



# ESTUDIO INDIRECTO DEL SISTEMA DE FECUNDACIÓN EN UNA POBLACIÓN NATURAL DE *PROSOPIS FLEXUOSA* (FABACEAE) DEL DESIERTO DE ATACAMA, PROVINCIA DE EL LOA (CHILE)

## INDIRECT STUDY OF THE MATING SYSTEM IN A NATURAL POPULATION OF *PROSOPIS FLEXUOSA* (FABACEAE) FROM THE ATACAMA DESERT, EL LOA PROVINCE (CHILE)

Catalina Chan<sup>1</sup>, Carolina Pometti<sup>1,2</sup>, Calogero M. Santoro<sup>3</sup>,  
Renée H. Fortunato<sup>4,5</sup>, Virginia McRostie<sup>6</sup> & Cecilia Bessega<sup>1,2,\*</sup>

### SUMMARY

1. Departamento de Ecología, Genética y Evolución (EGE), FCEyN, UBA, Ciudad de Buenos Aires, Argentina

2. Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEB), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Ciudad de Buenos Aires, Argentina

3. Instituto de Botánica Darwinion (IBODA), CONICET/ANCEFYN, San Isidro, Argentina

4. Instituto de Botánica Darwinion (IBODA), CONICET/ANCEFYN, San Isidro, Argentina

5. Escuela Superior de Ingeniería, Informática y Ciencias Agroalimentarias, Universidad de Morón, Morón, Prov. de Buenos Aires, Argentina

6. Escuela de Antropología, Facultad de Ciencias Sociales, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile

\*cecib@ege.fcen.uba.ar

### Citar este artículo

CHAN, C., C. POMETTI, C. M. SANTORO, R. H. FORTUNATO, V. MCROSTIE & C. BESSEGA. 2024. Estudio indirecto del sistema de fecundación en una población natural de *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) del Desierto de Atacama, provincia de El Loa (Chile). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 59: 181-198.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v59>

Recibido: 11 Dic 2023  
Aceptado: 29 Abr 2024  
Publicado impreso: 30 Jun 2024  
Editora: Paola Gaiero

ISSN versión impresa 0373-580X  
ISSN versión on-line 1851-2372

**Background and aims:** In the Atacama Desert certain plant species can be found in small and isolated areas, limited to regions with water availability. The degree of connectivity within and between these natural populations depends on their pollen and seed dispersal abilities, as well as on the barriers imposed by the landscape. *Prosopis flexuosa* is a species of high economic and ecological importance included in the *algarrobo* Conservation and Management program. The main objective of this work is to analyze the genetic variability and mating system of *P. flexuosa* in the Atacama Desert.

**M&M:** Genetic diversity parameters as well as the mating system were evaluated in a natural population (Quillagua) based on microsatellite molecular markers. The hierarchical distribution of genetic variance and kinship coefficients were analyzed.

**Results:** The results indicate high levels of genetic diversity ( $H_E = 0.67-0.65$ ;  $A_r = 3.8-3.7$ ), high outcrossing rates ( $t_m = 0.97$ ,  $t_s = 0.85$ ), low biparental inbreeding (11.6%) and multiple paternity. The proportion of full sibs decreases when considering seeds from the same or different pods (89→16%). Only the variance between families is significant ( $p < 0.001$ ) and mean kinships estimated show that progenies within families are not only constituted by half sibs.

**Conclusions:** The results are discussed and related to the limited pollen and seed dispersal and their implication for the management of this resource. The study of the mating system parameters of this Chilean desert population suggests that the low population density and the environment fragmentation would not be influencing their mating capacity.

### KEY WORDS

Algarrobo, desert, Fabaceae, kinship, mating system, outcrossing rate.

### RESUMEN

**Introducción y Objetivos:** En el desierto de Atacama ciertas plantas viven aisladas y acotadas a regiones con disponibilidad de agua. La conectividad dentro y entre poblaciones depende de las barreras impuestas por el paisaje y de su capacidad de dispersión. *Prosopis flexuosa* es una especie con alta importancia económica y ecológica incluida en el Programa de Conservación y Manejo del *algarrobo*. El objetivo de este trabajo es analizar la variabilidad genética y sistema de fecundación de *P. flexuosa* en el Desierto de Atacama.

**M&M:** Se evaluó la diversidad genética y el sistema de fecundación sobre la base de marcadores moleculares microsatélites en una población natural (Quillagua). Se analizó la distribución jerárquica de la varianza genética y los niveles de las coancestrías.

**Resultados:** Los resultados indican altos niveles de diversidad genética ( $H_E = 0,67-0,65$ ;  $A_r = 3,8-3,7$ ), fecundación principalmente cruzada ( $t_m = 0,97$ ,  $t_s = 0,85$ ), baja endogamia biparental (11,6%) y paternidad múltiple. La proporción de hermanos completos disminuye cuando se consideran semillas del mismo o diferente fruto (89→16%). Solamente la varianza entre familias resulta significativa ( $p < 0,001$ ) y las coancestrías promedio estimadas dan cuenta que las progenies familiares no están conformadas solamente por medios hermanos.

**Conclusiones:** Los resultados son discutidos y relacionados con la dispersión limitada del polen y semillas y su implicancia para el manejo. El estudio del sistema de fecundación de esta población del desierto chileno sugiere que la baja densidad poblacional y la fragmentación del ambiente no influirían en su capacidad de apareamiento.

### PALABRAS CLAVE

Algarrobo, coancestría, desierto, Fabaceae, fecundación cruzada, sistema de apareamiento.

## INTRODUCCIÓN

El género *Prosopis* L. (Leguminosae, Fabaceae, Mimosoideae) incluye 48 especies de árboles y arbustos que se distribuyen en zonas áridas y semiáridas de Asia, África y América (Burkart, 1976; Vilela & Palacios, 1998; Palacios, 2006). En Sudamérica se distribuyen representantes de tres de las cinco secciones de este género: *Strombocarpa* Benth., *Algarobia* DC. y *Monilicarpa* Ruiz Leal ex Burkart. Recientemente, sobre la base de resultados filogenéticos, se ha propuesto la subdivisión de este género y un cambio para los nombres de las secciones y especies (Hughes *et al.*, 2022). Sin embargo, en este trabajo se seguirá considerando la clasificación propuesta por Burkart (1976) de modo de mantener la estabilidad nomenclatural de grupos taxonómicos de uso histórico a nivel global: Arts. 14.1, 34 y 56 del International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) de 2017 (Turland *et al.*, 2018). Las especies de este grupo presentan polinización entomófila y la dispersión se da principalmente por pequeños mamíferos nativos, domésticos y exóticos que consumen los frutos y dispersan las semillas en sus heces (Burkart, 1976; Campos & Ojeda, 1997; Maldonado *et al.*, 2014; McRostie *et al.*, 2022), aunque los seres humanos son también vectores importantes en el establecimiento de poblaciones (McRostie, 2017; Bessega *et al.*, 2021). La sección *Algarobia* (“algarrobos”) es la que presenta más especies (~30), muchas de ellas con importancia ecológica y económica. Se consideran árboles multipropósito, son fijadores de nitrógeno y al ser resistentes a condiciones extremas (sequía, calor, salinidad en el suelo) pueden crecer en suelos arenosos y contribuir a estabilizar dunas y combatir la desertificación. Muchas especies resultan de utilidad para reforestar zonas áridas degradadas y han sido ampliamente introducidas en regiones áridas y semiáridas del mundo (Burkart, 1976; Roig, 1993; Barros Asenjo, 2010). Los “algarrobos” brindan sombra, madera y frutos comestibles (Burkart, 1976; Roig, 1993). La madera, de alta dureza y valor calórico, se utiliza para el armado de muebles y para la construcción o como combustible en forma de leña o transformada en carbón vegetal. Las vainas, muy variables entre las especies, se utilizan para alimentación humana y/o forraje, las hojas y semillas se utilizan con fines medicinales y

las flores para la producción de miel (Burkart, 1976; Roig, 1993; Cony, 1996; Capparelli, 2007; Pometti *et al.*, 2009).

El Desierto de Atacama (19°-24° S) es considerado el desierto más seco del mundo y aunque está compuesto en su mayoría por terreno pedregoso, lagos salados (salares), arena y lava félsica que fluye hacia los Andes, éste no está completamente desprovisto de vegetación y algunas especies son capaces de desarrollarse en estas condiciones adversas (Gutiérrez *et al.*, 1998; Ruhm *et al.*, 2020; Gómez-Silva & Batista-García, 2022). Las especies de *Prosopis* que habitan el desierto de Atacama pertenecen a la secciones *Strombocarpa* y *Algarobia*. Se encuentran sobre el lado oeste de la cordillera de los Andes hasta los 3000 m s.n.m. y suelen estar restringidas a zonas discretas y acotadas con descargas de aguas subterráneas y/o riberas de cuencas perennes o efímeras con cierta influencia o manejo humano (Chiappa *et al.*, 1997; McRostie *et al.*, 2017; Bessega *et al.*, 2021). Las especies de la sección *Strombocarpa* (*P. burkartii* Muñoz, *P. strombulifera* (Lam.) Benth. y *P. tamarugo* Phil.) y sección *Algarobia* (*P. alba* Griseb., *P. chilensis* (Molina) Stuntz y *P. flexuosa* DC.) han sido descritas en diferentes áreas del desierto, situándose principalmente en la Pampa del Tamarugal, en la región del Loa, y la región del Salar de Atacama (Carevic *et al.*, 2012; Calderon *et al.*, 2015; Contreras *et al.*, 2018; Mc Rostie *et al.*, 2017; Bessega *et al.*, 2021). Las poblaciones de *Prosopis* en Atacama suelen presentar baja densidad poblacional y estar restringidas a diferentes oasis aislados geográficamente. Los “algarrobos”, particularmente, en la región de Atacama, han tenido diversos usos a lo largo de la historia que se remontan a tiempos prehispánicos e históricos (Núñez 1986; Martínez, 1998; García *et al.*, 2014; McRostie *et al.*, 2019; Ugalde *et al.*, 2020).

El “algarrobo dulce”, *P. flexuosa* (recientemente nombrada *Neltuma flexuosa* (DC.) C.E. Hughes & G.P. Lewis) es la principal especie arbórea de la Provincia Fitogeográfica del Monte de Argentina y muy frecuente en la zona más austral del Desierto de Atacama (Burkart, 1976; Bessega *et al.*, 2021), pudiendo encontrarse a los 2200 m s.n.m. en los Andes (Burkart, 1976). Proveen sombra, leña, madera para construcción, alimentación y forraje, lo que en condiciones desérticas la han convertido en un recurso muy valioso para

los habitantes de Atacama, quienes aprovechan conjuntamente las propiedades de los “algarrobos” y “chañares” (Martínez, 1998). En las cercanías del río Loa, cauce exorreico que atraviesa el Desierto de Atacama, es posible hallar pequeños bosques constituidos por *P. flexuosa* y los mismos pueden atribuirse al corredor natural y cultural surgido como consecuencia del movimiento de seres humanos, plantas y animales en el Desierto (Núñez, 1971; McRostie *et al.*, 2017). Si bien la disponibilidad de agua ha permitido el desarrollo de bosques de *P. flexuosa* en áreas cercanas al río Loa, en los últimos años la zona está siendo afectada por la extracción y contaminación por parte de la industria minera y por la urbanización (Contreras, 2008). En particular, esta especie tiene la ventaja de poder comportarse como freatófita (Roig, 1993; Villagra *et al.*, 2004) o vadosófita (Torres & Zambrano, 2000; Guevara *et al.*, 2010) obteniendo así una ventaja para su desarrollo.

Las poblaciones que viven en el Desierto de Atacama constituyen un interesante modelo de estudio ya que el grado de conectividad dentro y entre las poblaciones depende de su capacidad de dispersión y de las barreras impuestas por el paisaje. La actual fragmentación del paisaje, es decir, la división del hábitat en fracciones de menor superficie, puede ser el resultado de la acción conjunta de diversos factores naturales, como las fluctuaciones climáticas y las variaciones en la disponibilidad de recursos, así como también, de factores antrópicos que comprenden el uso exhaustivo del suelo, la urbanización y la deforestación (Cascante *et al.*, 2002; Jump & Peñuelas, 2006; Haddad *et al.*, 2015). Cuando las poblaciones están genéticamente aisladas, existe riesgo de pérdida de diversidad genética y este proceso puede tener consecuencias críticas en su supervivencia a largo plazo (Sork & Smouse, 2006). Además, se espera una pérdida inmediata de alelos debido a la reducción de las poblaciones con el incremento de la ocurrencia de endogamia. Asimismo, se espera un aumento de la divergencia poblacional con una disminución de la diversidad genética en los parches dentro de las poblaciones (Lowe *et al.*, 2005).

El sistema de fecundación es el modo en que los individuos, poblaciones, o especies recombinan su variabilidad genética en cada generación para dar lugar a su progenie. La reproducción en las

poblaciones de polinización abierta da lugar a individuos con distintas relaciones de parentesco pudiendo ir desde hermanos por autofecundación hasta medios hermanos (Squillace, 1974; Ritland, 1989) reflejándose en los niveles de coancestría observados dentro de las progenies de una misma familia. Entender el sistema de fecundación de las especies implica conocer su composición y la estructura genética de sus poblaciones y familias (Besega *et al.*, 2000, 2012; Pometti *et al.*, 2013; Wadt *et al.*, 2015; Giustina *et al.*, 2018). El conocimiento profundo del sistema de fecundación de una especie resulta altamente relevante para el manejo y conservación de sus poblaciones y para la implementación de planes de reforestación. A partir del estudio de las relaciones de parentesco dentro de las progenies de una misma familia resulta posible determinar el número de árboles necesarios a ser coleccionados para la recuperación de un determinado ambiente, dado que cuanto mayor es el parentesco dentro de las progenies, mayor será la frecuencia de alelos idénticos por descendencia dentro de las familias y, consecuentemente, será necesario un mayor tamaño de muestreo para conservar y recuperar áreas, fundando nuevas poblaciones con tamaños efectivos que garanticen poblaciones con potencial evolutivo.

Los marcadores moleculares como los microsatélites (SSR) han sido utilizados para evaluar los niveles de variabilidad genética y el sistema de fecundación en una población natural de *P. flexuosa* que habita en un ambiente protegido en Argentina (Reserva de Biósfera Ñacuñán, Mendoza), describiéndose como una población de fecundación cruzada con dispersión de polen reducida (Besega *et al.*, 2017). Dada la particularidad del paisaje y clima del Desierto de Atacama, que limitaría de algún modo el número de especies animales y vegetales presentes, resulta de interés evaluar si los niveles de variabilidad genética y el sistema de fecundación de *P. flexuosa* de esta zona difieren de los resultados descriptos en la literatura para *P. flexuosa* y otras especies emparentadas utilizando marcadores SSR (Besega *et al.*, 2016, 2017, 2021; Moncada *et al.*, 2019; Contreras Díaz *et al.*, 2021). Grupos de árboles geográficamente aislados o poblaciones pequeñas o de baja densidad, tienden a mostrar tasas de autofecundación más altas (Tambarussi *et al.*, 2017; Silvestre *et al.*, 2018). La menor densidad de los

bosques que se desarrollan en los oasis del Desierto de Atacama, en comparación con la densidad de los bosques en áreas protegidas de *P. flexuosa*, y las condiciones tan extremas que podrían limitar el desarrollo de un gran número de agentes dispersores, permiten esperar niveles reducidos de variación genética y una estrategia reproductiva algo distinta con mayores niveles de autofecundación y como consecuencia mayores niveles de coancestría entre las semillas provenientes de una misma familia.

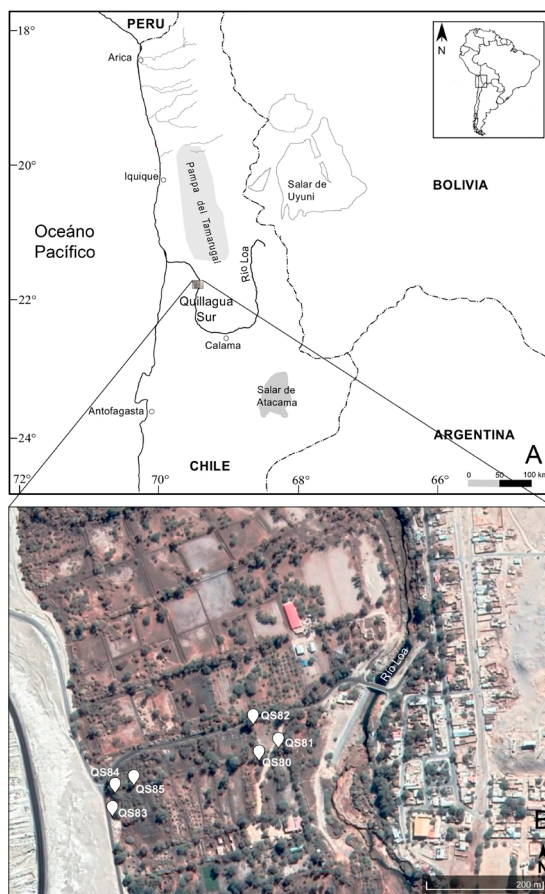
De acuerdo con lo descrito, el objetivo del presente trabajo es analizar la variabilidad genética y el sistema de fecundación en una población natural de *P. flexuosa* del Desierto de Atacama. Para ello se propone a) evaluar mediante el uso de microsatélites la variabilidad genética y su distribución en plantas adultas y semillas de una población natural de Quillagua (Chile) considerando tres niveles jerárquicos (familia, fruto e individuo), b) evaluar indirectamente el sistema de fecundación y c) evaluar los niveles de coancestría, varianza del tamaño poblacional efectivo y número de árboles semilleros requeridos con propósitos de conservación. Los resultados son discutidos en relación a estudios previos y permiten proponer recomendaciones de manejo del recurso.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de muestreo y colección

El área de muestreo, Quillagua Sur (21,65° S, 69,53° O), es una población situada en la región central del Desierto de Atacama (19-24° S) en cercanía al río Loa, margen Oeste (Fig. 1), que presenta en general pocos árboles de *P. flexuosa* ("algarrobo dulce"), *Geoffroea decorticans* (Gill. ex Hook. & Arn.) Burkart ("chañar"), *Schinus molle* L. ("falso pimiento") y *P. tamarugo* ("tamarugo"). Además, es posible encontrar una gran proporción de arbustos *Baccharis* sp. y *Atriplex* sp., junto a las especies herbáceas *Distichlis spicata* (L.) Greene y *Schoenoplectus* sp. (Rchb.) Palla (Gutiérrez et al., 1998; Centro de Ecología Aplicada, Gobierno Regional de Antofagasta, 2020).

El material fue coleccionado en enero del 2019 siguiendo la metodología de muestreo descrita por Vilardi et al. (1988) que establece distancias mínimas de colección entre plantas de 50 metros, y teniendo en cuenta la baja densidad de árboles



**Fig. 1.** Sitio de muestreo y disposición de familias. **A:** Ubicación del sitio de muestreo en el norte de Chile. **B:** Disposición espacial de las familias evaluadas (imagen satelital tomada de Google Earth).

adultos pertenecientes a esta especie distribuidos en la zona. La densidad de árboles adultos estimada en la zona no fue homogénea, variando en las zonas más densas entre seis y nueve árboles/hectárea. Como consecuencia, se tomaron muestras de seis plantas adultas y sus vainas, separadas por al menos 30-40 m.

Cada planta madre fue geo-referenciada y se tomó material de hojas que fue preservado en sílica gel. Se tomaron al azar 10 vainas por planta madre y se conservaron para su germinación evitando el ataque de insectos y hongos conservando las mismas en frío (-20 °C) hasta su uso.

La determinación de las muestras la realizó R. H. Fortunato y los ejemplares fueron

depositados en el herbario BAB (<https://sweetgum.nybg.org/science/ih/herbarium-list/?NamOrganisationAcronym=BAB>) del Instituto de Recursos Biológicos-INTA-BAB, Buenos Aires, Argentina (R.H. Fortunato 13313-R.H. Fortunato 13318). Las semillas fueron puestas a germinar de acuerdo a la metodología descrita por Saidman (1985), controlando la temperatura y humedad y registrando la planta de origen (familia) y vaina. Una vez ocurrida la germinación, se esperó hasta el día 5 (estado de cotiledones verdes) para realizar la extracción de ADN. Las semillas empleadas dentro de cada vaina y familia fueron elegidas al azar. Se analizaron un total de ocho semillas por familia correspondientes a cuatro frutos (48 individuos) y además seis plantas madres, resultando en un total de 54 individuos.

#### *Extracción de ADN y amplificación de SSR*

El ADN genómico total fue aislado en plantas adultas y progenie utilizando un kit comercial (DNeasy Plant Mini Kit-QIAGEN Inc., Valencia, CA, USA). La calidad del ADN fue revisada mediante electroforesis en gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio y su cantidad fue estimada por comparación utilizando un marcador de peso molecular con concentración conocida.

Se realizó la amplificación de cuatro *loci* microsatélites (SSR, del inglés Simple Sequence Repeats) mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) siguiendo la metodología descrita por Bessega *et al.* (2009, 2013). Los cebadores utilizados para genotipificar ambas cohortes fueron: MO08 y MO09 descriptos por Mottura *et al.* (2005) y GL9 y GL12 desarrollados por Bessega *et al.* (2013) marcados con los fluoróforos FAM y HEX.

Las amplificaciones se llevaron a cabo en un volumen de reacción de 50  $\mu$ l, conteniendo entre 10 y 30 ng de ADN, 0,6  $\mu$ M de cada primer, 0,2 mM dNTPs, 0,3 U de taq DNA polimerasa Pegasus (PB-L Productos Bio-Lógicos SA, Buenos Aires, Argentina), 1,5 mM  $MgCl_2$ . Se utilizó un termociclador modelo T100 (Life Science Research, BioRad) con el siguiente perfil de ciclado: desnaturalización inicial a 94 °C por 5 minutos, seguida de 35 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 45 seg, otros 45 seg a la temperatura específica de pegado del primer ( $T_A = 58-59^\circ C$ ) y una extensión a 72 °C por 45 seg. Por último, un paso de extensión

final a 72 °C por 10 min. Los productos de PCR fueron corridos en un secuenciador automático por la empresa MacroGen Inc. (<https://dna.macrogen.com/>) y analizados utilizando GeneMarker versión 1.9 (SoftGenetics LLCTM, [www.softgenetics.com](http://www.softgenetics.com)). La lectura de cromatogramas permitió construir una matriz básica de datos incluyendo cuatro *loci* y 54 individuos correspondientes a dos cohortes (plantas madres y progenie).

#### *Análisis de datos. Diversidad genética, índice de fijación y análisis molecular de la varianza (AMOVA)*

La variabilidad genética fue cuantificada en ambas cohortes a través del número ( $A$ ) y proporción (%) de alelos observados, riqueza alélica ( $A_r$ ), heterocigosis observada y esperada ( $H_o$  y  $H_e$ ) utilizando el paquete 'diveRcity' (Keenan *et al.*, 2013) del programa R (R Core Team, 2022). Con el mismo paquete se estimó además el índice de fijación ( $F_{IS}$ ) descrito por Wright (1951).

Se realizó una Análisis Molecular de la Varianza (AMOVA), considerando los siguientes niveles jerárquicos: familia, fruto e individuo. Se evaluaron los componentes de varianza entre familias, entre frutos dentro de las familias y entre individuos dentro de los frutos. Se consideró la varianza dentro de los individuos como fuente de error. Se utilizó la función *poppr.amova* del paquete 'poppr' (Kamvar *et al.*, 2014) del programa R. La significación se obtuvo usando la función *randtest* del paquete 'ade4' (Chessel *et al.*, 2004; Dray & Dufour, 2007; Dray *et al.*, 2007), considerando 2000 permutaciones.

#### *Sistema de fecundación*

Se estimó la tasa de fecundación cruzada *multilocus* ( $t_m$ ) y *singlelocus* ( $t_s$ ), la correlación de  $t_m$  entre familias ( $r_f$ ) y la correlación de tasas de paternidad ( $r_p$ ) considerando tres niveles: global, entre frutos y dentro de frutos utilizando el programa MLTRwin (Ritland, 2002). Este programa considera el modelo de apareamiento mixto *multilocus* (Ritland & Jain, 1981), que asume que la progenie es derivada de apareamiento aleatorio por fecundación cruzada ( $t$ ) o autofecundación ( $s$ ). La endogamia biparental se estimó siguiendo a Ritland (1990) como  $t_m - t_s$ . El número efectivo de dadores de polen sobre las distintas plantas madres fue estimado utilizando la ecuación:  $N_{ep} = 1/r_p$  del

modelo de apareamiento extendido (*sibling pair model*) (Ritland, 1989).

La proporción de los diferentes tipos de progenies posibles: SFS (hermanos completos por autofecundación), FS (hermanos completos), HS (medios hermanos) y SHS (medios hermanos por autofecundación y cruzamiento) (Squillace, 1974; Ritland, 1989), fue estimada teniendo en cuenta las tasas de fecundación cruzada ( $t_m$ ) y autofecundación ( $s$ ) siguiendo la propuesta de Sebbenn (2006). Se consideró que  $P_{SFS} = s^2$ ,  $P_{FS} = t_m^2 r_p$ ,  $P_{HS} = t_m^2 (1-r_p)$ ,  $P_{SHS} = 2st_m$ .

### Coancestrías, varianza del tamaño poblacional efectivo

Las coancestrías *multilocus* fueron calculadas para cada par de individuos utilizando el estadístico de Loiselle *et al.* (1995) con el programa SPAGeDi (Hardy & Vekemans, 2002). Se analizó la coancestría media de la progenie considerando: a) individuos no relacionados, b) individuos relacionados del mismo fruto, c) individuos relacionados de distinto fruto. Los mismos fueron comparados mediante el test no paramétrico de Wilcoxon (W) utilizando el paquete 'coin' (Hothorn *et al.*, 2008) del programa R.

Se calculó la coancestría promedio dentro de cada familia ( $\Theta_f$ ) considerando los individuos de cada familia por separado y a partir de ésta, se calculó en cada caso la varianza del tamaño poblacional efectivo ( $N_{ev}$ ) de acuerdo a Cockerham (1969):

$$N_{ev} = \frac{0.5}{\theta_f \left( \frac{n-1}{n} \right) + \frac{1+F_0}{2n}}$$

siendo  $n$  el tamaño de la familia y  $F_0$  el coeficiente de endogamia de la progenie.

Finalmente, el número de árboles semilleros ( $m$ ) requeridos con propósitos de conservación y manejo se estimó como:

$$m = \frac{N_{referencia}}{N_{ev}}$$

donde  $N_{referencia}$  corresponde a retener en la muestra un tamaño efectivo de 100 y  $N_{ev}$  es el valor promedio de la varianza del tamaño poblacional efectivo estimado (Sebbenn, 2006).

## RESULTADOS

### Diversidad genética, índice de fijación y análisis molecular de la varianza (AMOVA)

Para caracterizar la variabilidad genética se genotiparon cuatro *loci* SSR de las dos cohortes, plantas madres y progenie (Tabla 1). Todos los *loci* resultaron polimórficos, mostrando entre 4 y 6 alelos por *locus*, con un promedio de 4,5 alelos en la población adulta y 5 en la progenie. La proporción de alelos totales observados resultó algo mayor en la progenie que en las madres. La riqueza alélica varió entre 2,99 y 4,22, con valores medios de 3,78 y 3,66 respectivamente. La heterocigosis observada ( $H_o$ ) fue mayor en la población adulta que en la progenie y esta diferencia puede considerarse significativa dada la falta de solapamiento en sus intervalos de confianza ( $IC_{95\%}$ ). Sin embargo, la heterocigosis esperada ( $H_e$ ) no difirió significativamente entre ambas generaciones. El índice de fijación ( $F_{IS}$ ) resultó negativo en el caso de las plantas madres ( $F_{IS} = -0,062$ ) y positivo en el caso de las progenies ( $F_{IS} = 0,058$ ), aunque ambas estimas resultaron no significativas de acuerdo a sus intervalos.

Los componentes de la varianza molecular fueron analizados considerando los niveles jerárquicos: familia, fruto e individuo (Tabla 2). Solo la varianza entre familias resultó altamente significativa (17,8%,  $p < 0,001$ ). La varianza entre frutos dentro de cada familia y varianza entre individuos dentro de cada fruto resultó muy baja (4,3%,  $p = 0,064$ ) o nula ( $p = 0,988$ ) respectivamente. La varianza dentro de los individuos fue muy alta (77,8%,  $p = 0,082$ ).

### Sistema de fecundación

Las tasas estimadas de fecundación cruzada *multilocus* ( $t_m$ ) y *singlelocus* ( $t_s$ ) resultaron altas (Tabla 3), sugiriendo bajos niveles de autofecundación que representan entre el 3,3 y 14,9%, según el estimador utilizado. La diferencia entre la tasas de exocruza ( $t_m - t_s = 0,116$ ) fue baja pero significativa, indicando cierta proporción de apareamiento entre individuos emparentados (~12%). La correlación de  $t_m$  dentro de las familias ( $r_f$ ) resultó negativa pero no significativa, sugiriendo falta de variación entre las tasas de exocruza de las familias evaluadas. La correlación de las tasas de paternidad ( $r_p$ ) se evaluó a tres

**Tabla 1.** Estimaciones de variabilidad genética en plantas madres y progenie. Abreviaturas= N: número de individuos analizados, A: número de alelos observados, %: proporción de alelos totales observados, Ar: riqueza alélica,  $H_o$ : heterocigosis observada,  $H_e$ : heterocigosis esperada,  $IC_{95\%}$ : Intervalo de confianza al 95%,  $F_{IS}$ : índice de fijación, \* $p < 0,05$ .

	Locus	N	A	%	Ar	$H_o$ [ $IC_{95\%}$ ]	$H_e$ [ $IC_{95\%}$ ]	$F_{IS}$ [ $IC_{95\%}$ ]
Plantas madres	MO08	6	4	80	3,58	0,67	0,68	0,02
	MO09	6	5	83,33	4,22	0,67	0,75	0,111
	GL9	6	5	100	3,67	0,67	0,53	-0,263*
	GL12	6	4	80	3,64	0,83	0,71	-0,176
	Promedio	6	4,5	85,83	3,78	0,71 [0,68-0,74]	0,67 [0,63-0,71]	-0,062 [-0,369 – 0,151]
Progenie	MO08	44	4	80	2,99	0,59	0,56	-0,051
	MO09	44	6	100	4,18	0,45	0,74	0,385*
	GL9	45	5	100	3,49	0,71	0,57	-0,248*
	GL12	47	5	100	3,96	0,68	0,72	0,05
	Promedio	45	5	95	3,66	0,61 [0,59-0,63]	0,65 [0,64-0,66]	0,058 [-0,039 – 0,159]

**Tabla 2.** Análisis molecular de la varianza (AMOVA) considerando tres niveles jerárquicos (familia, fruto e individuo).

Fuente de variación	Grados de libertad	Varianza estimada	% Variación	p
Entre familias	5	0,264	17,83**	< 0,001
Frutos dentro de familias	18	0,064	4,33	0,064
Individuos dentro de frutos	24	0	0	0,988
Dentro de cada individuo	48	1,152	77,84	0,082

**Tabla 3.** Parámetros del sistema de fecundación en *P. flexuosa* del desierto de Atacama.

Parámetro	Estima (SD)	$IC_{95\%}$
Tasa de fecundación cruzada <i>multilocus</i> ( $t_m$ )	0,967 (0,107)	[0,938 - 0,996]
Tasa de fecundación cruzada <i>singlelocus</i> ( $t_s$ )	0,851 (0,078)	[0,830 - 0,872]
Endogamia biparental ( $t_m - t_s$ )	0,116 (0,069)	[0,098 - 0,134]
Correlación Tasas de fecundación cruzada ( $r_t$ )	-0,013 (0,592)	[-0,171 - 0,145]
Correlación Tasas de paternidad ( $r_p$ )		
Global	0,262 (0,127)	[0,228 - 0,296]
Entre frutos	0,158 (0,195)	[0,106 - 0,210]
Dentro de frutos	0,885 (0,182)	[0,836 - 0,934]
Número efectivo de dadores de polen ( $N_{ep}$ )	3,817	

niveles: global, entre frutos, y dentro de frutos. En todos los casos, resultó significativamente mayor que cero. El 89% de las semillas tomadas de un mismo fruto corresponden a hermanos completos, y esta proporción decrece al 16%

cuando se consideran semillas de distintos frutos. El número efectivo de dadores de polen basado en la correlación de la tasa de paternidad global permite estimar que las plantas madres de las diferentes familias estarían siendo fecundadas por

aproximadamente 4 dadores de polen distintos ( $N_{ep} = 3,8$ ).

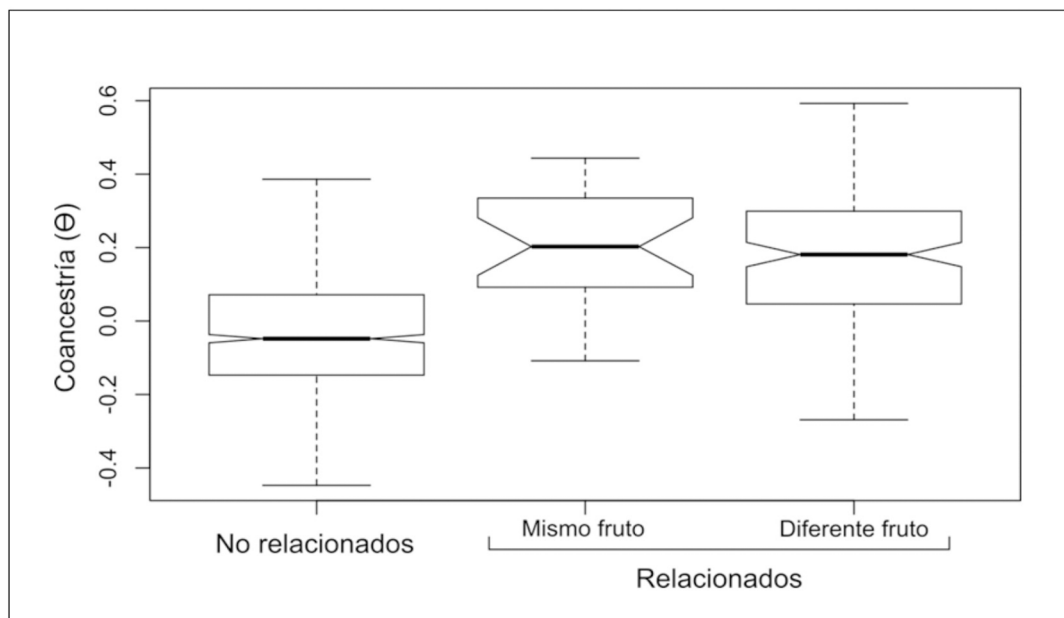
Las progenies fueron principalmente constituidas por medios hermanos (HS) representando un 69%, seguido por un 24,5% de hermanos completos (FS). Solamente un 6,3% fueron medios hermanos por autofecundación y cruzamiento (SHS), mientras que los hermanos completos por autofecundación (SFS) fueron prácticamente nulos (0,1%).

*Coancestrías, varianza del tamaño poblacional efectivo*

Los niveles de coancestría fueron analizados teniendo en cuenta la relación que se da entre los diferentes individuos (Fig. 2). La coancestría promedio de los individuos de diferentes familias (no relacionados) fue cercana a cero ( $\Theta = -0,034$ ) mientras que para los individuos de la misma familia fueron en promedio 0,234 y 0,181 para semillas del mismo o de diferente fruto, respectivamente. La diferencia entre las coancestrías promedio resultó significativa cuando se consideraron individuos no relacionados versus relacionados del mismo o de diferente fruto ( $W = 3382, p < 3,4 \times 10^{-9}$  y

$W = 26306, p < 2,2 \times 10^{-16}$  respectivamente). La diferencia entre individuos relacionados fue no significativa  $W = 1932, p = 0,356$ ).

El análisis de sistema de fecundación considerando las distintas familias individualmente se presenta en la Tabla 4. Los valores de  $t_m$  en todos los casos resultaron altos, sugiriendo hasta un 25% de autofecundación. Sin embargo, esta variación no debe ser considerada significativa de acuerdo al valor de  $r_t$  descrito anteriormente, que sugiere la misma tendencia de apareamiento en las distintas familias. El número de dadores de polen ( $N_{ep}$ ) pudo ser estimado en cinco de las seis familias de acuerdo a las estimas positivas correspondientes de  $r_p$ . Estos valores resultan variables, oscilando entre 1 y 6,3 dadores de polen. La coancestría, estimada dentro de cada familia, varió entre  $\Theta_f = 0,12$  y  $\Theta_f = 0,27$ . Como consecuencia, el promedio de la varianza del tamaño poblacional efectivo ( $N_{ev}$ ) estimada a partir de las coancestrías fue de 2,28 y el número de árboles semilleros ( $m$ ) necesarios para la colección de semillas, intentando retener en la muestra un tamaño efectivo de 100, se estimó en un mínimo de 34 plantas.



**Fig 2.** Box plot representando las coancestrías *multilocus* promedio estimadas en individuos no relacionados (distintas plantas madres) y relacionados (mismo fruto y distinto fruto).



**Tabla 4.** Estimaciones de tasa de exocruza *multilocus* ( $t_m$ ) y correlación de paternidad ( $r_p$ ) con su desvío estándar (SD), número efectivo de dadores de polen ( $N_{ep}$ ), coancestría promedio dentro de cada familia ( $\Theta_f$ ), varianza del tamaño poblacional efectivo ( $N_{ev}$ ) y número de árboles semilleros necesarios para colección de semillas si el objetivo de conservación es de un tamaño efectivo de 100 ( $m$ ), considerando las distintas familias estudiadas.

Familia	$t_m$ (SD)	$r_p$ (SD)	$N_{ep}$	$\Theta_f$	$N_{ev}$	$m$
QS80	1,041 (0,505)	0,159 (0,121)	6,289	0,120	2,927	34,16
QS81	0,842 (0,411)	0,266 (0,141)	3,759	0,181	2,228	44,88
QS82	1,200 (0,567)	0,321 (0,145)	3,115	0,266	1,673	59,77
QS83	1,200 (0,566)	0,999 (0,450)	1,001	0,267	1,667	59,98
QS84	0,750 (0,364)	0,210 (0,110)	4,762	0,182	2,220	45,05
QS85	1,200 (0,566)	–	–	0,118	2,949	33,91

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La variabilidad genética y el sistema de fecundación fueron estudiados en una población situada en Quillagua, al oeste del río Loa en Atacama, un área de bosques reducidos, que se ven afectados por las condiciones naturales y antrópicas. Los resultados sugieren niveles altos de diversidad genética de acuerdo a las estimaciones de heterocigosis y riqueza alélica obtenidas en ambas cohortes ( $H_E = 0,67$  y  $0,65$ ;  $Ar = 3,8$  y  $3,7$ ). Cuando estas estimaciones son comparadas con las de *P. flexuosa* de la Reserva Ñacuñán, Mendoza, Argentina basadas en 8 *loci* microsatélites (Bessega *et al.*, 2017), las mismas resultan algo menores ( $H_E = 0,80$  y  $0,77$ ;  $Ar = 10,3$  y  $7,9$ ). Por el contrario, los resultados de heterocigosis son muy semejantes a las estimaciones obtenidas en poblaciones de la especie emparentada *P. alba* muestreadas en la Región Chaqueña de Argentina en la provincia de Santiago del Estero ( $H_E = 0,65$ ) y Salta ( $H_E = 0,69$ ) sobre la base de 12 *loci* SSR (Bessega *et al.*, 2016). La variabilidad genética resulta semejante también a la hallada en otras poblaciones del desierto de Atacama ( $H_E = 0,59$  a  $0,72$ ;  $Ar = 2,7$  a  $4,1$ ), aunque estas últimas poblaciones fueron evaluadas con 8 *loci* SSR y están constituidas por individuos de *P. alba*, *P. flexuosa* y *P. chilensis* coocurriendo en los oasis estudiados. Consecuentemente con la mayor diversidad de especies, es de esperar mayores niveles de variación genética (Bessega *et al.*, 2021). Por último, tres poblaciones de *P. chilensis* de la región Coquimbo (Chile) mostraron niveles algo

más bajos de variabilidad genética sobre la base de 5 *loci* SSR ( $H_E = 0,5$ ) (Moncada *et al.*, 2019), aunque recientemente Contreras Díaz *et al.*, (2021) sobre la base de 7 *loci* SSR, describen niveles de variación para cuatro poblaciones de *P. chilensis* entre Chacabuco y San Felipe de Aconcagua (Chile) con niveles de  $H_o$  variando entre 0,57 y 0,64.

Una proporción significativa de las diferencias en la variación genética entre las especies de plantas forestales puede ser explicada por la variación en su historia de vida y características ecológicas (Hamrick *et al.*, 1981, 1992) y las comparaciones directas de los niveles de diversidad no son completamente adecuadas cuando no se usa el mismo marcador molecular ni se evalúa el mismo número de *loci*. Sin embargo, aquí las especies que se comparan tienen la misma forma de vida y corresponden en todos los casos a marcadores hipervariables del tipo microsatélites. Así, estas estimaciones sugieren que aunque la diversidad es alta, los niveles de variación en esta especie del Desierto de Atacama serían algo menores en relación a *P. flexuosa* de otras áreas. La riqueza alélica, por su parte, resulta menor en los estudios desarrollados en Atacama y podría explicarse parcialmente dado que  $Ar$  es un parámetro que tiende a responder más rápidamente a la fragmentación del ambiente en comparación con la heterocigosis (Keyhonbadi *et al.*, 2005; daSilva Carvahó, 2015; Bessega *et al.*, 2018). Es necesario considerar, sin embargo, que no se utilizaron los mismos SSR en todos los casos y que la población de plantas madres, con un número reducido de plantas adultas, podría no

estar mostrando aún las consecuencias genéticas de la fragmentación de hábitat en Atacama a través de las estimas de heterocigosis. Éste sería un proceso muy lento determinado por la gran longevidad de los árboles, que en algunos casos se estima en más de 100 años, tal como ha sido descrito para otras especies (Jump & Peñuelas, 2006).

En referencia al estudio diferenciado entre ambas cohortes, la diversidad genética de las plantas madres fue más alta y significativa de acuerdo a la heterocigosis observada ( $H_o = 0,71$  vs  $0,61$ ). Esta misma tendencia también se observa considerando la riqueza alélica ( $Ar = 3,8$  vs  $3,7$ ). Aquí, tanto  $H_o$ ,  $H_E$  y  $Ar$  resultaron relativamente altos y mostraron niveles algo mayores de variabilidad genética en la población adulta. Nuestros resultados, aunque no significativos, señalarían una tendencia hacia un defecto de heterocigotas en la progenie ( $F_{IS} = 0,058$ ) y un exceso en la población adulta ( $F_{IS} = -0,062$ ). Esta observación puede ser relacionada directamente con el sistema de fecundación dado que el apareamiento entre individuos emparentados, es decir que se originan a partir de la autofecundación y/o el apareamiento entre parientes, puede dar lugar a un proceso conocido como depresión por endogamia que puede afectar la adaptación y el crecimiento de los individuos (Pereira *et al.*, 2020). Este proceso puede observarse en poblaciones de árboles ya que éstas son predominantemente de fecundación cruzada y altamente heterocigotas de modo tal que los alelos letales y los alelos recesivos deletéreos (o carga genética) se mantienen ocultos en los genotipos heterocigotas debido al cruzamiento. Sin embargo, tanto la autofecundación como el apareamiento entre parientes dan como resultado una mayor proporción de individuos homocigotas que favorece la expresión de la carga genética (Falconer & MacKay, 1996). Estimaciones de  $F_{IS}$  menores en plantas madres, respecto a los estimados en progenies, fueron también reportadas en base a marcadores isoenzimáticos, en otras poblaciones y especies de la sección *Algarobia* de *Prosopis* (Keys & Smith, 1994; Bessega *et al.*, 2000) y se sugirió que el cambio de las frecuencias genotípicas que ocurre entre una etapa y la otra podría estar siendo determinada selectivamente. Así, la observación de un exceso de homocigotas en la progenie, no observado en la población adulta, parece ser algo frecuente en las especies de la sección *Algarobia* que debiera ser estudiado más profundamente.

En cuanto al sistema de fecundación, las tasas de fecundación cruzada a nivel poblacional resultaron altas ( $t_m = 0,97$ ,  $t_s = 0,85$ ) con niveles de autofecundación que rondarían el 3% a 15%. Estas estimas son semejantes a otras especies de Leguminosas como *Robinia pseudoacacia* L., *Platypodium elegans* Vogel, *Erythrophleum fordii* Oliv., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Acacia visco* Lorentz ex Griseb. y *A. woodmaniorum* Maslin & Buscumb, *Senegalia senegal* (L.) Britton, *Copaifera langsdorffii* Desf., *Myroxylon peruiferum* L. f. y *Ormosia hosiei* Hemsl. & E. H. Wilson estudiadas indirectamente mediante marcadores isoenzimáticos (Murawski & Hamrick, 1991; Rocha & Aguilar, 2001; Hufford & Hamrick, 2003; Yuan *et al.*, 2013; Zhu *et al.*, 2013), AFLPs (Pometti *et al.*, 2013) y microsatélites (Gonela *et al.*, 2013; Millar *et al.*, 2014; Omondi *et al.*, 2018; Silvestre *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2022). Las altas tasas de fecundación cruzada dependen de varios factores como pueden ser la autoincompatibilidad, la protoginia y protandria, y la desventaja para prosperar que se puede producir en los individuos surgidos por autopolinización (Murawski & Hamrick, 1991; Hufford & Hamrick, 2003; Millar *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2022).

Este resultado es similar al obtenido en otras especies de *Prosopis* basados también en marcadores microsatélites, aunque las estimas de exocruza son aquí levemente más bajas. Por ejemplo, en *P. alba* de Santiago del Estero (Bessega *et al.*, 2012) y *P. flexuosa* de la Reserva de Ñacuñán, Mendoza (Bessega *et al.*, 2017) la tasa de fecundación cruzada fue casi total ( $t_m = 1$  y  $t_s = 0,99$ , respectivamente). Sin embargo, en todos los casos a pesar de que se observa una alta tasa de fecundación cruzada, los resultados indican la ocurrencia de endogamia biparental. De acuerdo a las estimas de  $t_m$  y  $t_s$  en Atacama, un 11,6% de los cruzamientos resultan del apareamiento de individuos emparentados. La ocurrencia de apareamiento entre individuos relacionados puede ser vinculada con el sistema de dispersión de la semilla de los “algarrobos”. El mismo implica el transporte de semillas mediado por animales, quienes toman los frutos y semillas, escarifican estas últimas en su tracto digestivo, y las depositan conjuntamente en sus heces, dando lugar al surgimiento de individuos emparentados a cortas distancias. Resultados similares pueden esperarse por el transporte asociado a los seres

humanos a través del acompañamiento de éstos por el ganado (McRostie, 2014; McRostie *et al.*, 2017; McRostie *et al.*, 2022). En particular, en ecosistemas riparianos del Desierto de Atacama, ambiente al que corresponde el sitio de muestreo, se describe en la actualidad la ocurrencia de roedores como *Phyllotis xanthopygus*, *Phyllotis magister*, *Abrothrix andinus*, *Mus musculus* y *Rattus norvegicus*, animales domésticos como ovejas, caballos y camélidos, y el zorro *Lycalopex culpaeus*, que podrían estar actuando en la dispersión de las semillas (Marquet *et al.*, 1998). Los “algarrobos” ofrecerían a los animales recompensas nutritivas para así obtener el beneficio del traslado de sus frutos y semillas. Los frugívoros, a través de la endozoocoria, movilizan grandes cantidades de semillas y las liberan de las capas del fruto, acelerando la germinación, desinfectándolas y depositándolas en conjunto para su germinación (Brown & Archer, 1988; Bessega *et al.*, 2012; Maldonado *et al.*, 2014; Campos & Velez, 2015).

El sistema de fecundación fue evaluado a través de la distribución de la variación genética, mediante un análisis jerarquizado considerando las familias, los frutos y los individuos. El AMOVA mostró que la variación que se da entre familias resulta significativa, mientras que la variación entre frutos dentro de cada familia o entre individuos dentro de cada fruto, no lo es. La mayor parte de la variación observada corresponde a la varianza residual (dentro de los individuos), dando cuenta de un alto nivel de heterocigosis. Los componentes de varianza genética tan bajos observados entre frutos de una familia o entre individuos de un mismo fruto podrían ser vinculados a los agentes de polinización naturales. Es sabido que la polinización en los “algarrobos” es mediada por insectos y que este tipo de polinización suele ajustarse a una distribución de tipo leptocúrtica (Levin & Kerster, 1974; Keys & Smith, 1994). Como consecuencia, los dadores de polen serán principalmente de plantas cercanas, y se espera poco transporte de polen a larga distancia, favoreciendo la diferenciación entre familias alejadas espacialmente.

El transporte de polen en *Prosopis* fue descrito a través de agentes dispersores como *Apis mellifera*, *Xylocopa splendidula*, *Caupolicana mendocina* quienes visitan diferencialmente las flores cuando éstas se encuentran abiertas y en estado receptivo (Simpson *et al.*, 1977; Genise *et al.*, 1990).

Comportamientos diferenciales se describen para los distintos agentes (Debandi *et al.*, 2002). En algunos casos, los dispersores se desplazarían poco dentro de una misma planta favoreciendo la transferencia de polen de una flor a la otra dentro del mismo individuo (cuando hay fuentes ricas de néctar) o alternativamente tenderían a visitar unas pocas flores en la misma planta y luego moverse a otra, favoreciendo el transporte de polen entre árboles cercanos. Ambos tipos de agentes son plausibles de acuerdo a los resultados obtenidos en el presente trabajo. En este sentido, de la evaluación de la proporción de hermanos completos se observa que la misma disminuye significativamente (de 89% al 16% en base a las estimas de  $r_p$ ) cuando se analizan semillas del mismo fruto o de diferente fruto.

Aunque un número relativamente bajo de individuos por familia pueden dar lugar a estimas menos precisas de los parámetros del sistema de fecundación, se evaluó la estructura intrapoblacional mediante el análisis de parámetros de fecundación en cada una de las familias. Si bien las tasas de exocruza estimadas para cada familia no difieren significativamente, los valores presentados en cada caso muestran una marcada variación en los niveles de autofecundación. Estas diferencias podrían ser relacionadas con distintos factores, como la distribución espacial de las mismas, sincronización incompleta de períodos de floración y/o tamaños diferenciales de las copas tales como los descritos en las fabáceas *Ormosia hosiei* (Li *et al.*, 2022) y en *Hedysarum coronarium* L. (Louati-Namouchi *et al.*, 2000). En Quillagua, se encontraron cuatro familias con fecundación completamente cruzada, y dos con niveles importantes de autofecundación. Esta diferencia entre familias también se observó cuando se analizó el número de dadores de polen que estaría fecundando cada planta madre. En general, múltiples dadores de polen ocurrirían en cada una de las familias. La paternidad múltiple ha sido descrita como un modo de incrementar el tamaño efectivo de las poblaciones y consecuentemente mantener la variabilidad genética de las mismas cuando el número de adultos es reducido (Louati *et al.*, 2003). Aquí, son pocos los árboles muestreados dada la baja densidad de árboles adultos en el área, y el hecho de que cada planta madre esté recibiendo aportes de múltiples padres podría estar

señalando que dicha estrategia resulta ventajosa para sobrevivir en este ambiente adverso. Múltiples dadores podrían resultar beneficiosos al aumentar la diversidad en la oferta de polen dando lugar a la ocurrencia de descendencia genéticamente más diversa y mejorando así la capacidad adaptativa (Pannell & Labouche, 2013).

El alto número de dadores de polen en cada una de las familias fue analizado en relación a las estimas de coancestría obtenidas. Aquí, las coancestrías promedio estimadas para individuos relacionados fueron mucho mayores a la esperadas en una población con apareamiento aleatorio ( $\Theta = 0,125$ ), confirmando que las progenies no están conformadas solamente por medios hermanos, sino que ocurren desvíos de los cruzamientos aleatorios. En línea con lo discutido anteriormente, este desvío observado puede explicarse por la ocurrencia de cruzamientos correlacionados, surgidos por ejemplo por los hábitos de los polinizadores y/o por la ocurrencia de cruzamientos entre individuos emparentados vinculados también al modo de dispersión de las semillas. Estos procesos podrían estar dando lugar a un aumento de la identidad por descendencia de los alelos dentro de las progenies, y consecuentemente brindando estimas de coancestría mayores y un  $N_{ev}$  estimado menor a los esperados.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo tienen implicancia para el manejo de los recursos forestales. Los parámetros del sistema de fecundación evaluados en *P. flexuosa* resultan útiles para la conservación y manejo de este recurso en las distintas áreas de su distribución. Aquí se observa una población pequeña con altos niveles de variabilidad genética que muestra fecundación principalmente cruzada. Además, se detecta un defecto de heterocigotas en la etapa de semillas, apareamiento entre individuos emparentados y una proporción de medios hermanos cercana al 75% (69% HS + 6.3% SHS). La conservación de un recurso puede ser pensada tanto *ex situ* como *in situ*. En el primer caso, la toma de muestras implicaría coleccionar un número grande de genotipos suficientemente aislados de modo de evitar la endogamia y garantizar tamaños efectivos grandes (Sebbenn, 2006; Silvestre *et al.*, 2018). Bajo este escenario, de *P. flexuosa* de Quillagua, las semillas de entre 34 y 60 árboles debieran ser colectadas para conservar un tamaño

efectivo de 100, algo que por la naturaleza del sitio no resulta posible. Sin embargo, aun así, esta procedencia puede resultar interesante de conservar *ex situ* ya que podría estar adaptada a condiciones muy extremas y en ese caso la colección del material disponible debería realizarse de los árboles más distanciados posible (minimizando los niveles de individuos emparentados) y evitando tomar semillas de un mismo fruto (donde los hermanos completos rondan el 85%), maximizando la toma de distintos frutos (en donde los hermanos completos disminuyen notablemente hasta un 16%). Alternativamente, y dada la importancia que *P. flexuosa* representa para las comunidades que habitan en esta región (Martínez, 1998), puede sugerirse el establecimiento de nuevos materiales *in situ*. Para la rehabilitación de poblaciones disturbadas o muy reducidas, podría emprenderse la plantación de materiales para enriquecer la región utilizando fuentes coleccionadas de esta misma especie en otras regiones, aunque es un requisito realizar una evaluación previa de las consecuencias ecológicas que este movimiento de recursos podría implicar. Por último, un aporte significativo a tener en cuenta en el marco del Plan de Mejoramiento en el “algarrobo” es la determinación de la proporción de hermanos completos y medios hermanos en la población evaluada. Este hecho debiera ser considerado a futuro para ajustar las estimas de heredabilidad de los diferentes rasgos de importancia económica ya que se ha detectado una importante proporción de hermanos completos (~25%) que podrían sesgar las estimas si este efecto no es considerado.

Finalmente, los resultados obtenidos pueden ser pensados en relación a la estructura del paisaje. Si bien grandes distancias separan a las poblaciones del desierto, en cada sitio u oasis se desarrollan poblaciones pequeñas con una distribución espacial restringida a los flujos de agua. En este caso, la población estudiada se ubica en el margen oeste del río Loa y es posible distinguir dos parches algo distantes (200 m). Desde el punto de vista teórico es posible atribuir a la fragmentación del paisaje un efecto sobre el sistema de apareamiento y/o sobre el flujo de polen, que podrían ser observados, respectivamente, a través del aumento de las tasas de autofecundación y en favor de un aumento de la distancia de dispersión dada la poca densidad poblacional (Kikuchi *et al.*, 2015). Como se ha

descrito, la densidad de plantas o plantas con flor, la actividad de dispersores, el tamaño de los árboles adultos determinan indirectamente los patrones de fecundación (Hirao *et al.*, 2006; Li *et al.*, 2022). Resultados previos basados en la estima de dispersión del polen y estructura genética espacial en esta especie indicaron que recién a los 250 m se espera que los parches estén aislados y el efecto de la fragmentación sea significativo (Bessega *et al.*, 2017). En este sentido, los resultados presentados apoyan la idea de dispersores de semilla y polen a corta distancia mediado por pequeños mamíferos e insectos dando lugar a la estructura intra-poblacional observada. De acuerdo a las condiciones tan extremas del Desierto de Atacama, es posible esperar un limitado desarrollo de un gran número de agentes dispersores. Sin embargo, éstos resultados en *P. flexuosa* demuestran niveles de variación genética y una estrategia reproductiva que no difiere sustancialmente de lo descrito para otra población de esta especie que se desarrolla en la región del Monte en Argentina, en donde las condiciones climáticas serían más favorables y los herbívoros presentes están protegidos (Reserva Ñacuñán). Si bien aquí se detecta un nivel de autofecundación levemente mayor de acuerdo a las estimas de exocruza obtenidas y las estimas de variabilidad genética resultan un poco más bajas, los niveles de coancestría promedio estimados (entre individuos relacionados como no relacionados), las importantes proporciones estimadas de hermanos enteros en relación a medios hermanos, y los índices de paternidad múltiple se corresponden en ambas poblaciones de *P. flexuosa*. Por último, considerando que en este trabajo se evaluaron 6 familias y un número relativamente reducido de progenies por familias, mediante 4 *loci* y en un solo año, se sugiere repetir este estudio con un número más amplio de marcadores, aumentando el número de progenies por familias y años para confirmar los resultados.

## CONTRIBUCIÓN DE LOS AUTORES

CB: diseño de la investigación; CB, CP, VMR, CS: toma de muestras, financiación; RF: Toma de muestras y determinación material biológico; CCH, CB: trabajo experimental, análisis de datos, elaboración de figuras; CCH, CP, VMR, RF, CS, CB: redacción y revisión del manuscrito.

## AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer las contribuciones de quienes fueron jurado de la tesis de Licenciatura de la cual se desprende el presente trabajo. Asimismo, queremos agradecer el financiamiento recibido de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) (PICT-2020-01402 a CB), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET) (PIP 11220200100477CO a CP y CB), Universidad de Buenos Aires (UBA) (20020190200106BA a CB) y Agencia Nacional de Investigación y Desarrollo de Chile (ANyD) (NCS2022-024 a VMR).

## BIBLIOGRAFÍA

- BARROS ASENJO, S. 2010. El género *Prosopis* valioso recurso forestal de las zonas áridas y semiáridas de América, Asia y África. *Ciencia & Investigación Forestal* 16: 91-127.  
<https://doi.org/10.52904/0718-4646.2010.340>
- BESSEGA, C., L. FERREYRA, N. JULIO, S. MONTOYA, ... & J. C. VILARDI. 2000. Mating system parameters in species of genus *Prosopis* (Leguminosae). *Hereditas* 132: 19-27.
- BESSEGA, C., B. O. SAIDMAN, M. R. DARQUIER, M. EWENS, ..., & J. C. VILARDI. 2009. Consistency between marker- and genealogy-based heritability estimates in an experimental stand of *Prosopis alba* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* 96: 458-465.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.0800074>
- BESSEGA, C., C. POMETTI, M. EWENS, B. O. SAIDMAN & J. C. VILARDI. 2012. Strategies for conservation for disturbed *Prosopis alba* (Leguminosae, Mimosoidae) forests based on mating system and pollen dispersal parameters. *Tree Genet. Genomes* 8: 277-288.  
<https://doi.org/10.1007/s11295-011-0439-6>
- BESSEGA, C., C. POMETTI, J. T. MILLER, R. WATTS, ..., & J. C. VILARDI. 2013. New microsatellite *loci* for *Prosopis alba* and *P. chilensis* (Fabaceae). *Appl. Plant Sci.* 1: 1200324.  
<https://doi.org/10.3732/apps.1200324>
- BESSEGA, C., C. POMETTI, M. EWENS, B. O. SAIDMAN & J. C. VILARDI. 2016. Fine-scale spatial genetic structure analysis in two Argentine populations of *Prosopis alba* (Mimosoideae) with different levels of ecological disturbance. *Eur. J.*

- Forest Res.* 135: 495-505.  
<https://doi.org/10.1007/s10342-016-0948-9>
- BESSEGA, C., C. POMETTI, C. CAMPOS, B. O. SAIDMAN & J. C. VILARDI. 2017. Implications of mating system and pollen dispersal indices for management and conservation of the semi-arid species *Prosopis flexuosa* (Leguminosae). *For. Ecol. Manage.* 400: 218-227.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.06.007>
- BESSEGA, C., C. POMETTI, R. P. LÓPEZ, D. LARREA-ALCÁZAR, ..., & J. C. VILARDI. 2018. Genetic variability and differentiation among *Prosopis alba* (Leguminosae) populations from dry valleys of Bolivia with different levels of human disturbance and altitude. *Ecol. Evol.* 8: 11309-11321.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.4610>
- BESSEGA, C., C. POMETTI, R. H. FORTUNATO, F. GREENE, ..., & V. MCROSTIE. 2021. Genetic studies of various *Prosopis* species (Leguminosae, Section *Algarobia*) co-occurring in oases of the Atacama Desert (northern Chile). *Ecol. Evol.* 11: 2375-2390. <https://doi.org/10.1002/ece3.7212>
- BROWN, J. R. & S. ARCHER. 1988. Woody plant seed dispersal and gap formation in a North American subtropical savanna woodland: the role of domestic herbivores. *Vegetatio* 73: 73-80.  
<https://doi.org/10.1007/bf00031854>
- BURKART, A. 1976. A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae) (Part 1 and 2). Catalogue of the recognized species of *Prosopis*. *J. Arnold Arbor.* 57: 219-249 y 450-525.
- CALDERON, G., M. GARRIDO & E. ACEVEDO. 2015. *Prosopis tamarugo* Phil.: a native tree from the Atacama Desert groundwater table depth thresholds for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural* 88: 18. <https://doi.org/10.1186/s40693-015-0048-0>
- CAMPOS, C. M. & R. A. OJEDA. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *J. Arid Environ.* 35: 707-714. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0196>
- CAMPOS, C. & S. VELEZ. 2015. Almacenadores y frugívoros oportunistas: el papel de los mamíferos en la dispersión del algarrobo (*Prosopis flexuosa* DC) en el desierto del Monte, Argentina. *Ecosistemas* 24: 28-34. <https://doi.org/10.7818/ecos.2015.24-3.05>
- CAPPARELLI, A. 2007. Los productos alimenticios derivados de *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz y *P. flexuosa* DC., Fabaceae, en la vida cotidiana de los habitantes del NOA y su paralelismo con el algarrobo europeo. *Kurtziana* 33: 1-19.
- CAREVIC, F. C., A. CAREVIC & J. DELATORRE. 2012. Historia natural del género *Prosopis* en la Región de Tarapacá. *Idesia* 30: 113-117.
- CASCANTE, A., M. QUESADA, J. J. LOBO & E. A. FUCHS. 2002. Effects of dry forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea saman*. *Conserv. Biol.* 16: 137-14.
- CENTRO DE ECOLOGÍA APLICADA. 2020. Informe Final Diagnóstico del caudal ambiental del río Loa, Región de Antofagasta. Código BIP 30130919-0. Gobierno Regional de Antofagasta, Antofagasta.
- CHESSEL, D., A. B. DUFOUR & J. THIOULOUSE. 2004. The ade4 package-I: One-table methods. *R News* 4: 5-10.
- CHIAPPA, E., R. VILLASENOR, H. TORO & R. COVARRUBIAS. 1997. Táctica reproductiva de *Prosopis* (Mimosaceae) y asociaciones ecológicas de sus polinizadores, en el desierto del norte de Chile. *Multequina* 6: 9-20.
- COCKERHAM, C. C. 1969. Variance of gene frequencies. *Evolution; Int. J. Organic Evol.* 23: 72-84.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1969.tb03496.x>
- CONTRERAS, R., V. PORCILE & F. AGUAYO. 2018. Microsatellites reveal a high genetic differentiation among native *Geoffroea decorticans* populations in Chilean Atacama Desert. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 54: 225-240.  
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1969.tb03496.x>
- CONTRERAS DÍAZ, R., M. GONZÁLEZ GONZÁLEZ, F. AGUAYO CRUCES, S. GACITÚA ARIAS & V. PORCILE SAAVEDRA. 2021. Análisis de diversidad y estructura genética de poblaciones de *Prosopis chilensis* entre las provincias de Chacabuco y San Felipe de Aconcagua, usando marcadores moleculares microsatélites. *Bosque* 42: 371-382.  
<http://dx.doi.org/10.4067/S0717-92002021000300371>
- CONTRERAS, M. 2008. Chile. Dirección General de Aguas. Determinación de caudales ecológicos en cuencas con fauna ictica nativa y en estado de conservación. DGA. Departamento de Conservación y Protección de Recursos Hídricos.
- CONY, M. A. 1996. Genetic variability in *Prosopis flexuosa* D.C., a native tree of the Monte phytogeographic province, Argentina. *Forest Ecology and Management* 87: 41-49.  
[https://doi.org/10.1016/s0378-1127\(96\)03839-x](https://doi.org/10.1016/s0378-1127(96)03839-x)
- DA SILVA CARVALHO, C. C., M. C. RIBEIRO, M. C. CORTES, M. GALLETI & R. COLLEVATTI. 2015. Contemporary and historic factors influence differently genetic differentiation and diversity in a

- tropical palm. *Heredity* 115: 216-224.  
<https://doi.org/10.1038/hdy.2015.30>
- DEBANDI, G., B. E. ROSSI, J. ARANÍBAR, J. A. AMBROSETTI & I. E. PERALTA. 2002. Breeding system of *Bulnesia retama* (Gillies ex Hook & Arn.) Gris. (Zygophyllaceae) in the Central Monte Desert (Mendoza, Argentina). *J. Arid Environ.* 51: 141-152.  
<https://doi.org/10.1006/jare.2001.0924>
- DRAY, S. & A. B. DUFOUR. 2007. The ade4 Package: Implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* 22:4.  
<https://doi.org/10.18637/jss.v022.i04>
- DRAY, S., A. B. DUFOUR & D. CHESSEL. 2007. The ade4 Package-II: Two-table and K-table methods. *R News* 7: 47-52.
- FALCONER, D. S., & T. F. C. MACKAY. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Addison Wesley Longman, Harlow.
- GARCÍA, M., A. VIDAL, V. MANDAKOVIC, A. MALDONADO, ... & E. BELMONTE. 2014. Alimentos, tecnologías vegetales y paleoambiente en las aldeas formativas de la pampa del Tamarugal, Tarapacá (ca. 900 aC-800 dC). *Estudios Atacameños Arqueología y Antropología Surandina* 47: 33-58.
- GENISE, J., R. A. PALACIOS, P. S. HOC, R. CARRIZO, ..., & S. TORREGROSA. 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). II. Fases florales y visitantes en el distrito Chaqueño Serrano. *Darwiniana* 30: 71-85.
- GIUSTINA, L. D., A. B. BALDONI, H. TONINI, V. C. R. AZEVEDO, ..., & A. M. SEBBENN. 2018. Research Article Hierarchical outcrossing among and within fruits in *Bertholletia excelsa* Bonpl. (Lecythidaceae) open-pollinated seeds. *Genet. Mol. Res.* 17: gmr16039872.  
<https://doi.org/10.4238/gmr16039872>
- GÓMEZ-SILVA, B. & R. A. BATISTA-GARCÍA. 2022. The Atacama desert: A biodiversity hotspot and not just a mineral-rich region. *Frontiers in Microbiology* 13: 812842.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.812842>
- GONELA, A., A. M. SEBBENN, H. H. SORIANI, M. A. MESTRINER, ... & A. L. ALZATE-MARIN. 2013. Genetic diversity and mating system of *Copaifera langsdorffii* (Leguminosae/Caesalpinioideae). *Genet. Mol. Res.* 12: 569-580.  
<https://doi.org/10.4238/2013.February.27.6>
- GUEVARA, A., C. V. GIORDANO, J. ARANIBAR, M. QUIROGA & P. E. VILLAGRA. 2010. Phenotypic plasticity of the coarse root system of *Prosopis flexuosa*, a phreatophyte tree, in the Monte Desert (Argentina). *Plant Soil* 330: 447-464.  
<https://doi.org/10.1007/s11104-009-0218-4>
- GUTIÉRREZ, J. R., F. LÓPEZ-CORTES & P. A. MARQUET. 1998. Vegetation in an altitudinal gradient along the Río Loa in the Atacama Desert of northern Chile. *J. Arid Environ.* 40: 383-399.  
<https://doi.org/10.1006/jare.1998.0462>
- HADDAD, N. M., L. A. BRUDVIG, J. CLOBERT, K. F. DAVIES, ..., & J. R. TOWNSHEND. 2015. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Sci. Adv.* 1: e1500052.  
<https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>
- HAMRICK, J. L., J. B. MILTON & Y. B. LINHART. 1981. Levels of genetic variation in trees: influence of life history characteristics. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-48. Berkeley, CA: Pacific Southwest Forest and Range Exp. Stn, Forest Service, U.S. Department of Agriculture. pp. 35-41.
- HAMRICK, J. L., M. J. GODT & S. SHERMAN-BROYLES. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New For.* 6: 95-124. <https://doi.org/10.1007/bf00120641>
- HARDY, O. J. & X. VEKEMANS. 2002. SPAGeDi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Mol. Ecol. Notes* 2: 618-620.
- HIRAO, A. S., Y. KAMEYAMA, M. OHARA, Y. ISAGI & G. KUDO. 2006. Seasonal changes in pollinator activity influence pollen dispersal and seed production of the alpine shrub *Rhododendron aureum* (Ericaceae). *Mol. Ecol.* 15: 1165-1173.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02853.x>
- HOTHORN, T., K. HORNIK, M. A. VAN DE WIEL & A. ZEILEIS. 2008. Implementing a class of permutation tests: The coin Package. *J. Stat. Softw.* 28: 1-23. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i08>
- HUFFORD, K. M., & J. L. HAMRICK. 2003. Viability selection at three early life stages of the tropical tree, *Platypodium elegans* (Fabaceae, Papilionoideae). *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 57: 518-526.  
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb01543.x>
- HUGHES, C. E., J. J. RINGELBERG, G. P. LEWIS & S. A. CATALANO. 2022. Disintegration of the genus *Prosopis* L. (Leguminosae, Caesalpinioideae, mimosoid clade). *PhytoKeys* 205: 147-189.  
<https://doi.org/10.3897/phytokeys.205.75379>
- JUMP, A. S. & J. PEÑUELAS. 2006. Genetic effects of chronic habitat fragmentation in a wind-pollinated

- tree. *PNAS* 103: 8096-8100.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0510127103>
- KAMVAR, Z. N., J. F. TABIMA & N. J. GRÜN WALD. 2014. Poppr: an R package for genetic analysis of populations with clonal, partially clonal, and/or sexual reproduction. *PeerJ* 2: e281.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.281>
- KEENAN, K., P. MCGINNITY, T. F. CROSS, W. W. CROZIER & P. A. PRODÖHL. 2013. diveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods Ecol. Evol.* 4: 782-788.  
<https://doi.org/10.1111/2041-210x.12067>
- KEYHONBADI, N., J. ROLAND, S. F. MATTER & C. STOBECCK. 2005. Genetic differentiation and gene flow among populations of the alpine butterfly *Parnassius smintheus*, vary with landscape connectivity. *Mol. Ecol.* 14: 1897-1909.
- KEYS, R. N. & S. E. SMITH. 1994. Mating system parameters and population genetic structure in pioneer populations of *Prosopis velutina* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* 81: 1013-1020.  
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15589.x>
- KIKUCHI, S., M. SHIBATA & H. TANAKA. 2015. Effects of forest fragmentation on the mating system of a cool-temperate heterodichogamous tree *Acer mono*. *Global Ecol. Conserv.* 3: 789-801.  
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.04.005>
- LEVIN, D. A. & H. W. KERSTER. 1974. Gene Flow in Seed Plants. En: DOBZHANSKY, T., M. K. HECHT & W. C. STEERE (eds.), pp. 139-220. *Evolutionary Biology*. Springer, Boston.  
[https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6944-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6944-2_5)
- LI, F., H. CHEN, S. LIU, H. ZHANG & Z. ZHOU. 2022. Mating systems of single families and population genetic diversity of endangered *Ormosia hosiei* in South China. *Genes* 13: 2117.  
<https://doi.org/10.3390/genes13112117>
- LOISELLE, B. A., V. L. SORK, J. NASON & C. GRAHAM. 1995. Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *Am. J. Bot.* 82: 1420-1425.  
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12679.x>
- LOUATI-NAMOUCHE, I., M. LOUATI & A. CHRIKI. 2000. Mating system and multiple paternity in *Hedysarum coronarium* L. (Fabaceae). *Agronomie* 20: 655-663. <https://doi.org/10.1051/agro:2000157>
- LOUATI, M., I. LOUATI-NAMOUCHE & A. CHRIKI. 2003. Genetic diversity, population structure and mating system in endemic *Hedysarum carnosum* Desf. (Fabaceae). *Plant Genet. Resour. News. (IPGRI/FAO)* 135: 33-39.
- LOWE, A. J., D. BOSHER, M. WARD, C. F. E. BACLES & C. NAVARRO. 2005. Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95: 255-273.
- MALDONADO, D. E., L. F. PACHECO & L. V. SAAVEDRA. 2014. Legitimidad en la dispersión de semillas de algarrobo (*Prosopis flexuosa*, Fabaceae) por zorro andino (*Lycalopex culpaeus*, Canidae) en el Valle de La Paz (Bolivia). *Ecología en Bolivia* 49: 93-97.
- MARQUET, P. A., F. BOZINOVIC, G. A. BRADSHAW, C. CORNELIUS, ..., & F. M. JAKSIC. 1998. Los ecosistemas del desierto de Atacama y área andina adyacente en el norte de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71: 593-617.
- MARTINEZ, J. L. 1998. Pueblos del chañar y el algarrobo: los Atacamas en el siglo XVII. DIBAM, Santiago.
- MCROSTIE, V. B. 2014. Arboricultura y silvopastoralismo en el Periodo Formativo (1400 a.C.-500 d.C.) de la Cuenca del Salar de Atacama. *Revista Chungara* 46: 543-557.
- MCROSTIE, V. B., E. M. GAYO, C. M. SANTORO, R. DE POL-HOLZ & C. LATORRE. 2017. The pre-Columbian introduction and dispersal of Algarrobo (*Prosopis*, Section Algarobia) in the Atacama Desert of northern Chile. *PLoS One* 12: e0181759.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0181759>
- MCROSTIE, V. B., F. GALLARDO, A. VIDAL & S. CROXATTO. 2019. Evidencias arqueobotánicas tempranas en el Oasis de Calama, el cementerio Topater 1 (Formativo medio, 500 a.C.-100 d.C., Desierto de Atacama, norte de Chile). *Darwiniana* 7: 16-38.
- MCROSTIE, V. B., P. BABOT, E. CALÁS, E. GAYÓ, ..., & D. VALENZUELA. 2022. Silvopastoralism and the shaping of forest patches in the Atacama Desert during the Formative Period (ca. 3000-1500 years BP). *The Holocene* 32: 1492-1502.  
<https://doi.org/10.1177/09596836221122636>
- MILLAR, M. A., D. J. COATES & M. BYRNE. 2014. Extensive long-distance pollen dispersal and highly outcrossed mating in historically small and disjunct populations of *Acacia woodmaniorum* (Fabaceae), a rare banded iron formation endemic. *Ann. Bot.* 114: 961-971. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu167>



- MONCADA, X., D. PLAZA, A. STOLL, C. PAYACAN, ..., & F. A. SQUEO. 2019. Genetic diversity and structure of the vulnerable species *Prosopis chilensis* (Molina) Stuntz in the Coquimbo Region, Chile. *Gayana Bot.* 76: 91-104. <https://doi.org/10.4067/s0717-66432019000100091>
- MOTTURA, M. C., R. FINKELDEY, A. R. VERGA & O. GAILING. 2005. Development and characterization of microsatellite markers for *Prosopis chilensis* and *Prosopis flexuosa* and cross-species amplification. *Mol. Ecol. Notes* 5: 487-489. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.00965.x>
- MURAWSKI, D. A., & J. L. HAMRICK. 1991. The effect of the density of flowering individuals on the mating systems of nine tropical tree species. *Heredity* 67: 167-174. <https://doi.org/10.1038/hdy.1991.76>
- NÚÑEZ, L. 1971. Secuencia y cambio en los asentamientos humanos de la desembocadura del río Loa, en el norte de Chile. *Boletín de la Universidad de Chile* 112: 3-25.
- NÚÑEZ, L. 1986. The evolution of a valley population and resources of Tarapacá over a millennium. En: MURRA J. V., N. WACHTEL & J. REVEL (eds.), *Anthropological History of Andean Polities*. pp. 23-34. Cambridge University Press, Cambridge.
- OMONDI, S. F., D. W. ODEE, G. O. ONGAMO, J. I. KANYA & D. P. KHASA. 2018. Mating patterns of the gum arabic tree (*Acacia senegal* synonym *Senegalia senegal*) in two different habitats. *New Forests* 49: 53-65. <https://doi.org/10.1007/s11056-017-9604-6>
- PALACIOS, R. A. 2006. Los Mezquites Mexicanos: Biodiversidad y Distribución Geográfica. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 41: 99-121.
- PANNELL, J. R. & A. M. LABOUCHE. 2013. The incidence and selection of multiple mating in plants. *Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B* 368: 20120051. <https://doi.org/10.1098/rstb.2012.0051>
- PEREIRA, L. C. S. M., E. V. TAMBARUSSI, M. O. BILIATI, K. MARTINS, ... & A. M. SEBBENN. 2020. Inbreeding depression from selfing and mating among relatives of *Hymenaea courbaril* L. *For. Ecol. Manage.* 475: 118414. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118414>
- POMETTI, C. L., B. PIZZO, M. BRUNETTI, N. MACCHIONI, ... & B. O. SAIDMAN. 2009. Argentinean native wood species: Physical and mechanical characterization of some *Prosopis* species and *Acacia aroma* (Leguminosae; Mimosoideae). *Bioresour. Technol.* 100: 1999-2004. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2008.09.061>
- POMETTI, C. L., C. BESSEGA, J. C. VILARDI & B. O. SAIDMAN. 2013. Comparison of mating system parameters and genetic structure in three natural scenarios of *Acacia visco* (Leguminosae, Mimosoideae). *Plant Syst. Evol.* 299: 761-771. <https://doi.org/10.1007/s00606-013-0759-0>
- R CORE TEAM. 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <https://www.R-project.org/>.
- RITLAND, K. 1989. Correlated matings in the partial selfer *Mimulus guttatus*. *Evolution; International Journal of Organic Evolution* 43: 848-859. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1989.tb05182.x>
- RITLAND, K. 1990. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. *J. Hered.* 81: 236-237. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a110982>
- RITLAND, K. 2002. Extensions of models for the estimation of mating systems using *n* independent loci. *Heredity* 88: 221-228. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800029>
- RITLAND, K. & S. JAIN. 1981. A model for the estimation of outcrossing rate and gene frequencies using *n* independent loci. *Heredity* 47: 35-52. <https://doi.org/10.1038/hdy.1981.57>
- ROCHA, O. J. & G. AGUILAR. 2001. Variation in the breeding behavior of the dry forest tree *Enterolobium cyclocarpum* (Guanacaste) in Costa Rica. *Am. J. Bot.* 88: 1600-1606. <https://doi.org/10.2307/3558404>
- ROIG, F. A. 1993. Aportes a la etnobotánica del género *Prosopis*. En: *Contribuciones Mendocinas a la quinta Reunión Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del CIID*, pp. 99-121. Unidades de Botánica y Fisiología vegetal, IADIZA.
- RUHM, J., T. BÖHNERT, M. WEIGEND, F. F. MERKLINGER, ..., & F. LUEBERT. 2020. Plant life at the dry limit-Spatial patterns of floristic diversity and composition around the hyperarid core of the Atacama Desert. *PLoS One* 15: e0233729. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0233729>
- SAIDMAN, B. O. 1985. *El género Prosopis. Estudio de la variación alozímica*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- SEBBENN, A. M. 2006. Sistema de reprodução em espécies arbóreas tropicais e suas implicações para a seleção de árvores matrizes para reflorestamentos ambientais. En: HIGA, A. R. & L. D. SILVA (eds.), *Pomar de sementes de espécies florestais nativas*, pp. 93-138. FUFEP, Curitiba.

- SILVESTRE, E. D. A., K. D. SCHWARCZ, C. GRANDO, J. B. DE CAMPOS, ..., & M. I. ZUCCHI. 2018. Mating system and effective population size of the overexploited Neotropical tree (*Myroxylon peruiferum* Lf) and their impact on seedling production. *J. Hered.* 109: 264-271. <https://doi.org/10.1093/jhered/esx096>
- SIMPSON, B. B., J. L. NEFF & A. R. MOLDENKE. 1977. *Prosopis* flowers as a resource. En: SIMPSON, B.B. (ed.), *Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems*, pp. 84-105. US/IBP Synthesis Series 4, Hutchinson & Ross Inc, Dowden.
- SORK, V. L. & P. E. SMOUSE. 2006. Genetic analysis of landscape connectivity in tree populations. *Landscape Ecol.* 21: 821-836. <https://doi.org/10.1007/s10980-005-5415-9>
- SQUILLACE, A. E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genet.* 23: 149-156.
- TAMBARUSSI, E. V., D. H. BOSHIER, R. VENCOVSKY, M. L. M. FREITAS & A. M. SEBBENN. 2017. Inbreeding depression from selfing and mating between relatives in the Neotropical tree *Cariniana legalis* Mart. Kuntze. *Conserv. Gent.* 18: 225-234. <https://doi.org/10.1007/s10592-016-0896-4>
- TORRES, E. & J. ZAMBRANO. 2000. Hidrogeología de la provincia de Mendoza. En: ABRAHAM, E. M. & F. RODRÍGUEZ MARTÍNEZ (eds.), *Argentina: Recursos y problemas ambientales de la zona árida. Provincias de Mendoza, San Juan y La Rioja*, pp. 49-58. Junta de Gobierno de Andalucía- Universidades y Centros de Investigación de la Región Andina Argentina, Mendoza.
- TURLAND, N. J., J. H. WIERSEMA, F. R. BARRIE, W. GREUTER, ..., & G. F. SMITH (eds.). 2018. International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017. *Regnum Vegetabile* 159. Koeltz Botanical Books, Glashütten. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- UGALDE, P. C., V. MCROSTIE, E. M. GAYO, M. GARCÍA, ..., & C. M. SANTORO. 2020. 13,000 years of socio-cultural plant use in the Atacama Desert of northern Chile. *Veg. Hist. Archaeobot.* <https://doi.org/10.1007/s00334-020-00783-1>
- VILARDI, J. C., B. O. SAIDMAN & R. A. PALACIOS. 1988. Muestreo según variabilidad. En: *Prosopis en Argentina. Documento preliminar elaborado para el I Taller Internacional sobre Recurso genético y conservación de germoplasma en Prosopis*. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations) (eds.), pp. 119-124. Facultad de Ciencias Agropecuarias, UNC-FAO, PIRB, Córdoba.
- VILELA, A. & R. A. PALACIOS. 1998. Nueva clave para la identificación de especies sudamericanas del género *Prosopis* (Mimosaceae). *Arnaldoa* 5: 57-66.
- VILLAGRA, P. E., M. A. CONY, N. G. MANTOVÁN, B. E. ROSSI, ..., & L. MARONE. 2004. Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. En: ARTURI, M. F. et al. (eds.), *Ecología y Manejo de Bosques Nativos de Argentina*. Editorial Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- WADT, L. H. O., A. B. BALDONI, V. S. SILVA, T. CAMPOS, ..., & A. M. SEBBENN. 2015. Mating system variation among populations, individuals and within and among fruits in *Bertholletia excelsa*. *Silvae Genet.* 64: 248-259. <https://doi.org/10.1515/sg-2015-0023>
- WRIGHT, S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics* 15: 323-354.
- YUAN, C. Q., Y. F. LI, L. WANG, K. Q. ZHAO, ..., & Z. Y. ZHOU. 2013. Evidence for inbreeding depression in the tree *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae). *Genet. Mol. Res.* 12: 6249-6256. <http://dx.doi.org/10.4238/2013.December.4.12>
- ZHU, P., Z. F. WANG, W. H. YE, H. L. CAO & S. THAVAMANIKUMAR. 2013. Preliminary studies on pollination and mating system of rare and endangered plant *Erythrophleum fordii* Oli. *J. Trop. Subtrop. Bot.* 21: 38-44.