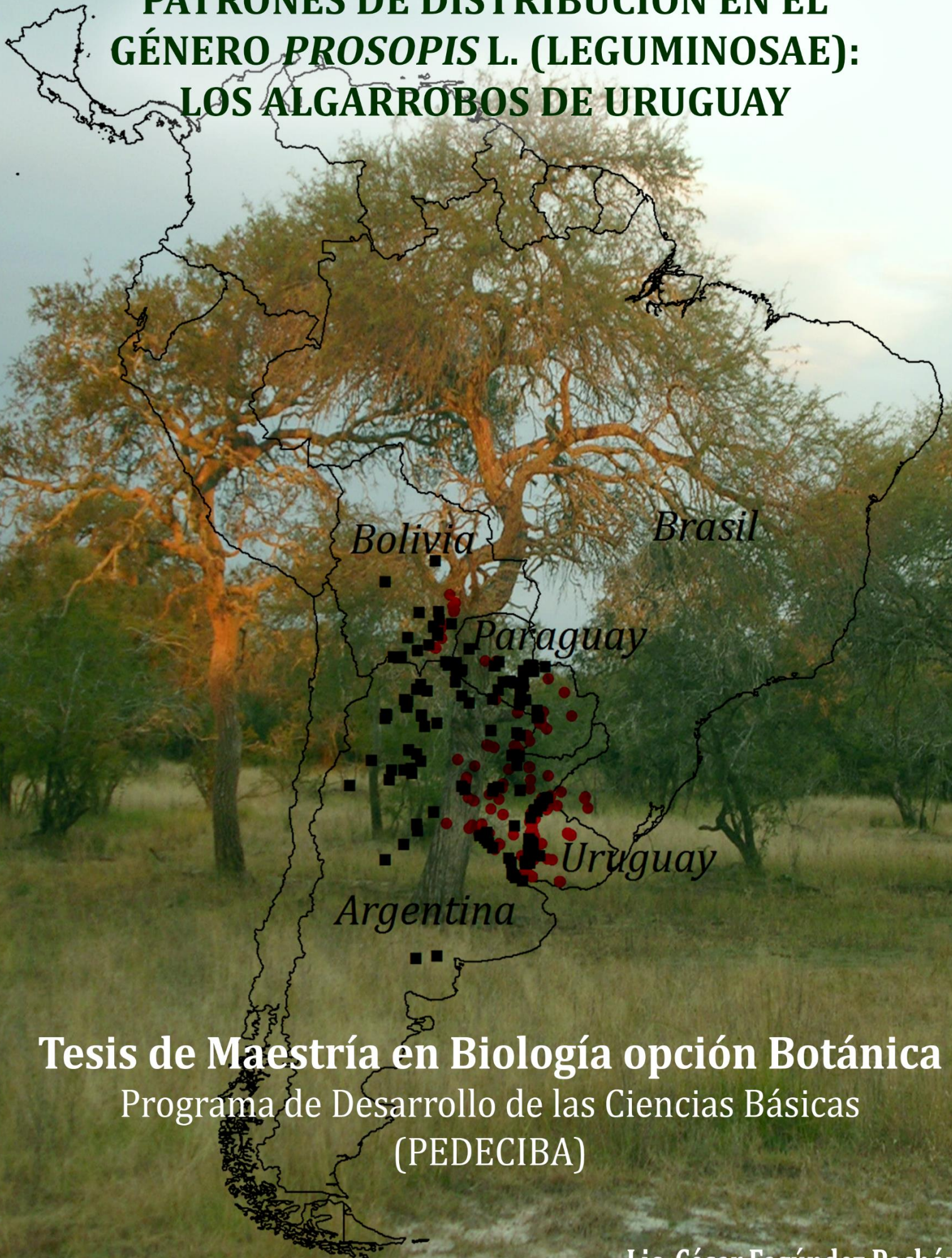


PATRONES DE DISTRIBUCIÓN EN EL GÉNERO *PROSOPIS* L. (LEGUMINOSAE): LOS ALGARROBOS DE URUGUAY



Tesis de Maestría en Biología opción Botánica
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
(PEDECIBA)

Lic. César Fagúndez Pachón
fagundezce@gmail.com



Prosopis L.

Algarrobo, del árabe “al carob” y significa “él árbol”
(Denominación de los españoles visitantes para éste árbol en América)

Takku, voz quechua que significa “él árbol”
(Denominación de los indígenas del Noroeste argentino)

Ibopé, árbol puesto en el camino para comer
(Denominación guaraní)¹

¹ (Demaio et al. 2002 y Galera, F.M. 2000).



PATRONES DE DISTRIBUCIÓN EN EL GÉNERO *PROSOPIS* L. (LEGUMINOSAE): LOS ALGARROBOS DE URUGUAY

Lic. César Fagúndez Pachón

fagundezce@gmail.com

Tesis de Maestría en Biología, opción Botánica
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
(PEDECIBA)

Director: Lic. Eduardo Marchesi

Co-director: Dr. Mauricio Bonifacino

Tribunal:

Dr. Néstor Mazzeo

Dr. Alvaro Soutullo

Dra. Alicia Burghardt

Centro Universitario Regional del Este
Universidad de la República
Rocha, Uruguay.

Diciembre 2015



PROGRAMA DE DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS
Ministerio de Educación y Cultura - Universidad de la República

Área Biología

PB/FC ATT 023.15

Montevideo, 22 de diciembre de 2015

ÁREA BIOLOGÍA

ACTA TESIS DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

SUBÁREA BOTÁNICA

“Patrones de distribución en el género *Prosopis* L. (Leguminosae); los algarrobos de Uruguay”

presentada por el Lic. César Fagúndez Pachón

el 22/12/2015

Integración del Tribunal:

Dr. Néstor Mazzeo, Presidente

Dra. Alicia Burghardt, Vocal

Dr. Álvaro Soutullo, Vocal

Directora: Lic. Eduardo Marchesi

Co-director: Dr. Mauricio Bonifacino

Fallo del Tribunal

APROBADO CON MENCIÓN

Dr. Néstor Mazzeo

Dra. Alicia Burghardt

Dr. Álvaro Soutullo

Ni el director ni el co-director participan en la calificación de la tesis.



CÉSAR FAGÚNDEZ JUSTIFICACIÓN DE CALIFICACIÓN DE SU TRABAJO DE TESIS-PEDECIBA

La tesis de César Fagúndez representa un aporte muy destacado a la biogeografía, ecología y conservación del género *Prosopis* en Uruguay y en América del Sur. Es una investigación que combina diferentes aproximaciones para responder preguntas básicas sobre los factores que condicionan la distribución geográfica actual de las especies estudiadas y los posibles cambios asociados a nuevos escenarios de variabilidad climática. El trabajo cuenta con un importante esfuerzo en la construcción de la base de datos utilizada, producto que podrá ser empleado en futuras investigaciones.

El manuscrito de la tesis está muy bien organizado, muy bien escrito, con una clara conexión entre los objetivos planteados, la metodología utilizada, los resultados obtenidos y la discusión de los principales hallazgos. De igual forma, la defensa oral fue correcta, se profundizó los intercambios con el tribunal evaluador y se pudo establecer (sin lugar a dudas) el sólido dominio de Fagúndez en el área de trabajo, conociendo en profundidad las principales fortalezas y debilidades del estudio. Es importante destacar que Fagúndez incorporó varias de las sugerencias y comentarios del tribunal evaluador. Finalmente, es importante mencionar que Fagúndez cuenta con un claro esquema de futuras investigaciones, lo que le permitirá avanzar rápidamente en su formación de doctorado.

En función de lo expuesto el tribunal acordó evaluarlo como Aprobado con Mención.

Dr. Néstor Mazzeo Beyhaut
Profesor Agregado
Departamento de Ecología y Evolución
CURE, Facultad de Ciencias
UdelaR
Investigador Grado II SNI
Investigador Grado 4 PEDECIBA

*Dedico este trabajo de tesis a la memoria de Ricardo Carrere y a la de los Ing.
Agrónomos Marta Rolfo y Ricardo Praderi.*

Charles Darwin, *The Origin of Species* (Capítulo XII, 1859)

La distribución geográfica puede a veces ser útilmente empleada al clasificar géneros extensos, porque todas las especies del mismo género, que viven en una región determinada y aislada, han descendido, según todas las probabilidades, de los mismos antepasados.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Eduardo Marchesi por confiar en mi trabajo, por el respaldo académico que me brinda, por alentarme siempre a continuar con el trabajo y por su apoyo incondicional, y generosidad a la hora de compartir conocimiento, eternamente ¡Gracias Marchesi!

Al tribunal Alicia Burghardt, Alvaro Soutullo y Nestor Mazzeo, por sus devoluciones, aportes y correcciones, muchas gracias.

A Ramón Palacios, eternamente ¡GRACIAS! fue quien reviso todas mis colectas y herbarios realizados en la etapa de campo, validando con mucha generosidad el trabajo realizado. Nos conocimos en FCIEN-UBA y nos encontramos en Uruguay, por todo el material bibliográfico, libros y cuaderno de campo con registros de ocurrencias para ambas especies, increíble grandeza, lo cual se convirtió en un estímulo fundamental para concretar lo realizado.

Alicia Burghardt quien desde mi llegada a FCIEN-UBA en Bs. As. me orientó, apoyo y entrego bibliografía de referencia para la región y las especies estudiadas ¡Gracias!

Ricardo Praderi quien desde mis comienzos intentando conocer a los algarrobos me brindo información sobre ubicación y contactos para llegar hasta los lugares de nuestra campaña. A sus hijos y familiares, que me recibieron en los establecimientos donde trabajan, a todos ¡muchas gracias!

A todos los curadores de las colecciones científicas (herbarios) nacionales e internacionales que realizan un trabajo increíble de mantenimiento y hacen disponible la información en plataformas web ¡muchas gracias!

A los productores del litoral oeste del Río Uruguay, quienes me abrieron las porteras de sus campos para estudiar (algarrobos y ñandubay) a los *Prosopis* L. de Uruguay, Diego Praderi, Guillermo Praderi, Javier Praderi (contacto Ricardo Praderi). A Lider Guigou (contacto Felipe Bruno), Sebastian Lichero, Rafael Garcia Volpe, Pablo Capurro, Juan P. Morixe, Lucas Gremminger, Roosvelt Mai y Patricia Mai, y Gonzalo García. A los de Bella Unión: Juan Miguel Silva y Rosas, Valentina Silva y Rosas, Arturo Larrea, Elisa Perroni, Antolin Peralta y Fernando Lapitz, Alaidos dos Santos, Ney Teedy, y especialmente a Jaime Guerisioli (increíble la paleta de cordero ahumada que compartimos). A Rafael Caravia Volpe, Rodolfo Beasly e Iván Grella (Forestal Oriental). Muchos recomendados y contactados por Juan Pablo Nebel a quien también quiero agradecer especialmente por la confianza, por tantas horas compartidas de charlas e intercambios sobre los algarrobos y la vida del Bosque parque. A la familia Galarraga, especialmente a Juan Ignacio Galarraga de Tacuarembó y en Canelones a las familias de Ramón Marchisio y Sr. Cachartore.

A los compañeros de INIA Tacuarembó, a la división forestal a todos, especialmente a María Puppo, Pablo Nuñez, Marcelo Alfonso y Santiago García por las horas de campo compartidas, a Diego Torres por el intento de extracción del ADN de algunos *Prosopis*.

Al CURE a todos los funcionarios por estar siempre presentes, pendientes y al tanto de la finalización de la tesis. Al grupo de trabajo PDU: M. Rivas, E. Castiglioni (por la revisión en la redacción del manuscrito, gracias Bebe!), J. López Mazz, J. Marqués, J. Vitancurt, N. Arbulo, J. Aldabe (un apoyo constante durante y antes), M. Dabezies, C. Gioanotti y L. del Puerto (una edición especial de mapas fitogeográficos a todo color), a todos muchas gracias sin su apoyo hubiese sido más complicado.

Al aporte bibliográfico realizado por Eduardo Marchesi, Primavera Izaguirre, Rosario Behyaut, Felipe Lezama, Pablo Fresia, Juan Manuel Piñeiro y Joaquín Aldabe, muchas gracias por tener presente mi objeto de estudio y contribuir con material de referencia.

A la Unidad de informática y redes del CURE sede Rocha, en el nombre de sus funcionarios Pablo García, Javier González, Federico Ubal y Víctor Alem, siempre atentos, dispuestos a colaborar durante todo el proceso final de la redacción del trabajo. Un lujo contar con el respaldo de ustedes solucionando los diferentes problemas informáticos que pudimos sortear.

Matias Arim y Andrés Canavero, sus aportes fueron y son fundamentales para concretar el trabajo y planificar el futuro, por mucho más y por tanto, ¡Gracias enormes!

A mis amigos del alma (ustedes saben quiénes somos) los que siempre están, sin saber se hacen sentir y dan mucha fuerza, saben que pueden contar conmigo y sé que puedo contar con ustedes.

Mi familia es un pilar fundamental en mi vida, en los trabajos de tesis, estando lejos estaban siempre cerca Albita, Clelio, Javier, Joaquin, Susana, a mis primos todos los Fagúndez y Pachón, un gracias enorme por tanta energía brindada. A los vecinos palomenses Andrés Cuello, Nacho Uriarte y Shirley Rodríguez por su agradable compañía y apoyo constante, Gracias vecinos! A Felipe Furtado quien le dedico su tiempo y aporte a la edición de la versión escrita del trabajo, ¡grande Felipe!. Quien realizo el maqueteo final y la edición gráfica del trabajo fue Richard Villamayor de Universo Informático a quien recomendamos plenamente.

A mi compañera de viaje y de vida Luciana, por su comprensión, cariño y sensibilidad, increíble lo vivido y lo que vendrá, por regalarme la posibilidad de generar una nueva vida, vamos por mucho más juntos, somos mucho más que dos!

Muy especialmente al conjunto de los algarrobos/mezquites (Bosque parque chaqueño) por inspirarme, y lograr cautivarme, siendo parte fundamental del trabajo. A su enorme cultura asociada, su música y gran fuente de biodiversidad. A todos los que llegaron hasta el manuscrito serán siempre bienvenidos los comentarios y datos para seguir compartiendo el conocimiento de los "*Prosopis*", el grupo de los árboles por antonomasia. Muchas gracias y al decir de Eduardo Galeano (interpretación de hebreo antiguo) ABRACADABRA, deja salir tu fuego hasta el final.

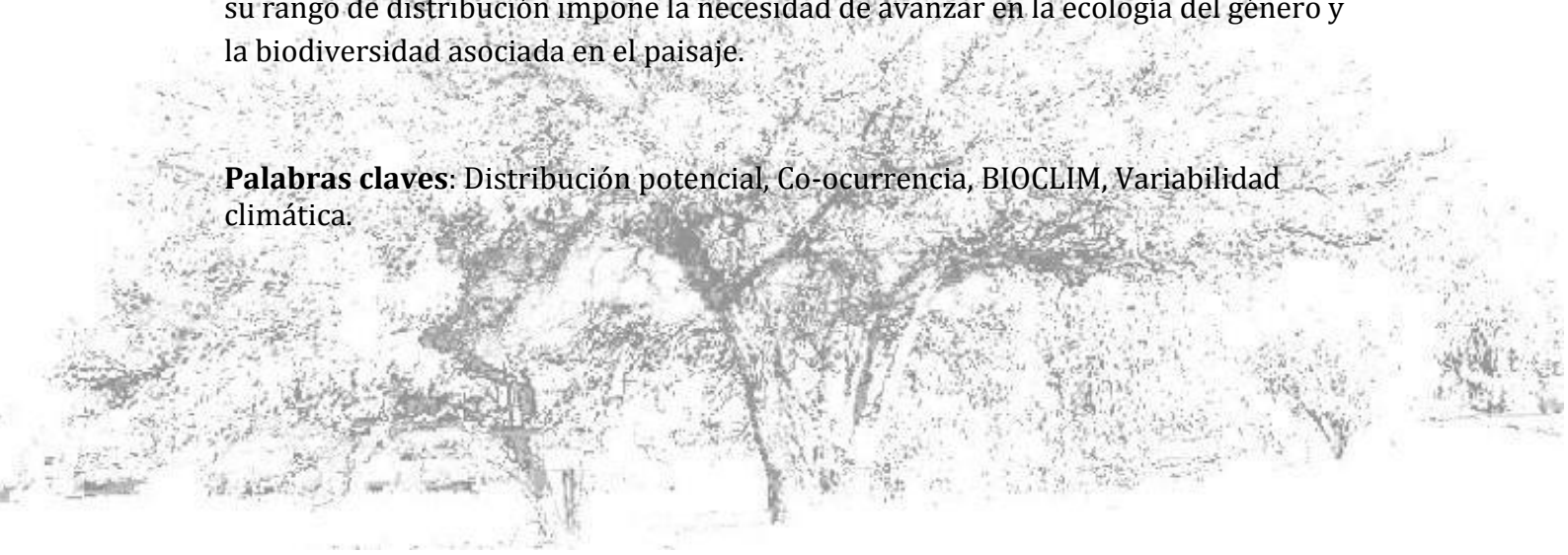
CONTENIDO

PATRONES DE DISTRIBUCIÓN EN EL GÉNERO <i>PROSOPIS</i> L. (LEGUMINOSAE): LOS ALGARROBOS DE URUGUAY	2
AGRADECIMIENTOS	1
RESUMEN	4
INTRODUCCIÓN	5
<i>PROSOPIS</i> L. los algarrobos y mezquites americanos	5
La distribución de las especies: perspectivas biogeográfica y ecológica	10
El sistema de estudio: <i>Prosopis affinis</i> y <i>Prosopis nigra</i> en Uruguay	11
Pregunta General	13
Preguntas específicas	13
HIPOTESIS DE TRABAJO	13
OBJETIVO GENERAL	14
OBJETIVOS ESPECIFICOS.....	14
MATERIALES Y METODOS	15
Área de estudio en un contexto biogeográfico	15
Uruguay: vínculos florísticos, climáticos y las especies estudiadas	17
Base de datos con registros de ocurrencia en <i>P. affinis</i> y <i>P. nigra</i>	22
Patrones de Co-ocurrencia	24
Modelación de nicho	25
Evaluación de zonas de riesgo a invasiones y vulnerabilidad a las variaciones climáticas	28
RESULTADOS	29
Ocurrencia <i>Prosopis affinis</i> y <i>Prosopis nigra</i> en América del Sur	29
Co-ocurrencia espacial.....	31
Modelación de nicho	38
Evaluación de zonas de riesgo de invasión	40
Vulnerabilidad a las variaciones climáticas	42
DISCUSIÓN	45
Ocurrencia <i>P. affinis</i> y <i>P. nigra</i> en América del Sur	45
Co-ocurrencia espacial.....	49
Modelación de nicho	50
Evaluación de zonas de riesgo de invasión	51
Vulnerabilidad a las variaciones climáticas	54
SÍNTESIS	55
PERSPECTIVAS	56
Anexo 1: Clave y descripción de las especies del género <i>Prosopis</i> L. en Uruguay.....	58
LITERATURA CITADA	65

RESUMEN

Los algarrobos o mezquites son especies consideradas importantes recursos fitogenéticos de formas de vida arbórea o arbustiva, distribuidas en las zonas áridas, semiáridas y subtropicales de diferentes regiones continentales. Pertenecen a la familia Leguminosae, sub familia Mimosoideae, y al primitivo género *Prosopis* L. Se consideran alrededor de 4 M. a. el comienzo de la diversificación del género. El género incluye alrededor de 45 especies, tres especies de Asia (suroeste), una de África y 42 de América; 9 en el grupo norteamericano (México-Texano) y 33 en el sudamericano (Argentino-Paraguayo-Chileno). En Argentina se ubica uno de los centros de polimorfismo, con 28 especies y 19 variedades, 11 de las cuales son endémicas. Las especies de *Prosopis* son conocidas en todo el mundo por su notable importancia económica y la multitud de usos. En Uruguay se conocen dos especies, *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra*, asociadas a la provincia biogeográfica chaqueña. El estudio se enfocó en la descripción y análisis de los rangos de distribución de ambas especies, sus determinantes y sus potenciales cambios futuros por establecimiento en nuevos territorios y/o variaciones climáticas. Con este foco se generó una base de datos sobre los registros de ocurrencia en todo el rango de distribución conocido para ambas especies, a partir de bibliografía, herbarios y salidas de campo. Se estimaron nuevos rangos de distribución ampliándose significativamente los biomas en que ambas especies de *Prosopis* están presentes. Mediante el contraste con modelos nulos se detectó una agregación espacial de las especies en América del Sur, fenómeno probablemente asociado a respuestas comunes frente a grandes filtros ambientales. No obstante, dentro de las zonas de ocurrencia las especies estarían significativamente segregadas, patrón congruente con procesos de competencia o respuesta diferencial a condiciones ambientales más finas. Se realizaron modelos de nicho en base al programa BIOCLIM utilizando 19 variables bioclimáticas, con predicciones de adecuación ambiental coherentes a los registros de ocurrencia registrados a campo. Estos modelos de nicho permitieron identificar áreas del planeta con alta capacidad ambiental para el establecimiento de las especies. Asimismo, la respuesta en la reducción y cambio espacial en la adecuación ambiental en escenarios moderados de variaciones climáticas, sugiere que la especie y el ecosistema asociado podrían ser altamente vulnerables a estos procesos. El papel socio-ecológico y cultural reconocido para los algarrobos en todo su rango de distribución impone la necesidad de avanzar en la ecología del género y la biodiversidad asociada en el paisaje.

Palabras claves: Distribución potencial, Co-ocurrencia, BIOCLIM, Variabilidad climática.



INTRODUCCIÓN

***PROSOPIS* L. los algarrobos y mezquites americanos**

Los algarrobos (América del Sur: AS) o mezquites (América del Norte: AN) son especies vegetales consideradas importantes recursos fitogenéticos con forma de vida arbórea o arbustiva, distribuidas en las zonas áridas, semiáridas y subtropicales de diferentes regiones continentales. Pertenecen a la familia Leguminosae, subfamilia Mimosoideae (Lewis *et al.*, 2005; LPGW, 2013) y al primitivo género *Prosopis*, el cual fue propuesto por Linneo² en su *Systema Naturae*, ed. 12 2: 282, 293. 1767. ³ Se basó Linneo para describir el género en una única especie *P. spicigera* L., procedente de Persia (Irán) y oeste de la India oriental en 1767 (Burkart, 1940). Actualmente es sinónimo de *P. cineraria* (L.) Druce, que constituye la especie tipo del género (Burkart, 1940, 1976). Los orígenes del nombre «Prosopis» varían, pero todos son de la antigua Grecia (Pasiiecznik *et al.*, 2001). El origen de *Prosopis* dado por Perry (1998) fue 'hacia la abundancia', de la palabra griega 'pros', que significa 'hacia', y 'Opis', esposa de Saturno, la diosa griega de la abundancia y la agricultura (Pasiiecznik *et al.*, 2001; Palacios & Brizuela, 2005a).

El género *Prosopis* L. incluye alrededor de 45 especies, tres especies en el suroeste de Asia, una en África y ~ 42 en América, ~ 9 en el grupo norteamericano (México-Texano) ~ 33 en el sudamericano (Argentino-Paraguayo-Chileno) (Burkart, 1976; Hunziker *et al.*, 1986; Burghardt & Palacios, 1997; Palacios *et al.*, 2000). Actualmente el centro de mayor diversidad se ubica en Argentina ~ 28 especies (~19 variedades), ~ 11 son endémicas (Burkart, 1976; Hunziker *et al.*, 1986; Vilela & Palacios, 1998; Burghardt *et al.*, 2004; Palacios & Brizuela, 2005a). La historia de la nomenclatura y sinonimia en *Prosopis* L. es una de las dificultades en el abordaje de su sistemática⁴, además de las contradicciones y taxonomía cambiantes que conducen a una gran confusión en la definición de las especies (Pasiiecznik *et al.*, 2001). Las discrepancias relativas a los límites genéricos de *Prosopis* y el

² (Linné, *Mantissa* 1: 10, 68, 1767).

³ <http://www.tropicos.org/NamePublicationDetail.aspx?nameid=40016475&langid=66>

⁴ Eldredge (1992) <<Los sistemáticos informan a los demás biólogos, y a la humanidad en general, cuales son los elementos que constituyen el mundo viviente actual. O sea, qué especies existen, como se relacionan y en qué parte del mundo viven. Así por ejemplo, podemos saber que una especie (subespecie, o el nivel que quiera referirse) se extinguió, solo si antes nosotros conocimos su existencia>>

movimiento de las especies de género a género eran comunes (Burkart, 1940). Niveles de rango genérico y especies alteradas, como las diferencias en caracteres vegetativos, recibieron diferentes grados de importancia en la propuesta de Linneo y marcan los inicios de la taxonomía vegetal con Burkart (1940, 1976).

La monografía publicada por Burkart (1976) es considerada la propuesta más sólida para el tratamiento sistemático del género *Prosopis*, siendo escasos los trabajos publicados sobre su taxonomía y distribución (Palacios et al., 2000). Los aportes al conocimiento del género realizados por Hunziker (1986), Rzedowski (1988), Burghardt & Palacios (1997), Palacios (2000, 2006), Pasiecznik (2001), Palacios & Brizuela (2005a), Bessega *et al.* (2006), Burghardt (2004, 2007) y Catalano (2008) representan las principales revisiones del género en América. Bentham caracterizó y subdividió al género en cuatro secciones *Adenopsis* DC., *Anonychium* BENTH., *Algarobia* DC. y *Strombocarpa* BENTH. (Burkart, 1940). Luego Burkart (1976) lo dividió en cinco secciones sobre la base de características morfológicas, tales como presencia de granos de polen simples, los pétalos en su mayoría libres, la condición de diez estambres y en particular mediante la diversificación vegetativa de las espinas (Figura 1): ***Prosopis*** (Asia), ***Anonychium*** (Africa) y las tres secciones americanas, ***Algarobia***, ***Monilicarpa*** y ***Strombocarpa***.

La sección ***Strombocarpa*** incluye dos series (*Strombocarpace* y *Cavenicarpace*), con especies generalmente llamadas 'screwbeans' o 'tornillos', debido a la forma de sus frutos, comúnmente enrollados en espirales densos. Los miembros de esta sección son arbustos o árboles con espinas estipulares, distribuidos en el sur-oeste de Estados Unidos, México y América del Sur (Burkart, 1976; Hunziker *et al.*, 1986). La sección monotípica, ***Monilicarpa***, está representada por *Prosopis argentina*, un arbusto endémico con una característica distintiva, la presencia de espinas caulinares, axilares y frecuentemente apicales. Se limita a Argentina occidental (provincias biogeográficas del Monte y Chaqueña) donde habita en suelos arenosos (Burkart, 1976; Hunziker *et al.*, 1986; Burghardt & Palacios, 1997; Meglioli *et al.*, 2012). La sección ***Algarobia*** tiene el mayor número de especies con ~ 31 taxones, incluyendo árboles espinosos o rara vez desarmados, arbustos o subarbustos con espinas caulinares axilares. Sus representantes se distribuyen en partes más cálidas y secas de



América. Esta sección, según Burkart (1976), está dividida, a su vez, en las seis series siguientes: *Sericanthae*, *Ruscifoliae*, *Humiles*, *Denudantes*, *Pallidae*⁵ y *Chilenses*⁶.

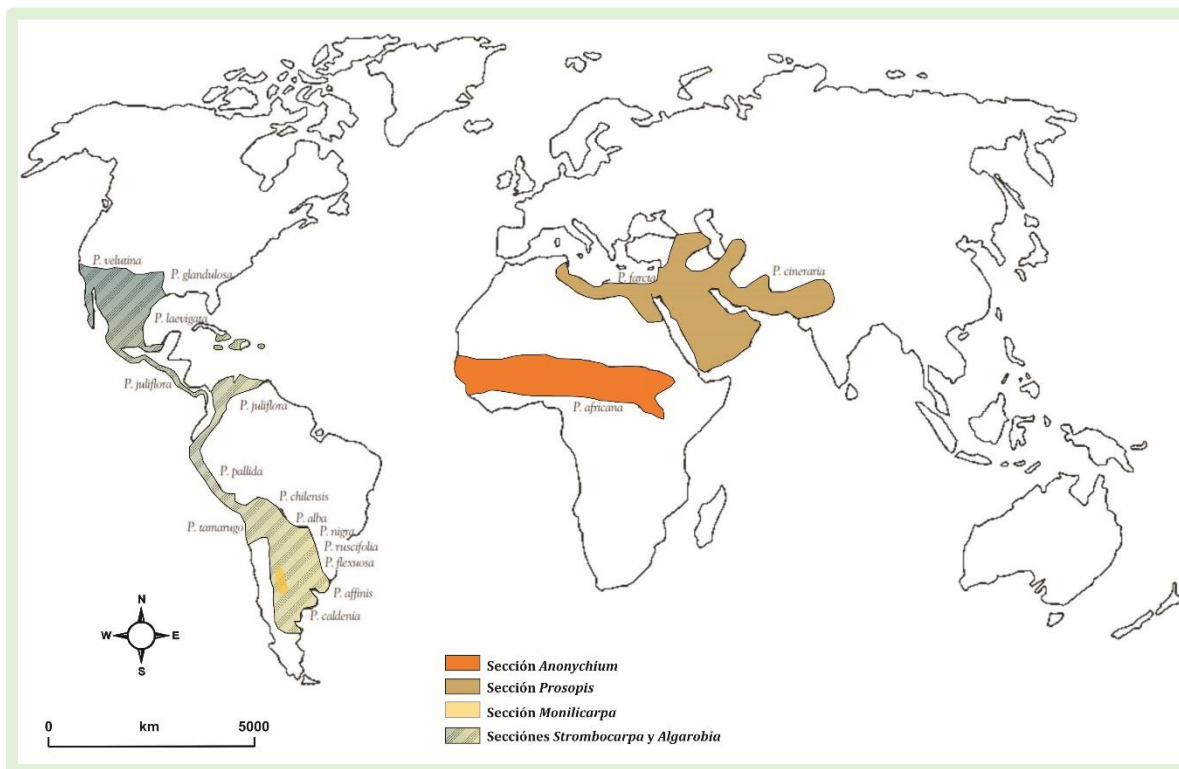


Figura 1. Distribución global del género *Prosopis* L. representando las cinco secciones y sus rangos de ocurrencia según Burkart (1976). Tomado y modificado de Pasiiecznik (2001).

Estudios basados en filogenias moleculares sugieren que la diversificación de *Prosopis* L. es reciente estimándose en 4 millones de años (M. a) y coincidente con la extensión de las zonas áridas en América (Catalano *et al.*, 2008). Estos análisis también sugieren un relacionamiento bajo entre las especies del Viejo Mundo y las sudamericanas (Catalano *et al.*, 2008).

Palacios & Bravo (1981) reportan que especies de la Secc. Algarobia, Serie *Ruscifoliae*, (*P. ruscifolia*, *P. fiebrigii*, *P. hassleri* y *P. vinalillo*) y Serie *Chilenses* (*P. alba* y *P. nigra*) (Burkart, 1976) que viven simpátricamente, presentan afinidad morfológica y cromosómica. Aparentemente existiría un centro de variabilidad de la Secc. Algarobia en la región chaqueña argentina (Burkart, 1976). En ciertas áreas se presenta en forma natural, hibridación interespecífica (Burkart, 1976; Hunziker *et al.*, 1986), no existiendo

⁵ Incluye a *P. affinis*

⁶ Incluye a *P. nigra*

evidencias experimentales de aislamiento gamético (Palacios & Bravo, 1981). Naranjo et al. (1984). Estos autores han encontrado que algunos individuos observados en la naturaleza serían híbridos entre *P. affinis* y *P. nigra* (series: *Pallidae* y *Chilenses*), y entre *P. alba* y *P. nigra* (serie *Chilenses*), sobre la base de evidencia química cromatográfica, y estarían ocupando una posición intermedia en la mayoría de los caracteres morfológicos, aunque algunos ejemplares supuestamente híbridos estarían dentro de la gama de variación morfológica (Hunziker *et al.*, 1986; Palacios & Brizuela, 2005a) de una u otra de las especies.

En el género prevalece la protoginia, la autoincompatibilidad (se favorece la polinización cruzada) y la polinización es realizada principalmente por abejas/avispa, lo cual sugiere la fragilidad en las barreras de aislamiento (Burkart, 1940; Palacios & Bravo, 1981; Burghardt *et al.*, 2004). Comparando especies de AN, entre ellas se observa mayor variación electroforética que entre las especies de AS (Burghardt & Palacios, 1998)

Las especies arbóreas del género *Prosopis* L. (Leguminosae) son conocidas en todo el mundo por su notable importancia económica y la multitud de usos de las que han sido objeto (Burkart, 1940; Rolfo, 1967; Burkart, 1976, 1987; Lima, 1999; Antezana *et al.*, 2000; Galera, 2000; Palacios *et al.*, 2000; Pasiecznik *et al.*, 2001; Demaio *et al.*, 2002; Lopez *et al.*, 2002; Izaguirre & Beyhaut, 2003; Lewis *et al.*, 2005; Palacios, 2006; Shackleton *et al.*, 2014). El creciente interés por estas especies radica en la variedad de usos y bienes que proporcionan, los cuales van desde la producción de frutos, con propiedades nutricionales importantes (e. g. harina) para el consumo humano y animal (González Galán *et al.*, 2008) hasta su madera de excelente calidad física para construcción, pisos, muebles, postes, etc. (Burkart, 1976; Pasiecznik *et al.*, 2001). La alta propiedad calórica de su madera la hace óptima para combustible, la corteza y hojas se usan como medicina para curar diferentes afecciones y algunas especies excretan una goma con similares características a la goma arábiga (Frías-Hernández *et al.*, 2000; Galera, 2000; Demaio *et al.*, 2002).

Hay importante evidencia sobre los usos indígenas de las especies de *Prosopis* en sus respectivos rangos nativos (Lima, 1999; Demaio *et al.*, 2002; Palacios, 2006; Alves & Marchiori, 2011). La mayor parte de la literatura histórica se refiere al uso generalizado de los bosques de *Prosopis* en las zonas secas de América (Burkart, 1976; Pasiecznik *et al.*, 2001). En las Américas, los registros de uso humano provienen de evidencias arqueológicas (Llano *et al.*, 2012; McRostie, 2014). Se registran restos arqueobotánicos del género *Prosopis* a partir de 10.000 AC, que se continúan hasta 1500 de la actualidad (Palacios &

Brizuela, 2005b). Es referido en crónicas de los primeros soldados europeos, exploradores y sacerdotes, y las historias grabadas de las poblaciones nativas (Pasiecznik *et al.*, 2001). Estas evidencias sustentan que *Prosopis* era uno de los árboles más extendidos y bien utilizados en las zonas secas en las Américas (Rzedowski, 1988; McRostie, 2014).

La gran importancia económica rural y de funcionamiento ecosistémico del género en zonas áridas y semiáridas del mundo, y su relación con el hombre desde épocas precolombinas en América, sustentan el valor que presentan las especies de *Prosopis* (Fagg & Stewart, 1994; Villagra, 2000). El bien documentado amplio rango de tolerancia de muchas de estas especies a condiciones climáticas y edáficas limitantes, con la capacidad de tolerar sequía y condiciones edáficas adversas, como la salinidad y alcalinidad, adaptación a la herbivoría, es una de las principales razones de su posición dominante en la vegetación leñosa de zonas áridas y semiáridas de América (Fagg & Stewart, 1994; Villagra & Roig-Juñent, 1997; Villagra, 2000). En otras regiones del mundo, estas características les han conferido el rótulo de invasora, motivando en el sur de Estados Unidos, Brasil y Sudáfrica campañas de control y erradicación de algunas especies (Zimmermann, 1991; Lima, 1999; Pasiecznik *et al.*, 2001; Mwangi & Swallow, 2005; Shackleton *et al.*, 2014; Shackleton *et al.*, 2015a; Shackleton *et al.*, 2015b)

Los bosques naturales de *Prosopis* han sido y están siendo explotados con pocas o nulas estrategias de manejo. La explotación irracional, hasta el momento, ha causado la pérdida de muchos árboles de importantes dimensiones y la extinción de extensos bosques de *Prosopis* (Hunziker *et al.*, 1986). “La tala indiscriminada y destrucción de bosques de Algarrobo, como ocurre en las regiones fitogeográficas del Chaco, del Monte y del Espinal Argentino, entre otras, son parte de esta devastación. Es un vivo y triste ejemplo no sólo del deterioro ambiental, sino de un aumento de marginalidad y pobreza, migración de poblaciones, ataque a los derechos de las comunidades aborígenes con la desaparición de culturas y el avance del desierto, este último tema ubicado en segundo lugar de importancia dentro de los Aspectos Ambientales Globales en los programas de Desarrollo Sustentable tanto nacionales como internacionales” (Palacios & Brizuela, 2005b). En la Argentina, el vinal (*Prosopis ruscifolia*), un árbol nativo con gran potencial colonizador de pastizales sobrepastoreados y chacras abandonadas fue declarado plaga nacional mediante el Decreto N° 85.584 del 1 de marzo de 1941. Sin embargo, el Decreto 746/07 del 20 de junio de 2007, derogó dicha norma dado que, un grupo de investigadores demostró que su madera es útil

para producir muebles, postes y leña y con prácticas de manejo adecuadas, podría ser un recurso útil para la industria forestal.

La distribución de las especies: perspectivas biogeográfica y ecológica

La biogeografía puede jugar un rol fundamental en la protección de las plantas del mundo, debido a que la preservación es prácticamente imposible sin la conservación de la diversidad de sus componentes (Takhtajan, 1986). El centro del estudio de la biogeografía, es identificar los patrones espaciales y temporales de la distribución de los seres vivos en el planeta. Es así como la identificación y caracterización de “áreas de distribución” (Morrone, 2009) son insumos fundamentales para el desarrollo del conocimiento biogeográfico (Lomolino *et al.*, 2006a).

Los primeros abordajes a los patrones de distribución espacial desde perspectivas ecológicas se enfocaron en la descripción de mapas de distribución para diversas especies (Morrone & Crisci, 1995). En esencia, se realizó un abordaje “cartográfico” reportando los límites de distribución de los organismos, llevándolos a un mapa y analizando sus potenciales determinantes (MacArthur, 1972). De acuerdo a la aproximación tradicional, los mapas de distribución se construían en base a la opinión de expertos o trazando un polígono en torno a las ocurrencias extremas de la especie (Brown, 1995). La formalización de enfoques “macroecológicos” (Brown & Maurer, 1989) orientó la atención de la comunidad científica hacia los mecanismos que generan esos patrones de distribución, motivando una rica diversidad de hipótesis biogeográficas (Gaston & Blackburn, 2000). Los modelos de distribución de especies son una de las más importantes herramientas desarrolladas en este contexto (Beaumont *et al.*, 2005). Estos modelos surgen como necesidad de resolver preguntas que vinculan el ambiente y sus características con la ocurrencia y abundancia de las especies en amplias regiones geográficas (Tognelli *et al.*, 2009).

El rango de distribución de una especie debe estar determinado por su tolerancia ambiental, pero también por las limitaciones de dispersión, las interacciones bióticas o la capacidad de mantener poblaciones por inmigración en localidades ambientalmente desfavorables (Lobo & Verdú, 2009). Según el área de estudio, los mecanismos que estén operando para determinar la presencia de las especies pueden variar (Leibold *et al.*, 2004). En este sentido, se pueden encontrar localidades despobladas en condiciones ambientales favorables (Pulliam, 2000). Modelos recientes han dado cuenta de la conexión existente entre la presencia de una especie y las condiciones ambientales para realizar predicciones

sobre la probabilidad de ocurrencia de una especie más allá de los registros puntuales disponibles (Hortal, 2004; Phillips et al., 2006; Lobo & Verdú, 2009). La predicción de las distribuciones actuales o futuras de las especies, principalmente se ha llevado a cabo utilizando modelos bioclimáticos que asumen que el clima restringe en última instancia la distribución de especies (Beaumont et al., 2005).

El sistema de estudio: *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra* en Uruguay

En nuestro país, siendo recursos fitogenéticos de distribución restringida y de amplia utilidad, son pocos los trabajos que han merecido la atención, destacándose los aportes de Rolfo (1967,1978), Chebataroff (1980), Izaguirre & Beyhaut (2003). Por su parte, los sectores oficiales y de investigación no le han dedicado esfuerzo a su conocimiento, lo cual se refleja en las escasas publicaciones sobre el género en Uruguay. En contraposición, en Argentina, Brasil, Chile, México, USA, India, Sudáfrica, Australia es donde se concentra la mayor parte de los trabajos donde se reportan aspectos biogeográficos, taxonómicos, ecológicos, servicios ecosistémicos y productivos, entre otros.

En Uruguay el género *Prosopis* se encuentra representado por dos especies: *Prosopis affinis* Sprengel “Ñandubay” y *Prosopis nigra* (Grisebach) Hieronymus “algarrobo”. Las especies de *Prosopis*, los “algarrobos”, presentes en Uruguay forman parte de lo que Grela (2004) define como “flora occidental”, cuya área principal se ubica en la región de transición Paranaense-Chaqueña y son considerados componentes típicamente chaqueños (Grela, 2004). En un contexto fitogeográfico Cabrera (1971) y Cabrera & Willink (1973) proponen que la provincia del Espinal se divide en tres distritos sobre la base de las características florísticas y relación de las especies dominantes. Desde una visión biogeográfica, al territorio uruguayo se lo incluye en la Provincia Pampeana donde dominan los pastizales, y estepas de gramíneas (Chebataroff, 1960; Cabrera, 1971; Morrone, 2001). Las formaciones boscosas en Uruguay están estrechamente relacionadas a factores edáficos, topográficos y climáticos (Chebataroff, 1942, 1960; Alonso Paz & Bassagoda, 2002). El área de distribución del género en el Uruguay abarca una franja de unos pocos kilómetros hacia el oeste que se extiende a lo largo del litoral este del río Uruguay, desde el río Cuareim en el departamento de Artigas, hasta el río San Juan en el Depto. de Colonia (Rolfo, 1967; Grela, 2004). Se lo denomina en la región por su fisonomía, estructura y distribución de las especies como “sabanas” o “bosque parque” (término vernáculo en Uruguay). Cabe destacar

que siempre las especies del género *Prosopis* en Uruguay fueron estudiadas y representada su distribución de forma integrada, como una única entidad.

Las poblaciones naturales de *Prosopis affinis*, o “algarrobales” en la terminología vernácula, se desarrollan sobre un tapiz vegetal dominado por especies herbáceas. *P. affinis* es la especie de *Prosopis* que presentaría mayor rango y superficie de distribución en Uruguay (Fagúndez obs. pers.). Si bien los tipos de suelos varían a lo largo del rango de distribución, se desconoce la asociación de estos cambios en la presencia de las especies, pues no existen mapas de distribución actualizados. No obstante, la ocurrencia de *P. affinis* podría asociarse a suelos pedregosos, pastizales bien evolucionados, no erosionados y hasta en bosques ribereños (Izaguirre & Beyhaut, 2003).

Las poblaciones de *P. nigra* “el algarrobo”, constituyen un elemento central de un importante ecosistema del Uruguay, asociado a una flora xerófila. Se caracteriza por la presencia de especies acompañantes arbóreas como *Aspidosperma quebracho-blanco* Schldl, *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart y la palma caranday *Trithrinax campestris* (Burmeist.) Drude & Griseb., entre otras (Chebataroff, 1980). Se los encuentra muy asociados a parches de suelo correspondientes al orden halomórfico (Durán, 1985), conocidos como blanqueales, aunque tampoco se han realizado estimaciones de su distribución y asociaciones a tipos de suelo. Según (Brazeiro *et al.*, 2008), en la zona de litoral oeste de Uruguay se ha registrado, hasta el año 2007, la mayor pérdida de hábitat naturales, debido a la expansión del cultivo de soja y secundariamente a la forestación. Cabe destacar que la zona del litoral oeste se corresponde con la distribución de las especies de *Prosopis* en Uruguay (Rolfo, 1967), presuponiendo un problema de conservación para ambas especies. El proceso recientemente iniciado de implementación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) en Uruguay, ha contemplado la definición de una lista de especies prioritarias para la conservación, entre las cuales *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra* constituyen objetivos específicos (Soutullo *et al.*, 2010). Aunque recientemente, Marchesi *et al.* (2013) consideran eliminar de la categoría de especies prioritarias para la conservación a las especies de *Prosopis* en Uruguay.

Según lo considerado y expuesto sobre las especies del género *Prosopis* L. con ocurrencia en Uruguay, se plantean las siguientes preguntas, hipótesis, objetivos generales y específicos.

Pregunta General

¿Cuáles son y qué determina los patrones de distribución de las especies *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra* a escala regional (Sudamérica) y local (Uruguay)?

Preguntas específicas

¿Cuál es el rango de distribución observado y estimado para ambas especies?

¿Qué relación cumplen las condiciones ambientales en esas distribuciones?

¿Son congruentes las variables que determinan la ocurrencia de las especies *P. affinis* y *P. nigra*?

¿Cuál es el grado de co-ocurrencia entre ambas especies?

¿Cuáles son las áreas de mayor adecuación ambiental a escala regional y global para las especies estudiadas?

¿Cómo varían las áreas de adecuación ambiental de *P. affinis* y *P. nigra* en diferentes escenarios de variaciones climáticas?

HIPOTESIS DE TRABAJO

El desempeño de un organismo en un ambiente está determinado por su combinación de rasgos, determinantes de su interacción con el ambiente y otros organismos. La historia evolutiva compartida por especies emparentadas se asocia con similitud en sus rasgos funcionales. El rango de distribución de las especies está determinado por procesos de filtros ambientales bióticos y abióticos, así como, por la llegada efectiva de individuos a ambientes favorables. A escalas relativamente grandes los filtros ambientales actúan de forma similar entre especies emparentadas aumentando su co-ocurrencia espacial, pero a escalas menores su similitud ecológica compromete la coexistencia.

OBJETIVO GENERAL

Describir el rango de distribución actual y potencial a escala regional (Sudamérica) y local (Uruguay) de las especies *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra*, y su asociación con las condiciones ambientales.

OBJETIVOS ESPECIFICOS

- 1) Generar una base datos sobre ocurrencias de *P. affinis* y *P. nigra* que cubra de forma relativamente homogénea sus rangos potenciales de distribución, sistematizando la información disponible desde distintas fuentes.
- 2) Contrastar los rangos de distribución observados con los mencionados por la literatura disponible.
- 3) Analizar los patrones de co-ocurrencia espacial de ambas especies a distintas escalas y con modelos nulos que den cuenta del filtrado ambiental y potenciales interacciones interespecíficas.
- 4) Para ambas especies realizar una modelación de nicho, con base en variables ambientales, prediciendo los rangos de distribución esperados y la variabilidad en adecuación ambiental para América de sur.
- 5) Analizar a nivel global la adecuación ambiental para las especies de *Prosopis* estudiadas.
- 6) Analizar los cambios esperados en la distribución espacial de la adecuación ambiental en escenarios alternativos de variabilidad climática.



MATERIALES Y METODOS

Área de estudio en un contexto biogeográfico

Se ubica dentro de la **Región Neotropical**: México y América Central, islas del Caribe y América del Sur. Los ecosistemas dominantes son los Bosques de Leguminosas y Sabanas de gramíneas. En el **Dominio Chaqueño** (Provincia Chaqueña, Provincia del Espinal, Provincia de la Prepuna, Provincia del Monte, y Provincia Pampeana, ver figura 2) siguiendo las definiciones propuestas por los autores (Cabrera, 1971; Cabrera & Willink, 1973; Morrone, 2001).

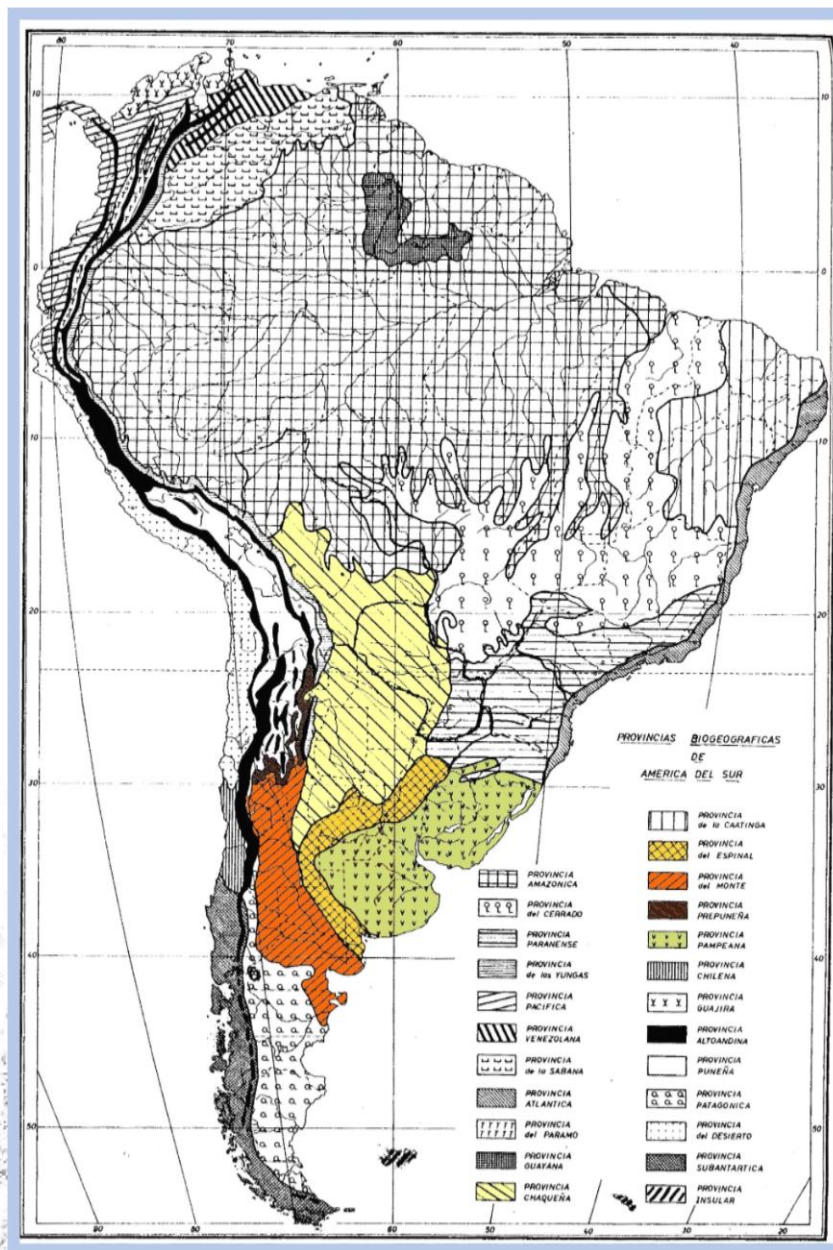


Figura 2. Representación fitogeográfica del Dominio Chaqueño en América del Sur (regiones coloreadas). Modificado y adaptado de Cabrera & Willink (1973).

Provincia Chaqueña comprende el sureste de Bolivia, el noroeste de Paraguay, suroeste Brasil y Nor-Noreste de Argentina, con una superficie estimada de 609.600 km² (Uruguay: 176.215 km², relación 3,5 veces). En Argentina, comprende las provincias de Formosa, Chaco, este de Salta, Jujuy, Tucumán y Catamarca, oeste Corrientes, norte de Córdoba y Santa Fé y alcanzando La Rioja, San Luis y Mendoza. Al oeste limita con la Provincia de las Yungas y del Monte, al este con la Provincia del Espinal y al noreste con la Provincia Paranaense. Se proponen vínculos fitogeográficos con las Provincias del *Espinal*, *Monte*, *Prepuneña* y *Pampeana*. En el noreste de Brasil con la *Caatinga*. Se ha categorizado como en riesgo ambiental crítico, con un clima cálido, temperaturas entre 18° y 33 (°C) y una precipitación anual que alcanza los 850 mm. La vegetación dominante es: bosques caducifolios xerófilos, palmares, sabanas, pajonales, estepas halófilas, cardonales (Cabrera, 1971; Cabrera & Willink, 1973).

Provincia del Espinal se extiende en forma de arco irregular alrededor de la Provincia Pampeana, desde el centro de Argentina, desde la cuenca central del Río Paraná hasta el oeste de Sierras de Córdoba, norte de San Luis, centro de La Pampa y sur de Buenos Aires. Comparte vínculos fitogeográficos con la Provincia del Chaco. Se le adjudica un riesgo ambiental: fuertemente modificada por agricultura. El clima es cálido y húmedo con lluvias estivales en el norte; templado y seco en el oeste y sur. La vegetación es de bosque xerofítico decíduo, palmares, estepas gramíneas y arbustivas. Comunidades bien representadas con especies del género *Prosopis*. Otros géneros presentes son *Acacia*, *Jodina*, *Celtis*, *Schinus*, *Geoffroea*, *Atamisquea*, entre otros (Cabrera, 1971; Cabrera & Willink, 1973). Se la subdivide en tres distritos según el dominio de las siguientes especies arbóreas:

1. *Distrito del Ñandubay* (*Prosopis affinis*; sur de Corrientes, noroeste y centro Entre Ríos y centro Santa fe).
2. *Distrito del Algarrobo* (*Prosopis nigra*; centro Santa fe, Córdoba y San Luis).
3. *Distrito del Caldén* (*Prosopis caldenia*; centro y sur de San Luis, centro de La Pampa, sur de la Provincia de Buenos Aires).

Provincia de la Prepuna se localiza en laderas y quebradas secas de montañas de noroeste argentino, desde Jujuy a La Rioja. Tiene vínculos fitogeográficos con la Provincia del Monte y se considera fuertemente modificada por agricultura, el clima es seco y cálido con una temperatura media de 10,4 (°C), con lluvias estivales (150-200 mm/año). La vegetación está dominada por estepas arbustivas, cardonales y bosques enanos.

Provincia del Monte se desarrolla en el centro-norte de Argentina (Salta a Chubut), en llanuras al este de los Andes, con una superficie de 409,000 km². Tiene vínculos fitogeográficos con la Provincias del Chaco y Espinal. El riesgo ambiental es catalogado como vulnerable. Los problemas de sobrecarga animal y deforestaciones, desde los siglos XIX y XX hasta hoy, han causado erosión en 58 millones de hectáreas en esta región. El clima es templado árido; inviernos fríos y veranos cálidos con 300 mm de precipitación anual. La vegetación es de arbustales abiertos dominados por Zygophyllaceas de los géneros *Larrea* (jarillas), *Bulnesia* (retamos) y *Plectrocarpa* (mancapotrillos). También *Monttea aphylla* (mata sebo), *Bougainvillea spinosa* (monte negro) y *Prosopis* spp. (algarrobo). Otros tipos de vegetación corresponden a arbustales con cactáceas, bosques xerófilos abiertos, y asociaciones psamófilas y halófilas.

Provincia Pampeana se extiende por las llanuras del este de Argentina entre los -31° y -39° de Latitud Sur. En las provincias de Buenos Aires, sur de Entre Ríos, Santa Fe y Córdoba, este La Pampa y este de San Luis. Al norte, oeste y sur limita con la *Provincia del Espinal*, al este y sureste con el Océano Atlántico. Cubre todo el territorio uruguayo y en Brasil la zona de Rio Grande do Sul. Se desarrolla sobre llanuras horizontales o muy poco onduladas, con algunas serranías de poca altura (hasta 1200 m) que emergen como islas. El riesgo ambiental es categorizado como crítico. El clima es templado cálido, con temperaturas de 13 a 17 (°C), lluvias todo el año disminuyendo de norte a sur y de este a oeste (600-1100 mm/año). La vegetación dominante es de pastizales, estepas de gramíneas, estepas psamófilas y halófilas, matorrales, pajonales y juncales.

Uruguay: vínculos florísticos, climáticos y las especies estudiadas

Las primeras propuestas de regionalizaciones fitogeográficas son las realizadas por Chebataroff (1942, 1960) proponiendo la denominación de Provincia Uruguaya a la que subdividió en dos formaciones (Mesopotámica y Rioplatense). La Mesopotamia asociada a planicies del río Paraná y Uruguay, en las zonas de Entre Ríos, sur de Corrientes y Santa Fe. La Rioplatense en las planicies del Río de la Plata y delta del Paraná en Argentina, en Uruguay por el centro continental, excluyendo la zona norte (quebradas del norte) y planicies asociadas a la cuenca de la laguna Merín como integrantes de la “formación Riograndenese” con características subtropicales. Chebataroff (1942) define tres zonas fitogeográficas (Formación Rioplatense, Subformación del Litoral y del Noreste). Luego propone que la flora y vegetación del Uruguay son lo suficientemente diferentes a las

Patrones de distribución en el género *Prosopis* L. (leguminosae): los Algarrobos de Uruguay

“pampas” considerando influencias de otras provincias fitogeográficas (Monte, sierras Pampeanas, Uruguayense, sumando componentes subtropicales a través de los Ríos Paraná y Uruguay) (Chebataroff, 1960), ver Figura 3. Posteriormente, Grela (2004) propone y concluye la existencia de al menos dos vínculos florísticos definidos (flora occidental y flora oriental), y la existencia de elementos del Cerrado asociados a las cornisas de los cerros chatos en Tacuarembó y Rivera. El trabajo resume muy buena información sobre la biogeografía, distribución de las especies arbóreas en Uruguay y propone grupos de especies con distribución restringida y otras de amplia distribución. En base a las especies arbóreas con distribución restringida para Uruguay es que propone la delimitación de áreas de influencia, debido a la existencia de dos dendrofloras principales, que dividen el territorio longitudinal, existiendo zonas núcleo, consideradas por su alta riqueza de especies (Grela, 2004).

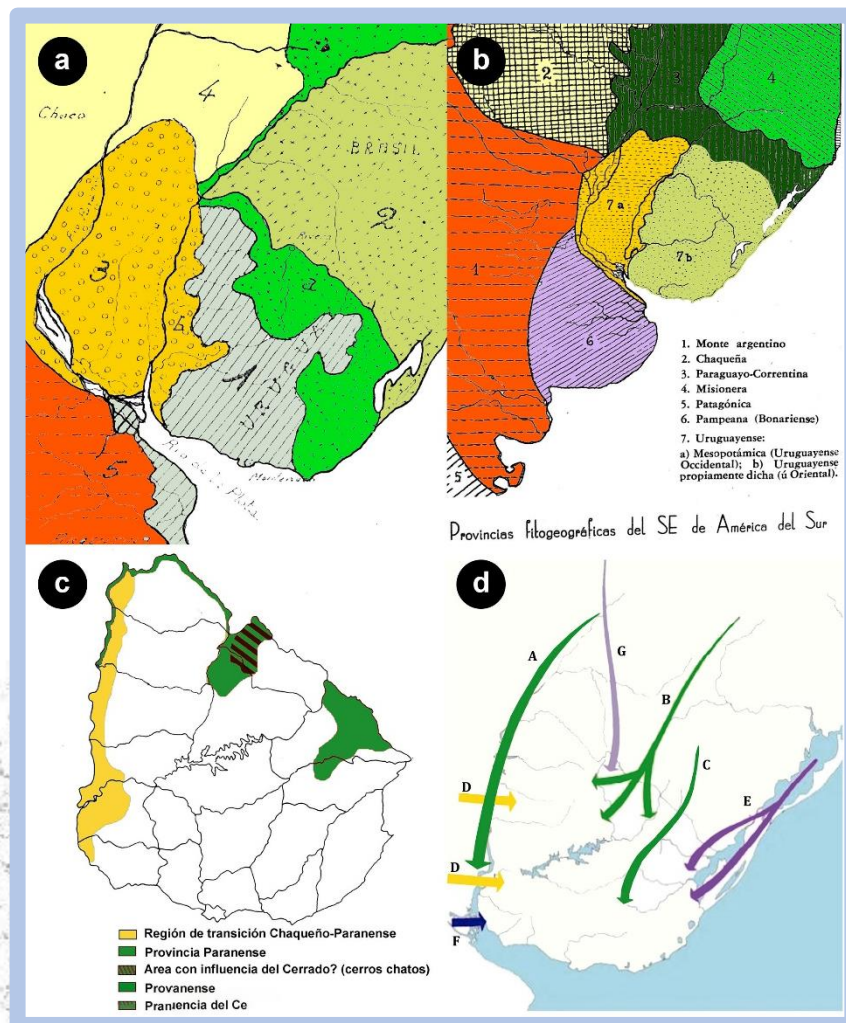


Figura 3. Composición de regionalizaciones según vínculos florísticos con regiones vecinas de nuestro país, propuestas por a y b) Chebataroff (1942 y 1960), c) Grela (2004) y d) Brussa & Grela (2007).

Brussa y Grela (2007) formalizan la propuesta más aceptada para Uruguay y sus relaciones con las floras vecinas en base a los vínculos existentes para la flora leñosa (Paranaense, Chaqueña, Cerrado, del delta Río Paraná y marítima atlántica). Plantean tres vías de entrada para la flora paranaense (Río Uruguay, quebradas del norte y sierras del noreste y este): la flora del Cerrado asociada a los cerros chatos de Tacuarembó y Rivera; la del delta del Río Paraná en islas del Río de la Plata y en Colonia frente a la desembocadura del Paraná y la flora chaqueña, ingresando por las planicies asociadas a la cuenca en del Río Uruguay (Brussa & Grela, 2007). El principal ecosistema asociado a la mencionada flora chaqueña corresponde al *Bosque Parque* dominado por especies del género *Prosopis* L. en Uruguay (algarrobales o ñandubaysales) dependiendo de la especie dominante (Chebataroff, 1980). Se desarrollan a lo largo de planicies próximas al Río Uruguay, también los denominan *Bosques de planicies del oeste* (Alonso Paz & Bassagoda, 2002; Brussa & Grela, 2007). La posición geográfica de Uruguay (Figura 3) favorece a muchas especies leñosas para que encuentren su límite austral de distribución como es el caso de las subtropicales y oriental para las chaqueñas (Brussa & Grela, 2007).

Según la clasificación climática de Köppen, Uruguay se encuentra dentro de la zona Subtropical húmeda con veranos cálidos (Caf), ver Figura 4. Las precipitaciones se presentan irregularmente durante todo el año. La temperatura promedio del mes más cálido es superior a 22 (°C). Existen gradientes en las variables climáticas, con diferencias del orden de 2.5 (°C) en la temperatura media anual del noroeste al sureste, y una diferencia aproximada a los 600 mm en la precipitación de sur a norte.



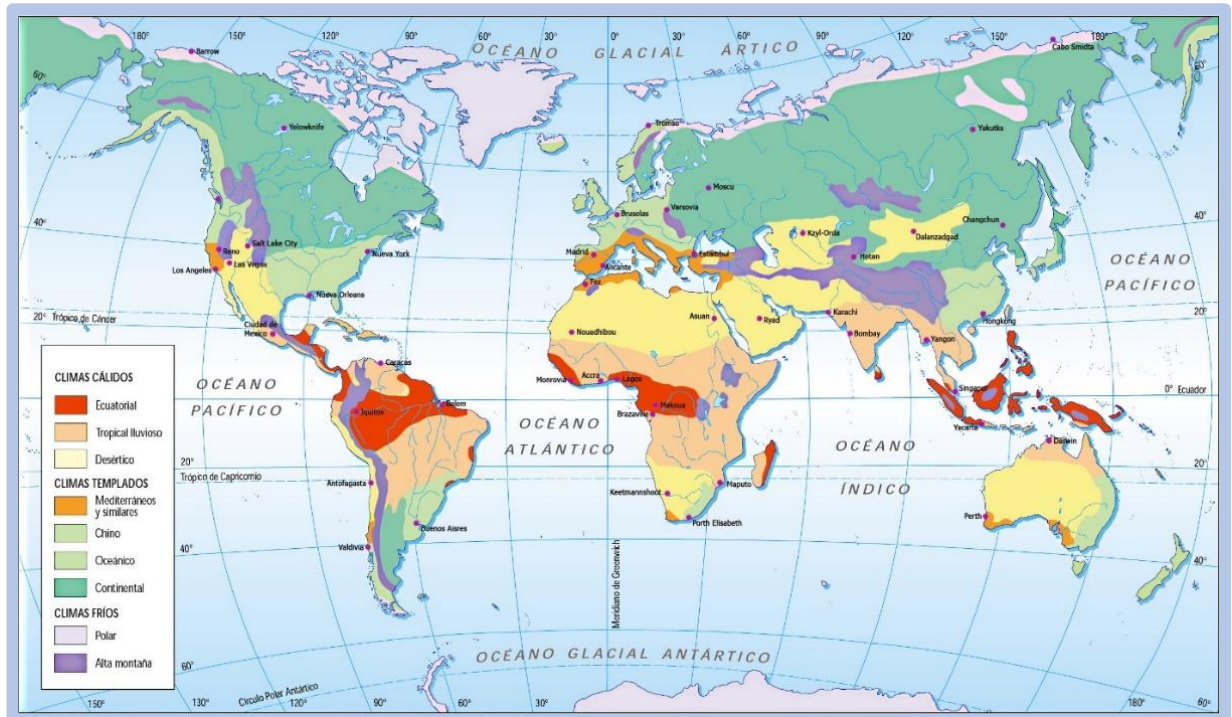


Figura 4. Regiones climáticas mundiales donde se incluye a Uruguay dentro de la región templada, zona subtropical húmeda con veranos cálidos (Caf). Se corresponde según la figura con la clasificación de climas templados (Chino).

1. *Prosopis affinis* Sprengel, en Linnaeus Systema vegetabilium, editio decima sexta 2: 326. 1825. Typus: URUGUAY (1814-1831): «Montevideo, Sellow s.n.» (MO)⁷.

Sinónimo: *Prosopis algarobilla* Griseb. en Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 19: 131–132. 1874. (Dec. 1874)

Sinónimo: *Prosopis nandubey* Lorentz en Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 24: 117. 1879.

En la figura 5 se presenta una imagen central del paisaje donde se observan algunos individuos de *P. affinis* y en los cuadros pequeños los detalles de las hojas, inflorescencia y frutos del ñadubay, encontradas en la zona de Bella unión, Artigas.

⁷ <http://www.tropicos.org/Specimen/2753920?langid=66>



Figura 5. A) Paisaje de Bosque parque con *Prosopis affinis* (ñadubay) en establecimiento El Tigre, Bella Unión, Artigas. **B)** tipo de hoja, **C)** inflorescencia y **D)** Frutos (vainas).

Distribución geográfica: En **Argentina** (Buenos Aires, Chaco, Corrientes, Córdoba, Entre Ríos, Formosa, Santiago del Estero y Santa Fe). Elevación: 0-1000 m. Países vecinos: Brasil, Paraguay y Uruguay (Zuloaga *et al.*, 2008). En **Brasil** (Rio Grande do Sul) (Alves & Marchiori, 2011). En el extremo sur de **Bolivia** (Santa Cruz, Chuquisaca) (Atahuachi *et al.*, 2001). En **Paraguay**⁸ (Boquerón, Presidente Hayes, Concepción, San Pedro, Caaguazú, Central, Paraguari y Ñeembucú). En **Uruguay**⁹ (Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro, Soriano, Colonia, Flores, Canelones y Tacuarembó). **Ver Anexo (1)** Clave y descripciones de las especies del género *Prosopis* L. en Uruguay.

2. *Prosopis nigra* (Grisebach) Hieronymus, en Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina 4: 283. 1882.

Sinónimo: *Prosopis Algarobilla* var. *nigra* Griseb. en Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 24: 118. 1879. Cotypi (s/Burkart): ARGENTINA: Córdoba. «leg. G. Hieronymus 486, I -1876 y 905. 17-X-1877».

⁸ Los registros de ocurrencia utilizados son los reportados por (MO).

⁹ Datos utilizados en (Herbarios: MVFA, MVJB, MVM) y salidas de campo.

La figura 6 presenta un paisaje característico con individuos de *P. nigra*, los detalles de sus hojas, inflorescencia y frutos de un algarrobo de la zona de Bella unión, Artigas.

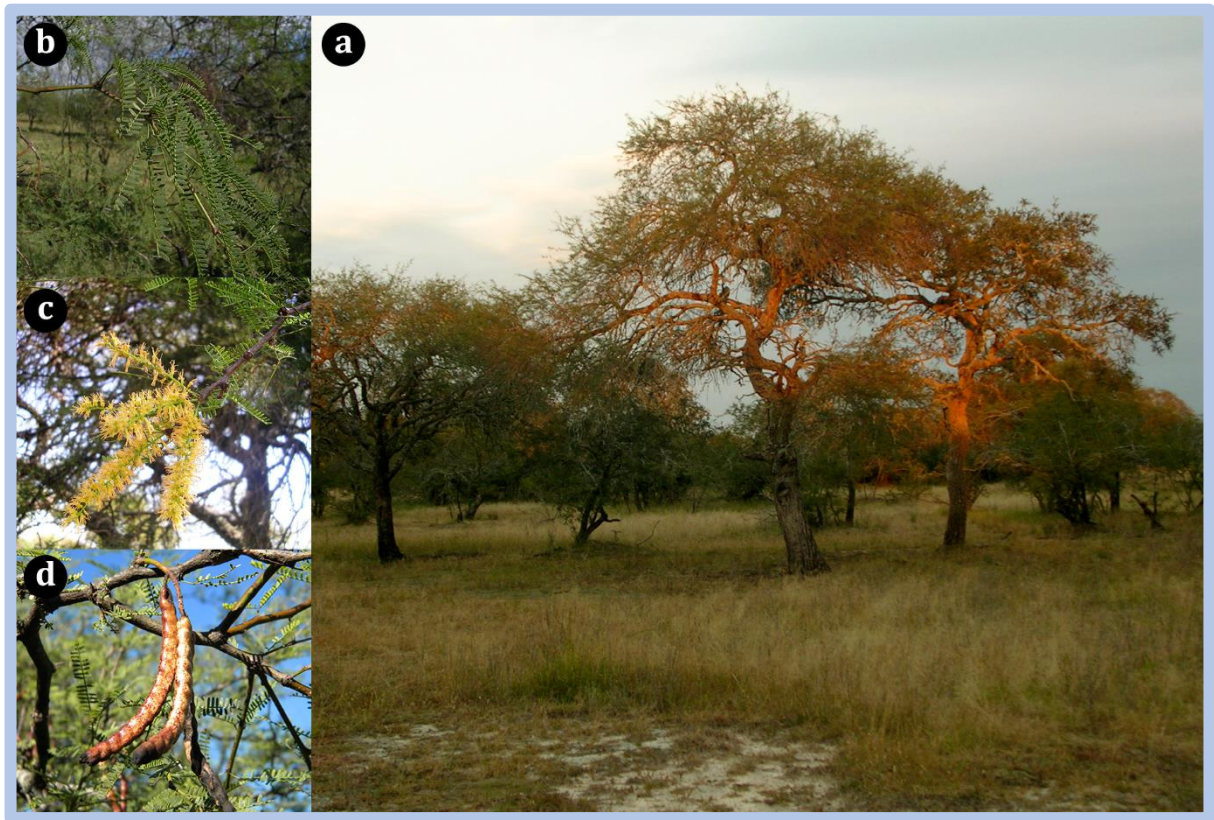


Figura 6. A) Paisaje de Bosque parque con *Prosopis nigra* (algarrobo) en zona de Bella Unión, Artigas. **B)** tipo de hoja, **C)** inflorescencia y **D)** Frutos (vainas).

Distribución geográfica: En **Argentina** (BA, CA, CH, CO, COR, ER, FO, JU, LR, SA, SE, SF, SJ, SL, TU). Elevación: 0-500 m. Países vecinos: Bolivia, Paraguay y Uruguay (Zuloaga *et al.*, 2008). En **Brasil** (Rio grande do Sul, Barra do Quaraí)(Gouvêa Redin *et al.*, 2011). En el extremo sur de **Bolivia** (Santa Cruz, Cochabamba, Chuquisaca, Potosí y Tarija) (Atahuachi *et al.*, 2001). En **Paraguay**¹⁰ (Boquerón, Presidente Hayes, Concepción, Central). En **Uruguay**¹¹ (Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro y Soriano).

Base de datos con registros de ocurrencia en *P. affinis* y *P. nigra*

Se utilizaron diversas fuentes de información para la obtención de los registros de ocurrencia de las especies de *P. affinis* y *P. nigra* (algarrobos). Revisiones de Colecciones Científicas (Herbarios) internacionales e.g. Instituto Darwinion (SI) y nacionales (MVFA,

¹⁰ Los registros de ocurrencia utilizados son los reportados por (MO).

¹¹ Datos utilizados en (Herbarios: MVFA, MVJB, MVM) y salidas de campo.

MVJB, MVM)¹², consultas a la red SpeciesLink¹³ sumados a las revisiones bibliográficas y las salidas de campo en Uruguay aportaron los datos reportados para las especies estudiadas (Tabla 1). Los registros de ocurrencia para las especies de Brasil y Bolivia se realizaron mediante revisión bibliográfica (Atahuachi *et al.*, 2001; Gouvêa Redin *et al.*, 2011) que aportó datos precisos en los rangos reportados para ambas especies (Burkart, 1976; Palacios *et al.*, 2000; Palacios & Brizuela, 2005a). Adicionalmente, fue considerado el Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur (Zuloaga *et al.*, 2008).

Tabla 1. Fuente de datos utilizada para generar base de datos de registros de ocurrencias de *P. affinis* y *P. nigra*, incluyendo: Institución, código de herbario y página Web de las principales colecciones científicas referenciadas.

Institución	Código de Herbarios	WEB
Herbarium Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Buenos Aires, Argentina.	SI	http://www.darwin.edu.ar/
Herbario Bernardo Rosengurt, Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.	MVFA	https://plants.jstor.org/partner/MVFA
Herbario Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri, U.S.A.	MO	http://www.tropicos.org/
Herbario Nacional Forestal Martín Cárdenas, Cochabamba, Bolivia.	BOLV	http://herbaria.plants.ox.ac.uk/bolivia.html
Museo y Jardín Botánico Atilio Lombardo, Montevideo, Uruguay.	MVJB	http://jardinbotanico.montevideo.gub.uy/node/10/coleccion/herbario
Herbario de Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.	ICN	http://inct.florabrasil.net/participantes/herbarios-curadores/
Herbario Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay.	MVM	http://www.mnhn.gub.uy/
Herbario - IPA Dárdano de Andrade Lima, Pernambuco, Brasil.	IPA	http://inct.florabrasil.net/participantes/herbarios-curadores/ipa/
Herbario Instituto Agronômico de Campinas, São Paulo, Brasil.	IAC	http://herbario.iac.sp.gov.br/
Herbario Museu Botânico Municipal, Curitiba-PR, Brasil.	MBM	http://inct.florabrasil.net/participantes/herbarios-curadores/
Herbario do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.	RB	http://www.jbrj.gov.br/
Herbario Instituto de Botânica, São Paulo, Brasil.	SP	http://botanica.sp.gov.br/curadoriadoherbario/
Herbario da Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil.	BHCB	http://depto.icb.ufmg.br/dbot/
Herbario do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.	FLOR	http://herbario.paginas.ufsc.br/
Herbario Gaspar Xuárez, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.	BAA	http://www.agro.uba.ar/catedras/botanica/herbario
Herbario Instituto de Recursos Biológicos (INTA-Castelar) Buenos Aires, Argentina.	BAB	https://plants.jstor.org/partner/BAB
Herbario da Universidade Estadual de Londrina, Paraná, Brasil.	FUEL	http://www.uel.br/laboratorios/herbario/
Herbario Universidad Regional de Blumenau, Santa Catarina, Brasil	FURB	http://www.furb.br/botanica/herbario.htm
Herbario Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina.	BA	http://www.macn.secyt.gov.ar/investigacion/homeinvest.php
Herbario Jardim Botânico Plantarum, São Paulo, Brasil.	HPL	http://www.plantarum.org.br/pesquisa/herbario/
Herbario da Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, Brasil.	HUEFS	http://herbario.uefs.br/
Herbario Fundación Miguel Lillo, Tucuman, Argentina.	LIL	http://lillo.org.ar/?q=taxonomy/term/21
Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.	LPB	http://www.herbariolpb.umsa.bo/
Herbario Museo de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.	LP	http://www.museo.fcnym.unlp.edu.ar/plantas_vasculares_colecciones
Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Tacuarembó, Uruguay.	INIA	http://www.inia.uy/
Ciencia Forestal, Santa María, v.24, n.1, p.23-36, Brasil.	Bibliografía_Br	Autores: Watzlawich, L. F. et al. (2014)
Revista Ciência & Ambiente 42, Botânica no Cone Sul, ed. Pallotti, Santa María, RGS, Brasil.	Bibliografía_Br	Autores: Fabiano da Silva Alves & José Newton Cardoso Marchiori (2011)

Los registros de presencia en Uruguay fueron realizados por el autor de este estudio, en el marco del Proyecto “Identificación y caracterización preliminar de especies forestales exóticas y nativas para la implementación de proyectos MDL en el Uruguay”, (CONVENIO

¹² MVFA: Herbario Bernardo Rosengurt, Facultad de Agronomía, Montevideo; MVJB: Museo y Jardín Botánico Atilio Lombardo, Montevideo. MVM: Herbario Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo.

¹³ <http://www.splink.org.br/>

Patrones de distribución en el género *Prosopis* L. (leguminosae): los algarrobos de Uruguay

INIA-MGAP/UPACC), responsable Ing. Agr. PhD. Zohra Bennadji (INIA Tacuarembó). Los datos fueron registrados en campo con el uso de un GPS. Se reunieron 206 puntos en distintas localidades, de los cuales 161 corresponden a *Prosopis affinis* y 45 a *Prosopis nigra*. Estos puntos se encuentran distribuidos en los departamentos de Artigas (Bella Unión y zonas cercanas), Paysandú, Río Negro, Soriano, Colonia, Canelones y Tacuarembó.

Por último, se incluyeron todos los registros de colectas existentes en las Colecciones Científicas (Herbarios) del país, conteniendo información confiable en las etiquetas y factible de ser georreferenciada. Esto permite generar una actualización y sistematización de los datos sobre presencia de los algarrobos en Uruguay a escala local (Uruguay) y biogeográfica (Bolivia, Paraguay, Argentina, Brasil y Uruguay).

Patrones de Co-ocurrencia

Dos modelos nulos fueron diseñados para analizar la distribución espacial de ambas especies, así como su co-ocurrencia (Gotelli y Graves 1996). El primer modelo nulo se enfoca en la ubicación espacial de las observaciones dentro del rango de distribución de ambas especies. El segundo modelo toma como fijas las ubicaciones espaciales, dando cuenta de la acción de filtros ambientales operando para el género, y se enfoca en la potencial segregación interespecífica en los lugares donde el género ocurre.

En ambos modelos se mantuvo fijo el número de observaciones de ambas especies. La secuencia de pasos en el primer modelo fue la siguiente: i) se generó un rango de grillas con distintos granos, desde nueve celdas en todo el área de estudio hasta 400 celdas, repitiendo los siguientes pasos para cada grilla; ii) se registró la distancia de Bray-Curtis entre especies, para esto se utilizó el número de observaciones de cada especie a lo largo de todas las celdas; iii) se ubicaron las observaciones de ambas especies al azar en el rango de latitud y longitud en que fueron registradas; iv) se estimó la distancia de Bray-Curtis para los datos aleatorizados; v) se repitieron los pasos iii-iv 200 veces para cada grilla reteniendo los percentiles 0,025; 0,5 y 0,975 de las distancias registradas en los datos aleatorizadas; vi) se contrastaron las distancias de Bray-Curtis observadas para cada tamaño de celda con las esperadas según el modelo nulo. El segundo modelo nulo siguió los mismos pasos que el anterior pero mantuvo fijas las ubicaciones de cada registro, aleatorizando la identidad de la especie a la cual pertenecía la observación; manteniendo constante el número de observaciones de cada especie. Con este procedimiento, el segundo modelo nulo considera los puntos de ocurrencia del género como fijos y se enfoca en la

potencial agregación o segregación de las especies dentro del área donde el género es observado.

Modelación de nicho

Existen muchas técnicas y paquetes computacionales para realizar modelos predictivos de distribución en base a datos sobre presencia (Lobo & Hortal, 2003; Phillips *et al.*, 2006). Las herramientas estadísticas que permiten estimar la probabilidad o tendencia de una especie a ocurrir en base a un conjunto de variables ambientales son denominadas técnicas de modelación de nicho (Bahn & McGill, 2007). Estos modelos utilizan las variables ambientales como predictores de la presencia de las especies estudiadas, asignando una probabilidad de aparición en cada unidad espacial. Generando una representación cartográfica confiable para el conjunto del territorio a partir de datos parciales (Lobo & Hortal, 2003). Los modelos predictivos individuales pueden utilizarse fácilmente a partir de los datos de presencia-ausencia, los cuales tienen la dificultad de que se debe discriminar previamente entre los verdaderos ceros (ausencias) y la falta de información (Lobo & Hortal, 2003). Los modelos predictivos de distribución tratan de superar la ausencia de datos y el sesgo en la información que se posee sobre la distribución de la mayoría de los organismos para generar hipótesis de distribución (Lobo & Verdú, 2009). Estas herramientas se encuentran notablemente desarrolladas, brindando estimaciones confiables de la distribución de especies y métodos estadísticos para evaluar la robustez de los modelos generados (Phillips *et al.*, 2006).

La elaboración de una base de datos con registros georreferenciados de ocurrencia de la especie es un paso ineludible para la adjudicación de los datos de presencia (Escalante *et al.*, 2000). El conjunto de los registros de ocurrencia son los datos de distribución, que se incorporan e implementan en sistemas de información geográfica (SIG) eg. DIVA GIS 7.1.6 (Lizartech Inc.). Combinados con ArcMap se generaron mapas y figuras de representaciones potenciales (Nix, 1986; ESRI, 2010). Se utilizaron vectores digitales (shapefiles) para graficar los límites geográficos del continente y sus divisiones políticas (ver <http://www.diva-gis.org/>). Se utilizó el paquete BIOCLIM (sistema de predicción bioclimática actual y futura, que utiliza variables bioclimáticas) para estimar la distribución de probabilidad de la adecuación climática, como la distribución espacial de una especie en un rango climático determinado (Nix, 1986). Estos modelos resumen una serie de variables climáticas dentro del rango conocido de una especie, generando así una 'envoltura bioclimática' (Beaumont *et al.*, 2005). Presenta la ventaja de generalizar las observaciones específicas de la presencia de una especie, y no exige incorporar los puntos de ausencia en

el marco teórico (Hernandez *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2006). Los puntos de presencia sólo son observaciones de la presencia de una especie. Por diversas razones, las ausencias de una especie no suelen ser registradas. En este sentido, la modelación de nicho ha demostrado tener un buen desempeño (Lobo & Hortal, 2003; Phillips *et al.*, 2006). Las variables bioclimáticas resultan de temperaturas mensuales y valores de precipitaciones para utilizarse en modelización de nichos u otros tipos de análisis espacial en SIG (Hortal, 2004).

Se utilizó como fuente de datos ambientales la base de datos climáticos y altitudinales disponible en la página de 'Worldclim' (<http://www.worldclim.org>; Tabla 2). Las variables bioclimáticas utilizadas derivan de los valores mensuales de temperatura y precipitación con el fin de generar variables biológicamente significativas. Se utilizan a menudo en modelos de nicho ecológico (por ejemplo, BIOCLIM, GARP). Las variables bioclimáticas representan tendencias anuales (por ejemplo, la temperatura media anual, precipitación anual) estacionalidad (por ejemplo, el rango anual de temperatura y precipitación) y el extremo o la limitación de los factores ambientales (por ejemplo, la temperatura del mes más frío y el más cálido, y la precipitación del mes más húmedo y cuartos secos). Un cuarto es un período de tres meses (cuarta parte del año) (Hijmans *et al.*, 2005). Con la información incorporada en los sistemas de información geográfica, se generó un documento de cuadrículas con un grado de resolución espacial de 30 arco-segundos (~1 Km².) Las grillas se pueden generar a partir de modelos numéricos o datos de observación, con la grilla de altitud, tipo de suelo, topografía, etc. Lo que permitirá la ubicación del registro existente "ocurrencia" para la especie en estudio en un sistema de grilla normalizado. La figura 7 resume el diseño utilizado para la generación de la fuente de datos, mapas y modelos de distribuciones para ambas especies.



Tabla 2. Código y referencia de las variables bioclimáticas de WORLDCLIM (Hijmans et al., 2005) estudiadas.

Código	Variables bioclimáticas de WORLDCLIM
BI01	Temperatura media anual (°C).
BI02	Oscilación diurna de la Temperatura (°C)
BI03	Isotermalidad (°C) (cociente = P2/P7) (* 100)
BI04	Estacionalidad de la Temperatura (desviación estándar *100)
BI05	Temperatura máxima del mes más cálido (°C).
BI06	Temperatura mínima del mes más frío (°C).
BI07	Oscilación anual de la temperatura (°C) (cociente = P5/P6).
BI08	Temperatura media en la estación más húmeda (°C).
BI09	Temperatura media del cuarto más seco (°C).
BI010	Temperatura media de la estación más cálida (°C).
BI011	Temperatura media del cuarto más frío (°C).
BI012	Precipitación anual (mm).
BI013	Precipitación del mes más húmedo (mm).
BI014	Precipitación del mes más seco (mm).
BI015	Estacionalidad de la precipitación (Coeficiente de variación).
BI016	Precipitación del trimestre más húmedo (mm).
BI017	Precipitation en la estación más seca (mm).
BI018	Precipitación del trimestre más cálido (mm).
BI019	Precipitación del trimestre más frío (mm).

Se utilizó la información digital existente a escala regional en América del Sur para identificar los tipos de suelo asociados a los puntos de ocurrencia según la clasificación propuesta por FAO (1974)¹⁴.

¹⁴ <http://www.fao.org/soils-portal/levantamiento-de-suelos/clasificacion-de-suelos/leyenda-de-la-fao/es/>

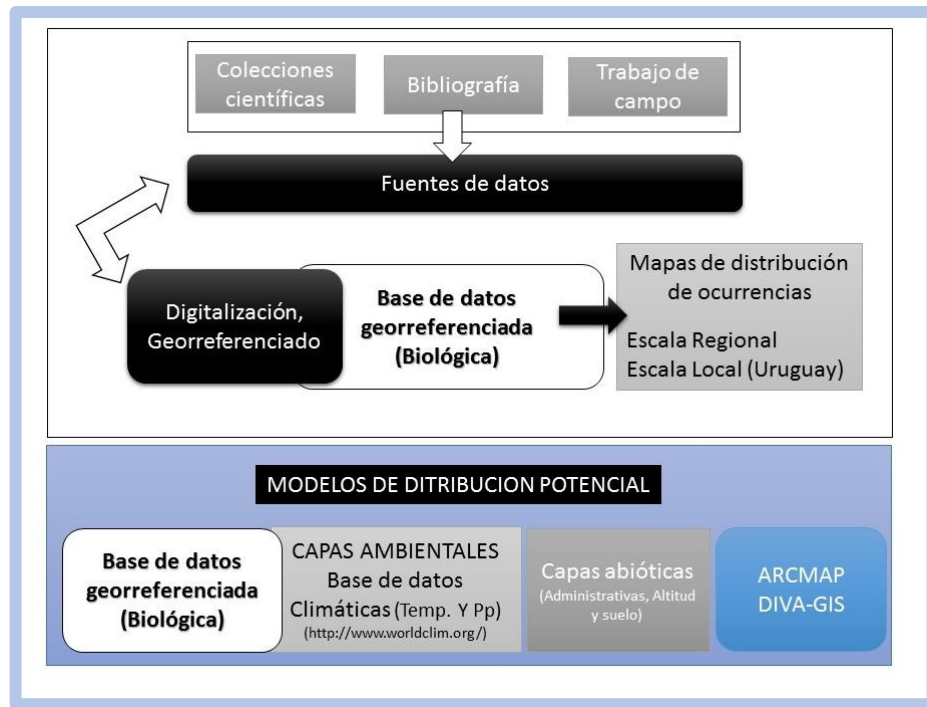


Figura 7. Esquema de diseño y metodología utilizada para generar los mapas y modelos de adecuación potencial.

Evaluación de zonas de riesgo a invasiones y vulnerabilidad a las variaciones climáticas

Los modelos de nicho obtenidos en el punto anterior fueron utilizados para dos predicciones adicionales. En primer lugar se utilizaron las capas bioclimáticas actuales en rangos globales (para todo el mundo) pudiendo estimar la adecuación ambiental en todo el planeta para las especies de *Prosopis* aquí estudiadas. Estos abordajes permiten identificar zonas más propensas al establecimiento de especies en otras latitudes y nuevos ambientes, lo cual constituye una herramienta de predicción de riesgo de invasión en determinando lugar o condiciones ambientales. En segundo lugar se realizaron tres predicciones futuras sobre datos bioclimáticos a rangos regionales, variando los escenarios alternativos de variaciones climáticas en un grado de Temperatura (°C) y variaciones en Precipitaciones de 50, 75 y 10.



RESULTADOS

Ocurrencia *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra* en América del Sur

En la base de datos de registros de ocurrencia para ambas especies, se generaron y sistematizaron en total 320 registros correspondientes a *Prosopis affinis* y 183 para *Prosopis nigra*. En la tabla 3 se presenta el origen de las fuentes de información, instituciones, el código de los herbarios y el total de registros para las especies estudiadas. Los registros de ambas especies aquí presentados incorporan los bordes de distribución y proveen información sobre los patrones de ocurrencia a la interna del rango de distribución.

Tabla 3. Fuente de datos utilizada para generar base de datos de registros de ocurrencias de *P. affinis* y *P. nigra*, incluyendo: Institución, código de herbario, y número de registros por especie estudiada.

Institución	Cód. de Herbarios	Núm de referencias	
		<i>P. affinis</i>	<i>P. nigra</i>
Herbarium Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro, Buenos Aires, Argentina.	SI	51	43
Herbario Bernardo Rosengurt, Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.	MVFA	46	11
Herbario Missouri Botanical Garden, Saint Louis, Missouri. U.S.A.	MO	24	35
Herbario Nacional Forestal Martín Cárdenas, Cochabamba, Bolivia.	BOLV	11	9
Museo y Jardín Botánico Atilio Lombardo, Montevideo, Uruguay.	MVJB	5	2
Herbario de Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.	ICN	3	2
Herbario de Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil.	ICN	3	
Herbario Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo, Uruguay.	MVM	3	
Herbario - IPA Dárdano de Andrade Lima, Pernambuco, Brasil.	IPA	2	1
Herbario Instituto Agronômico de Campinas, São Paulo, Brasil.	IAC	1	1
Herbario Museu Botânico Municipal, Curitiba-PR, Brasil.	MBM	1	1
Herbario do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Río de Janeiro, Brasil.	RB	1	2
Herbario Instituto de Botânica, São Paulo, Brasil.	SP	1	2
Herbario da Universidade Federal de Minas Gerais, Brasil.	BHCB	1	
Herbario do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil.	FLOR	1	
Herbario Gaspar Xuárez, Facultad de Agronomía, Buenos Aires, Argentina.	BAA		1
Herbario Instituto de Recursos Biológicos (INTA-Castelar) Buenos Aires, Argentina.	BAB		1
Herbario da Universidade Estadual de Londrina, Paraná, Brasil.	FUEL		1
Herbario Universidad Regional de Blumenau, Santa Catarina, Brasil	FURB		1
Herbario Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina.	BA		2
Herbario Jardim Botânico Plantarum, São Paulo, Brasil.	HPL		2
Herbario da Universidade Estadual de Feira de Santana, Bahia, Brasil.	HUEFS		2
Herbario Fundación Miguel Lillo, Tucuman, Argentina.	LIL		2
Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.	LPB		3
Herbario Museo de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina.	LP		9
Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, Tacuarembó, Uruguay.	INIA	161	45
Ciencia Forestal, Santa María, v.24, n.1, p.23-36, Brasil.	Bibliografía_Br		5
Revista Ciência & Ambiente 42, Botânica no Cone Sul, ed. Pallotti, Santa María, RGS, Brasil.	Bibliografía_Br	5	
TOTALES		320	183

de América del Sur (Cabrera & Willink 1973). Los registros de las especies (círculos rojos y cuadros negros) se encuentran asociadas a las provincias biogeográficas: Paranaense, de las Yungas, Chaqueña, Espinal, Prepuneña, del Monte y Pampeana.

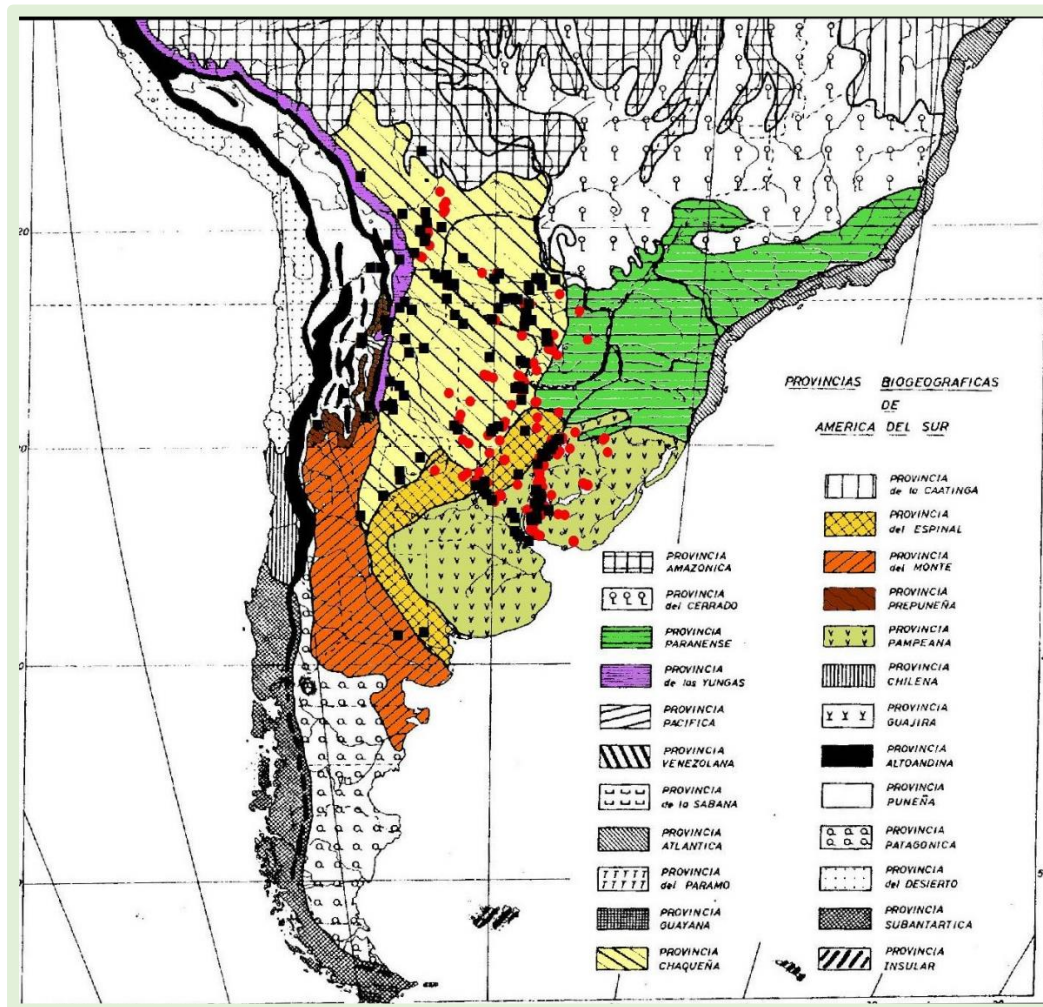


Figura 9. Mapa de provincias biogeográficas de América del Sur (tomado de Cabrera & Willink 1973) donde se incluyen los registros de ocurrencia registradas para *Prosopis affinis* (●) y *Prosopis nigra* (■).

Co-ocurrencia espacial

El primer modelo nulo, basado en la aleatorización de la ubicación de las ocurrencias de ambas especies dentro del rango de distribución del género, indicó que la distribución espacial de ambas especies tiende a estar más agregada de lo esperado por azar. Esto se evidencia en las menores distancias de Bray-Curtis entre las abundancias de ambas especies para los datos observados en relación a la distribución de distancias esperada por azar (Figura 10A). Este resultado indica que a nivel del rango de distribución estaría operando un proceso de filtrado ambiental a nivel de género, determinando la agregación

de ambas especies. Al aplicar el segundo modelo de esta agregación espacial (dejando fija la ubicación espacial de las ocurrencias) se evidencia una fuerte segregación inter-específica (Figura 10B). Este análisis permite identificar la escala espacial a la cual se detecta la acción de estos mecanismos. Mientras que la agregación espacial de ambas especies se vuelve evidente a una escala de 0,082 grados ($0,082 \times 111,325$) corresponde a 9,12Km² la segregación dentro del área de ocurrencia es detectada con celdas de 0,273 grados ($0,273 \times 111,325$) que equivalen a 30,40km². Debe destacarse que ambos patrones son detectados a escalas menores que el umbral mencionado, indicando esto que las segregaciones interespecíficas son evidentes en un rango mayor de escalas de análisis.

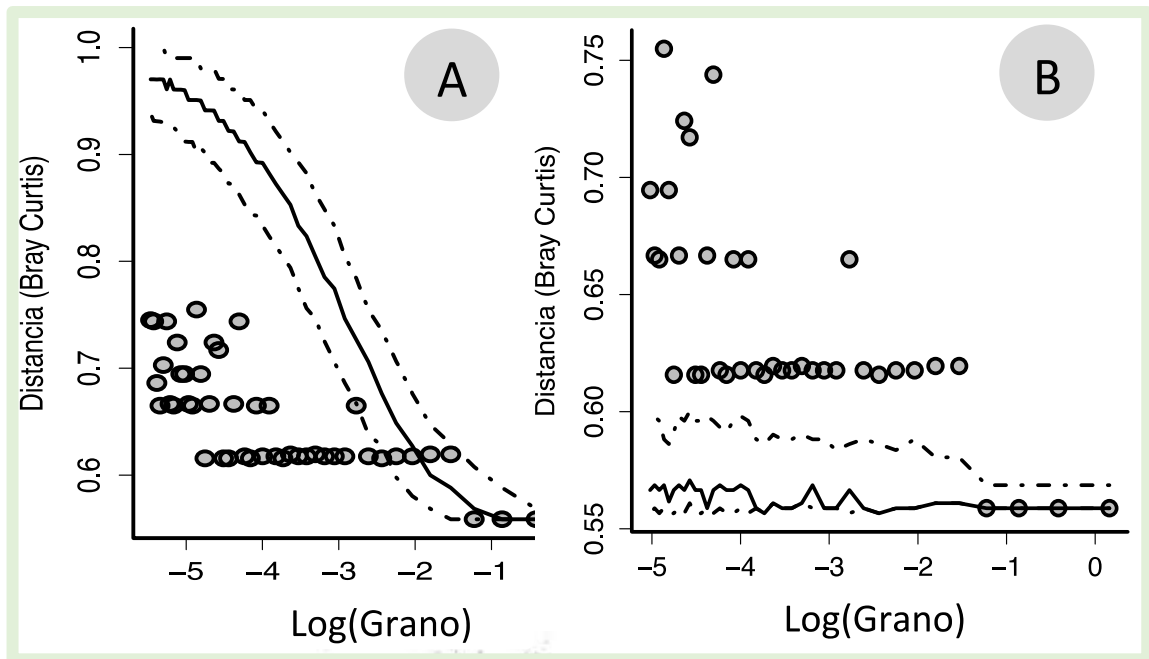


Figura 10. Co-ocurrencia de *P. affinis* y *P. nigra* en función de la escala de observación en relación a dos modelos nulos. A) modelo nulo para toda el área de estudio, donde se detecta una mayor co-ocurrencia de las especies en relación a lo esperado por azar. B) modelo nulo dentro del rango de ocurrencia de ambas especies. Dentro de este rango las distancias son mayores a lo esperado por azar evidenciando una segregación inter-específica.

Sobre la base de los datos de ocurrencias generados se pueden establecer rangos de condiciones ambientales y determinar con exactitud los valores asociados a los registros de ocurrencias. En la tabla 4, se resumen los rangos de las principales variables ambientales estudiadas.

Tabla 4. Rango de las variables ambientales Altitud (metros), Precipitación máxima y mínima (milímetros), Temperatura máxima y mínima (grados Celsius), asociadas a los puntos de ocurrencia de *Prosopis affinis* Spreng. y *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron.

Especies	Escalas	Altitud (m s.m.)		Precipitación (mm)		Temperatura (grados C.)	
		Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.
<i>Prosopis affinis</i>	Regional	838	3	1674	578	31,8	11
<i>Prosopis nigra</i>	Regional	3330	2	1443	133	31,5	3,6

Cuando se comparan los diferentes tipos de suelos (FAO, 1974) donde ocurren ambas especies, se observa que comparten mayormente las mismas categorías de clasificación (Tabla 5).

Tabla 5. Tipos de suelo con ocurrencia de las especies de *Prosopis* a escala regional, según clasificación de la (FAO, 1974).

Tipos de Suelos (FAO, 1974)	
<i>Prosopis affinis</i>	<i>Prosopis nigra</i>
Calcic Cambisols	Calcic Cambisols
Chromic Luvisols	Chromic Luvisols
Dystric Regosols	Dystric Regosols
Eutric Fluvisols	Eutric Fluvisols
Eutric Gleysols	
Eutric Planosols	Eutric Planosols
	Ferric Luvisols
Haplic Kastanozems	Haplic Kastanozems
Haplic Xerosols	Haplic Xerosols
	Haplic Yermosols
	LITHOSOLS
Luvic Kastanozems	Luvic Kastanozems
Luvic Phaeozems	Luvic Phaeozems
	Luvic Yermosols
Mollic Planosols	Mollic Planosols
Mollic Solonetz	Mollic Solonetz
Orthic Acrisols	
Orthic Luvisols	
Pellic Vertisols	Pellic Vertisols
	Plinthic Luvisols

El patrón de distribución de *Prosopis affinis* (Ñandubay) se encuentra comprendido entre los límites - 18° y - 35° Latitud (Sur) y desde los -65° hasta los -54° de Longitud

Patrones de distribución en el género *Prosopis* L. (leguminosae): los Algarrobos de Uruguay

(Oeste) (Figura 11). En Bolivia se presentan los registros correspondientes al límite de distribución Norte para la especie en los departamentos de Santa Cruz, Chuquisaca y Tarija. Mientras que el límite Sur se encuentra en Uruguay, departamento de Canelones. El límite Oeste ocurre en Bolivia (Departamento de Tarija) mientras que el límite Este se encuentra en Brasil (Río Grande de Sul, Rosario do Sul).

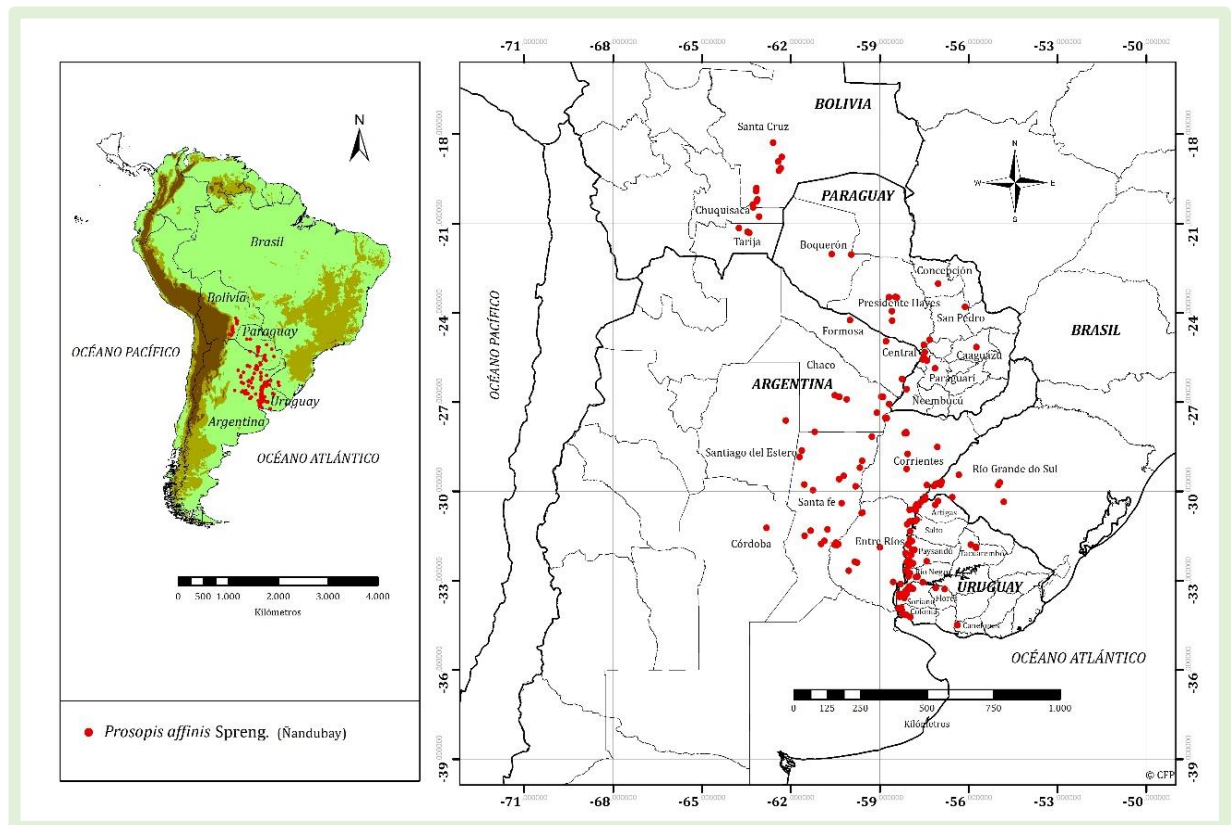


Figura 11. Mapa de registros de ocurrencia de *Prosopis affinis* Spreng. **A)** Vista de Sudamérica referenciando los países donde se presentan los registros para la especie (●) en diferentes altitudes. **B)** Área de distribución y localidades (provincias) con registros en el rango de distribución para la especie *Prosopis affinis* (●) en la región Neotropical.

Las principales variables ambientales asociadas a la especie *P. affinis* se presentan en la tabla 6, referenciadas a los países ordenados alfabéticamente con registros de ocurrencias, según datos de WorldClim (Hijmans et al. 2005).

Tabla 6. Rango de las variables ambientales de *Prosopis affinis*, extraídas de WorldClim (Hijmans et al. 2005) para Altitud (metros), Precipitación máxima y mínima (milímetros), Temperatura máxima y mínima (grados Celsius), según los países donde se encuentra la especie.

Especies	Países	Altitud (m s.m.)		Precipitación (mm)		Temperatura (grados C.)	
		Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.
<i>Prosopis affinis</i>	Argentina	166	7	1436	736	29,6	11
	Bolivia	838	332	839	518	31,6	15,5
	Brasil	156	51	1674	1142	25,9	13,3
	Paraguay	298	58	1647	688	31,8	15,9
	Uruguay	132	3	1362	829	25,6	11,3

En Uruguay *Prosopis affinis* se distribuye de los -30° hasta los -35° de Latitud y desde los -59° hasta los 55,5° de Longitud (Figura 12). Los registros de ocurrencias se encuentran representados en los departamentos de Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro, Soriano, Colonia, Flores, Canelones y Tacuarembó.

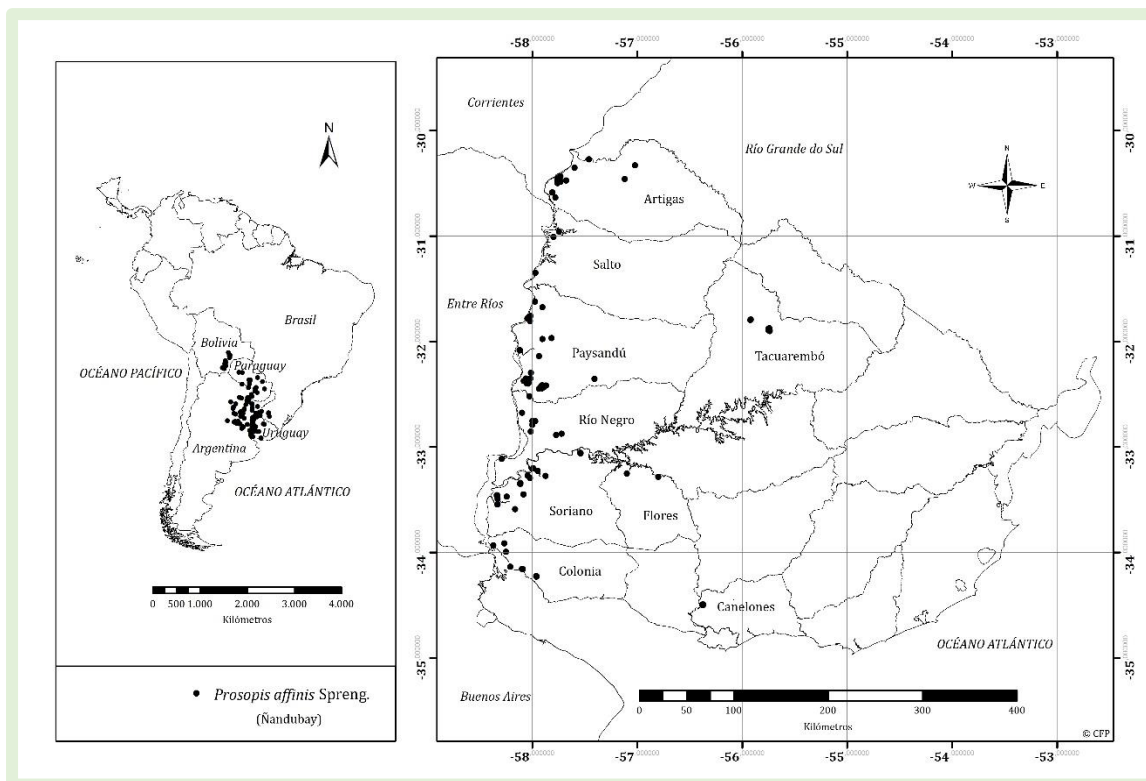


Figura 12. Mapa de registros de ocurrencia de *Prosopis affinis* Spreng. **A)** Vista de Sudamérica referenciando los países donde se presentan los registros para la especie (●). **B)** Área de distribución en Uruguay y departamentos (localidades) con registros en el rango de distribución para la especie *Prosopis affinis* (●).

Se presentan en la tabla 7 los diferentes tipos de suelos (FAO, 1974) para *Prosopis affinis* en Uruguay.

Tabla 7. Tipos de suelo en Uruguay con ocurrencia de las especies de *P. affinis*, según clasificación de la (FAO, 1974).

Tipos de Suelos en Uruguay (FAO, 1974)

Dystric Regosols

Luvic Phaeozems

Mollic Planosols

Orthic Luvisols

Pellic Vertisols

La especie *Prosopis nigra* se ubica en América del Sur, desde los -16° hasta los -39° de Latitud (Sur) y desde los -68° hasta los -57° de Longitud (Oeste) (Figura 13). Se encuentra representada en Bolivia, Paraguay, Argentina, Brasil y Uruguay. El Limite Sur de distribución se encuentra en Argentina (Provincia La Pampa) mientras que el límite Norte se ubica en Bolivia (Departamento de Santa Cruz). El límite Oeste se encuentra en Argentina (Provincia La Rioja) y en Brasil (Río Grande Do Sul, Uruguaiana) el límite Este.

Se presentan en la tabla 8, referenciadas a los países ordenados alfabéticamente con registros de ocurrencias para *P. nigra*, las principales variables ambientales asociadas a la ocurrencia de la especie según datos de WorldClim (Hijmans et al. 2005).

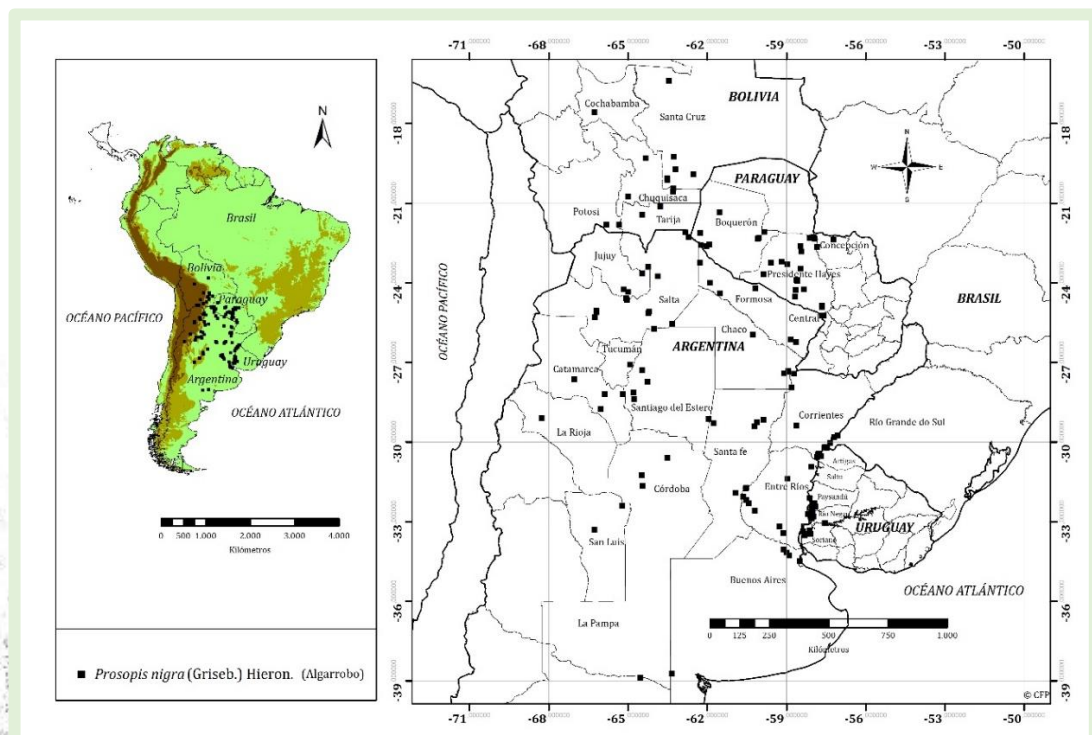


Figura 13. Mapa de registros de ocurrencia de *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron. **A)** Vista de Sudamérica referenciando los países donde se presentan los registros para la especie (■) en diferentes altitudes. **B)** Área de distribución y localidades (provincias) con registros en el rango de distribución para la especie *Prosopis nigra* (■) en la región Neotropical.

Tabla 8. Rango de las variables ambientales de *Prosopis nigra*, extraídas de WorldClim (Hijmans et al. 2005) para Altitud (metros), Precipitación máxima y mínima (milímetros), Temperatura máxima y mínima (grados Celsius), según los países donde se encuentra la especie.

Especies	Escalas	Altitud (m s.m.)		Precipitación (mm)		Temperatura (grados C.)	
		Máx.	Mín.	Máx.	Mín.	Máx.	Mín.
<i>Prosopis nigra</i>	Argentina	2811	3	1319	133	30	3,9
	Bolivia	3330	214	1446	284	30,9	3,6
	Brasil	69	42	1337	1196	25,8	14
	Paraguay	254	64	1388	439	31,5	16,3
	Uruguay	67	2	1340	842	25,4	11,2

En Uruguay la especie *P. nigra* se distribuye desde -30° y -34° de Latitud y desde -58,5° hasta -57,5° Longitud (Figura 14). Se encuentran registros en los departamentos de Artigas, Salto (Rolfo, 1967), Paysandú, Río Negro y Soriano.

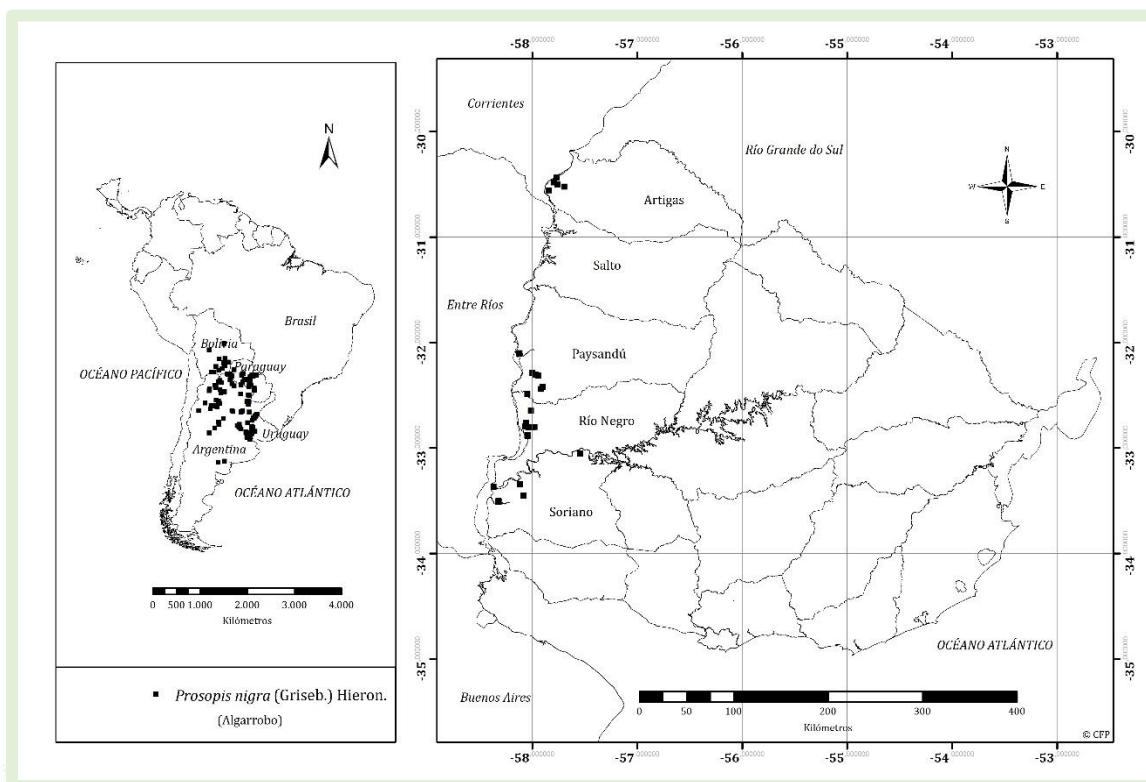


Figura 14. Mapa de registros de ocurrencia de *Prosopis nigra* (Griseb.). **A)** Vista de Sudamérica referenciando los países donde se presentan los registros para la especie (■). **B)** Área de distribución en Uruguay y departamentos (localidades) con registros en el rango de distribución para la especie *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron. (■).

En la tabla 9 se presentan para *Prosopis nigra* en Uruguay los diferentes tipos de suelos (FAO, 1974).

Tabla 9. Tipos de suelo en Uruguay con ocurrencia de las especies de *P. nigra*, según clasificación de la (FAO, 1974).

Tipos de Suelos en Uruguay (FAO, 1974)
Dystric Regosols
Luvic Phaeozems
Pellic Vertisols

Modelación de nicho

La modelación de nicho basada en BIOCLIM presentó un buen desempeño para ambas especies. Se destaca que la adecuación ambiental predicha por estos modelos sugiere que el rango de distribución de ambas especies ha sido adecuadamente representado por los registros de ocurrencia. Específicamente, las zonas de adecuación no se extienden mucho más allá de los registros observados. En las Figuras 15 y 16, se representan las áreas de mayor adecuación climática para *P. affinis* y *P. nigra*, respectivamente. Los diferentes colores representan el gradiente de adecuación climática, donde el color rojo corresponde a la mejor zona “Excelente”. El color naranja corresponde a una zona de condiciones “Muy Altas”, el color Amarillo es una zona de “Alta”, mientras que los colores verdes indican zonas de “Baja” adecuación. Las zonas de adecuación “Excelente” de *P. affinis* se encuentran en Argentina (Corrientes, Entre Ríos y Santa Fé), Brasil (Rio Grande do Sul, Barra do Quaraí) y Uruguay en el extremo norte del Departamento de Artigas (Figura 15). *P. nigra* ha mostrado una adecuación “Excelente” exclusivamente en dos zonas de Argentina (Zona 1: Corrientes, Entre Ríos y Santa Fé y Zona 2: Chaco y Formosa) con una pequeña área en Brasil (Rio grande do Sul, Barra do Quaraí) aunque las zonas de adecuación “Alta” se extienden por Argentina, Uruguay, Brasil, Paraguay y Bolivia (Figura 16). En todos los casos el color blanco representa zonas “No adecuadas” climáticamente para las especies estudiadas.



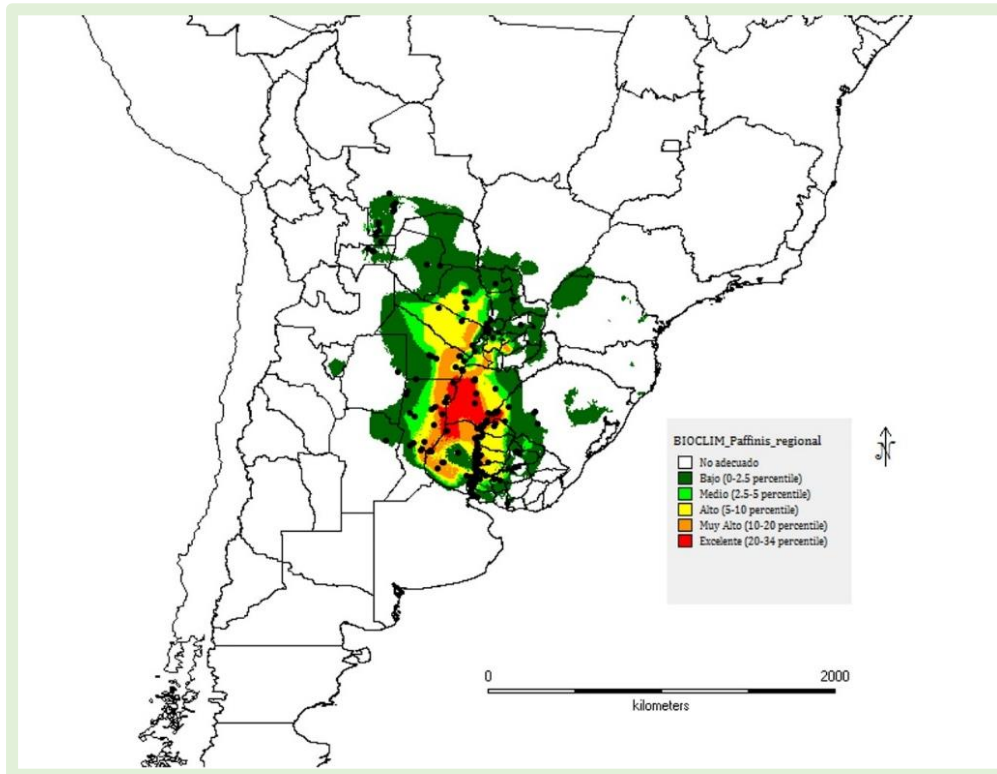


Figura 15. Mapa a escala regional de predicción de adecuación ambiental actual (BIOCLIM) para *Prosopis affinis* (●) utilizando 19 variables bioclimáticas (1950-2000) (Hijmans et al. 2005).

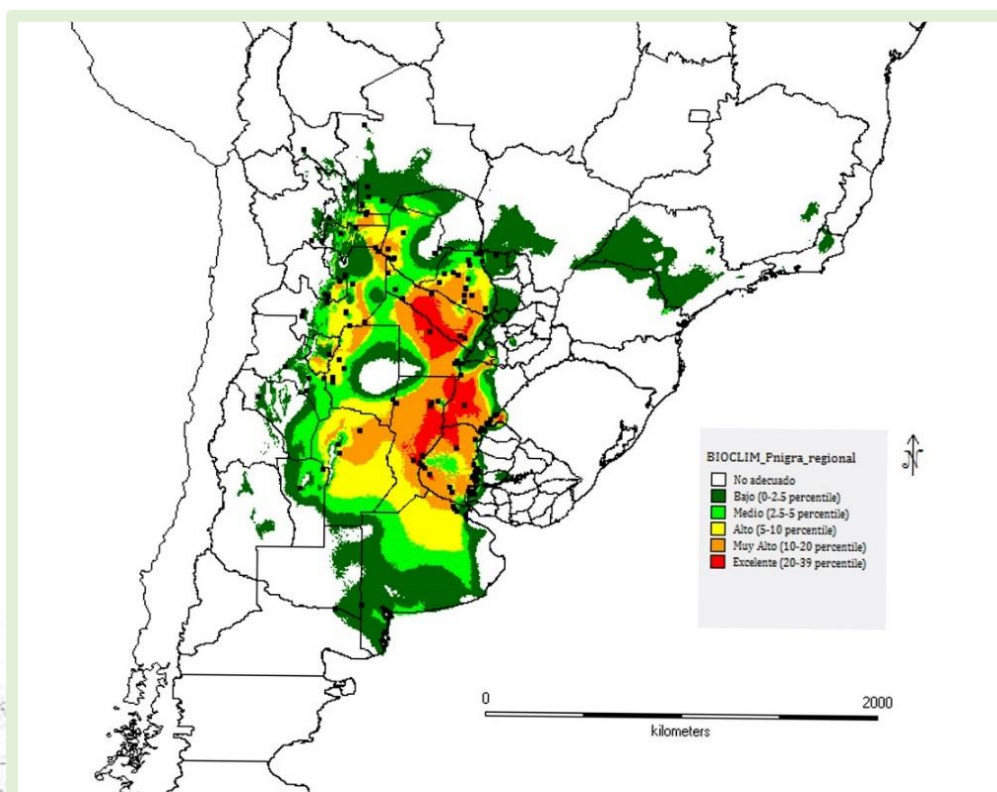


Figura 16. Mapa a escala regional de predicción de adecuación ambiental actual (BIOCLIM) para *Prosopis nigra* (■) utilizando 19 variables bioclimáticas (1950-2000) (Hijmans et al. 2005).

Evaluación de zonas de riesgo de invasión

A nivel mundial son pocas las regiones en donde, en términos ambientales, los riesgos de invasión por *P. affinis* sean particularmente importantes (Figura 17). La mayor parte del mundo fue clasificada como “no adecuada” para la especie con focos bien definidos en América del Norte (México, estado de Tamaulipas, zona ciudad Victoria, Sierra Grande, Santa Clara, también rumbo al golfo de México en las localidades de Piedras Negras, Subida de Palmas, El Nogalito, Ángeles, Los Telones). En el suroeste de África, en el límite de los países de Mozambique y Sudáfrica, zona de Puerto Maputo. También aparecen zonas al Noreste de Australia en el estado de Queensland con condiciones de “media” a “baja” calidad para la especie. En el caso de *P. nigra* si bien las áreas de invasión son coincidentes con las de *P. affinis*, cabe resaltar que la extensión de estas áreas es muy superior y alcanzando grandes zonas donde el riesgo de invasión es alto (i.e. adecuación “Alta” y “Excelente”) (Figura 18). En América del Norte (México, Estados de Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Durango, Zacatecas, San Luis Potosí, Aguas Calientes, Jalisco, Guanajuato, Coahuila de Zaragoza, Nuevo León, Tamaulipas hasta Veracruz). En Estados Unidos en el extremo sur en Florida. En Asia (Yemen en la zona del Golfo de Adén) y en China provincia de Yunnan. En el continente Africano se encuentran zonas (i.e. adecuación “Muy Alta”, “Alta”, “Media” y Baja”) en el extremo Sur en los países de Angola, Zambia, Namibia, Botswana, Zimbabwe, Mozambique, Sudáfrica y Madagascar. En Australia se presentan un gradiente marcado de zonas de “Excelente”, “Muy Alta”, “Alta” hasta “Baja” adecuación climática, en el extremo Noreste en los estados de Quennsland y Nueva Gales del Sur.



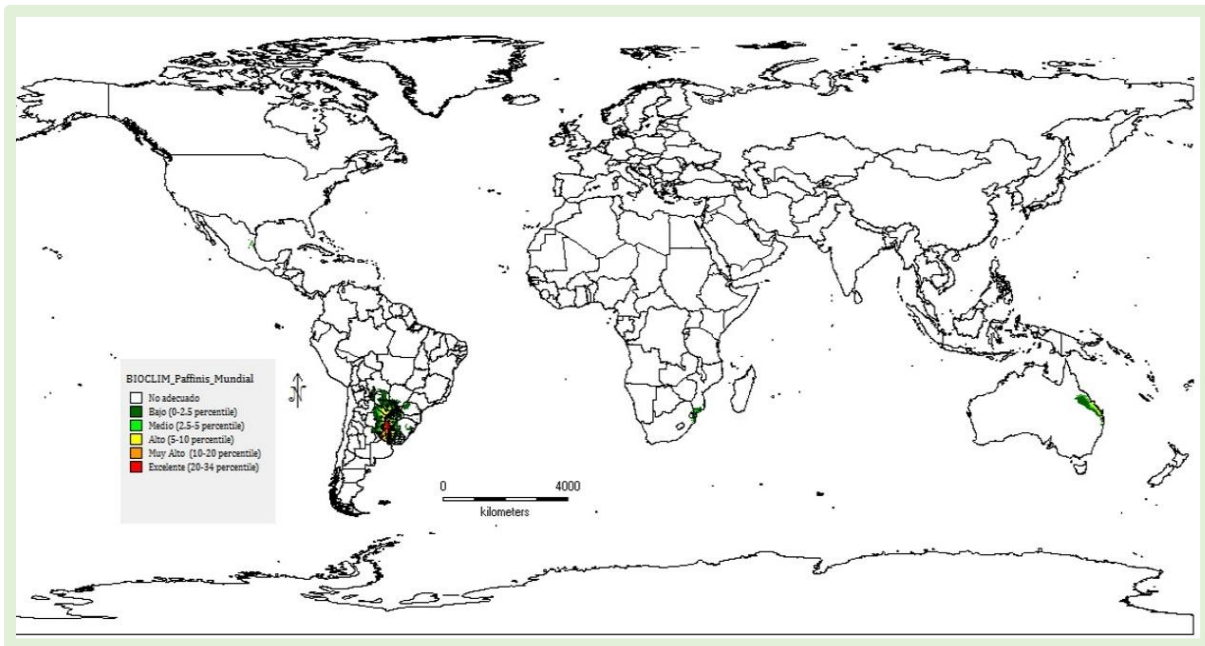


Figura 17. Mapa a escala mundial de predicción de adecuación ambiental actual (BIOCLIM) para *Prosopis affinis* (●) utilizando 19 variables bioclimáticas (1950-2000) (Hijmans et al. 2005).

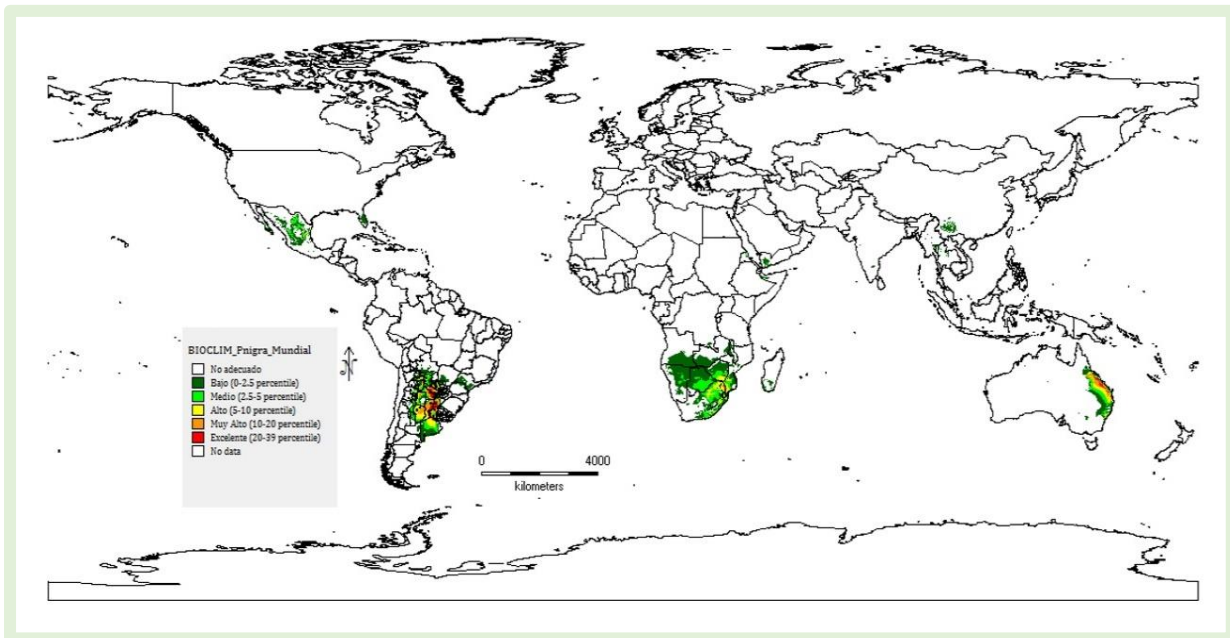


Figura 18. Mapa a escala mundial de predicción de adecuación ambiental actual (BIOCLIM) para *Prosopis nigra* (■) utilizando 19 variables bioclimáticas (1950-2000) (Hijmans et al. 2005).

Vulnerabilidad a las variaciones climáticas

En los tres escenarios de cambio climático considerados, las predicciones de adecuación ambiental para *P. affinis* son claramente desfavorables (Figura 19). Un aumento de un grado Celsius de temperatura y 50 mm de precipitación podría implicar la desaparición de las condiciones “Excelente”, “Muy alto”, “Alto” y “Medio” en América del Sur, así como, un cambio en la ubicación geográfica de estas condiciones y una reducción neta del rango de distribución. Notablemente, los escenarios con un cambio mayor en precipitación (i.e. 50, 75 y 100mm) sugieren la casi total desaparición de condiciones propicias para la especie. En el caso de *P. nigra* fueron evaluados los mismos tres escenarios de cambio climático observándose un patrón similar en la disminución en las áreas predichas de adecuación ambiental hasta la desaparición de las condiciones ambientales favorables (Figura 20).



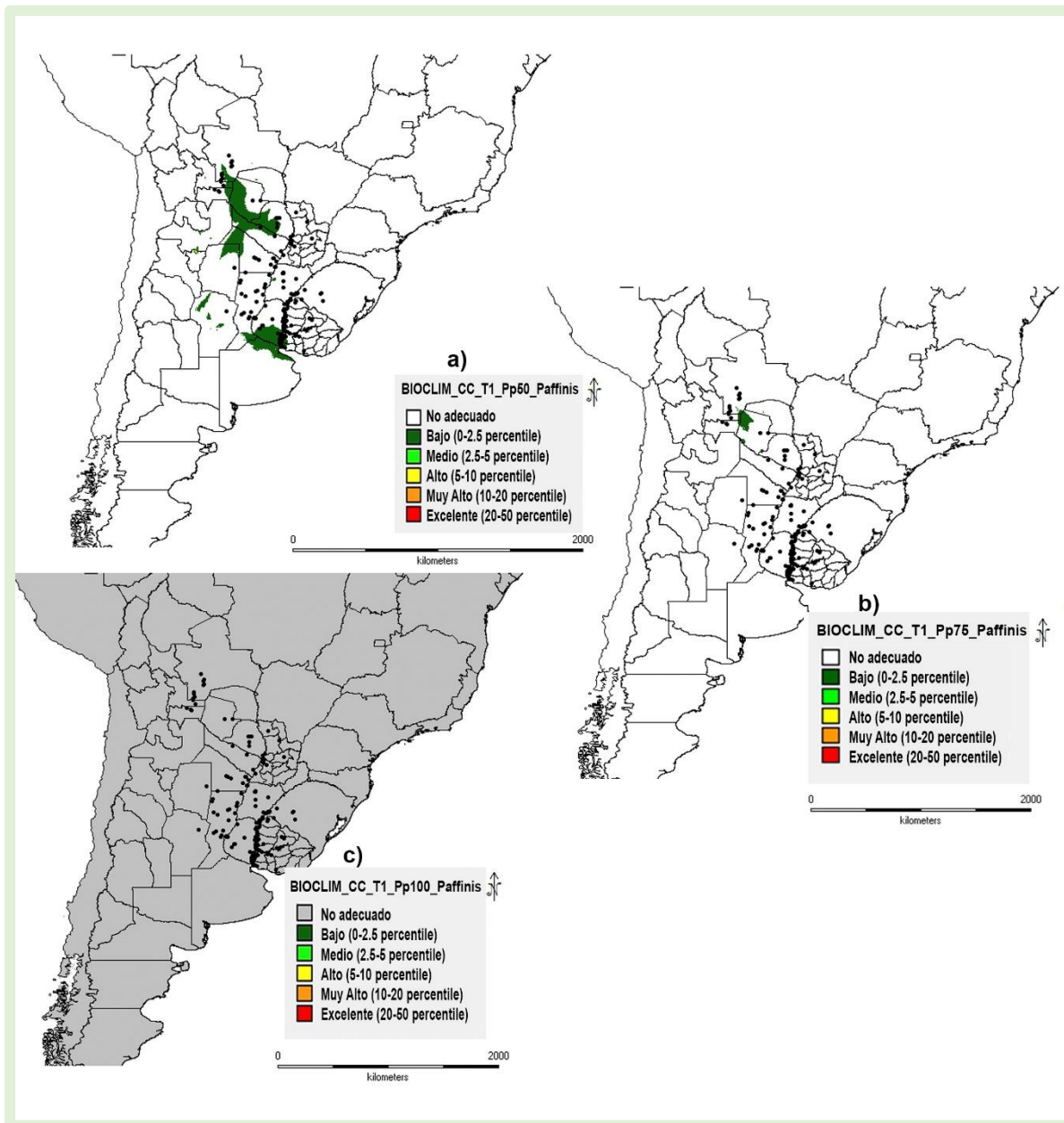


Figura 19. Mapa a escala regional de predicción de adecuación ambiental futura (BIOCLIM) asumiendo un cambio climático para *Prosopis affinis* (●) utilizando 19 variables bioclimáticas (2050-2080). **a)** Aumento de Temp. 1° C y 50mm de Pp. **b)** Aumento de Temp. 1° C y 75 mm de Pp. **c)** Aumento de Temp. 1° C y 100mm de Pp. (Hijmans et al. 2005).

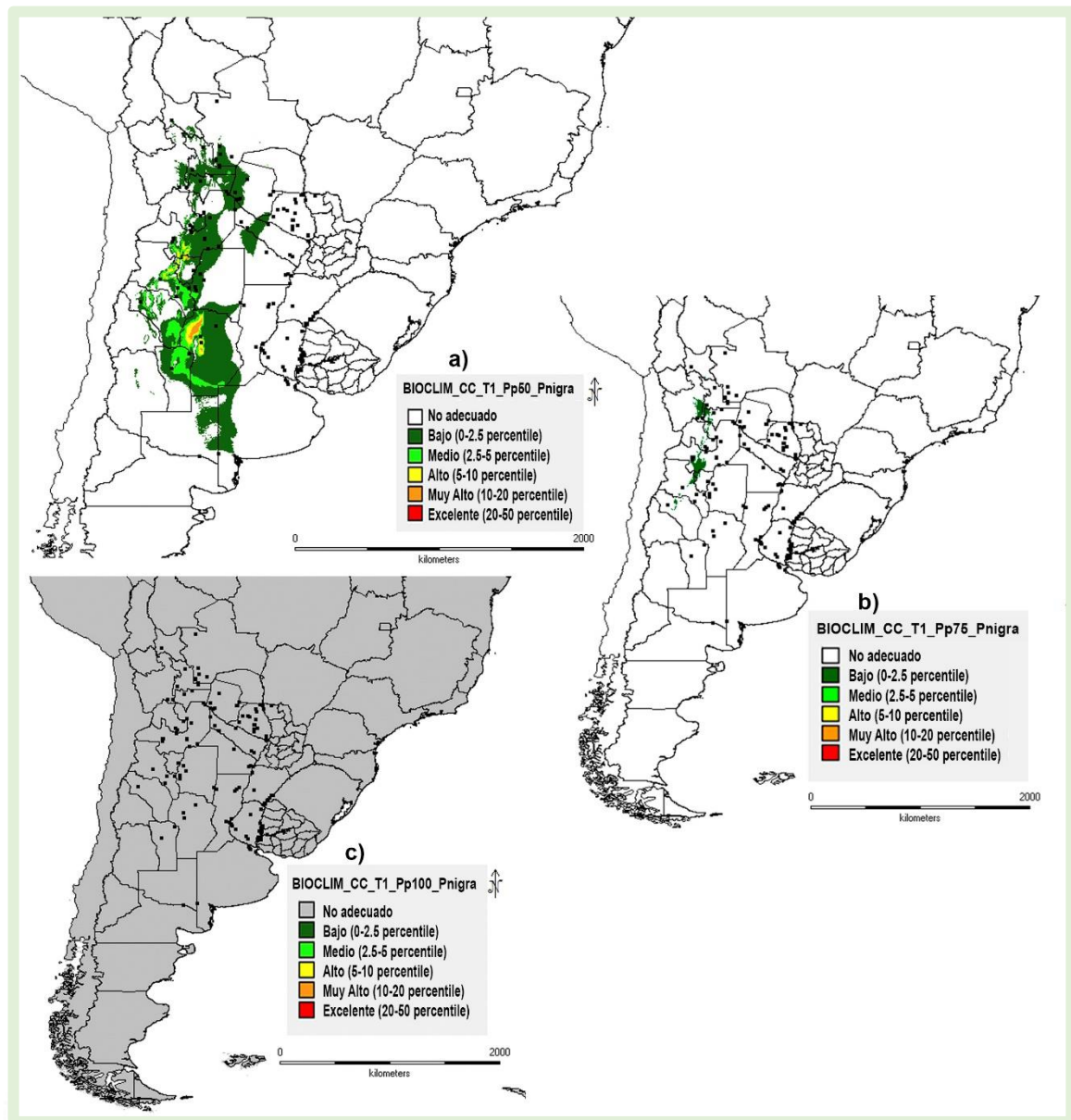
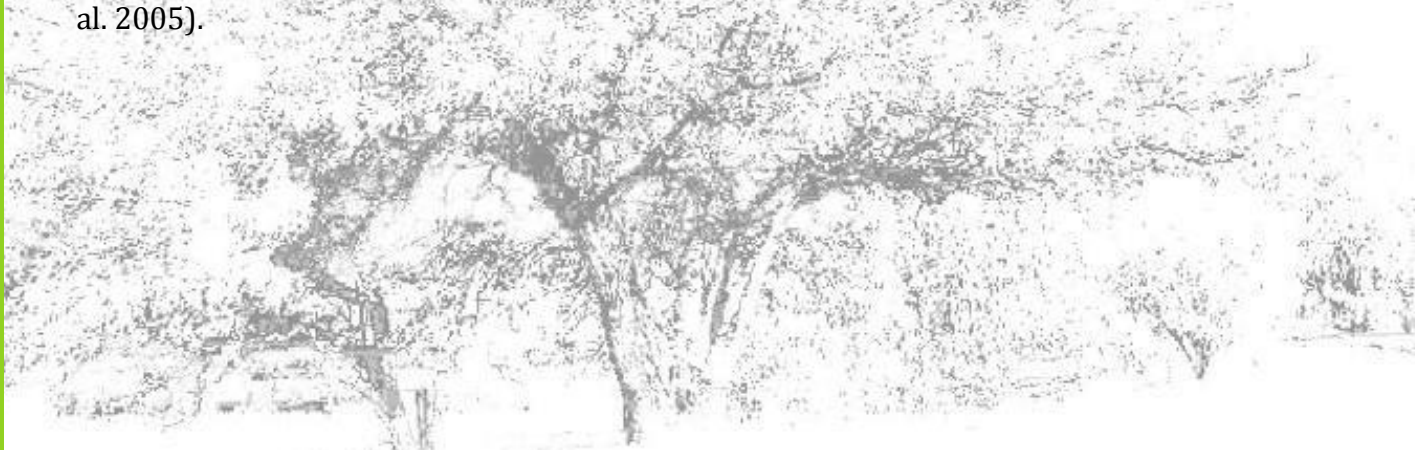


Figura 20. Mapa a escala regional de predicción de adecuación ambiental futura (BIOCLIM) asumiendo un cambio climático para *Prosopis nigra* (■) utilizando 19 variables bioclimáticas (2050-2080). **a)** Aumento de Temperatura 1° C y 50mm de Pp. **b)** aumento de Temp. 1° C y 75mm de Pp. **c)** aumento de Temperatura 1° C y 100mm de Pp. (Hijmans et al. 2005).



DISCUSIÓN

El presente estudio contribuye a sintetizar (base de datos) los registros de ocurrencia mediante la sistematización y combinación de la información disponible sobre las ocurrencias de *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra* en América del Sur. Esta síntesis permitió primero reconsiderar el conocimiento empírico sobre la distribución de estas especies y los biomas donde se las encuentran. También permitió detectar la existencia de una agregación espacial en la ocurrencia de ambas especies, congruente con la acción de filtros ambientales comunes. No obstante, una vez que ambas especies superan estos filtros ambientales tenderían a segregarse espacialmente, probablemente en respuesta a interacciones entre ellas mismas o a respuestas diferenciales frente a otras condiciones ambientales. En segundo lugar, la información recopilada representó un insumo robusto para el trabajo con modelos de nicho. Esto permitió generar mapas de aptitud ambiental para la región y el mundo, identificando así áreas con mayor riesgo de invasión. Asimismo, la consideración de escenarios con un cambio ambiental moderado, y dentro de lo esperado para la región, indicarían la vulnerabilidad de ambas especies y las respectivas especies acompañantes (biodiversidad asociada) a las condiciones que podrían enfrentar en las próximas décadas.

Ocurrencia *P. affinis* y *P. nigra* en América del Sur

Las bases de datos, sistemas de información sobre biodiversidad (SIB), combinadas con herramientas de sistemas de información geográficos (SIG) constituyen un poderoso abordaje para trabajar sobre los patrones biogeográficos (Escalante *et al.*, 2000). Los registros de ocurrencia sistematizados son la base para este tipo de trabajos. La calidad de las inferencias realizadas sobre los patrones biogeográficos y sus determinantes está sujeta a la cantidad de información disponible así como a la distribución de esta información dentro del rango de ocurrencia de la especie (Brown, 1995; Lomolino *et al.*, 2006b). En este trabajo, la información generada para las dos especies consideradas dio como resultado un registro razonablemente homogéneo en toda el área de distribución (Figuras 11 y 13). Al combinar estos registros con un amplio rango de información ambiental de calidad, se pudo establecer la base empírica sobre la cual inferir patrones biogeográficos y sus determinantes. Ello representa un intento de construcción en este sentido, y las bases generadas podrán aportar a una gama de análisis mucho más amplia a la que puede ser

considerada en el presente estudio, desde que la consolidación de una base de datos de primer nivel puede representar un sustento para la construcción de teoría, mucho más allá de cualquier estudio puntual. Parafraseando a MacArthur mientras que *toda teoría es obsoleta desde el día que se publica, todo dato empírico es eterno y sustento de nuevas teorías.*

Hasta el momento se consideraba que *Prosopis affinis* y *Prosopis nigra* estaban presentes en la Provincia del Espinal, distritos del ñandubay y algarrobo (Cabrera & Willink, 1973). En el presente estudio se reportan registros dentro del Dominio Chaqueño, específicamente en las Provincias Paranaense, de las Yungas, Chaqueña, Espinal, Prepuneña, del Monte y Pampeana (Figura 9), expandiendo el rango de distribución considerado para ambas especies hasta el momento (Bioma Chaqueño y Bioma pampa).

En un escenario de cambio global se han reportado múltiples casos de cambios recientes en la distribución de las especies, involucrando tanto retracciones como expansiones de rangos (Channell & Lomolino, 2000; Moritz *et al.*, 2008). Los cambios en las condiciones ambientales combinados con cambios en el uso de suelo han determinado variaciones significativas en los rangos de distribución de muchas especies (Holt & Keitt, 2005; Borthagaray *et al.*, 2014; Borthagaray *et al.*, 2015). Los frecuentes cambios en los rangos de distribución de las especies a partir de datos actuales en comparación con información o predicciones anteriores suelen interpretarse en este contexto (Moritz *et al.*, 2008). No obstante, las diferencias entre el rango de distribución aquí definido y los reportes previos de ambas especies de *Prosopis* serían más congruentes con un mejor registro del fenómeno biológico, antes que a cambios en su naturaleza. Esta afirmación se sustenta en dos evidencias claras. En este estudio los rangos de distribución aumentaron en todas las direcciones geográficas, lo cual no es consistente con un cambio en rango mediado por cambios climáticos (Channell & Lomolino, 2000). Por otro lado, dentro del rango de distribución se verifica un patrón más denso de ocurrencias, lo cual tampoco sería congruente con un cambio en los rangos por cambios en uso de suelo.

El aumento en el área y densidad de ocurrencia de las especies de *Prosopis* se debe a un mejor registro de sus distribuciones, en contraposición a una mejora en las condiciones de sus poblaciones. El cambio en el uso de suelo en la región es particularmente importante, la utilización comercial de ambas especies es frecuente en la mayor parte de sus

distribuciones y como se indicara en este estudio, ambas especies son particularmente vulnerables al cambio climático y junto a ellas sus correspondientes floras acompañantes.

En los trabajos de Burkart (1976) y Palacios (2000) se reportan tres especies del género *Prosopis* L. para Uruguay (*P. alba*, *P. affinis* y *P. nigra*), siendo que la mención a la existencia de *P. alba* en Uruguay está realizada en base a un registro de herbario de una *especimen cultivado* en el Jardín botánico de Montevideo [Leg. Marchesi, Luis MVJB 4229 (cult.)] (Izaguirre & Beyhaut, 2003). Excluyendo este reporte de Burkart y Palacios, hasta el momento solamente se registran las dos restantes especies mencionadas (*P. affinis* y *P. nigra*).

Las diferencias en los rangos de distribución de *P. affinis* y *P. nigra* pueden deberse tanto a procesos ecológicos actuales como a sus diferentes historias evolutivas y posibles manejos por culturas prehispánicas. *P. affinis* se distribuye dentro de los -18° y -35° Latitud (Sur) y -65° y -54° de Longitud (Oeste), en un rango de altitud de 838 hasta los 3 m. s.m. El rango de las precipitaciones va desde los 1674 hasta 578mm y el rango de temperatura varía desde los 31,8 hasta los 11 °C. Se distribuyen desde el extremo sur de Bolivia (Santa Cruz, Chuquisaca y Tarija), extremo sur de Paraguay (Boquerón, Presidente Hayes, Concepción, San Pedro, Caaguazú, Central, Paraguari, Ñeembucú), en Argentina (Formosa, Chaco, Santiago del Estero, Córdoba, Santa fe, Corrientes y Entre Ríos) y en Brasil (Río Grande do Sul, Barra do Quaraí). En Uruguay (Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro, Soriano, Flores, Colonia, Canelones y Tacuarembó). Siempre asociados a planicies de inundación de grandes ríos de Sudamérica (Paraguay, Pilcomayo, Paraná, Río Uruguay y Río de la Plata). Antezana (2000) reporta para Bolivia rangos altitudinales de 1500 a 300 m. s. m. y de 800 a 400 mm de precipitación. Categorizando a la especie como FF y EO (Freatófila facultativa y Estagnofila obligada), lo cual le confiere una adaptación ecológica importante para ocupar áreas con lluvias inferiores a los requerimientos normales de cada especie, formando ecosistemas muy particulares (Antezana *et al.*, 2000).

En nuestro país el límite de distribución para *P. affinis* llegaba hasta el departamento de Colonia (Rolfo, 1967; Grela, 2004) mientras que en el presente trabajo se reportan por primera vez para Uruguay ocurrencias de poblaciones e individuos de la especie en los departamentos de Canelones (asociada a la planicie del Río Santa Lucía) y Tacuarembó (asociada a la planicie del Río Tacuarembó) (Figura 12). Cabe destacar que en términos de conservación se está comenzando a desarrollar en el departamento de Canelones un

sistema departamental de áreas de protección ambiental (SDAPA) donde un de las especies a proteger será *P. affinis*.

P. nigra se distribuye entre -16° y -39° de Latitud (Sur) y la longitud -68° hasta -57° (Oeste). La altitud va desde los 3330 m hasta los 2 m s. m, con una precipitación de 1443 hasta los 133 mm, en un rango de temperatura de 31,5 a 3,6 (°C). Se encuentra desde el extremo sur de Bolivia (Chuquisaca, Cochabamba, Potosi, Santa Cruz, y Tarija). En Paraguay (Boquerón, Presidente Hayes, Concepción y Central). En Argentina (Jujuy, Salta, Formosa, Chaco, Tucumán, Catamarca, La Rioja, San Luis, La Pampa, Córdoba, Santiago del Estero, Santa fe, Corrientes, Entre Ríos y Buenos Aires). En Brasil está confinada a Río grande do sul (Parque espinihlo, Barra do quaraf). En Uruguay (Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro hasta Soriano). En Bolivia (Antezana *et al.*, 2000) clasifica la especie como FO, EO, HO (Freatófila obligada, Estagnofila obligada, Halófila obligada) dándole ventajas ecológicas a la hora de soportar niveles de salinidad y condiciones de inundaciones de corta duración.

Estos resultados sugieren que un rango espacial más amplio de condiciones favorables y/o mayores habilidades competitivas probablemente determinan el patrón diferencial de distribuciones. De hecho, los dos modelos nulos considerados son congruentes con esta interpretación. En primer lugar se detectó que ambas especies, como género, estarían sujetas a procesos de filtrado ambiental (Figura 10A). No obstante, también fueron detectadas co-ocurrencias espaciales de ambas especies menores a las esperadas por azar. Esto implica que a niveles ambientales más finos las especies responden de forma distinta a iguales condiciones ambientales y/o que la competencia entre ellas limita la distribución de una o ambas especies a las regiones donde las condiciones ambientales les son más favorables (Gotelli & Graves, 1996; Morin, 2011).

Paralelamente, el mayor rango/área de distribución en *P. nigra* (Figuras 7, 12 y 17) podría asociarse con su mayor antigüedad como especie (Catalano *et al.*, 2008). Específicamente, al ser más antigua, esa especie habría tenido más tiempo para dispersar alcanzando un mayor rango de distribución. No obstante, dos consideraciones deben hacerse en este sentido. Primero, la relación entre antigüedad de una especie o taxa y su distribución suelen ser no lineales, no existiendo una tendencia a mayores rangos en especies más antiguas (Ricklefs & Bermingham, 2002). Por otro lado, la vulnerabilidad a las condiciones climáticas encontradas en este estudio y los patrones de coexistencia no

aleatorios, sugieren que los rangos de distribución podrían estar fuertemente afectados por las condiciones actuales.

Co-ocurrencia espacial

El abordaje con modelos nulos fue particularmente útil para avanzar en la conexión entre los patrones reportados y los mecanismos que podrían estar operando. Cuando se consideraron los límites de distribución latitudinal y longitudinal, aleatorizando las ocurrencias dentro de los mismos, el filtrado ambiental a nivel del género se volvió evidente (Figura 10A). Al estar cercanamente emparentadas, las dos especies de *Prosopis* comparten muchos de los atributos funcionales que determinan sus interacciones con el ambiente físico y biótico (Webb *et al.*, 2002). Procesos de inercia filogenética y conservación de nicho determinan que esto sea así (Wiens *et al.*, 2010). En esencia, la similitud ecológica entre especies emparentadas determina respuestas similares a los mecanismos operantes y una tendencia a co-ocurrir en el espacio (Webb *et al.*, 2002). Este fenómeno de atracción filogenética suele ser evidente a escalas espaciales y temporales mayores. No obstante, a escalas menores la similitud ecológica es esperable que determine el resultado opuesto: la segregación de las especies emparentadas o repulsión filogenética (Webb *et al.* 2002). De hecho, esto es lo que el segundo modelo nulo estaría respaldando.

Considerando el filtro ambiental a nivel de género, el segundo modelo aleatorizó la identidad de la especie observada en cada ocurrencia (*P. affinis* o *P. nigra*). Este análisis sustentó fuertemente, desde una perspectiva estadística, la existencia de *segregación espacial* entre las dos especies de *Prosopis* estudiadas (Figura 10B). De esta forma, la similitud ecológica entre ambas especies estaría comprometiendo su capacidad de coexistencia en escalas espaciales menores a las observadas en todo el rango de distribución (Chase & Leibold, 2003). No obstante, este potencial papel de la competencia entre especies con-genéricas (Webb *et al.* 2002) es difícil de relacionar con información adicional de campo. Se han publicado varios trabajos sobre la potencial competencia o facilitación entre especies del género *Prosopis* y especies herbáceas o arbustivas (Bush & van Auken, 1990; van Auken & Bush, 1990) y sobre su efecto en la microbiota del suelo, generando islas de fertilidad que afectan a su vez al desempeño de herbáceas (Frías-Hernández *et al.*, 2000). No obstante, no se conoce ningún trabajo que describa patrones asociados a competencia entre las especies de *Prosopis* aquí estudiadas. En este sentido, la detección de una segregación significativa entre ambas especies abre necesidades de

investigación en campo y laboratorio sobre la potencial interacción competitiva entre ambas especies. Paralelamente y sin excluir el mecanismo anterior, la existencia de diferencias de nicho entre ambas especies también podría ser importante a escalas menores. En este sentido, *P. nigra* alcanza altitudes mayores, se asocia a menores precipitaciones y está presente en un rango de temperaturas menores que *P. affinis* (Tabla 4). Los típicos escenarios de competencia entre especies emparentadas suelen involucrar un compromiso entre especies con amplia tolerancia ambiental pero baja capacidad competitiva, versus buenas competidoras pero con baja tolerancia ambiental (Begon *et al.*, 2006). Si este fuera el contexto, *P. nigra* debería ser inferior competitivamente a *P. affinis*. También debe considerarse que si bien comparten varios tipos de suelo, también se encuentran muchos suelos exclusivamente utilizados por una u otra especie (Tabla 5). Esto se hace evidente en Uruguay donde *P. nigra* se encuentra exclusivamente en los llamados blanqueales (suelos halomorfo, plano cóncavo) mientras que *P. affinis* se desarrolla sobre suelos profundos y bien drenados (plano convexos). El conjunto de la información disponible y los resultados aquí presentados sustentan una visión de desempeño mediado por las condiciones ambientales afectando a ambas especies. En donde tanto la eventual competencia como diferentes vulnerabilidades a los filtros ambientales darían cuenta de las distribuciones observadas. Más allá de los resultados concretos e hipótesis asociadas presentadas en esta sección, se trata sin dudas de un área donde futuros trabajos tendrían mucho para aportar.

Modelación de nicho

Todo modelo es tan bueno como la calidad de los datos y parámetros utilizados para alimentarlo (Preston, 2005). Este estudio tomó esta premisa como principio, dedicándose importantes esfuerzos a la confección de una base de datos con (320 + 183 = 503) registros en América del Sur, combinando 28 fuentes de información (Tabla 3). Si se compara este volumen de información con lo típicamente utilizado en estudios de modelación de nicho y predicción de rangos de invasión, se define un escenario destacable. De hecho, la diferencia entre estrategias de modelación como MAXENT, BIOCLIM, GAM, etc. disminuye con el tamaño de la muestra (Wisz *et al.*, 2008). Si bien hay modelos que tienen mejor desempeño que BIOCLIM en niveles de muestras más bajas, BIOCLIM es el modelo más consistente de todos los disponibles con una capacidad predictiva intermedia (Wisz *et al.*, 2008). Considerando el incremento del desempeño del método con el tamaño de muestra y los

muy altos niveles de tamaños de muestra y distribución de las muestreas en el rango de ocurrencia (Preston, 2005), la presente utilización del BIOCLIM estaría brindando estimaciones robustas y conservadoras sobre la adecuación ambiental para ambas especies en Sur América y el resto del mundo.

El modelo generado predice un gradiente de áreas que van desde no adecuadas hasta excelentes. Trabajos de campo posteriores podrán determinar la habilidad predictiva del modelo, en tal sentido, en este trabajo se presentan y predicen patrones congruentes entre la distribución potencial y observada de las dos especies estudiadas. Por lo tanto, los mapas generados pueden servir de orientación para dirigir trabajos de campo en determinadas áreas de interés, por ejemplo justificación en proposiciones de áreas prioritarias para la conservación, donde según el modelo, las especies podrían adecuarse climáticamente y aún no han sido reportadas su ocurrencia (Figura 15 y 16). Según (Lindenmayer *et al.*, 2000) es de fundamental importancia estimar la distribución potencial mediante el modelado de variables climáticas para describir la relación entre las especies y las variables consideradas. En tal sentido, se propone el uso de estos modelos para interpretar aspectos relevantes de la distribución geográfica de las especies y las variables climáticas que pueden estar determinando dicha distribución. Es importante resaltar que a partir de la presente base de datos y los modelos generados será posible con futuros trabajos de campo registrar nuevos sitios de ocurrencia para ambas especies, y si los sitios se ubican dentro de las áreas estimadas, avanzar en la validación de este modelo. Por otra parte, se podrán establecer comparaciones con futuros trabajos y diferentes programas de estimación de distribución potencial (e.g. GARP, MAXENT).

Evaluación de zonas de riesgo de invasión

Introducciones intercontinentales de especies de *Prosopis* L. se han realizado a lo largo varios siglos (Pasiiecznik *et al.*, 2001). Los primeros informes sobre introducción de especies de *Prosopis* de las Américas a Senegal datan de 1822; asimismo en Australia, Hawai, India, Filipinas, Sudáfrica, Sri Lanka y Sudán se registraron introducciones a finales de 1800 y principios de 1900 (Pasiiecznik *et al.*, 2001; Shackleton *et al.*, 2014). La procedencia de los primeros *Prosopis* L. introducidos a la India es incierto (probablemente desde México o Jamaica); introducciones posteriores vinieron de Argentina, Australia, México, Perú y Uruguay (Pasiiecznik *et al.*, 2001; Shackleton *et al.*, 2014). El valor paisajístico, económico, cultural y social adjudicado al género *Prosopis* L. (Burkart, 1976,

1987; Galera, 2000; Palacios *et al.*, 2000) ha motivado entonces su introducción en diferentes regiones del planeta en el pasado y probablemente lo hará también en el futuro (Zimmermann, 1991; Shackleton *et al.*, 2015a). En México la contribución del mezquite, árbol de usos múltiples (Frías-Hernández *et al.*, 2000) presenta un número importante de trabajos que van desde el conocimiento de su Biodiversidad y clasificación, rasgos de importancia productiva, inducción de goma, caracterización proteica, hasta microestructura de la pared y características del encapsulado del alimento balanceado para crustáceos. Por su naturaleza de usos múltiples, con el potencial para proporcionar una amplia gama de productos es ventajoso, como lo es su capacidad de crecer en los suelos más pobres donde pocas otras especies útiles pueden sobrevivir (Pasiiecznik *et al.*, 2001).

Las especies del género han sido identificadas como facilitadores, competidoras, recurso y foco de asociaciones positivas con muchas otras especies (Bush & van Auken, 1990; van Auken & Bush, 1990; Shackleton *et al.*, 2015a). Este contexto sustenta fuertemente la visión de *Prosopis* L. como especies que de invadir tienen el potencial de producir importantes cambios en las comunidades receptoras (Zimmermann, 1991; Mwangi & Swallow, 2005; Zachariades *et al.*, 2011; Shackleton *et al.*, 2015a). De hecho existe buena evidencia de casos sustentando el potencial invasor y estructurador de ecosistemas por parte de las especies del género *Prosopis* (Zimmerman (1991), Pasiiecznik *et al.* (2006), Mwangi y Swallow (2006), Zachariades *et al.* (2011), Wise *et al.* (2012), Shackleton *et al.* (2014 y 2015). Debe destacarse que las invasiones del género suelen no ser accidentales sino resultado de esfuerzos especialmente orientados a raíz de los beneficios que proveen a las sociedades humanas (Pasiiecznik *et al.*, 2001; Shackleton *et al.*, 2014). Especies de *Prosopis* L. han sido introducidas como forraje y sombra en las zonas áridas de África del Sur y Australia, para la estabilización de dunas, la forestación, combustible y suministro de madera en Sudán; para cerco vivo en Malawi; inicialmente para la rehabilitación de antiguas canteras y más tarde para la forestación y la provisión de leña y forraje en Kenia; para la producción de leña y recuperación de suelos degradados en India; para el reverdecimiento local, como cultivo ornamental y estabilización del suelo en muchos países de Oriente Medio (Pasiiecznik *et al.*, 2001; Shackleton *et al.*, 2014). Shackleton (2015) reporta cambios drásticos e importantes en la estructura de comunidades arbóreas nativas en Sudáfrica, donde la invasión de *Prosopis* reduce la densidad, área basal, riqueza y diversidad de las plantas leñosas nativas. Si bien las introducciones de *Prosopis* fueron frecuentemente intencionales también hay registros de

invasiones transfronterizas (Pasiiecznik *et al.*, 2001; McRostie, 2014). Sin considerar juicios de valor a ambos contextos (introducción accidental o intencional) comprender las condiciones de adecuación ambiental a nivel mundial se vuelve particularmente valioso.

Los resultados para ambas especies indican alta probabilidad de adecuación climática en diferentes zonas del mundo. Debe destacarse que estas zonas suelen contar con especies del mismo género (Figuras 17 y 18). En las regiones Americanas, desde USA (sur de Florida) y en México fue donde se detectó alta adecuación ambiental donde existen actualmente especies del género. Tal es el caso de *Prosopis articulata* y *P. yaquiiana* en Baja California Sur (Rzedowski, 1988; Palacios, 2006) y el de *P. odorata*, *P. glandulosa*, *P. laevigata* y *P. tamaulipana* en la zona central de México (Palacios, 2006) donde *P. nigra* contaría con zonas bioclimáticas favorables según los resultados presentados (Figura 18). Esta coherencia entre las zonas predichas como favorables para las especies aquí estudiadas y la presencia de otras especies del mismo género en esas regiones representa un fuerte respaldo a la modelización aquí realizada. También sugieren que la introducción de especies del género *Prosopis* en regiones donde otras especies nativas están presentes puede implicar un riesgo ambiental significativo (Shackleton *et al.*, 2015a).

Por último, debe destacarse que los resultados de esta tesis son congruentes con trabajos previos en relación a la vulnerabilidad de áreas con presencia de *Prosopis* L. frente a futuras invasiones. Específicamente, se propuso que áreas en donde distintas especies de *Prosopis* han sido naturalizadas o son invasivas son también adecuadas para otras especies del género; siendo varios países asiáticos y mediterráneos bioclimáticamente adecuados a pesar de no existir registros del género (Shackleton *et al.*, 2014).



Vulnerabilidad a las variaciones climáticas

En las próximas décadas la mayoría de las especies del planeta enfrentará cambios en sus ambientes bióticos y abióticos con el potencial de afectar significativamente sus distribuciones espaciales (Channell & Lomolino, 2000; Moritz *et al.*, 2008). De hecho, las variaciones climáticas y el cambio en los patrones de uso de suelo ya vienen determinado cambios en la distribución geográfica de múltiples especies (Holt & Keitt, 2005; Borthagaray *et al.*, 2014; Borthagaray *et al.*, 2015). En este sentido, los modelos predictivos como BIOCLIM son muy utilizados como método para la estimación de los futuros cambios en la distribución de especies (Beaumont *et al.*, 2005). Un resultado de especial atención del presente estudio es la vulnerabilidad que podrían tener las dos especies consideradas frente a variaciones relativamente menores en las condiciones ambientales (Figuras 19 y 20). Los escenarios considerados son moderados en comparación a los escenarios que han sido propuestos para la región. Aun así, se predice un cambio muy importante en la distribución de ambas especies, en donde el factor común es una importante reducción de la distribución de ambas especies. En términos ambientales, modificaciones en un grado de temperatura y aumentos de 50, 75 y 100mm en la precipitación producen cambios hasta que desaparecen las condiciones favorables climáticamente. Estos cambios no afectarían solo a *Prosopis* sino al conjunto de especies con las cuales estas interaccionan, incluyendo al hombre. Al tratarse de especies longevas, la materialización de los potenciales cambios en distribución no sería inmediata. Se esperaría entonces que ocurra un proceso en donde varias áreas estarían en un escenario de “deuda de extinción” al menos local y consecuentemente en una deuda de extinción de las funciones ecosistémicas asociadas (Haddad *et al.*, 2015).



SÍNTESIS

Utilizando una gama amplia de abordajes y sustentado por una robusta base de datos, el presente estudio intenta contribuir a la comprensión de la historia natural de dos especies de *Prosopis* L. sudamericanas. Las mismas encuentran límites en nuestro país, siendo importantes determinantes de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas que habitan, pero también están intensamente enraizadas en las culturas y sociedades que se desarrollan en su entorno.

Del conjunto de los aportes considerados importa destacar:

- 1) Se reportan ocurrencias novedosas tanto para nuestro país como para la región, resultando en el primer trabajo en que se sistematiza y mapea la información disponible para ambas especies.
- 2) Los rangos de distribución de ambas especies abarcan un espacio geográfico mayor al considerado en la literatura, cubriendo un mayor número de biomas.
- 3) La distribución relativa de ambas especies resultaría del balance entre filtros ambientales comunes que las agregan en el espacio, seguidos a escalas menores por filtros diferenciales y competencia que las segregan. De existir un compromiso entre habilidad competitiva *versus* tolerancia ambiental, *P. affinis* sería la especie competitivamente dominante y *P. nigra* la de alta tolerancia ambiental, en donde el desempeño de ambas especies y sus potenciales interacciones sería dependiente de las condiciones ambientales.
- 4) Se presenta un modelo nicho, sustentado en amplia información de campo, que sugiere que el rango de distribución de ambas especies a partir de este modelo y los datos de campo estaría adecuadamente sustentado. No obstante, también se detecta una vulnerabilidad muy alta de ambas especies a las variaciones climáticas, así como su potencial expansión a otros continentes, de ser introducida accidental o intencionalmente.

PERSPECTIVAS

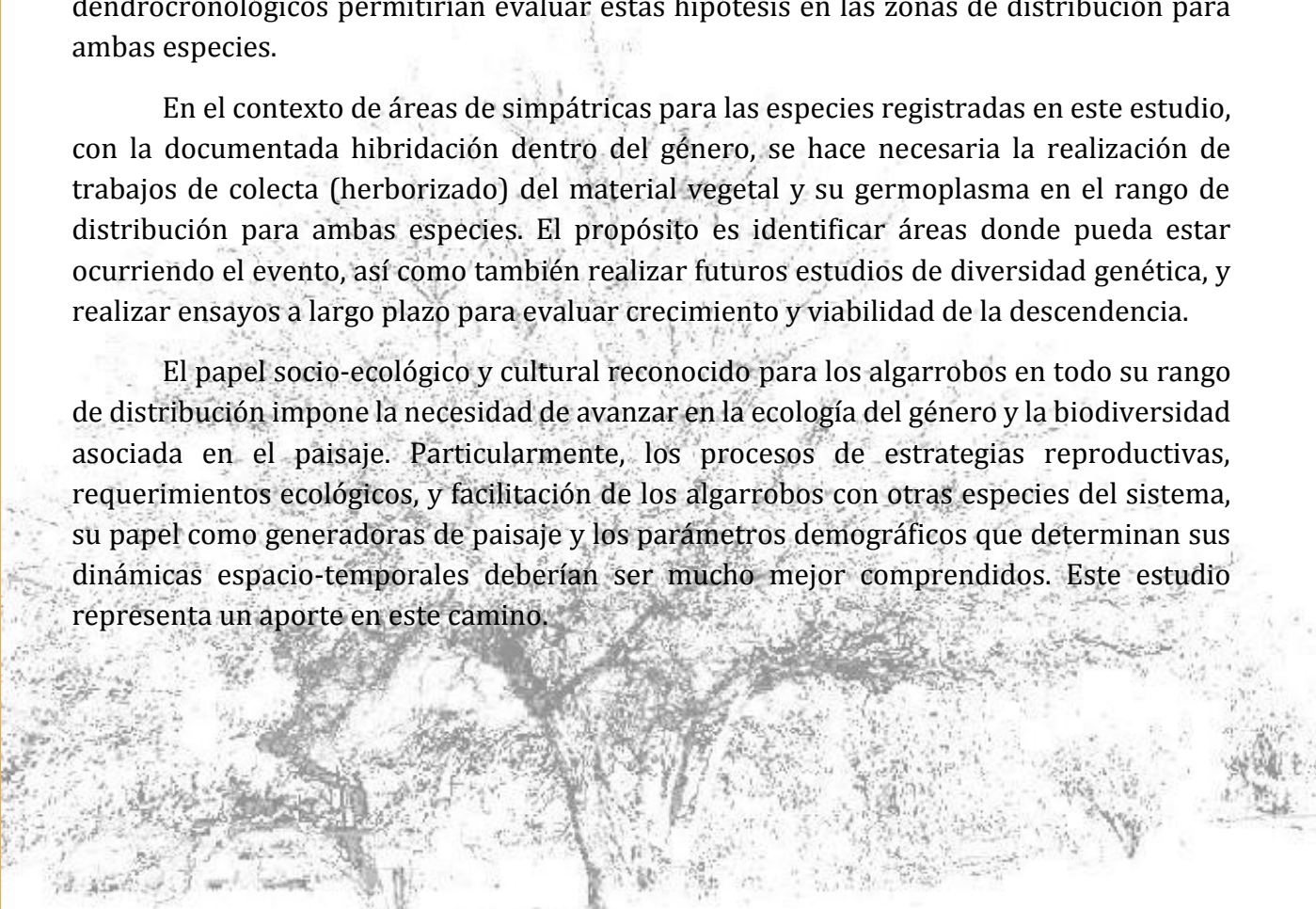
El presente estudio contribuye a generar un gran número de hipótesis sobre las eventuales interacciones entre *P. affinis* y *P. nigra*. La interrelación entre el desempeño de ambas especies y el ambiente que experimentan, y la eventual capacidad colonizadora entre ellas deberían ser foco de futuros trabajos experimentales en campo y laboratorio.

Considerando el valor de los algarrobos para las sociedades, sus respectivas culturas y ecosistemas, la información presentada debería aportar al diseño de estrategias de conservación a largo plazo. Los cambios predichos en distribución dependen del reclutamiento de las especies en nuevos ambientes. Instalar planes de monitoreo en estas áreas y eventuales estrategias de introducción de plantas o semillas podrían ser claves para que las especies logren concretar el rápido cambio en distribución espacial que las variaciones climáticas les demandarían. El desarrollo de protocolos de germinación efectivos e identificar posibles localidades/zonas con árboles semilleros para trabajar en restauración de estos paisajes sería particularmente importante en este contexto.

A lo largo de este trabajo se asumió que todos los individuos registrados estaban en condiciones climáticas adecuadas. No obstante, los procesos de variación climática que ya han ocurrido podrían determinar que muchos de los individuos en pie estén hoy fuera de las condiciones ambientales en donde la especie es viable a largo plazo. Ejercicios de modelación de nicho por clases de tamaño-edad de los algarrobos permitirían detectar cambios temporales en el rango de distribución. En este sentido, estudios dendrocronológicos permitirían evaluar estas hipótesis en las zonas de distribución para ambas especies.

En el contexto de áreas de simpátricas para las especies registradas en este estudio, con la documentada hibridación dentro del género, se hace necesaria la realización de trabajos de colecta (herborizado) del material vegetal y su germoplasma en el rango de distribución para ambas especies. El propósito es identificar áreas donde pueda estar ocurriendo el evento, así como también realizar futuros estudios de diversidad genética, y realizar ensayos a largo plazo para evaluar crecimiento y viabilidad de la descendencia.

El papel socio-ecológico y cultural reconocido para los algarrobos en todo su rango de distribución impone la necesidad de avanzar en la ecología del género y la biodiversidad asociada en el paisaje. Particularmente, los procesos de estrategias reproductivas, requerimientos ecológicos, y facilitación de los algarrobos con otras especies del sistema, su papel como generadoras de paisaje y los parámetros demográficos que determinan sus dinámicas espacio-temporales deberían ser mucho mejor comprendidos. Este estudio representa un aporte en este camino.



ANEXO1: Clave y descripción de las especies del género *Prosopis* L. en Uruguay



PROSOPISANDO

Anexo 1: Clave y descripción de las especies del género *Prosopis* L. en Uruguay

A. Árboles de copa en sombrilla (aspecto sabanezco). Espinas caulinares, de tamaños variables (10 a 17 mm), estipulas triangulares, generalmente en braquiblastos. Hojas siempre bipinnadas, 1-2 yugadas a multiyugadas, foliolos oblongos a oblongo-elíptico. Inflorescencia en racimos espiciformes de color amarillento. El fruto es un <lomento drupáceo¹⁵>. Legumbres indehiscentes, comprimidas, anulares, apiculadas, de color amarillento, castaño, con manchas rojizas muy variables en las poblaciones uruguayas. Semillas ovoides, duras, con endosperma y línea fisural en forma de herradura.

B. Árbol con copa en sombrilla, de ramas y espinas rígidas, no colgantes; corteza con hendiduras profundas (casarudo). Hojas pequeñas, foliolos contraídos hasta casi superpuestos, de corto peciolo. Inflorescencias espiciformes más grandes (largas) que las hojas. Legumbres arqueadas, prominentes, anulares con diversidad de colores y manchas, apiculadas, sabor ácido. Se desarrollan principalmente en áreas convexas del paisaje (suelos profundos y bien drenados).

1. *P. affinis* (ñandubay)

BB. Árbol con copa globosa (sombrilla) expandida de ramas colgantes con espinas o algunas espinas débiles en las ramillas, corteza con hendiduras no tan profundas. Hojas más largas, con los foliolos separados y de peciolos prominentes. Inflorescencias espiciformes de igual o menor tamaño que las hojas. Legumbres rectas o casi rectas, finas, apiculadas, sabor dulce. Se desarrollan principalmente en áreas cóncavas del paisaje, conocidos como blanqueales (suelos halomórficos) en el litoral oeste del río Uruguay.

2. *P. nigra* (algarrobo)

¹⁵ **Lomento drupáceo**, se entiende por una modificación del lomento, con la característica de presentar un mesocarpo pulposo. El endocarpo septado, endurecido y dividido en segmentos, el cual protege la semilla por separado, como el hueso (endocarpo leñoso) de la drupa. Este tipo de lomento predomina en el género *Prosopis* L.

1. ***Prosopis affinis*** Sprengel, en Linnaeus Systema vegetabilium, editio decima sexta 2: 326. 1825. Typus: URUGUAY (1814-1831): «Montevideo, Sellow s.n.» (MO)¹⁶. (Figuras 21 y 22)

Sinónimo: *Prosopis algarobilla* Griseb. en Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 19: 131–132. 1874. (Dec. 1874)

Sinónimo: *Prosopis nandubey* Lorentz en Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 24: 117. 1879.

Es un árbol que puede superar los 10 metros de altura y los 60 cm. de diámetro, su fisonomía (silueta) recuerda a una sombrilla con la copa aplanada. Las ramas rígidas, en zig-zag espinosas en los nudos. Las hojas son compuestas bipinnadas, de igual color en ambas caras, de pecíolo corto, con folíolos muy apretados. Sus flores son amarillas claras en racimos espiciformes. El fruto es una legumbre arqueada, curva, lineal comprimida, anulares, multiseminada, de epicarpio duro, amarillo con tintes violetas, artejos duros, subcuadrados, semillas de caras ovales. *Pulpa astringente*.

Características distintivas: el Ñandubay es un árbol con forma de sombrilla, la corteza es gruesamente agrietada, de madera pesada, dura, marrón oscura, los postes torcidos en las esquinas de los alambrados generalmente son de *P. affinis*, antes *P. algarobilla* y no aparece en blanqueales. Se encuentra en lomadas de pastizales y rodeando los blanqueales, esto lo separa claramente y espacialmente de *P. nigra*. En la zona del departamento de Artigas adquiere forma típicamente en sombrilla varían su fisonomía de norte al sur. Las hojas son de folíolos casi imbricados, muy apretados entre sí, la inflorescencia más grande que las hojas, generalmente vaina robusta, con pulpa astringente.

¹⁶ <http://www.tropicos.org/Specimen/2753920?langid=66>



Figura 21. Composición de imágenes registradas de *Prosopis affinis* el ñandubay donde se destacan los diferentes usos rurales y características de la especie. A) Paisaje combinado con sistema silvopastoril, B) tipo de hoja, C) inflorescencia, D) frutos, E) características de la corteza, F y H) diferentes usos en establecimientos rurales (cerco y puntero para portera), G) piezas realizadas en madera (Bella unión, Artigas).

Distribución geográfica: En **Argentina** (Buenos aires, Chaco, Corrientes, Córdoba, Entre Ríos, Formosa, Santiago del estero y Santa fe). Elevación: 0-1000 m. Países vecinos: **Brasil**, Paraguay y Uruguay (Zuloaga *et al.*, 2008). En Brasil (Rio Grande do sul) (Alves & Marchiori, 2011). En el extremo sur de **Bolivia** (Santa Cruz, Chuquisaca) (Atahuachi *et al.*, 2001). En **Paraguay**¹⁷ (Boquerón, Presidente Hayes, Concepción, San Pedro, Caaguazú, Central, Paraguari y Ñeembucú). En **Uruguay**¹⁸ (Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro, Soriano, Colonia, Flores, Canelones y Tacuarembó).

¹⁷ Los registros de ocurrencia utilizados son los reportados por (MO).

¹⁸ Datos utilizados en (Herbarios: MVFA, MVJB, MVM) y salidas de campo.

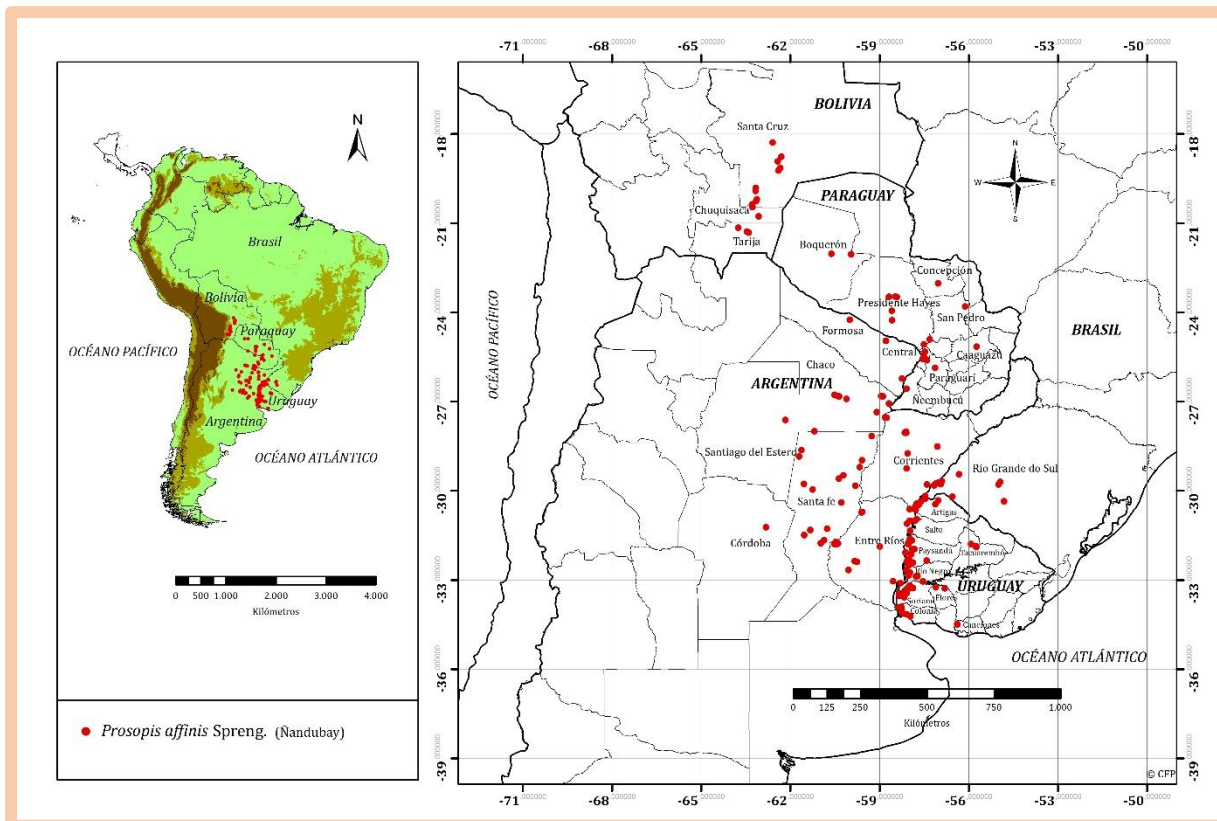


Figura 22. Mapa de registros de ocurrencia de *Prosopis affinis* Spreng. **A)** Vista de Sudamérica referenciando los países donde se presentan los registros para la especie (●) en diferentes altitudes. **B)** Área de distribución y localidades (provincias) con registros en el rango de distribución para la especie *Prosopis affinis* (●) en la región Neotropical.

2. *Prosopis nigra* (Grisebach) Hieronymus, en Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina 4: 283. 1882. (Figura 23 y 24)

Sinónimo: *Prosopis algarobilla* var. *nigra* Griseb. en Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen 24: 118. 1879. Cotypi (s/Burkart): ARGENTINA: Córdoba. «leg. G. Hieronymus 486, I -1876 y 905. 17-X-1877».

Es un árbol que supera fácilmente los 10 m de altura y más de 60 cm. de diámetro (tronco), su silueta recuerda a una sombrilla globosa. El tronco presenta una corteza finamente agrietada. Las ramas son péndulas, poco espinosas hasta se podría deslizar la mano sobre sus ramas. Las hojas son compuestas bipinnadas, de igual color en ambas caras, de pecíolo largo, con folíolos separados. Sus flores (inflorescencia) amarillentas se agrupan en racimos axilares espiciformes hasta de igual tamaño que las hojas. El fruto es una legumbre falcada, tiende a lineal, rostrado, de bordes redondeados, con manchas violáceas oscuras, artejos ovales a subcuadrados. Las semillas son comprimidas, cara elíptico-oval, línea fisural en herradura. *Pulpa dulce*.

Características distintivas: El algarrobo, algarrobo amarillo, de madera semidura, con albura amarilla, generalmente se ubican en suelos plano cóncavos de blanqueal (halomórficos). Generalmente se encuentran nidos de *Myiopsitta monachus* (cotorra verde común) colgando de sus ramas péndulas, quienes al igual que *Rhea americana* (ñandú) se alimentan de sus frutos. Las hojas con separaciones visibles entre los foliolos, de peciolo largos. Las inflorescencias de igual tamaño que las hojas. Vaina fina con pulpa dulce.

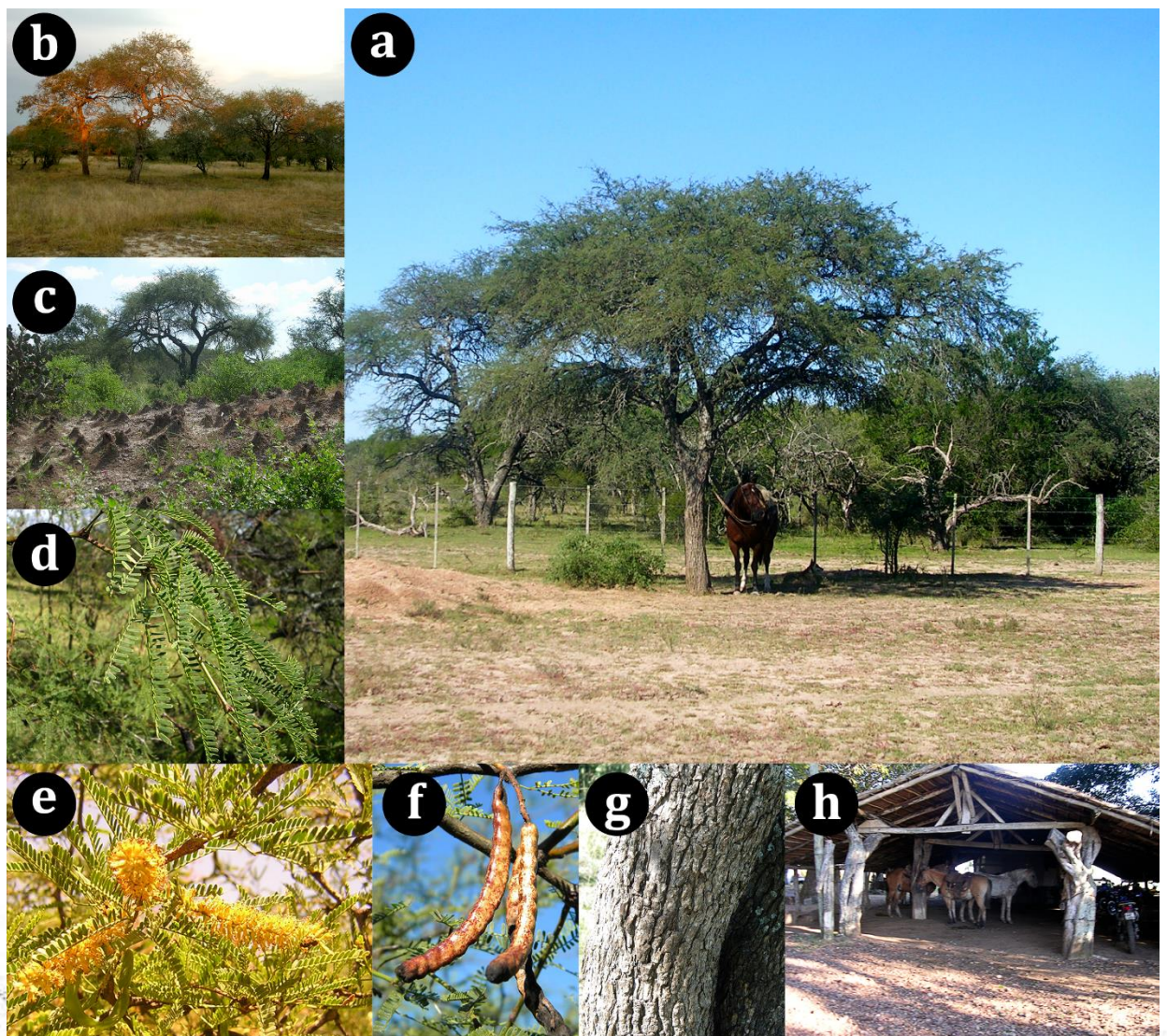


Figura 23. Composición de imágenes registradas de *Prosopis nigra* el algarrobo donde se destacan las principales características de la especie y usos registrados en establecimientos rurales. A, B y C) Paisaje, D) Tipo de hoja, E) Inflorescencia, F) Frutos, G) características de la corteza, H) Uso como puntales en construcción de establecimiento Mandiyú (Bella unión, Artigas).

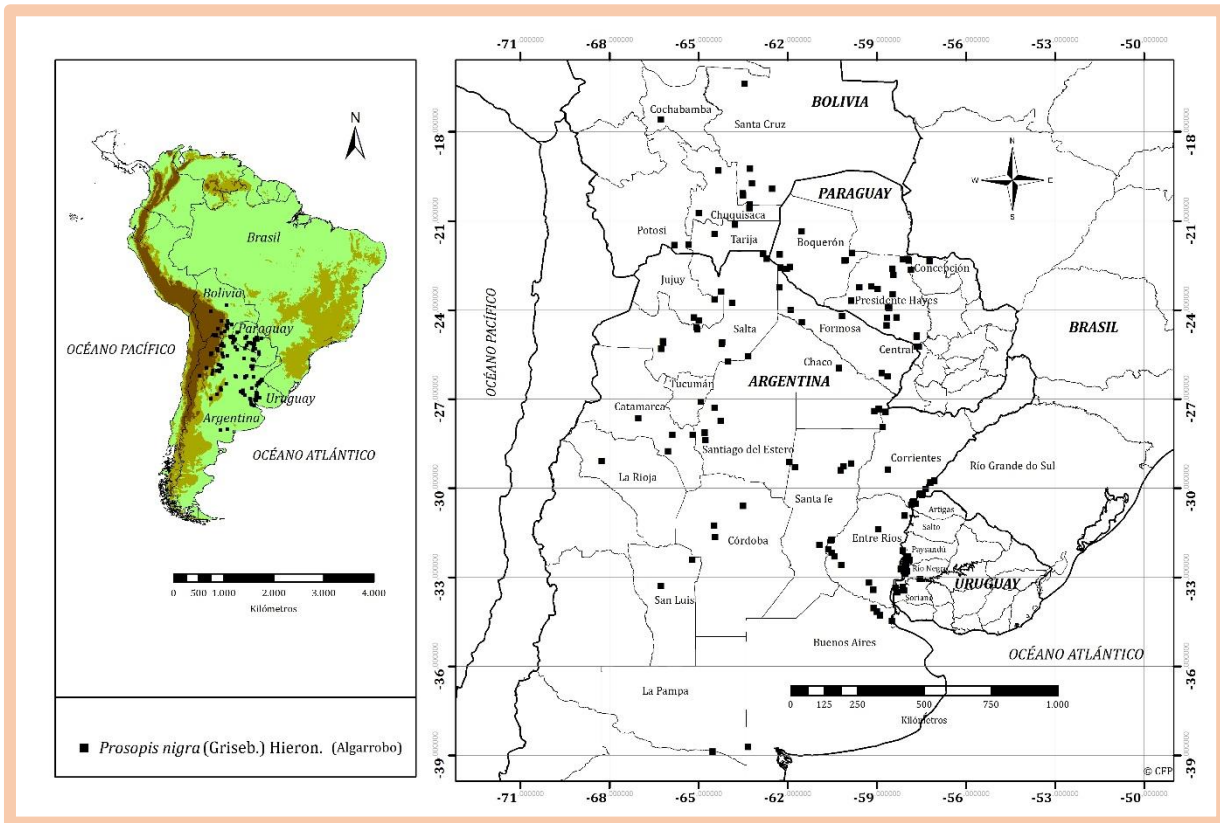


Figura 24. Mapa de registros de ocurrencia de *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron. **A)** Vista de Sudamérica referenciando los países donde se presentan los registros para la especie (■) en diferentes altitudes. **B)** Área de distribución y localidades (provincias) con registros en el rango de distribución para la especie *Prosopis nigra* (■) en la región Neotropical.

Distribución geográfica: En **Argentina** (BA, CA, CH, CO, COR, ER, FO, JU, LR, SA, SE, SF, SJ, SL, TU). Elevación: 0-500 m. Países vecinos: Bolivia, Paraguay y Uruguay (Zuloaga *et al.*, 2008). En **Brasil** (Rio grande do Sul, Barra do Quaraí)(Gouvêa Redin *et al.*, 2011). En el extremo sur de **Bolivia** (Santa Cruz, Cochabamba, Chuquisaca, Potosí y Tarija) (Atahuachi *et al.*, 2001). En **Paraguay**¹⁹ (Boquerón, Presidente Hayes, Concepción, Central). En **Uruguay**²⁰ (Artigas, Salto, Paysandú, Río Negro y Soriano).

¹⁹ Los registros de ocurrencia utilizados son los reportados por (MO).

²⁰ Datos utilizados en (Herbarios: MVFA, MVJB, MVM) y salidas de campo.

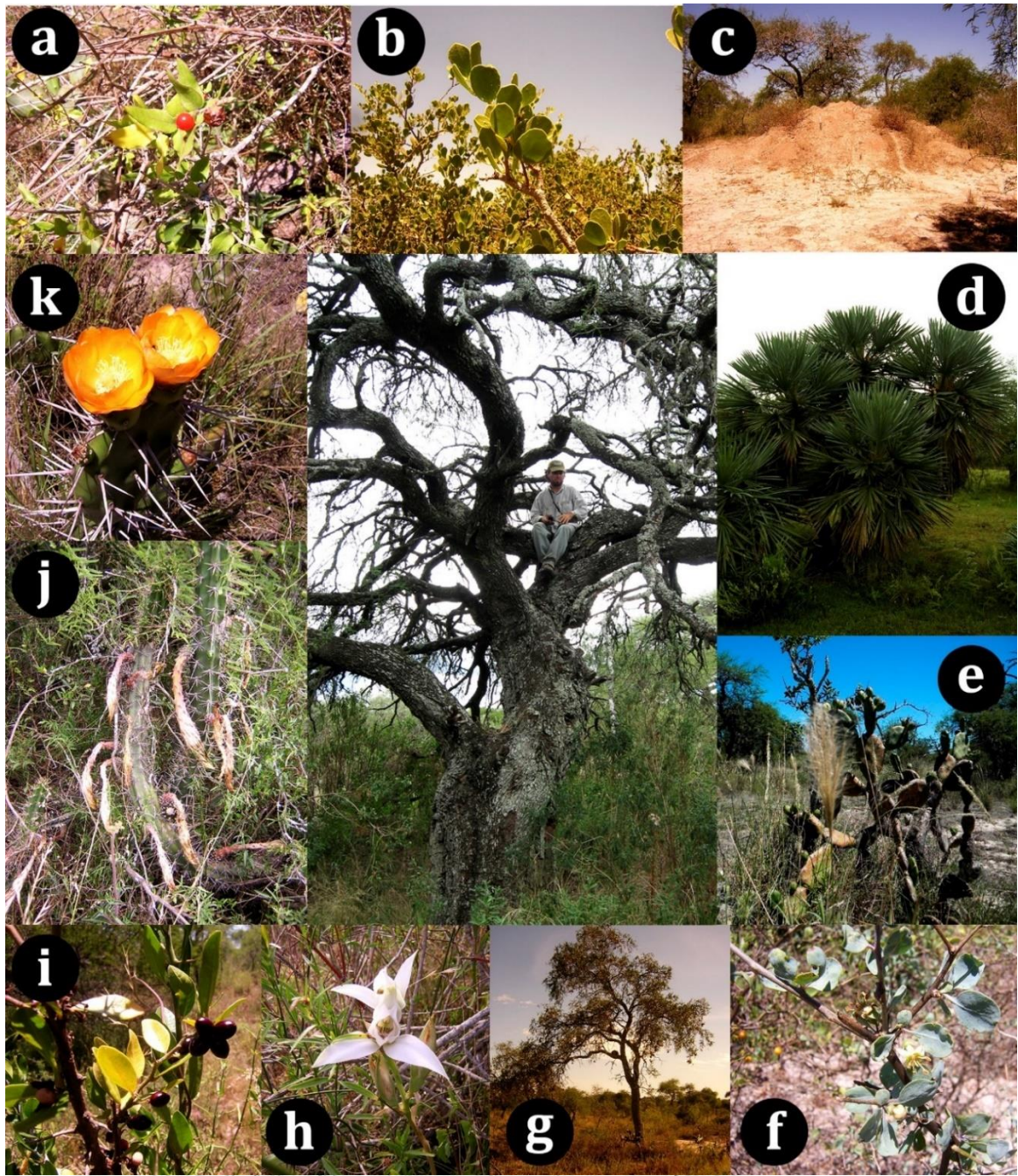


Figura 25. Se destacan algunos de los componentes de la biodiversidad asociada al sistema Algarrobales que se desarrollan sobre suelo de blanqueles principalmente ubicados en planicies asociadas al Río Uruguay: a) *Lycium ciliatum* Schldtl, b) *Maytenus vitis-idaea* Griseb, c) *Atta vollenweideri* (Forel 1893), d) *Trithrinax campestris* (Burmeist.) Drude & Griseb., e) *Trichloris crinita* (Lag.) Parodi, f) *Grabowskia duplicata* Arn., g) *Aspidosperma quebracho-blanco* Schldtl., h) *Chloraea bella* Hauman, i) *Castela tweedii* Planch., j) *Harrisia pomanensis* subsp. *regelii* (Weing.) R.Kiesling, k) *Opuntia anacantha* var. *retrorsa* (Speg.) R. Kiesling. L) Algarrobo añejo encontrado en Est. El Rosario (UPM), Nuevo Berlín, Río Negro.

LITERATURA CITADA

- Alonso Paz, E. & Bassagoda, M.J. (2002) Aspectos fitogeográficos y diversidad biológica de las formaciones boscosas del Uruguay. *Ciência&Ambiente*, **24**, 35-50.
- Alves, F.d.S. & Marchiori, J.N.C. (2011) O Inhanduvá no Río Grande Do Sul: enfoque fitogeográfico. *Ciência e Ambiente* **42**, 40-70.
- Antezana, C., Atahuachi, M., Arrázola, S., Fernandez, E. & Navarro, G. (2000) Ecología y Biogeografía del género *Prosopis* (Mimosaceae) en Bolivia. *Revista boliviana de ecología y conservación ambiental*, **8**, 25-36.
- Atahuachi, M., Arrázola, S. & Antezana, C. (2001) Aporte al conocimiento del género *Prosopis* (Mimosaceae) en Bolivia. *Revista de la Sociedad Bolivina de Botánica*, **3**, 260-291.
- Bahn, V. & McGill, B.J. (2007) Can niche-based distribution models outperform spatial interpolation? *Global Ecology and Biogeography*, (*Global Ecol. Biogeogr.*), **16**, 733-742.
- Beaumont, L.J., Hughes, L. & Poulsen, M. (2005) Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, **186**, 251-270.
- Begon, M., Townsend, C. & Harper, M. (2006) *Ecology. From individuals to ecosystems*. Fourth edition ed. Blackwell Publishing.
- Borthagaray, A.I., Berazategui, M. & Arim, M. (2015) Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos*, **124**, 1383-1390.
- Borthagaray, A.I., Barreneche, J.M., Abades, S. & Arim, M. (2014) Modularity along organism dispersal gradients challenges a prevailing view of abrupt transitions in animal landscape perception. *Ecography*, **37**, 564-571.
- Brazeiro, A., Achkar, M., Toranza, C. & Barthesagui, L. (2008) Potenciales impactos del cambio de uso sobre la biodiversidad terrestre de Uruguay. *Efecto de los cambios globales sobre la biodiversidad* (ed. by A.V. Volpedo and L.F. Reyes), pp. 7-21. CYTED - Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el desarrollo - Red 406RT0285.
- Brown, J.H. (1995) *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago & London.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. (1989) Macroecology: the division of food and space among species on continents. *Science*, **243**, 1145-1150.
- Brussa, C. & Grela, I. (2007) *Flora arbórea del Uruguay. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó*. COFUSA, Rivera, Uruguay.
- Burghardt, A.D. & Palacios, R.A. (1997) Electrophoretic characterisation of American section of *Prosopis* L. (Leguminosae: Mimosoideae). *Bulletin of the International Group for the Study of Mimosoideae*, **20**, 71-83.
- Burghardt, A.D. & Palacios, R.A. (1998) Variabilidad intraespecífica en *Prosopis ruscifolia* Griseb. (LEGUMINOSAE). *PHYSIS, Secc. C.* **55 (130-131)**, 49-57.
- Burghardt, A.D., Espert, S.M. & Palacios, R.A. (2004) La electroforesis de proteínas seminales como evidencia del origen híbrido de *Prosopis abbreviata* (Mimosaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, **39 (1-2)**, 83-87.
- Burkart, A. (1940) Materiales para una monografía del género *Prosopis* (Leguminosae). *Darwiniana*, **4**, 57-128.
- Burkart, A. (1976) A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae SubFam. Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum*, **57 (3)**, 219-528.
- Burkart, A. (1987) Flora Ilustrada de Entre Ríos (Argentina). *Colección Científica del INTA*, **VI - Parte III**, 470-475.

- Bush, J.K. & van Auken, O.W. (1990) Growth and survival of *Prosopis glandulosa* seedlings associated with shade and herbaceous competition. *Botanical Gazette*, **151**, 234-239.
- Cabrera, A.L. & Willink, A. (1973) *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Departamento de Asuntos Científicos. Serie Biología 13, Washington D. C. .
- Cabrera, Á.L. (1971) Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín Sociedad de la Sociedad Argentina de Botánica* **XIV**, 1-42.
- Catalano, S.A., Vilardi, J.C., Tosto, D. & Saidman, B.O. (2008) Molecular phylogeny and diversification history of *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **93**, 621-640.
- Channell, R. & Lomolino, M.V. (2000) Trajectories to extinction: spatial dynamics of the contraction of geographical ranges. *Journal of Biogeography*, **27** 169-179.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A. (2003) *Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Chebataroff, J. (1942) La vegetación del Uruguay y sus relaciones fitogeográficas con la del resto de América del Sur. *Revista Geográfica*, 49-93.
- Chebataroff, J. (1960) Algunos aspectos evolutivos de la vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. *Apartado de Revista Nacional*. Montevideo, Uruguay, **201**, 3-18.
- Chebataroff, J. (1980) La vegetación del algarrobal, monte espinoso del litoral, I. Divisiones de la Provincia fitogeográfica Uruguayense. *Resumen Jornada de Ciencias Naturales (1)*. Montevideo, Uruguay, 77-78.
- Demaió, P., Karlin, U.O. & Medina, M. (2002) *Árboles nativos del centro de Argentina*. L.O.L.A. (Literature of Latin America), Buenos Aires, Argentina.
- Durán, A. (1985) *Los Suelos del Uruguay*. Editorial Hemisferio Sur, Montevideo, Uruguay.
- Escalante, T., Llorente, J.B., Espinosa O., D.N. & Soberón, J.M. (2000) Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en Biogeografía. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **XXIV**, 326-341.
- ESRI, E.S.R.I. (2010) *ArcView 10.0 Desktop*. ESRI, Redlands, California, USA.
- Fagg, C.W. & Stewart, J.L. (1994) The value of *Acacia* and *Prosopis* in arid and semiarid environments. *Journal of Arid Environment* **27**, 3-25.
- Frías-Hernández, J.T., Olalde-Portugal, V. & Vernon-Carter, E.J. (ed.^eds) (2000) *El Mezquite árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México*. Universidad de Guanajuato, México.
- Galera, F.M. (2000) *Los Algarrobos. Las especies del género Prosopis (Algarrobos) de América Latina con especial énfasis en aquellas de interés económico*. (F.A.O) Impreso en los talleres gráficos de Graziani Gráfica, Córdoba, Argentina.
- Gaston, K.J. & Blackburn, T.M. (2000) *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- González Galán, A., Duarte, C., Patto de Abreu, C.m. & Piccolo Barcelos, M.d.F. (2008) Caracterización química de la harina del fruto de *Prosopis* spp. procedente de Bolivia y Brasil. *ARCHIVOS LATINOAMERICANOS DE NUTRICION (Organo Oficial de la Sociedad Latinoamericana de Nutrición)*, **58**, 309-315.
- Gotelli, N.J. & Graves, G.R. (1996) *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Gouvêa Redin, C., Villanova Longhi, R., Farinha Watzlawick, L. & Jonas Longhi, S. (2011) Composição florística e estrutura da regeneração natural do Parque Estadual do Espinilho, RS. *Ciência Rural, Santa Maria*, **41**, 1195-1201.

- Grela, I. (2004) *Geografía florística de especies arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras*. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Botánica. PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Haddad, N.M., Brudvig, L.A., Clobert, J., Davies, K.F., Gonzalez, A., Holt, R.D., Lovejoy, T.E., Sexton, J.O., Austin, M.P., Collins, C.D., Cook, W.M., Damschen, E.I., Ewers, R.M., Foster, B.L., Jenkins, C.N., King, A.J., Laurance, W.F., Levey, D.J., Margules, C.R., Melbourne, B.A., Nicholls, A.O., Orrock, J.L., Song, D.X. & Townshend, J.R. (2015) Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, **1**, 1-9.
- Hernandez, P.A., Graham, C.H., Master, L.L. & Albert, D.L. (2006) The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography*, **29**, 773-785.
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. (2005) Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, **25**, 1965-1978.
- Holt, R.D. & Keitt, T.H. (2005) Species' borders: a unifying theme in ecology. *Oikos*, **108**, 3-6.
- Hortal, J. (2004) Caracterización del nicho espacial y la distribución potencial de especies en una región. Análisis factorial de nicho y mapas de adecuación de hábitat mediante BioMapper. *SIG en Ecología: Conservación de la biodiversidad y del paisaje*, 1-9.
- Hunziker, J.H., Saidman, B.O., Naranjo, C.A., Palacios, R.A., Poggio, L. & Burghardt, A.D. (1986) Hybridization and genetic variation of Argentine species of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Forest Ecology and Management*, **16**, 301-315.
- Izaguirre, P. & Beyhaut, R. (2003) *Leguminosas en Uruguay y regiones vecinas. Parte 2: Caesalpinioideae. Parte 3: Mimosoideae*. Editorial Hemisferio Sur, Montevideo, Uruguay.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B. & Loke, M. (2005) *Legumes of the world*. The Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido.
- Lima, P.C.F. (1999) *Recursos genéticos e avaliação do gênero Prosopis no Nordeste do Brasil*. Cap. 6. Recursos Genéticos e Melhoramento de plantas para nordeste Brasileiro. <<http://www.cpatia.embrapa.br/catalogo/livrorg/algaroba.pdf>>.
- Lindenmayer, D.B., Mackey, B.G., Cunningham, R.B., Donnelly, C.F., Mullen, I.C., McCarthy, M.A. & Gill, A.M. (2000) Factors affecting the presence of the cool temperate rain forest tree myrtle beech (*Nothofagus cunninghamii*) in southern Australia: integrating climatic, terrain and disturbance predictors of distribution patterns. *Journal of Biogeography*, **27**, 1001-1009.
- Lobo, J.M. & Hortal, J. (2003) Modelos predictivos: un atajo para describir la distribución de la diversidad biológica. *Ecosistemas*, **12**, 1-9.
- Lobo, J.M. & Verdú, J.R. (2009) Superando limitaciones: nuevas estrategias para viejos retos. *Atlas de los invertebrados amenazados de España (Especies en peligro crítico y en peligro)* (ed. by J.R. Verdú and E. Galante), pp. 47-54. Dirección General para la Biodiversidad, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. (eds) (2006a) *Biogeography* Third edn edn. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Lomolino, M.V., Riddle, B.R. & Brown, J.H. (2006b) *Biogeography*, Third edn. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.

- Lopez, J.A., Little, J.E.L., Ritz, G.F., S, R.J., Hahn, W.J., Sterrett, W.R. & McDonald, M.J. (2002) *Árboles comunes del Paraguay. Ñande yvyra mata kuera*, Segunda edn. Universidad nacional de Asunción, Facultad de Ciencias Agrarias, carrera de ingeniería forestal. Cuerpo de Paz., Paraguay.
- LPGW (2013) Towards a new classification system for legumes: Progress report from the 6th International Legume Conference. *South African Journal of Botany*, **89**, 3-9.
- Llano, C., Ugan, A., Guerci, A. & Otaola, C. (2012) Arqueología experimental y valoración nutricional del fruto de algarrobo (*Prosopis flexuosa*): inferencias sobre la presencia de macrorrestos en sitios arqueológicos *Intersecciones en Antropología*, **13**, 513-524.
- MacArthur, R.H. (1972) *Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species*. Harper and Row, New York, NY.
- Marchesi, E., Alonso Paz, E., Delfino, L., García, M., Haretche, F. & Brussa, C. (2013) Plantas vasculares. *Especies prioritarias par la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares* (ed. by A. Soutullo, C. Clavijo and J.A. Martinez-Lanfranco), p. 222. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo, Uruguay.
- McRostie, V.B. (2014) Arboicultura y Silvopastoralismo en el período formativo (1.400 a.C.-500 d.C.) de la cuenca del salar de Atacama. *Chungara, Revista de Antropología Chilena*, **46**, 543-557.
- Meglioli, P.A., Vega Riveros, C. & Villagra, P.E. (2012) *Prosopis argentina* Burkart (Fabaceae, Mimosoideae). *Kurtziana*, **37 (2)**, 49-58.
- Morin, P.J. (2011) *Community ecology*. 2nd ed. Wiley-Blackwell, Oxford.
- Moritz, C., Patton, J.L., Conroy, C.J., Parra, J.L., White, G.C. & Beissinger, S.R. (2008) Impact of a century of climate change on small-mammal communities in Yosemite National Park, USA. *Science*, **322**, 261-264.
- Morrone, J.J. (2001) *Biogeografía de América Latina y el Caribe*, CYTED edn. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA).
- Morrone, J.J. (2009) *Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies*, New York: .
- Morrone, J.J. & Crisci, J.V. (1995) HISTORICAL BIOGEOGRAPHY: Introduction to Methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **26**, 373 - 401.
- Mwangi, E. & Swallow, B. (2005) Invasion of *Prosopis juliflora* and local livelihoods: Case study from the lake Baringo area of Kenya. *ICRAF Working Paper - no. 3. Nairobi: World Agroforestry Centre*, 1-68.
- Nix, H.A. (1986) *A biogeographic analysis of Australian elapid snakes*. Atlas of elapid snakes of Australia: Australian flora and fauna series 7 (ed. by R. Longmore), Bureau of Flora and Fauna, Canberra.
- Palacios, R. & Brizuela, M.M. (2005a) Flora Fanerogámica Argentina. Fascículo 92. 128. Fabaceae, parte 13. Subfam. II. Mimosoideae, parte 4. Tribu VI. Mimoseae, parte B. *Proflora (CONICET)*, 25.
- Palacios, R.A. (2006) Los mezquites Mexicanos: Biodiversidad y Distribución Geográfica. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, **41 (1-2)**, 99-121.
- Palacios, R.A. & Bravo, L.D. (1981) Hibridación natural en *Prosopis* (Leguminosae) en la región chaqueña argentina. Evidencias morfológicas y cromatográficas. *Darwiniana*, **23 (1)**, 3-35.
- Palacios, R.A. & Brizuela, M. (2005b) *Prosopis*: historia y elementos para su domesticación. *Agrociencia*, **9**, 41-51.
- Palacios, R.A., Hoc, P.S., Diana, B.A. & Vilela, A.E. (2000) *Prosopis* L.: Biodiversidad y Clasificación, Estrategias adaptativas, Reproductivas e Importancia económica. *El mezquite. Árbol de usos múltiples. Estado actual del conocimiento en México* (ed. by

- J.T. Frías-Hernández, V. Olalde-Portugal and E.J. Vernon-Carter), pp. 13-35. Universidad de Guanajuato, México.
- Pasiecznik, N.M., Felker, P., Harris, P.J.C., Harsh, L.N., Cruz, G., Tewari, J.C., Cadoret, K. & Maldonado, L.J. (2001) The *Prosopis juliflora* - *Prosopis pallida* Complex: A Monograph. HDRA, Coventry, UK, 162.
- Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modeling*, **190**, 231-259.
- Preston, A.T. (2005) Predicting potential geographic distributions of invading species. *Current Science*, **89**, 9.
- Pulliam, H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349-361.
- Ricklefs, R.E. & Bermingham, E. (2002) The concept of the taxon cycle in biogeography. *Global Ecology & Biogeography*, **11**, 353-361.
- Rolfo, M. (1967) *Estudio del género Prosopis en el Uruguay*. Tesis para la obtención del grado de Ingeniero Agrónomo, Universidad de la Republica Oriental del Uruguay - Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.
- Rzedowski, J. (1988) Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. *Acta Botánica Mexicana*, **3**, 7-19.
- Shackleton, R.T., Le Maitre, D.C. & Richardson, D.M. (2015a) *Prosopis* invasions in South Africa: Population structures and impacts on native tree population stability. *Journal of Arid Environments*, **114**, 70-78.
- Shackleton, R.T., Le Maitre, D.C., Pasiecznik, N.M. & Richardson, D.M. (2014) *Prosopis*: a global assessment of the biogeography, benefits, impacts and management of one of the world's worst woody invasive plant taxa. *AoB Plants*, **6**, 18.
- Shackleton, R.T., Le Maitre, D.C., Van Wilgen, B.W. & Richardson, D.M. (2015b) The impact of invasive alien *Prosopis* species (mesquite) on native plants in different environments in South Africa. *South African Journal of Botany*, **97**, 25-31.
- Soutullo, A., Alonso, E., D, A., Beyhaut, R., Carreira, S., Clavijo, C., Cravino, J., Delfino, L., Fabiano, G., Fagúndez, C., Haretche, F., Marchesi, E., Passadore, C., Rivas, M., Scarabino, F., Sosa, B. & Vidal, N. (2010) *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay 2009*. Proyecto fortalecimiento del proceso de implementación del sistema nacional de áreas protegidas DINAMA/MVOTMA - PNUD/GEF Serie de informes N° 16. <<http://www.snap.gub.uy/dmdocuments/DT%2016%20Especies%20prioritarias%20final.pdf>> Montevideo, Uruguay.
- Takhtajan, A. (1986) *Floristic regions of the world*. University of California. Berkeley, USA.
- Tognelli, M.F., Roig-Juñent, S.A., Marvaldi, A.E., Flores, G.E. & Lobo, J.M. (2009) An evaluation of methods for modelling distribution of Patagonian insects. *Revista Chilena de Historia Natural*, **82**, 347-260.
- van Auken, O.W. & Bush, J.K. (1990) Importance of grass density and time of planting on *Prosopis glandulosa* seedling growth. *The Southwestern Naturalist*, **35**, 411-415.
- Vilela, A.E. & Palacios, R.A. (1998) Nueva clave para la identificación de especies sudamericanas del género *Prosopis* (Mimosaceae). *Arnaldoa*, **5** (1) 57-66.
- Villagra, P.E. (2000) Aspectos ecológicos de los Algarrobales argentinos. *MULTEQUINA*, **9**, 35-51.
- Villagra, P.E. & Roig-Juñent, F.A. (1997) Wood structure of *Prosopis alpataco* and *P. argentina* growing under different edaphic conditions. *IAWA Journal*, **18**, 37-51.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. & Donoghue, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **33**, 475-505.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P., Anacker, B.L., Buckley, L.B., Cornell, H.V., Damschen, E.I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.A., Harrison, S.P., Hawkins, B.A., Holt, R.D., McCain, C.M.

- & Stephens, P.R. (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**, 1310-1324.
- Wisz, M.S., Hijmans, R.J., Li, J., Peterson, A.T., Graham, C.H. & Guisan, A. (2008) Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, **14**, 763-773.
- Zachariades, C., Hoffmann, J.H. & Roberts, A.P. (2011) Biological control of mesquite (*Prosopis* species) (Fabaceae) in South Africa. *African Entomology* **19**, 402-415.
- Zimmermann, H.G. (1991) Biological control of mesquite, *Prosopis* spp. (Fabaceae), in South Africa. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **37**, 176-186.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O. & Belgrano, M.J. (2008) Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur In: (*Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay*) (ed. M.S.B.M.B. Garden), p. 2251



