente, la variación existente en poblaciones del género *Prosopis* para esta región. Se realizó análisis morfológico tanto en las plantas madres como en la descendencia. En las primeras se identificó la formación de cinco grupos morfológicos que, desde el punto de la taxonomía clásica, habían sido clasificados en 16 taxones. Sólo los grupos 3 y 4 presentaron características intermedias. Se analizó la base genética de esos grupos morfológicos mediante marcadores bioquímicos. Se encontró alta correlación entre las matrices de distancia morfológica y genética, principalmente con los sistemas ADH-A y MNR. Los grupos intermedios se diferenciaron del resto también por poseer altos valores de diversidad genética. El estudio morfológico en la descendencia de los grupos morfológicos mostró que el reagrupamiento de los grupos intermedios tuvo una alta tasa de error, reafirmando la condición de grupos intermedios. El análisis de correlación canónica entre las variables morfológicas de las madres y de los hijos reveló que cada grupo morfológico poseía una asociación de variables canónicas propias entre madres e hijos y que la variabilidad observada en el conjunto de las madres y de los hijos sigue un cierto orden.

La gran diversidad morfológica, existente en poblaciones del género *Prosopis* del Chaco Semiárido del Norte de Córdoba y Sudeste de Santiago del Estero, fue ordenada en 5 grupos morfológicos con una base genética característica para cada grupo. Los estudios morfológicos de la descendencia confirmaron la existencia de los grupos morfológicos-genéticos definidos.

Palabras claves: Caracterización, isoenzimas, *Prosopis*, grupos morfológicos-genéticos, enjambre híbrido, Chaco árido y semiárido.

¹ Silvicultura. Facultad de Ciencia Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba.
email: jajoseau@agro.uncor.edu

² IFFIVE-INTA. Córdoba. Argentina

³ Estadística y Bioestadística. Escuela de Nutrición-Facultad de Ciencias Médicas

⁴ Genética de Poblaciones y Evolución. Facultad de Ciencia Exactas, Físicas y Naturales.
Universidad Nacional de Córdoba. Argentina.

MORFOLOGIC AND GENETIC CHARACTERIZATION OF *PROSOPIS* POPULATION IN THE SEMIARID CHACO NORTH OF CORDOBA AND SOUTH OF SANTIAGO DEL ESTERO, ARGENTINA

SUMMARY

In Argentina only relicts of the once wide forest of *Prosopis* remain. The irrational exploitation generates a genetic impoverishment, with an alarming loss of biodiversity. One of the most important relicts is the corridor that unites the semiarid with the arid region located within Sierras and Salinas in the north of Córdoba and south of Santiago del Estero. In this region, four species of *Prosopis* get in contact (*P. chilensis*, *P. flexuosa*, *P. alba* y *P. nigra*). Due to the fact that these species make fertile hybrids, this corridor has an enormous diversity.

The objective of this study consisted in the characterization of the genetic and morphological variability present in the *Prosopis* population in this region. The mother's allowed the differentiation of five morphologic groups that from the point of view of classic taxonomy has been classified in 16 taxa. Only groups 3 y 4 presented intermediate characteristics. It was studied whether those morphologic groups had a genetic basis by means of biochemical markers. High correlation between matrices of morphological and genetic distance was found mainly with ADH-A and MNR systems. From the genetic point of view, the intermediate groups also differed from the rest since they had high values of genetic diversity. The morphologic study of the descendants showed that the regrouping of the intermediate groups had a high error rate. This fact reaffirms the condition of intermediate groups. The canonical correlation analysis between the morphologic variables of the mothers and the seedlings revealed that each morphologic group had its own association of canonical variables between mothers and their seedlings, and that the variability observed in the set of the mothers and their seedlings follows a certain order.

The enormous existing morphologic diversity in the *Prosopis* populations of the semi-arid Chaco of the north of Córdoba and south of Santiago del Estero was ordered in five morphologic groups with a characteristic genetic basis for each group. The descendant's morphologic studies confirmed the existence of the defined morphologic-genetic groups.

Key words: Characterization, isozyme, *Prosopis*, morphologic-genetic groups, hybrid swarms, semi-arid and arid Chaco

INTRODUCCIÓN

El problema de la desertificación abarca casi el 40 % de la superficie terrestre. En América Latina y el Caribe este fenómeno cubre un área de más de 600 millones de hectáreas que incluye zonas áridas, semiáridas y subhúmedas (FAO-PNUMA, 1997). En Argentina las especies arbóreas nativas han sufrido y sufren una severa deforestación y en consecuencia, erosión genética. Evidencia de ello es el 60 % de pérdida de bosques nativos en los últimos 100 años (Dirección de Recursos Forestales Nativos, 1992).

Algunas especies arbóreas del género *Prosopis* son de gran interés económico y ecológico entre los árboles de Argentina. De los extensos bosques de *Prosopis* presentes en Argentina sólo quedan relictos y su explotación irracional genera un empobrecimiento genético, con alarmante pérdida de la biodiversidad (Julio, 2000).

Uno de los relictos importantes lo constituye el corredor que une el Chaco semiárido con el árido ubicado entre sierras y salinas al norte de Córdoba y sur de Santiago del Estero. En esta región se ponen en contacto cuatro de las especies arbóreas más importantes del género *Prosopis* (*P. chilensis*, *P. flexuosa*, *P. alba* y *P. nigra*). Debido a que entre estas especies se forman híbridos fértiles, este corredor posee una enorme diversidad (Verga, 2000).

Existen enjambres híbridos en muchos grupos de plantas. En las leñosas se han descrito, en los géneros *Juniperus*, *Quercus*, *Aesculus*, *Eucalyptus* y *Opuntia* (Grant, 1981) y más recientemente en especies del género *Prosopis* (Palacios, 1981; Saidman, 1993; Verga, 1995). La taxonomía del género es bastante problemática (Saidman, 1993). Los problemas de la limitación de especies en el género, se dan principalmente en la Sección *Algarobia*. Al parecer la ausencia clara de barreras de aislamiento reproductivo entre especies (Palacios *et al.*, 1981; Naranjo *et al.*, 1984; Hunziker *et al.* 1975, 1977, 1986) y la simpatria (Burkart, 1976; Morello *et al.*, 1971; Ferreyra, 2001) han facilitado la hibridación e introgresión y han contribuido a la variabilidad morfológica y genética observada en sus poblaciones (Ferreyra, 2001).

Las especies ligadas por hibridación frecuente u ocasional constituyen un singámeon. Este fue definido por Grant (1981) como un grupo de especies que hibridan y se comportan como una especie biológica, aislada reproductivamente de otros grupos similares. Dada la capacidad de hibridación de algunas especies de la Sección *Algarobia* (*P. alba*, *P. nigra*, *P. chilensis* y *P. flexuosa*) algunos autores (Palacios *et al.*, 1981; Saidman, 1986; Bessega, 1997) han sugerido que las mismas constituirían un singámeon, lo cual dificulta su identificación a campo.

Estudios previos, en la Sección *Algarobia*, cromatográficos (Solbrig *et al.*, 1977; Palacios y Bravo, 1981; Naranjo y Enus Zelger, 1983; Naranjo *et al.*, 1984), de electroforesis de proteínas seminales (Burghardt y Palacios, 1981 y Burghardt, 1992) y de electroforesis de isoenzimas (Saidman, 1985, 1986, 1988, 1993, Saidman y Vilardi, 1987; Verga 1995) indicaron un bajo grado de diferenciación entre especies, lo cual podría ser explicada por la hibridación frecuente entre ellas en zona de simpatria, favorecida por barreras de aislamiento débiles y por modificaciones del ambiente (Julio, 2000). Sin embargo, estudios taxonómicos morfológicos señalan una gran diferenciación entre las distintas especies (Burkart, 1976; Solbrig *et al.*, 1977, Verga, 1995).

Esta aparente contradicción, se genera debido a que existen individuos que representan fielmente a las especies mencionadas, las cuales inclusive se diferencian nitidamente, tanto desde el punto de vista morfológico como ecológico. No obstante, cuando se estudian regiones donde estas especies crecen en contacto, la existencia de un número importante de individuos intermedios hace que gran parte de ellos no puedan ser clasificados con claridad en ninguna de las especies presentes. Esto genera a su vez, que cuando se realizan estudios sobre una determinada especie, el resultado dependerá de cuál ha sido el criterio para seleccionar los individuos que representarán la especie en cuestión. Si se incluyen únicamente los que responden estrictamente a las características de las especies puras, la diferenciación entre éstas será importante y la variación intraespecífica tanto genética como morfológica será menor. A medida que se van incorporando individuos intermedios, que responden parcialmente a las características de la especie, ésta se va desdibujando con respecto a las otras afines, su diferenciación disminuye y su diversidad aumenta (Verga, com.pers.).

La hibridación del ambiente que ocurre debido a la actividad humana, como la construcción de caminos, la agricultura, el riego y la explotación forestal (Anderson, 1949, Grant, 1981, Palacios *et al.*, 1981) es una de las condiciones que favorecen el establecimiento de los híbridos (Grant, 1981, Palacios *et al.*, 1981).

OBJETIVO

El objetivo de este trabajo consistió en caracterizar morfológica y genéticamente, la variación existente en poblaciones del género *Prosopis* para esta región.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo de investigación se efectuó con material cosechado de árboles de *Prosopis chilensis*, *P. alba*, *P. flexuosa*, *P. nigra* e individuos intermedios, posibles híbridos entre estas cuatro especies, en la región del Chaco Semiárido del norte de Córdoba y el sur de Santiago del Estero.

La metodología para ordenar el aparente continuo consistió en diferenciar los grupos morfológicos en el área de contacto a través del análisis morfológico realizado a las plantas madres y a los descendientes. Se efectuó un análisis genético para comprender si el ordenamiento morfológico obtenido y confirmado mediante análisis discriminante se correspondía con el genético. Para ello se estableció la estructura genética de los grupos morfológicos, el de las poblaciones y las correlaciones existente entre ambas distancias (morfológicas y genéticas).

Análisis Morfológico de las Plantas Madres

Se tomó muestras de 10 hojas y 10 frutos de los 79 ejemplares muestreados en cuatro zonas (poblaciones) seleccionadas en base a gradientes de temperatura y precipitaciones en la región del Chaco Semiárido del norte de Córdoba y el sur de Santiago del Estero (Cuadro Nº 1). Se preparó herbarios que fueron remitidos al Laboratorio de Sistemática y Plantas Vasculares de la Universidad de Buenos Aires para la identificación botánica mediante

taxonomía clásica. Por otra parte se efectuó un análisis de taxonomía numérica con las muestras tomadas a campo de frutos y hojas. Para la construcción de los grupos morfológicos sobre un total de 19 variables se estableció la distancia taxonómica y se construyó un dendrograma.

Análisis Morfológico de los Descendientes

Se efectuó mediciones de caracteres de hojas y de crecimiento, como la altura a cuatro edades del plantín, la forma del tallo principal y el grado de presencia de espinas a los 180 días del plantín. Con los datos obtenidos se realizó un análisis discriminante cuadrático.

Cuadro N° 1
CANTIDAD Y LOCALIZACIÓN DE LOS ALGARROBOS COSECHADOS

Zona	Latitud S	Longitud W	Altitud (msnm)	Cantidad	pp media anual (mm)	Temperatura media mes (°C)	
						Más cálido	Más frío
1.El Jume-Los Telares	28°59'-29°23'	63°26'- 63°41'	108-480	27	597-600	26,9	11,5
2 L. V Mansilla 'San José de La Salinas	29°47'-30°08'	63°42'- 64°31'	191-193	15	394-453	27,7	12,5
3.Quilino-Huascha	30°12'-30°36'	64°24'- 64°46'	393-689	23	445-560	26,2	10,8
4.Cruz del Eje- El Carrizal	29°38'-30°45'	64°38'- 65°14'	275- 600	19	379-481	27,6	11,5

(Fuente: De Fina, 1976)

Relaciones Morfológicas entre las Plantas Madres y la Descendencia.

Se utilizó un análisis de correlaciones canónicas (ACC) entre el grupo de variables morfológicas de las madres y el grupo de variables de sus descendencias para cada grupo morfológico y se verificó su significancia estadística.

Análisis Genético

Se analizó 6 sistemas isoenzimáticos: Alcohol deshidrogenada (ADH), glutamato oxalacetato transaminasa (GOT), 6-fosfogluconato deshidrogenasa (6PGDH), menadione reductasa (MNR), fosfoglucoisomerasa (PGI) y shikimico deshidrogenasa (SKDH). La metodología aplicada fue la descrita por Verga (1995). Se analizaron entre 10 a 15 semillas por árbol como mínimo.

En la comparación de las estructuras genéticas de los grupos morfológicos se utilizó la distancia genética d_g (Gregorius, 1974) que permite realizar comparaciones con la distancia morfológica d_m . La variabilidad genética de los grupos morfológicos se cuantificó por medio de los índices: los índices de diversidad v (número efectivo de alelos) y de diferenciación total de la población δ_r , la diversidad gamética v_{gam} , la proporción de heterocigotas (H_o), la heterocigosis condicional (H_c) y la proporción media de heterocigotas (H_m).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Identificación Botánica de las Plantas Madres

En la el Cuadro N° 2 se presenta los 16 taxones identificados mediante la taxonomía clásica.

Clasificación Mediante Taxonomía Numérica

A partir de la matriz de distancia d_m se construyó el dendrograma de la Figura N° 1. En dicha figura se observa que a un nivel del 78 % se diferenciaron dos grandes grupos. Desde el árbol 1 al 52, que correspondería al grupo de los «blancos» y desde el 3 al 85 que representarían a los «negros». Dentro de cada uno de estos dos grandes grupos se forman claramente, sub-grupos que, en algunos casos, podrían corresponder a diferencias entre especies o a la presencia de individuos intermedios. A un nivel del 70 % se observa la formación de 5 grupos (Figura N° 1).

Si se compara estos grupos con las determinaciones hechas a través de la taxonomía clásica, el grupo 1 está formado por individuos clasificados como *P. alba*, *P. chilensis*, *P. chilensis* con folíolos menores e híbridos entre las dos especies mencionadas; al 2 lo forman individuos clasificados como *P. chilensis* principalmente y el grupo 3 se corresponde con *P. chilensis* y tres individuos híbridos entre esta especie y *P. alba*. El grupo 4 es un grupo totalmente intermedio formado por distintos tipos de híbridos (algarrobos blancos por negros o viceversa) y el 5 está integrado principalmente por *P. nigra*.

Cuadro N° 2
IDENTIFICACIÓN DE LAS PLANTAS MADRES POR MEDIO DE LA TAXONOMÍA CLÁSICA

Especie	Símbolo	Número de la Planta Madre	Total
<i>P. alba</i>	Pa	11-12-18-20-26-84	6
<i>P. alba</i> (folíolos algo menores)	Pa _m	23	1
<i>P. alba</i> x ?	Pax?	2-31-39-52	4
<i>P. alba</i> x <i>P. nigra</i>	Paxn	22	1
<i>P. alba</i> ó <i>P. chilensis</i> x <i>P. flexuosa</i> .	Paxf	41	1
<i>P. chilensis</i> x <i>P. alba</i>	Pcxa	1-4-5-8-24-36	6
<i>P. chilensis</i>	Pc	19-35-37-43-44-46-50-51-55-56-59-60-61-62-63-64-65-66-69-70-74-77-79-80-82	25
<i>P. chilensis</i> (folíolos algo menores)	Pc _m	10-17-32-33-38-42-45-57-78	9
<i>P. chilensis</i> x ?	Pcx?	27-40	2
<i>P. chilensis</i> x <i>P. flexuosa</i>	Pcxf	81-83	2
<i>P. chilensis</i> x <i>P. flexuosa</i> o <i>P. nigra</i>	Pcxfon	68-75-76	3
<i>P. chilensis</i> x <i>P. ruscifolia</i>	Pcxr	21	1
<i>P. ruscifolia</i>	Pr	25	1
<i>P. flexuosa</i> o <i>P. flexuosa</i> x <i>P. alba</i>	Pf o Pfxa	3-6	2
<i>P. flexuosa</i> o <i>P. nigra</i> x <i>P. chilensis</i>	Pfxc	53	1
<i>P. nigra</i>	Pn	7-9-13-14-15-16-28-30-34-48-49-54-58-67-71-72-73-85	18
Sin identificar*	S/ident.	29-47	2
Total de taxones	16		85

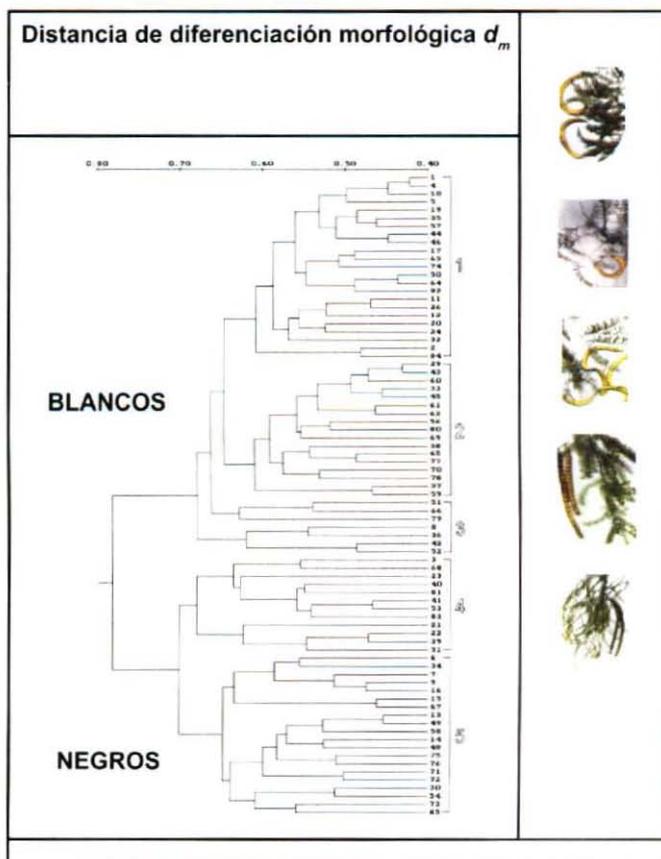


FIGURA N° 1
DENDROGRAMA OBTENIDO CON EL MÉTODO UPGMA,
BASADO EN LA DISTANCIA MORFOLÓGICA ENTRE LOS INDIVIDUOS REPRESENTADOS
POR TODOS LOS CARACTERES MORFOLÓGICOS DE LAS PLANTAS MADRES

Análisis Discriminante de las Madres

El empleo de la taxonomía numérica constituye una herramienta fundamental para el análisis morfológico y la correcta identificación de los materiales utilizados en este estudio. Así fueron 9 los caracteres, de un total de 19, que contribuyeron de manera significativa a la construcción de los grupos morfológicos de las madres. Los caracteres de fruto de mayor correlación con las funciones discriminantes estimadas fueron el color y el ancho de fruto. Los caracteres de fruto y rama son los que han tenido mayor participación en la formación de los grupos. En cuanto a los caracteres de hoja, sólo participaron la relación longitud/ancho de foliólulo y el número de pinas por hoja.

Verga (1995) encontró que los caracteres relación espesor/ancho de fruto, relación longitud/ancho de foliólulo y la longitud del foliólulo fueron importantes para la diferenciación de tres grupos morfológicos (*P. flexuosa*, *P. chilensis* y sus híbridos) en el Chaco árido.

Asimismo, Mantován (2000) encontró que la diferenciación morfológica entre poblaciones de *Prosopis flexuosa* en la provincia fitogeográfica del Monte fue posible gracias al gran peso que presentaron variables como la longitud de foliólulo y la relación entre la longitud de la pina y el ancho del foliólulo.

Por otra parte, Burghardt *et al.* (2000) determinaron que variables que constituyen magnitudes absolutas tales como largo y ancho de pina y longitud de foliolo, evaluadas a través de análisis de componentes principales, fueron adecuadas para diferenciar plántulas de 8 especies de *Prosopis*, cultivadas en condiciones uniformes.

Del análisis morfológico de las madres surge que fue posible agrupar el aparente continuo en cinco grupos morfológicos con un nivel de error del 24%. Este error fue atribuible, principalmente a la variabilidad en el grupo 3 y en menor medida en el grupo 4, ambos grupos catalogados como intermedios. Los grupos 1 y 2 fueron los grupos más homogéneos, dado que el porcentaje de error fue muy bajo (4 a 5,6 %), seguido por el grupo 5 (15 %).

-La Clasificación

Los grupos morfológicos que surgen del ordenamiento de las madres, (determinados mediante taxonomía numérica y confirmados, con un cierto error de mala clasificación, mediante análisis discriminante, tanto en las madres como en los hijos) son grupos homogéneos y se considera que cada uno de ellos posee una única identidad. Esta única identidad no concuerda con la clasificación realizada desde la taxonomía clásica.

La taxonomía clásica determinó que en este estudio existen 16 taxones, mientras que el estudio morfológico los reduce a 5 grupos morfológicos (Joseau *et al.*, 2004, Joseau y Castro Schüle, 2005).

- De los Descendientes

Se estudió si la descendencia obedecía a las agrupaciones obtenidas en las plantas madres mediante análisis discriminante. Dado que no se contaba con igual cantidad de datos, se hizo dos evaluaciones: 1.- para caracteres de hojas semejantes a las medidas en las plantas madres y 2.- para caracteres registrados directamente en el vivero como altura en diferentes fechas, forma del tallo y grado de presencia de espinas.

- Análisis Discriminante

Tanto en los caracteres del punto 1 como del 2, la tasa de error total de este análisis fue muy alta (0,514 y 0,595 respectivamente) mostrando que no es posible agrupar de la

misma manera a la descendencia que a las plantas madres. Sólo los descendientes del grupo 5 se reagrupan en un 85%, para el primer conjunto de variables y en un 81% para el segundo conjunto constituyéndose así en el grupo más estable en la descendencia.

Para resumir, es lícito aclarar, que es difícil agrupar los descendientes bajo los agrupamiento de las plantas madres considerando estos caracteres, puesto que existe una alta tasa de error. El error para las variables morfológicas de hojas es aportado en mayor porcentaje por los grupos 1, 3 y 4, mientras que para las variables de crecimiento los grupos que más error aportan son 2, 3 y 4.

En este estudio, para el análisis morfológico de la descendencia, fueron necesarias 8 de las 12 variables evaluadas a nivel de hojas y 5 de las 6 variables registradas en vivero, para lograr una diferenciación adecuada. La longitud del foliólulo conjuntamente con el ancho y el área de los mismos constituyeron las variables de mayor peso en el análisis discriminante.

Distribución de los Grupos Morfológicos por Zonas

Observando la distribución de los grupos morfológicos genéticos por zonas, la zona 1 (Santiago del Estero) es la que más se diferencia del resto, dado que el grupo morfológico 2 (*P. chilensis*) está ausente. Las restantes zonas (Córdoba) poseen los 5 grupos morfológicos pero en diferentes proporciones (Figura N° 2).

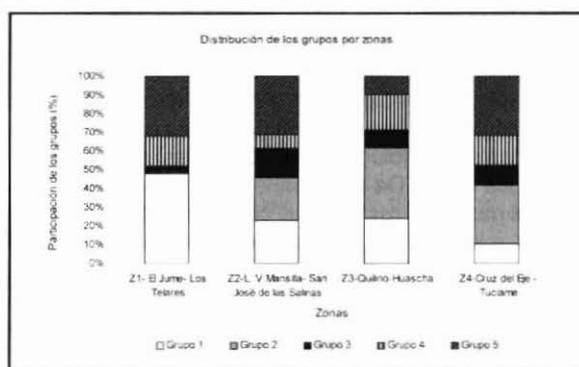


Figura N° 2
DISTRIBUCIÓN DE LOS GRUPOS MORFOLÓGICOS POR ZONAS

Estudio de la Asociación entre Caracteres de los Árboles Semilleros y sus Descendencias

La relación existente entre los grupos morfológicos de los árboles cosechados y de la descendencia, evaluada a través del análisis de correlaciones canónicas, se efectuó entre el grupo de variables morfológicas de las madres (exceptuando tipo de rama) y el grupo de variables de los hijos para cada grupo morfológico. Si bien los datos se presentan en forma conjunta, cada grupo morfológico tuvo un análisis de correlación canónica independiente de los restantes grupos.

La mayoría de los grupos morfológicos necesitaron *dos pares de variables canónicas* (L) para establecer asociaciones entre los grupos de variables de las madres y de los hijos, con excepción del grupo 3 en el cual esta asociación quedó bien definida con sólo una correlación canónica (Tabla 3).

Si bien para todos los grupos la correlación canónica es altamente significativa, se destacan los grupos 3 y 4 presentando los mayores valores de R^2 (Cuadro N° 3). Esta correlación indica que la variabilidad encontrada en las madres está fuertemente asociada con la variabilidad encontrada en los hijos, en otras palabras, la variabilidad observada en ambos conjuntos sigue un cierto orden o relación entre pares de conjuntos de variables.

Cuadro N° 3
COEFICIENTES DE CORRELACIÓN CANÓNICA (R), LA PROPORCIÓN DE LA VARIANZA TOTAL EXPLICADA POR CADA PAR DE VARIABLES CANÓNICAS (R^2) Y NIVELES DE PROBABILIDAD ASOCIADOS (P-VALOR) PARA CADA PAR DE VARIABLES CANÓNICAS Y PARA CADA GRUPO MORFOLÓGICO

Grupo	1		2		3	4		5	
	1	2	1	2	1	1	2	1	2
R	0,72	0,55	0,68	0,67	0,94	0,82	0,68	0,75	0,60
R^2	0,51	0,30	0,46	0,45	0,89	0,67	0,46	0,57	0,37
p-valor *	$1,4 \cdot 10^{-8}$	$4,7 \cdot 10^{-3}$	$7,4 \cdot 10^{-8}$	$1,6 \cdot 10^{-4}$	$5,3 \cdot 10^{-4}$	$2,7 \cdot 10^{-7}$	$3,7 \cdot 10^{-3}$	$5,3 \cdot 10^{-10}$	$1,5 \cdot 10^{-3}$

* p-valor <0,001 se considera altamente significativa.

Cabe destacar que las combinaciones lineales con máxima correlación para cada par (L) y para cada grupo morfológico se formaron con diferentes asociaciones de variables, tanto para el primer conjunto (variables morfológicas de las madres) como para el segundo conjunto (variables morfológicas de los hijos). De esta manera, se puede decir, en el conjunto de las madres que para los grupos morfológicos 1 y 2 los caracteres de fruto tuvieron un mayor peso que los caracteres de hojas, mientras que para los restantes grupos la participación de ambos tipos de caracteres fue equitativa.

Si bien no se puede corroborar la formación de los mismos agrupamientos en los hijos, el análisis multivariado de correlación canónica para cada grupo morfológico refleja que los grupos morfológicos que más explican la variabilidad para cada par de ejes canónicos fueron los grupos más variables (3 y 4) al presentar los mayores valores de R^2 . Estos valores indican que la alta variabilidad encontrada en las madres está fuertemente asociada a la alta variabilidad encontrada en los hijos, en otras palabras, la variabilidad observada en ambos conjuntos sigue una cierta relación lineal, o podría decirse, un orden continuo.

Cada par de ejes canónicos fue diferente para cada grupo morfológico, lo que reafirma cierta identidad de los grupos morfológicos. A este nivel de análisis se destacan variables como las citadas por Burghardt *et al.* (2000). La longitud de la pina, el número de foliólulos y la longitud de foliólulos en el conjunto de los hijos y para el conjunto de las madres las variables que más se repitieron en las distintas asociaciones fueron el número de artejos, el espesor del fruto, la longitud del foliólulo y la relación entre la longitud y el ancho del foliólulo.

Análisis Genético

Los zimogramas de las enzimas analizadas revelaron la existencia de 9 loci con sus respectivos alelos (ADH-A, ADH-B, GOT-A, GOT-B, 6PGDH-A, 6PGDH-B, MNR, PGI y SKDH).

Las frecuencias alélicas fueron calculadas a partir de las observaciones obtenidas en los zimogramas para cada sistema isoenzimático. Los distintos loci y alelos observados en el análisis del material utilizado para este trabajo son designados según la nomenclatura propuesta por Verga (1995).

De los 6 sistemas estudiados, que comprenden nueve loci, se encontró sólo uno fijado (ADH-B). Los loci ADH-A y MNR alcanzaron los mayores grados de la diferenciación total entre los grupos morfológicos ($\delta_{ADH-A}=0,245$, $\delta_{MNR}=0,206$) (Figuras N^{os} 3 y 4).

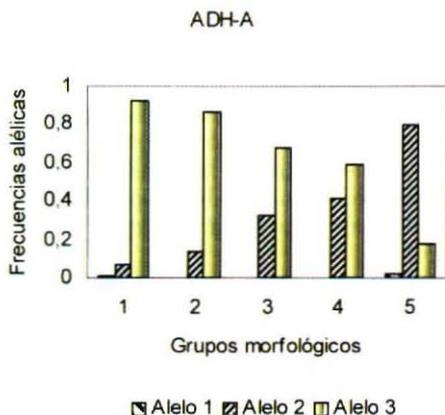


Figura N^o 3
FRECUENCIAS ALÉLICAS DE LOS GRUPOS MORFOLÓGICOS PARA ADH-A

La estructura genética de los grupos morfológicos para el locus ADH-A, permitió diferenciar claramente los grupos 1 y 2 del 5. Por otra parte los grupos 1 y 2 se diferencian entre sí en forma cualitativa puesto que el 1 posee al alelo ADH-A₁ en baja frecuencia, mientras que el grupo 2 no lo posee. Los grupos 3 y 4 aparecen con frecuencias intermedias de los alelos 2 y 3.

Verga (1995, 2000a) pudo diferenciar poblaciones de *P. chilensis*, *P. flexuosa* y un grupo con características intermedias en el Chaco Árido, dado que el alelo ADH-A₃ se encontraba fijado en *P. chilensis*, casi ausente en la otra especie y en los híbridos putativos presentaba una frecuencia intermedia.

En este estudio si bien el alelo ADH-A₃ no aparece fijado, en las poblaciones del grupo 2 (*P. chilensis*) se encontró en alta frecuencia (superior al 80%) de igual manera que en el grupo 1 (*P. alba*). Por otra parte, el alelo ADH-A₂ mostró un comportamiento similar al encontrado

por Verga (1995, 2000 a), Verga *et al.* (2004), Verga y Gregorius (no publicado) para *P. flexuosa*, que es un algarrobo negro, puesto que tuvo una alta frecuencia en el grupo 5 conformado en este análisis por otro algarrobo negro (*P. nigra*).

Saidman (1985, 1986, 1993), Saidman & Vilardi (1987, 1993), Saidman *et al.* (1997 a, 1998), Julio (2000) y Ferreyra (2000) estudiaron este *locus* y no encontraron ningún patrón que confirme una determinación morfológica, posiblemente porque estos estudios sólo fueron de índole genético, clasificando el material únicamente mediante taxonomía clásica. Es de destacar en este punto que la difícil clasificación de las especies, por el método clásico, puede inducir a confusiones en cuanto al material que se está utilizando en el análisis genético.

La inclusión de material de origen híbrido dentro del estudio de especies puras puede así llevar a conclusiones contradictorias. Si la cantidad de individuos intermedios incluidos en un estudio es lo suficientemente importante, es muy probable que las diferencias genéticas entre especies disminuyan considerablemente y que el grado de variación genética de ellas sea sobredimensionado.

También la confusión que incorporaría una clasificación no adecuada del material de trabajo podría llevar a errores en la determinación del grado de diferenciación entre poblaciones de una misma especie, ya que el resultado no dependerá únicamente de cambios en las frecuencias genéticas debido a procesos evolutivos, sino además del grado de "contaminación" del material de estudio con individuos de origen híbrido.

El locus MNR presentó cinco alelos para el grupo morfológico 1, el 5 en muy baja frecuencia y el alelo 2 con frecuencia intermedia de 0,530. Por otra parte se observa que el grupo morfológico 2 se diferencia del resto por presentar frecuencias del alelo 3 superior al 2. Al grupo morfológico 3 se lo puede individualizar pues presenta frecuencias del alelo 1 superior al resto de los grupos (0,162). Si bien los grupos 4 y 5 muestran una frecuencia alta del alelo 2, el grupo 4 presenta valores menores, casi un 17 % menos, que el 5 (Figura N° 4).

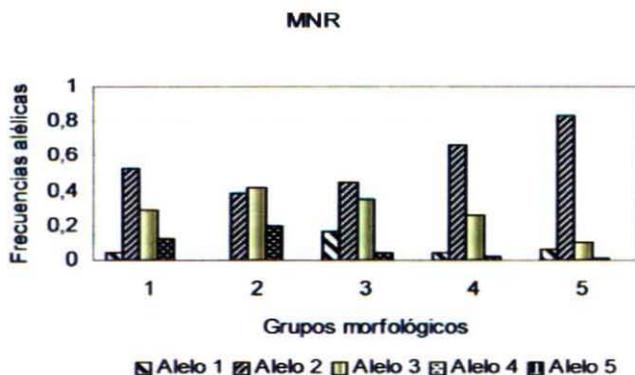


Figura N° 4
FRECUENCIAS ALÉLICAS DE LOS GRUPOS MORFOLÓGICOS PARA MNR

El locus MNR mostró una estructura diferencial para cada grupo morfológico, y si se compara con los resultados obtenidos por Verga (1995) es posible identificar la estructura obtenida para *P. chilensis* como similar a la encontrada para el grupo 2 de este estudio. No se encontró otras investigaciones que utilicen esta isoenzima en *Prosopis* razón por lo cual resulta difícil su comparación.

Medidas de Variación Genética en los Grupos Morfológicos

En el Cuadro N° 4 aparece la diversidad genética de los grupos para los loci ADH-A y MNR. Los grupos 3 y 4 presentan los mayores valores en los índices de diversidad v (número efectivo de alelos) y de diferenciación total de la población δ_T para ADH-A. Para el locus MNR la mayor diversidad estaría concentrada en los grupos morfológicos 3, 2 y 1 en orden decreciente de importancia (Cuadro N° 4).

Cuadro N° 4
DIVERSIDAD v Y δ_T DE LOS GRUPOS MORFOLÓGICOS PARA LOS LOCI ADH-A Y MNR

ADH-A	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5
Diversidad v	1,173	1,317	1,772	1,955	1,497
δ_T	0,148	0,242	0,437	0,49	0,333
MNR	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5
Diversidad v	2,587	2,777	2,860	1,918	1,418
δ_T	0,615	0,642	0,652	0,480	0,296
Pool de genes	Grupo 1	Grupo 2	Grupo 3	Grupo 4	Grupo 5
Diversidad v	1,610	1,705	1,864	1,738	1,794
δ_T	0,380	0,416	0,466	0,426	0,424
Diversidad v_{gam}	118,530	203,844	449,818	223,667	208,967

Cuanto más cerca de 1 se encuentra el valor de δ_T más se diferencian los tipos genéticos que conforman cada grupo morfológico. Así los grupos 3 y 4 son los que contienen mayor número de individuos en la muestra que no corresponden al mismo tipo genético.

El locus ADH-A puede ser considerado como marcador genético para diferenciar los grupos morfológicos. La tendencia que se observa en las distancias genéticas d_0 para ADH-A es casi la misma que se presenta en el pool de genes, de tal manera que la correlación fue significativa ($P < 0,05$) entre las matrices de distancias genéticas d_0 para ADH-A y el pool de genes con un $R^2 = 0,89$.

Las distancias genéticas entre los grupos morfológicos de la enzima MNR sigue aproximadamente el mismo patrón que la enzima ADH-A y el pool génico, aunque con valores menores ($P < 0,05$) de R^2 (0,4356 con ADH-A y 0,4489 con el pool de genes).

Las medidas de variación de las muestras del pool génico estarían indicando que la mayor diversidad se encontraría en el grupo 3 y 4 (Cuadro N° 4). Se sabe que v_{gam} mide el

potencial de una población para producir gametas genéticamente distintas. Así se ve en el cuadro mencionado que el grupo 3 duplica el valor registrado en el grupo 4 que es el inmediato inferior, mientras que el grupo 1 presenta la menor diversidad.

Los loci ADH-A y MNR permitirían la diferenciación de los grupos morfológicos, siendo el *locus* ADH-A el que posee una tendencia más parecida a la que presenta el *pool* de genes en cuanto a las distancias d_0 entre los grupos morfológicos.

En el Cuadro N° 5 se indica los valores alcanzados por los siguientes índices para cada grupo morfológico: Proporción de heterocigotas (H_0), Heterocigosis condicional (H_c) y proporción media de heterocigotas (H_m). Se desprende de estos datos que los grupos 3 y 4, formados por individuos de características morfológicamente intermedias, son los que mayores valores presentan en estos índices.

Para ADH-A, se observa la misma tendencia, siendo los valores más pequeños los presentes en los grupos 1, 2 (grupos de blancos) y 5 (grupo de negros).

Las especies de *Algarobia* muestran una alta tasa de variabilidad genética dentro de poblaciones, medidas en términos de heterocigosis ($\bar{H} = 0,21$) que aquellas especies de la sección *Strombocarpa* ($\bar{H} = 0,06$) (Saidman *et al.*, 2000).

Las especies de *Prosopis* de este estudio pertenecen a la sección *Algarobia*, son especies leñosas de larga vida con amplio rango geográfico, sistema de cruzamiento abierto principalmente, dispersan la semilla por ingestión animal y presentan altos valores de diversidad que varían según el grupo morfológico

Coincidentemente, Verga (1995) encontró en estudios isoenzimáticos para 9 *loci* en poblaciones de *Prosopis* del Chaco Árido que los mayores niveles de diversidad alélica δr se encontraban en el grupo de características intermedias tanto para el *locus* ADH-A como para el *pool* de genes.

En este estudio los valores de heterocigosis tuvieron un rango entre 0,22 a 0,34. Así se tiene que la proporción media de heterocigotas (\bar{H}) fue superior para los grupos 3 y 4 ($\bar{H} = 0,34$ y $\bar{H} = 0,32$), que estaban conformados por individuos clasificados mediante taxonomía clásica como híbridos. El grupo 2, si bien estaba constituido por *P. chilensis*, fue el que le siguió en orden decreciente ($\bar{H} = 0,28$).

Cuadro N° 5
PROPORCIÓN DE HETEROCIGOTAS (H_0), HETEROCIGOSIS CONDICIONAL (H_c)
Y PROPORCIÓN MEDIA DE HETEROCIGOTAS (H_m)

	ADH-A	ADH-B	GOT-A	GOT-B	6PGDH-A	6PGDH-B	MNR	PGI	SKDH	H_m
Grupo 1										
H_0	0,086	0,000	0,262	0,312	0,199	0,333	0,498	0,158	0,328	0,24
H_c	0,543	0,000	0,262	0,446	0,381	0,744	0,530	0,588	0,328	
Grupo 2										
H_0	0,246	0,000	0,224	0,394	0,306	0,268	0,375	0,235	0,451	0,28
H_c	0,879	0,000	0,224	0,439	0,520	0,311	0,375	0,964	0,493	
Grupo 3										
H_0	0,333	0,000	0,372	0,349	0,368	0,184	0,420	0,490	0,548	0,34
H_c	0,520	0,000	0,556	0,349	0,558	0,346	0,420	0,769	0,548	
Grupo 4										
H_0	0,500	0,000	0,317	0,410	0,308	0,167	0,382	0,345	0,432	0,32
H_c	0,602	0,000	0,379	0,421	0,510	0,538	0,579	0,746	0,439	
Grupo 5										
H_0	0,238	0,000	0,265	0,350	0,099	0,250	0,158	0,423	0,207	0,22
H_c	0,586	0,000	0,284	0,350	0,105	0,429	0,469	0,759	0,207	

Diversos autores han determinado la proporción media de heterocigotas para distintas especies del género *Prosopis*. Así, Verga (1995), en el mismo trabajo mencionado previamente, halló que los grupos de híbridos fueron los más variables, situación similar a la ocurrida en este estudio; mientras que *P. chilensis* ($\bar{H}=0,230$) fue el menos variable y *P. flexuosa* ($\bar{H}=0,290$), un algarrobo negro, se situó en valores cercanos a los grupos intermedios ($\bar{H}=0,330$).

Con posterioridad, Saidman *et al.* (1998), presentaron una recopilación sobre investigaciones realizadas hasta ese momento para varias poblaciones y especies de *Prosopis* con los siguientes valores promedios para *P. alba*, *P. nigra* y *P. flexuosa*: $\bar{H}=0,184$, $\bar{H}=0,226$ y $\bar{H}=0,255$ respectivamente.

El grupo 5 representado por *P. nigra* fue el menos variable en esta investigación y presentó valores ($\bar{H}=0,220$) que se acercan a los obtenidos por Saidman *et al.* (1993; 1998). Para *P. alba* y *P. flexuosa* Saidman (1993) obtuvo valores de \bar{H} iguales a 0,17 y 0,23 respectivamente, estudiando 25 *loci*. El mismo nivel encontraron para *P. alba* Montoya (1994) y Ferreyra (2000) analizando 24 *loci*.

Julio (2000) evaluando 17 *loci* en 12 poblaciones de *P. chilensis* encontró una $\bar{H}=0,247$ con una variación entre 0,195-0,296, mientras que Ferreyra (2000) halló los siguientes valores de diversidad genética: *P. flexuosa* ($\bar{H}=0,258$) y *P. nigra* ($\bar{H}=0,271$) para 24 *loci*.

Por otra parte, el grupo 1 conformado por *P. alba* principalmente, presentó una proporción media de heterocigotas ($\bar{H}=0,240$) inferior a la encontrada para *P. chilensis* ($\bar{H}=0,280$), pero muy por encima de los valores registrados por los autores mencionados.

El número efectivo de alelos (A_{es}) presentado por Hamrick *et al.* (1991) dentro de especies ($A_{\text{es}}=0,177$) es comparable con la diversidad v que tuvo estos valores: 1,610; 1,705; 1,864; 1,738 y 1,798 para los grupos morfológicos 1, 2, 3, 4 y 5 respectivamente.

La alta diversidad genética encontrada en todos los grupos morfológicos puede deberse a que se trata de unidades taxonómicas (especies o semiespecies leñosas) que poseen un amplio rango de distribución geográfica, sistema de cruzamiento abierto, con dispersión de la semilla por ingesta animal como lo señaló Hamrick *et al.* (1991). Por otra parte, la mayor diversidad encontrada en los grupos morfológicos 3 y 4 es congruente con la característica de grupos intermedios.

De aquí se desprende que un análisis basado únicamente en la taxonomía clásica hubiera llevado a una conclusión falsa. Los grupos 3 y 4, analizados mediante la taxonomía numérica aparecen como las áreas más ricas en formas, coincidiendo con la observación del análisis genético en cuanto a su mayor diversidad, mientras que el grupo 1, el menos diverso morfológicamente, también lo es desde el punto de vista genético.

El grupo morfológico 2, representado por *P. chilensis*, no se presentó en la zona 1, sin embargo la clasificación realizada por la taxonomía clásica, cita que está presente. Esta aparente contradicción surge del hecho que el taxón clasificado como *P. chilensis* entra en esta zona en el grupo morfológico 1, por lo que, según el análisis numérico, no se trataría de esta especie, sino de individuos cuya morfología estaría dentro de la variación de *P. alba*.

El predominio de híbridos maduros y jóvenes hace suponer que las perturbaciones en esta zona han comenzado hace tiempo y aún continúan. De todos los híbridos presentes en esta región el más representativo sería *P. chilensis* x *P. alba* que aparece con tres grupos etarios.

Como se dijo anteriormente las zonas más diversas son la 3 y 4 y la menos diversa la 1. Todas estas poblaciones presentan la contradicción de que si se las compara con la cantidad de taxones presentes según la taxonomía clásica, parecería que la diversidad fuera diferente. Ahora si se toma la proporción de los grupos morfológicos distribuidos por zonas en vez de tener en cuenta la clasificación taxonómica clásica como se indica más arriba, se puede explicar mejor lo que acontece.

La participación de los grupos morfológicos intermedios (grupos 3 y 4) en cada zona es diferente, así se tiene que los mayores porcentajes se encuentran en las zonas 3 y 4 (29% y 23%), mientras que los menores están en la zona 1 y 2 (20% y 23%). En general los valores de diversidad genética también se ordenan en este sentido.

Este análisis apoya una vez más el concepto de que la taxonomía clásica puede llevar a confusiones al tratar de comprender las discontinuidades morfológicas presentes en el corredor bajo estudio y confirma la hipótesis de estas discontinuidades pueden ser ordenadas en 5 grupos morfológicos con una base genética definida.

Relaciones entre las Distancias Morfológicas y Genéticas

Se calculó los coeficientes de correlación entre las matrices de distancia morfológica (d_m) y genética (d_g) correspondientes a los 5 grupos morfológicos. Estos valores indican un alto grado de correlación significativo entre las distancias morfológicas y genéticas de los grupos morfológicos (cuadro N° 6).

Existe una alta correlación significativa ($P < 0,05$) entre las matrices de distancias del pool de genes y de los caracteres morfológicos. Asimismo algunos de los caracteres que tienen correlación significativa con el pool de genes también la tienen con las enzimas ADH-A y MNR. Así, de los 19 caracteres morfológicos estudiados, 12 presentan coeficientes de correlación (R) altos con el pool de genes y ADH-A, mientras que 11 lo hacen la MNR.

La alta correlación ($R^2 = 0,592$) existente entre las distancias morfológicas y genéticas de los grupos morfológicos confirman la base genética de estos grupos, obtenidas a través de taxonomía numérica.

De igual manera Verga (1995) ordenó el aparente continuo entre *Prosopis flexuosa*, grupos intermedios y *P. chilensis* en el Chaco Árido al identificar de que cada uno respondía a un grupo morfológico determinado con base genética y con una alta correlación entre las matrices de distancia morfológica con la del pool de genes ($R^2 = 0,831$) y con el locus ADH-A ($R^2 = 0,874$).

Cuadro N° 6
CORRELACIÓN ENTRE LAS MATRICES DE DISTANCIA MORFOLÓGICA Y GENÉTICA

Grupos Morfológicos Comparados	Distancia Morfológica (d_m)	Distancia del Pool de Genes (d_g)	ADH-A	MNR
1x2	0,3786	0,111	0,074	0,187
1x3	0,4204	0,154	0,225	0,171
1x4	0,5221	0,139	0,347	0,140
1x5	0,6643	0,270	0,742	0,313
2x3	0,4228	0,167	0,181	0,217
2x4	0,5747	0,147	0,276	0,323
2x5	0,6765	0,243	0,682	0,498
3x4	0,4913	0,110	0,095	0,224
3x5	0,6026	0,229	0,501	0,386
4x5	0,4710	0,193	0,406	0,175
R ²		0,592	0,764	0,661
R		0,769	0,874	0,812

Referencia: en negrita nivel de significancia $P < 0,05$.

Los Grupos Morfológicos-Genéticos

En este trabajo, tres grupos morfológicos-genéticos podrían ser considerados "buenas" especies (grupo 1= *P. alba*, grupo 2= *P. chilensis* y grupo 5= *P. nigra*). De estas la de mayor heterosis fue *P. chilensis*, y la menor *P. nigra*, sin embargo desde el punto de vista de los índices de diversidad ambas especies revelan valores similares.

El grupo morfológico-genético 1 que, desde la taxonomía clásica estaría formada por *P. alba*, *P. chilensis* con foliolulos menores, *P. chilensis* e híbridos entre ambas, fue el grupo de menor diversidad y heterosis. En el análisis de reasignación de grupos de los caracteres morfológicos de las madres tuvo una baja tasa de error y la mayoría de los individuos que lo conformaban pudieron ser reasignados a este grupo morfológico. Esto estaría indicando que se trata de una sola especie (*P. alba*).

En cuanto a los caracteres morfológicos de la descendencia de este grupo morfológico, segregaron al ser reasignados, por lo que se puede sospechar que este grupo puede cruzarse con individuos de otros grupos morfológicos.

Los grupos morfológicos 3 y 4 confirman su condición de intermedios, pues fueron los que mayor diversidad y variabilidad presentaron. Estos datos coinciden con las observaciones realizadas por Verga (1995) en cuanto a que el complejo estaría conformado por especies "inespecíficas" que tendrían la capacidad de contener alta variabilidad genética, proveniente de especies más "específicas" adaptadas a nichos más estrechos.

A partir de la recombinación en áreas de contacto secundario entre las distintas "especies" del complejo, donde surgen procesos de introgresión, existiría la posibilidad de que se generen formas nuevas, que si encuentran nichos adecuados y posibilidades de aislamiento genético (pre o postcigótico) de las "especies parentales" podrían constituirse, luego de un tiempo de diferenciación, en entidades identificables desde el punto de vista taxonómico, genético y ecofisiológico.

CONCLUSIONES

La gran diversidad morfológica, existente en poblaciones del género *Prosopis* del Chaco Semiárido del Norte de Córdoba y Sudeste de Santiago del Estero, fue ordenada en 5 grupos morfológicos con una base genética característica para cada grupo. Los estudios morfológicos de la descendencia confirmaron la existencia de los grupos morfológicos-genéticos definidos.

REFERENCIAS

- Anderson E., 1949.** Introgressive hybridization. Wiley, Nueva York.
- Besega, C., 1997.** Estudios isoenzimáticos en especies Americanas del Género *Prosopis* (Leguminosae). Tesis de Maestría. FCE y N. Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires).
- Burghardt, A., 1992.** *Prosopis* L. Caracterización electroforética de sus especies Tesis Doctoral Departamento de Ciencias Biológicas.U.B.A
- Burghardt, A.y Palacios, R. A., 1981.** Caracterización electroforética de algunas especies del género *Prosopis* (Leguminosae). XII Congreso Argentino de Genética :11.
- Burghardt, A. D., Brizuela, M. M. y Palacios, R. A., 2000.** Variabilidad en plántulas de algunas especies de *Prosopis* (Fabaceae). En busca de descriptores morfológicos. Multequina 9:23-33.
- 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. 57:219-249 y 450-525.
- De Fina, A., 1976.** Datos agroclimáticos de la República Argentina. IDIA 337-342:57-186. Dirección de Recursos Forestales Nativos. 1992 Desarrollo Sustentable o Deforestación. Plan Forestal Argentino. 55 pp.
- FAO-PNUMA, 1997.** Especies arbóreas y arbustivas para las zonas áridas y semiáridas de América Latina. Serie: Zonas Áridas y Semiáridas N°12. 347pp.
- Ferreira, L. I., 2000.** Estudio de la variabilidad y la diferenciación genética por medio de técnicas de Isoenzimas y RAPD en poblaciones naturales de especies e híbridos de Género *Prosopis* (Leguminosae). Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. 200 pp.
- Grant, V., 1981.** Plant speciation. Columbia Univ.Press. New York.
- Gregorius, H. R., 1974.** Genetischer Abstand zwischen Populationen. I. Zur Konzeption der genetischen Abstandsmessung. Silvae Genetica.23:1-3.
- Hamrick, J. L., Godt, M.J. W. y Sherman-Broyles, S. L., 1991.** Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. Review Paper. New Forest 6:94-124. Kluwer Academic Publisher.
- Hunziker, J. H., Poggio, L., Naranjo, C. A. y Palacios, R. A., 1975.** Cytogenetics of some species and natural hybrids in *Prosopis* (Leguminosae). Canadian Journal of Genetics and Cytology. 17:253:262.
- Hunziker, J., Naranjo, C., Palacios, R. A. and Poggio, L. 1977.** Chromosomal cytology and hybridization. En: Simpson, B. Mesquite. Its biology in two desert ecosystems. US/IBP. Sweries 4 Ch. 3. Patterns of variation. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc.: 56-59.
- Hunziker, J. H., Saidman, B. O., Naranjo, C. A., Palacios, R. A., Poggio, L. y Burghardt, A. D. 1986.** Hybridization and genetic variation of Argentine species of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoidae). Forest Ecology and Management 16:301-315.
- Joseau, M. J., Verga, A. R. y Díaz, M. del Pilar, 2004.** Los recursos genéticos de *Prosopis* en el corredor que une el Chaco árido con el semiárido entre las Provincias de Córdoba y Santiago del

Estero. Genética y Mejoramiento. Revista IDIA XXI:207-211. Revista de información sobre investigación y desarrollo agropecuario. Forestales. INTA.

Joseau, M. J. y Castro Schule, F. F., 2005. Caracterización del género *Prosopis*. En: Conservación de recursos forestales nativos en Argentina. El Banco Nacional de Germoplasma de *Prosopis*. Verzino, G. E. y M. J. Joseau (Eds). Córdoba, Argentina. VIII:81-88 pp.

Julio, N. B., 2000. Estudios alozímicos sobre variabilidad, estructura y diferenciación genética en *Prosopis chilensis* (Leguminosae, Mimosoideae) y especies relacionadas. Tesis de doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. 153 pp.

Mantován, N. G., 2000 a. Variabilidad intraespecífica de los patrones fenológicos de *Prosopis flexuosa* en la provincia fitogeográfica del Monte. Reunión Nacional del Algarrobo. Mendoza, p.30.

Mantován, N. G., 2000 b. Diferenciación morfológica entre poblaciones de *Prosopis flexuosa* D.C. en la provincia fitogeográfica del Monte, Argentina. III Reunión Nacional de la Asociación Argentina de *Prosopis*. Mendoza. Argentina. 14-17 de Noviembre de 2000. p 38.

Montoya, S., Saidman, B. O., Vilardi, J. C. y Bessega, C., 1994. Diferenciación y flujo genético entre especies de la Sección *Algarobia*. Género *Prosopis* (Leguminosae). Actas del XXIV Congreso de la Sociedad Argentina de Genética. La Plata. 17.

Morillo, J., Crudeli, N. y Sarraceno, M., 1971. Los vinales de Formosa (Rep. Argentina). La colonizadora leñosa *Prosopis ruscifolia* Griseb. Serie fitogeográfica 11. INTA.

Naranjo, C. A. y Enus Zeiger, S., 1983. Cromatografía de fenoles y morfología en especies e híbridos de *Prosopis* de la Pampa. XIX Jornadas Arg. de Botánica:32.

Naranjo, C. A., Poggio, L. y Enus Zeiger, S., 1984. Phenol chromatography, morphology and cytogenetics in three species and natural hybrids of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). Pl. Syst. Evol., 144:257-276.

Palacios, R. A. y L. D. Bravo, 1981. Hibridación natural en *Prosopis* (Leguminosae) en la región chaqueña argentina. Evidencias morfológicas y cromatográficas. Darwiniana, 23:3-35

Saidman, B. O., 1985. Estudio de la variación alozímica en el género *Prosopis*. Tesis doctoral. Fac. Cs. Exactas y Nat., Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

Saidman, B. O., 1986. Isoenzymatic studies of alcohol dehydrogenase and glutamate oxalacetate transaminase in four South American species of *Prosopis* and their natural hybrids. Silvae Genetica 35:3-10.

Saidman, B. O., 1988. La electroforesis de isoenzimas para la medición de la variabilidad genética en especies de *Prosopis*. In: *Prosopis* en Argentina. Documento preliminar elaborado para el I Taller Internacional sobre Recurso Genético y Conservación de Germoplasma en *Prosopis*. Fac. de Cs. Agropecuarias (U.N.C.)-FAO- PIRB. P 107-118.

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

Saidman, B. O. y Vilardi, J. C., 1987. Analysis of the genetic similarities among seven species of *Prosopis* (Leguminosae: Mimosoideae) Theoret. Appl. Genet. 75:109-116.

- Saidman, B. O. and Vilardi, J. C., 1993.** Genetic variability and germoplasm conservation in the genus *Prosopis*. In: Nursery technology of forest tree species of arid and semiarid regions (ed S. Puri), Winrock- Oxford & IBH Publishing Co. PVT. Ltd., New Delhi, Bombay, Calcuta, pp.187-198.
- Saidman, B. O., Montoya, S., Vilardi, J. C. and Poggio, L., 1997 a.** Genetic variability and ploidy level in species of *Prosopis*. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 32:217-225.
- Saidman, B. O., Vilardi J. C., Montoya, S., Dieguez, M. J. and Hopp, H. E., 1998.** Molecular markers: a tool for the understanding of the relationships among species of *Prosopis* (*Leguminosae*, *Mimosoidae*). In: Tree Improvement: Applied Research and Technology Transfer (eds. S. PURI), Science Publishers Inc. U.S.A.21:311-324.
- Saidman, O. B., Bessega, C. F., Ferreira, L. I., Julio, N. and Vilardi, J. C. 2000.** The use of genetic markers to assess population structure and relationships among species of the genus *Prosopis* (*Leguminosae*). *Bol. Soc. Argent. Bot.* (3-4):315-324.
- Solbrig, O. T., Bawa, K., Carman, N. J., Hunziker, J. H., Naranjo, C. A., Palacios, R. A., Poggio, L. y Simpson, B. B. 1977.** Patterns of variation. Mesquite, Its Biology in Two Desert Ecosystems. pp44-60. (Ed.) B.B Simpson. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg. Pennsylvania, USA.
- Verga, A. R., 1995.** Genetic study of *Prosopis chilensis* y *Prosopis flexuosa* (*Mimosaceae*) in the dry Chaco of Argentina. Tesis Doctoral. Göttingen Research Notes in Forest Genetics. Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzensüchtung der Universität Göttingen.
- Verga, A. R., 2000 a.** Algarrobos como especies para forestación. una estrategia de mejoramiento. SAGPyA Forestal n° 16 :12-18. Septiembre 2000. 1° parte.
- Verga, A. R. 2000 b.** Algarrobos como especies para forestación. una estrategia de mejoramiento. SAGPyA Forestal n°17:2-9 Diciembre 2000. Primera parte.
- Verga, A., Carranza, C., Ledesma, M., Joseau, J., Córdoba, A., Montura, M., López Lauenstein, D., Recalde, D., Oriente, E., Tomalino, L., Mendoza, S. y Vega, R., 2003.** Biodiversidad y resguardo de los recursos genéticos: conservación, mejoramiento genético y silvicultura del algarrobo en el Chaco Árido Argentino. 2° Congreso Nacional sobre Manejo de Pastizales Naturales. 6° Jorn Reg. IV Reunión de la Asoc. Argentina de Prosopis. San Cristobal. Sta Fe. Argentina. 8-10 de Oct. 2003. Volumen 1. Resúmenes. 66 p.
- Verga, A., Cony, M., Joseau, J., López, D. y Córdoba, A., 2004.** Estudio Genético preliminar en cuatro zonas de Algarrobo Dulce y Caldén. (*P. flexuosa* y *P. caldenia*) en Mendoza y San Luis. Sin publicar.
- Verga, A. and Gregorius, H. R., (Unpublish).** Genetic consistency of morphological differentiation in the *Prosopis chilensis*-*P. flexuosa* complex.

