

UNIVERSIDAD DE CHILE
SERIE CIENCIAS AGRONÓMICAS N° 14/2007

RELACIONES HIDRICAS DE
PROSOPIS TAMARUGO Phil.

USO DE ISOTOPOS ESTABLES

E. Acevedo
M. Ortiz
N. Franck
P. Sanguinetti



Santiago - Chile, 2007

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer las valiosas sugerencias realizadas por el comité editor de este documento integrado por los Drs. Karen Peña, Paola Silva, Claudio Pastenes y el Profesor Antonio Vita. Agradecen además, de forma muy especial a la Dra. Pauline De Vidts de SQM, al Dr. Carlos Prado y Roberto Chavez de PRAMAR y al Dr. José Muñoz y Sr. Cristián Ortiz de DICTUC por los valiosos aportes y sugerencias realizadas al manuscrito. La escritura y publicación de este documento han sido posible gracias al financiamiento y desafío planteado por SQM y a la permanente ayuda de los miembros del Laboratorio de Relación Suelo-Agua-Planta de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Chile.

RELACIONES HIDRICAS DE
PROSOPIS TAMARUGO Phil.
USO DE ISOTOPOS ESTABLES

Santiago, Universidad de Chile
Facultad de Ciencias Agronómicas, 2007
Serie Ciencias Agronómicas N° 14
82 páginas

Financiamiento:
SQM
Laboratorio de Relación Suelo-Agua-Planta

SERIE ISBN: 978-956-19-0363-0
LIBRO ISBN: 97895619-0574-0
R.P.I.: 164991

Departamento de Producción Agrícola.
Laboratorio de Relación Suelo-Agua-Planta.
Facultad de Ciencias Agronómicas
Universidad de Chile
Casilla 1004, Santa Rosa 11315, La Pintana, Santiago
e-mail: eacevedo@uchile.cl

Edición 500 ejemplares
Diseño y Diagramación
J&M diseño
Impreso en Andros Impresores

Indice

1. INTRODUCCIÓN.....	5
2. ANTECEDENTES HISTÓRICOS	5
Usos de P. tamarugo.....	5
3. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	6
El genero Prosopis.	6
Botánica de Prosopis tamarugo.	7
Anatomía. Tejido Foliar.....	9
Raíces.	11
Ciclo vegetativo anual.....	12
4. ECOFISIOLOGIA.....	12
Pampa del Tamarugal.	12
Condiciones edafoclimáticas de la Pampa del Tamarugal.	15
El agua subterránea en la Pampa del Tamarugal.....	20
Distribución de Prosopis tamarugo en la Pampa del Tamarugal.	21
Tipo de metabolismo.	23
Absorción de agua de P. tamarugo.....	27
Transpiración.	31
Variación diaria y estacional de las variables fisiológicas.....	33
Adaptación a estreses ambientales.....	35
Crecimiento.....	38
Reproducción.	40
5. POBLACIONES NATURALES Y PLANTACIONES.....	41
Regeneración natural del tamarugo.....	41
6. PROYECTO DE FORESTACIÓN DE LA PAMPA DEL TAMARUGAL.	42
Inicio y duración.	42
Salares forestados.....	43
Técnicas de propagación artificial.....	43
7. ESTADO ACTUAL DE LAS POBLACIONES DE TAMARUGO EN LA PAMPA DEL TAMARUGAL.....	45
Evolución del acuífero de Pampa del Tamarugal.	45
Estado de conservación de los salares forestados.	47
Posibles causas de la muerte de los tamarugos.....	48
8. USO DE ISÓTOPOS ESTABLES EN EL ESTUDIO DE LA FISIOLOGÍA DE LAS PLANTAS.....	49

Aspectos básicos sobre la utilización de isótopos estables.....	49
El ^{18}O y la transpiración vegetal.	51
Base teórica del enriquecimiento de ^{18}O foliar en el proceso de Transpiración.	52
Eficiencia en el uso del agua.	57
Determinación de ruta fotosintética.....	63
Uso de ^2H y ^{18}O en la determinación de la fuente de agua en plantas.....	66
9. SÍNTESIS.....	69
10. LITERATURA CITADA	70

1. INTRODUCCIÓN

En este libro se realiza una revisión de la literatura publicada en relación a *Prosopis tamarugo* Phil., árbol de la familia Leguminosae que es nativo del desierto de Atacama en el Norte de Chile. Se enfatizan aspectos de ecofisiología poniendo especial énfasis a las relaciones hídricas de esta especie, aspecto que ha sido motivo de un profundo debate académico y que ha sido posible aclarar en parte gracias a la utilización de isótopos estables de oxígeno, carbono e hidrógeno. Esta especie se encuentra tanto en la Pampa del Tamarugal, salares de Zapiga, Pintados y Bellavista como en el salar de Llamara. La mayor parte de la información disponible ha sido obtenida en la "Pampa del Tamarugal" particularmente en salares con nivel freático profundo, de 10 ó más metros y fundamentalmente en el salar de Pintados.

2. ANTECEDENTES HISTÓRICOS

La Pampa del Tamarugal se extiende desde la Quebrada de Tiliviche por el norte al río Loa por el sur. En esta área la ocupación humana excede 9.000 años. Los recursos del mar y de la pampa fueron complementarios para las poblaciones de cazadores y colectores. Restos de madera y semilla muestran que el tamarugo fue utilizado por el hombre profusamente desde entonces. Además de alimento y de bebida (alcohólica), el género *Prosopis* proveía alimento para animales, madera para leña y elementos estructurales y de soporte. Desde 3.000 años atrás, con el advenimiento de la agricultura, se incorporaron otros productos a la dieta, como quinoa, maíz, papas, pero sin desplazar totalmente a *Prosopis* (Briones, 1985). Los productos de tamarugo y algarrobo se colectaban en Enero y Febrero y se molían en marzo, abril y mayo. Ellos han servido como fuente de energía para uso doméstico de las poblaciones locales de Pozo Almonte, La Tirana, La Huayca, Huara, Pica e Iquique, para fines industriales como ocurrió con las explotaciones de plata y salitre, y para talaje (Alvarez de Araya, 1994).

Usos de *P. tamarugo*.

Prosopis tamarugo se destaca por su alta productividad en medios con fuertes limitantes hídricas y suelos extremadamente salinos. Es una especie multipropósito por la cantidad y variedad de productos que ofrece, además del efecto ambiental positivo que ejerce en las condiciones severas donde se desarrolla (Serra, 1997). La madera de tamarugo ha sido utilizada tradicionalmente como

combustible, gracias a su alto poder calorífico ($4.222 \text{ kcal kg}^{-1}$), lo que se debe a la presencia de gran cantidad de extraíbles fenólicos (CORFO, 1982b). Las hojas, brotes tiernos y frutos constituyen una fuente de forraje para cabras y ovejas. El tamarugo tiene un contenido de proteína de 10% aproximadamente y baja energía digestible, similar a la paja de trigo. Esto junto a la alta cantidad de fibra del fruto, resultan en una pobre calidad de forraje (Zelada, 1986). Los frutos pueden ser consumidos directamente o bien recogidos y almacenados, lo que permite una variación anual de la disponibilidad de forraje en sus distintas formas: hojas, brotes tiernos (ramoneo), frutos y pastoreo del material en el suelo. La madera es amarillento-rojiza en la albura y rojo intenso en el duramen, es compacta y pesada. Recién cortada su humedad la hace dúctil; al secarse, adquiere dureza y resistencia a la humedad ambiental (Serra, 1997), lo que la hace apta para fabricar piezas mecánicas como cojinetes y descansos, parquet, artesanía y otros (Álvarez de Araya, 1994). La madera no es vulnerable a plagas y es muy resistente al desgaste, soportando hasta 910 kg cm^{-2} de presión. El duramen y la corteza de tamarugos adultos tienen alrededor de 15% de taninos (Serra, 1997). Respecto al uso de madera y leña, se debe considerar que se trata de un recurso que crece en condiciones marginales de clima, donde se sustentan distintas comunidades, por lo que no se puede pretender una utilización masiva e intensiva del recurso. Por el contrario, se debe manejar de manera de asegurar su permanencia y en lo posible incrementar su actual disponibilidad (CORFO, 1982b).

3. DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

El genero *Prosopis*.

El genero *Prosopis* pertenece a la familia Leguminosae, subfamilia Mimosoideae. *Prosopis* es un género antiguo, que se ha ramificado en varios linajes, de los que ha surgido una gran diversidad de formas y un elevado grado de especialización (Ffolliott y Thames, 1983). Pueden diferenciarse de otros géneros dentro de la subfamilia porque la vaina, más o menos carnosa, no se abre a la madurez para liberar las semillas (indehiscente) y por liberar el polen en granos individuales en vez de grupos, como sucede con la mayoría de los miembros de la familia (Ffolliott y Thames, 1983). De las 44 especies de este genero, tres son originarias del Sureste de Asia, una de África Tropical (Galera, 2000) y 40 especies son originarias de América (Ffolliott y Thames, 1983), las que se distribuyen desde el Suroeste de Estados Unidos a la Patagonia Chileno-Argentina (Galera, 2000). Nueve especies son nativas de América del Norte, dos de las cuales se encuentran también en México y Sudamérica. En América Central y del Sur hay 33 especies de *Prosopis*, de las cuales 31 son endémicas, destacando entre ellas *Prosopis*

tamarugo Phil. (Ffolliott y Thames, 1983). Ocupa territorios de gran diversidad climática y edáfica, desde climas subtropicales húmedos a xéricos fríos, y desde el nivel del mar hasta más de 3000 msnm (Galera, 2000). En Chile el género está representado por *Prosopis alba* Griseb., *Prosopis burkartii* Muñoz, *Prosopis chilensis* (Mol) Stuntz var. *chilensis*, *Prosopis flexuosa* DC., *Prosopis strombulifera* (Lam.) Benth. y *Prosopis tamarugo* Phil.

Los árboles del género *Prosopis* generalmente se encuentran en suelos pobres, arenosos rocosos. Algunas especies son muy tolerantes a la salinidad y además tienen nódulos fijadores de nitrógeno en sus raíces que le permiten crecer en suelos donde el nitrógeno es escaso (Habit et al., 1981). Por esta razón algunas de las especies arbóreas de este grupo han sido estudiadas como plantación multipropósito, que provea alimentación humana, animal, madera y leña en zonas áridas y semiáridas (Ffolliott y Thames, 1983; Serra, 1997), como freno a la desertificación, para fijar dunas en la costa, como rompe vientos y en la recuperación de zonas degradadas (Habit et al., 1981). Ejemplos de ello se encuentran la India, donde se usó para controlar la erosión causada por el avance del desierto de Rajputana (Thar) hacia Nueva Delhi (Ffolliott y Thames, 1983), en el control de la desertificación en el Africa Saheliana (FAO, 2006) y en Brasil, donde *P. juliflora* fue introducido en el Noreste, en la década de 1940, cultivándose como forrajera arbórea y como especie para reforestación (Ribaski, 2003). *P. tamarugo* ha sido incluido en el Proyecto FAO/CIRF sobre Recursos Genéticos de Especies Arbóreas de las Zonas Áridas y Semiáridas para Mejorar la Calidad de la Vida Rural (Serra, 1997). Sin embargo, bajo ciertas condiciones ambientales, algunas especies de *Prosopis* invaden tierras agrícolas y pastizales, llegando en ocasiones a formar matorrales impenetrables, causando daños ecológicos y económicos al competir con la vegetación nativa y los cultivos agrícolas (Geesing et al., 2004).

Botánica de *Prosopis tamarugo*.

El tamarugo es un árbol caducifolio, aunque no en sentido estricto. Es espinoso, de copa abierta, en el que se pueden diferenciar dos hábitos de crecimiento, uno cuya copa está formada por ramas rígidas y erectas, y otro cuyas ramas tienden a doblarse (Sudzuki, 1985 a). Alcanza entre 8 y 20 m de altura en condiciones favorables, copas de 15 a 20 m de diámetro y troncos de 0,5 a 0,8 m de diámetro, los que son de corteza hendida y de color gris oscuro (Sudzuki, 1969). Sus ramas son arqueadas y nudosas, las ramas nuevas son delgadas, glandulosas y poseen espinas de base ancha de 3 a 4 cm de largo (Galera, 2000). El follaje está formado por hojas compuestas, de pecíolo de 1 a 3 mm de largo y un par de pinnas de 3 a 4 cm de largo. Hay 10 a 15 pares de foliolos por pinna (Galera, 2000), los que son glabros, caedizos, de forma elíptica-oblonga, de 3 a 6 mm de largo y 1 a 2 mm de ancho, de ápice obtuso o ligeramente apiculado (Sudzuki, 1985 a). Tienen glándulas que permiten el movimiento de los foliolos para sobrellevar

las condiciones estresantes del medio en el cual habitan (Benavente, 2005). Las hojas se desarrollan tanto en macroblastos como en braquiblastos (CORFO, 1983a). Las espinas están formadas por estipulas endurecidas de 0,5 a 3,8 cm de largo, su color es amarillo (Habit et al., 1981), son axilares y están en pares (Galera, 2000).

Las flores son pequeñas y abundantes, reunidas en espigas largas de 3 a 6 cm, cilíndricas, de color amarillo áureo (Ffolliott y Thames, 1983), son sésiles y glabras, el cáliz mide 1,5 mm y la corola 4 a 5 mm de largo (Habit et al., 1981). Son actinomorfas y hermafroditas, de cáliz gamosépalo y corola gamopétala bien diferenciados (Galera, 2000). Posee cinco sépalos fusionados formando un capuchón pubescente en la base y en la parte media, con vellosidades largas en la cara interna. El androceo tiene 10 filamentos estaminales cortos o largos de colores vivos con antena versátil, el gineceo tiene un pistilo de estilo largo o corto, ovario uní carpelar que se encuentra rodeado y protegido por varias vellosidades blancas (Galera, 2000).

El fruto es una legumbre de vaina carnosa, con forma de anillo, muy curvo, a menudo solitario, de colores castaño-rojizo, verde-amarillento o amarillo paja, de 2,5 a 4,0 cm de diámetro y 0,7 a 1,0 cm de espesor. Las suturas están impresas, particularmente en el lado cóncavo, el ápice subapical es corto de base redonda, de longitud 1 mm (Galera, 2000). La sección del fruto es subcilíndrica, el epicarpio tiene 0,5 a 1,5 mm de espesor, el mesocarpio es espeso, castaño-rojizo, que se seca al madurar. Tiene 5 a 22 segmentaciones, es transverso en dos filas irregulares separado por el mesocarpio, contiene 7 a 18 semillas en su interior sumergidas en una pulpa café (Galera, 2000). Las semillas son pardas de 3,0 a 4,3 mm de largo (Habit et al., 1981), de sección elíptica, triangular con los bordes embotados y delgados. La testa es muy espesa, con el tegumento algo más grueso y de color más claro que la testa, el endospermo es abundante, duro y asimétrico en ambos lados de los cotiledones, que son ligeramente amarillos, pero no rodeando totalmente la parte superior de la radícula (Galera, 2000).

Las poblaciones de la Pampa del Tamarugal florecen a lo largo del año, con una floración típica de primavera que alcanza su máximo en octubre y uno o dos picos de floración de invierno, entre fines de abril y julio (devareo), variables tanto en número como en intensidad. El tamarugo emite una gran cantidad de flores, lo que ha sido señalado como una estrategia para atraer insectos polinizadores, pero un bajo porcentaje de las flores produce frutos, y sólo unos pocos pueden producir semillas viables (Ffolliott y Thames, 1983). La polinización es esencialmente entomófila, pero en un estudio realizado en 10 tamarugos del Salar de Pintados, las flores presentaron un 20% de autogamia, aunque existiría algún grado de autoincompatibilidad (Villaseñor et al., 1996). Los frutos requieren de alrededor de 3 meses para su maduración (Ffolliott y Thames, 1983).

Anatomía. Tejido Foliar.

La epidermis de los folíolos de *P. tamarugo* de ambas caras es monoestratificada (Benavente, 2005) y está cubierta por una cutícula de grosor variable (2,5 a 10 μ m) (Sudzuki, 1985b). Las células epidermales son irregulares en cuanto forma y tamaño, pudiendo ser triangulares, rectangulares o irregularmente poliédricas (Sudzuki, 1985b) (Figuras 1c y 1d). Tiene estomas actinocíticos en la cara adaxial y paracíticos en la cara abaxial, los que carecen de tricomas (Benavente, 2005) (Figuras 1e y 1f). La frecuencia estomática es en promedio de 200 estomas por mm² en la cara adaxial del folíolo y 120 estomas por mm² en la cara abaxial (Sudzuki, 1985b).

El mesófilo es de estructura isolateral, con parénquima en empalizada hacia ambas caras del folíolo (Sudzuki, 1985b; Benavente, 2005) (Figura 1a y 1b), el que está formado por 3 a 5 corridas de células elongadas que tienen los cloroplastidios (Sudzuki, 1985b). El parénquima en empalizada de la cara adaxial está formado por células de mayor longitud que el de la cara abaxial y es más estructurado (Figura 1b). Con frecuencia se encuentran células almacenadoras de tanino en este tejido (Benavente, 2005). El mesófilo es compacto y carente de espacios intercelulares, salvo en plantas que crecen bajo riego. Las células entre el tejido de empalizada, cuando existen, son isodiamétricas, de paredes delgadas, escasos cloroplastidios o sin ellos (Sudzuki, 1985b). El tejido conductor está constituido por haces colaterales, pero muchas veces en el haz central el floema es más prominente que el xilema, rodeándolo casi completamente, constituyendo una estructura de tipo semianficribal. El tejido de resistencia puede estar representado por colénquima o fibras, cuyas paredes pueden ser muy delgadas o muy prominentes. En el floema y en el xilema hay idioblastos con cristales poligonales. Los vasos y traqueidas son del tipo anillado (Sudzuki, 1985b). Los haces están rodeados por una endodermis que conforma la vaina. Estos se encuentran rodeados por una capa parenquimática interna a la vaina del haz (Benavente, 2005) (Figura 1a).

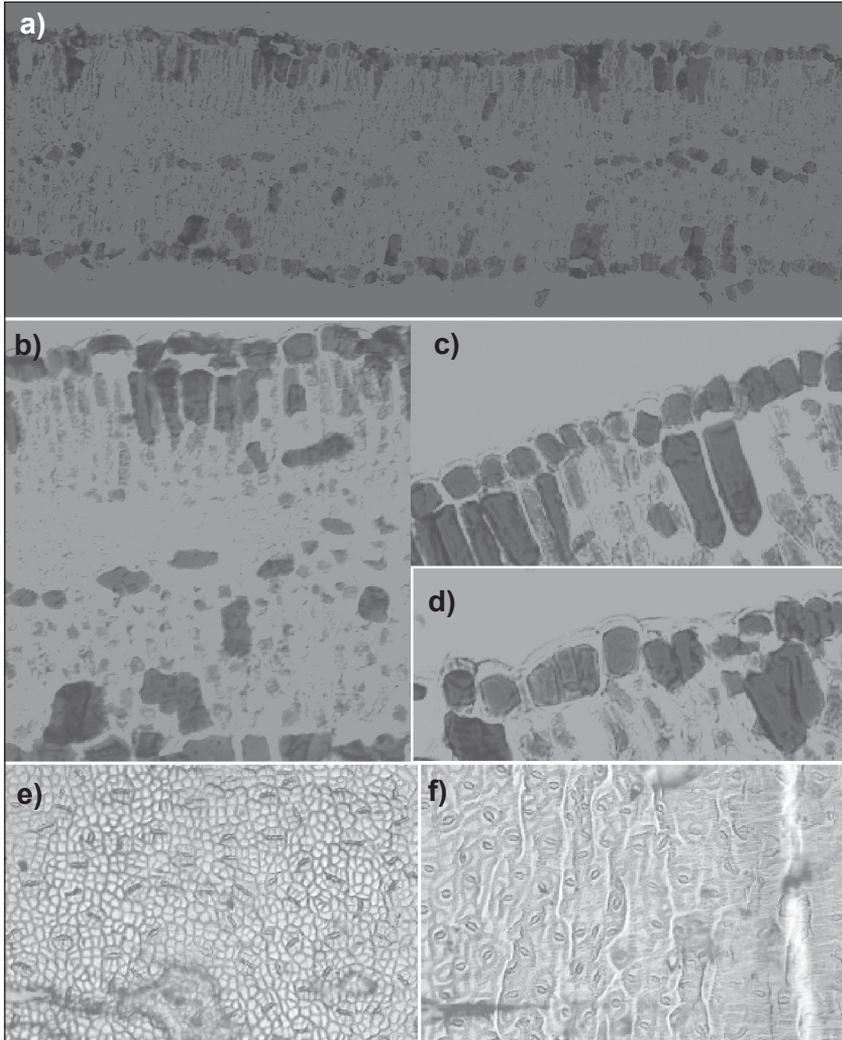


Figura 1. Folíolo de *P. tamarugo*. a) Sección transversal 100X. b) Mesófilo 200X. c) Epidermis superior (cara adaxial) 400X. d) Epidermis inferior (cara abaxial) 400X. e) Estomas de la cara adaxial 200X. f) Estomas de la cara abaxial 200X.

Fuente. Benavente (2005).

Los folíolos juveniles se caracterizan por ser totalmente isolaterales, tener una cutícula relativamente delgada (2 a 3 μ m), células epidermales prominentes y carecer de células subepidermales. Las células de la vaina del haz son isodiamétricas (Sudzuki, 1985b). Benavente (2005) comparó la anatomía foliar de *P. tamarugo* y *P. chilensis*, y encontró que *P. tamarugo* tiene mayor grosor de folíolos, de epidermis, de cutícula abaxial y menor densidad estomática que

P. chilensis, lo que correspondería a adaptaciones a un ambiente de extrema sequedad y de alta radiación solar. Estas adaptaciones se manifiestan también a nivel fotoquímico, ya que *P. tamarugo* es una especie C_3 que tiene un transporte de electrones más eficiente, lo que le permite usar más energía de la luz absorbida que *P. chilensis*, especialmente durante las horas de alta radiación solar. Además, tiene asimilación de CO_2 y conductancia estomática más estable durante el día, y alta concentración de antioxidantes (β -caroteno) y complejos proteína-clorofila más estables (Lehner et al., 2001).

Raíces.

El sistema radicular del tamarugo ha sido descrito por Sudzuki (1969) en el Salar de Pintados, Pampa del Tamarugal. Posee un doble sistema de raíces, uno pivotante, profundo, formado por tres a cuatro raíces gruesas, suberizadas, lignificadas y no ramificadas, y el otro consistente en una amplia masa de raíces laterales superficiales, de 20 a 50 cm de espesor, que abarca un perímetro aproximadamente igual a la copa del árbol (Ffolliott y Thames, 1983). En esta zona el contenido de agua del suelo es alto, y el suelo que se encuentra sobre y bajo ella tiene un contenido de agua mucho menor. En sus primeros estados las plántulas de tamarugo desarrollan un pivote que alcanza rápidamente una longitud de 80 a 120 cm de largo, mientras el vástago solo tiene 8 a 12 cm de altura. La elongación del pivote se detiene y comienza a desarrollar abundantes raíces laterales, a partir de los 3-5 cm del cuello. Cuando el vástago ha alcanzado unos 30 a 40 cm de altura y se ha formado una densa masa de raíces laterales superficiales, el pivote reanuda su crecimiento, ramificándose en tres a cinco ejes (Sudzuki, 1985a). Observaciones realizadas por los autores (datos no publicados) en tamarugos naturales del salar de Llamara, en que el nivel freático está cercano a la superficie (ca 5 m) muestran, sin embargo, que la masa de raíces superficiales puede estar mucho menos desarrollada o incluso no existir, desapareciendo la zona de alto contenido de agua del suelo para dar lugar a un aumento continuo de agua del suelo desde la superficie y en profundidad.

El tamarugo, como la mayoría de las leguminosas, tiene la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico, a través de la simbiosis entre las raíces y las bacterias del suelo (Felker y Clark, 1980). Sin embargo, los nódulos no se encuentran en todos los árboles. En una prospección realizada por CORFO (1983b) se encontraron en suelos pobres en nitrógeno, ubicados en raicillas a 50 a 70 cm de profundidad bajo la costra de sal. Los nódulos crecen agrupados, formando racimos y su tamaño es relativamente pequeño, entre 0,2 cm de ancho y 0,3 a 0,5 cm de largo (CORFO, 1983b). En una recolección realizada en el Salar de Pintados el año 1982, se logró aislar cuatro cepas de microorganismos del género *Rhizobium* a partir de nódulos de *P. tamarugo* (CORFO, 1983b). De estas, sólo una mostró poder infectivo y precocidad en ensayos de laboratorio. La asociación planta-*Rhizobium* es resistente a salinidad, así como el microorganismo mismo (CORFO, 1983b).

Otro factor importante a considerar en el desarrollo de las raíces es la alta salinidad del suelo sobre el que crece esta especie (Figura 7). En observaciones realizadas en lugares donde la salinidad del agua varía entre 1,4 y 5,0 dS m⁻¹, el crecimiento de individuos de 8 a 15 años de edad no se vio afectado significativamente (Aguirre y Wrann, 1985). Además la variación estacional de macro y micro elementos fue, en general, similar a la encontrada en otras especies perennes, aunque la concentración de iones en el suelo era alta. Esto sugiere una alta selectividad de la especie a su absorción (Muñoz et al., 1978; Donoso et al., 1989).

Ciclo vegetativo anual.

Como se señaló anteriormente, el tamarugo es un árbol semicaduco, que no pierde totalmente su follaje durante el invierno, ya que su periodo vegetativo se extiende durante todo el año. La máxima actividad vegetal se produce entre septiembre y diciembre, con la brotación, floración principal y fructificación. El fruto cae entre febrero y abril y las hojas viejas caen entre julio y agosto, siendo esta caída de tipo parcial (CORFO, 1983a, Sudzuki, 1985a), mostrando en esta época un aspecto avejentado (Altamirano, 2006). El receso invernal de esta especie varía de año en año, de tal modo que la caída de las hojas no ocurre con la misma intensidad todos los años. Esto permite encontrar hojas en crecimiento durante cualquier época del año, como hojas que permanecen en el árbol por largos períodos (CORFO, 1983a). Además, por la heterogeneidad del tamarugo, hay variaciones en la floración y fructificación de un árbol a otro en un mismo año en una misma población (Altamirano, 2006), así como de un año a otro (Barros et al., 1982; Ffolliott y Thames, 1983).

4. ECOFISIOLOGIA

Las especies vegetales se adaptan para sobrevivir exitosamente en un ambiente dado, de modo de capturar los substratos básicos para su crecimiento y desarrollo: luz, agua, CO₂ y minerales (nutrientes). Bajo las condiciones de la Pampa del Tamarugal, la captura de dichos substratos se ve dificultada principalmente por la ausencia de precipitaciones, la sequedad ambiental, las temperaturas extremas y la salinidad del suelo. En esta sección se revisan algunos rasgos del ambiente en que vive el tamarugo y las adaptaciones que han sido descritas para esta especie.

Pampa del Tamarugal.

La Región de Tarapacá de Chile está configurada macroestructuralmente por tres grandes unidades geográfico-físicas que son: (1) Cordillera de la Costa; (2) Depresión Central; (3) Cordillera de los Andes (Santibáñez et al., 1982). La

Pampa del Tamarugal se encuentra enclavada en la Depresión Central y cubre aproximadamente un millón de hectáreas entre las latitudes 17° 45' S y 21° 20' S (Habit et al., 1981) que corresponden a la Quebrada de Tiliviche y al río Loa, respectivamente (Álamos y Peralta, 1982).

Karzulović y García (1978) definen la Pampa del Tamarugal como una cubeta de sedimentación de una altitud media de 1.000 a 1.200 msnm en su borde occidental, adosado a la Cordillera de la Costa y de hasta unos 2.500 msnm en su límite oriental, junto a la Cordillera del los Andes. Los mismos autores añaden que la Pampa contiene rocas fundamentales profundas (salvo cerros islas ocasionales) y cadenas transversales que emergen en partes cubiertas de sedimentos y volcánicas terciarias sobre las cuales, especialmente en la parte occidental, se apoyan sedimentos cuaternarios. Estos materiales detríticos del tipo limo, arenas, arcillas y gravas, provienen de acarreo fluviales de las cuencas de la cordillera de los Andes (Álamos y Peralta, 1982). Al respecto, Habit et al. (1981) destacan los cambios de forma ocurridos desde comienzos del Cuaternario, cuando se iniciaron los grandes períodos pluviales que originaron la erosión, el transporte y la sedimentación de grandes masas de detritos desde tierras altas orientales a la Depresión Central. A este fenómeno se superpusieron episodios volcánicos y evaporíticos durante el proceso de relleno, lo que hace que se encuentren intercaladas, en ciertos lugares, capas de liparitas, cenizas volcánicas y niveles de yeso, carbonatos cálcicos y otros depósitos evaporíticos (Álamos y Peralta, 1982). Habit et al. (1981) Los aluviones o avenidas que se presentan algunos años en la Depresión Central conforman amplios y suaves conos de depósito por sobre el glacis de sedimentación de la Pampa del Tamarugal. La granulometría de dichos depósitos varía entre arena fina y limos, diferenciándose de los sedimentos del glacis mismo los cuales comprenden arena fina y gruesa, guijarros y clastos, todos ellos alternados en bancos, o estratos que oscilan entre 20 y 30 cm de espesor como promedio. En la superficie es común la presencia de grava gruesa como pavimento de grandes extensiones, debido a la acción eólica que ha limpiado las fracciones finas generando algunos escasos sectores de dunas al interior de Huara y en la Pampa de Camarones (Habit et al., 1981).

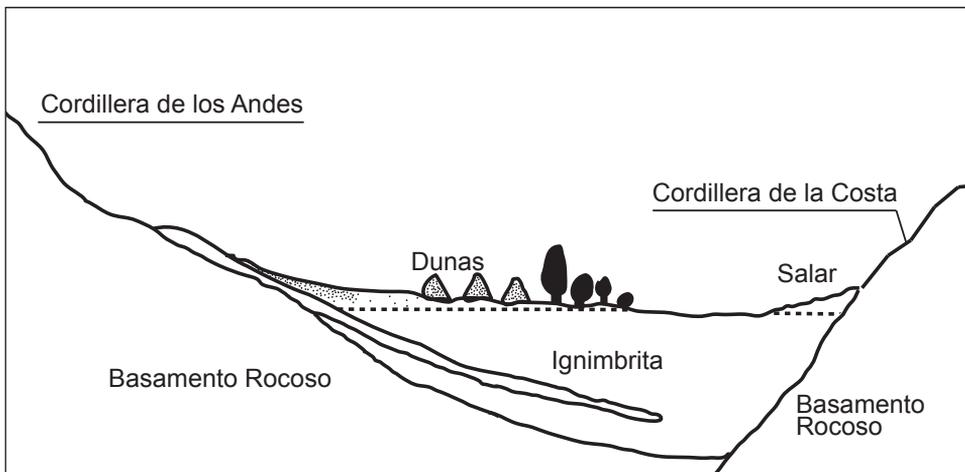
IREN (1976) resume de la siguiente manera la geomorfología de la Pampa del Tamarugal:

1. El modelado de la región es el resultado de procesos acaecidos en el terciario y cuaternario, los que en parte afectaron las rocas y formaciones preexistentes.
2. Los principales fenómenos o procesos que afectaron morfodinámicamente a la región son el volcanismo, el o los rellenos de la Cordillera de los Andes y los períodos pluviglaciales.
3. La dinámica morfológica actual está restringida a dos procesos principales: (i) las grandes avenidas estivales, producto de dinámica de las presiones

- atmosféricas continentales, fenómeno que genera grandes lluvias en el marco andino y (ii) la deflación y corrosión ejercida por flujos eólicos.
4. La presencia de sales activas en la Pampa del Tamarugal es signo evidente del potencial hidrogeológico de los sectores ubicados aguas arriba de ellos.
 5. Las evidencias morfológicas permiten establecer, a priori, una relación entre las áreas de escurrimiento superficial de los aluviones y la presencia, en el subsuelo, de napas freáticas, ya que los principales salares activos de la Pampa del Tamarugal se encuentran al pie de los grandes conos aluvionales cuyas aguas se infiltran durante su trayecto.

Hidrogeológicamente, la pampa es un sistema endorreico constituyendo un gran lago subterráneo alimentado por las precipitaciones andinas (Acevedo y Pastenes, 1983). Las únicas salidas importantes las constituyen las quebradas de Tana y Amarga que se ubican en los límites norte y sur del área, respectivamente (Acevedo y Pastenes, 1983) siendo el río Loa (límite sur), el único sistema de avenamiento que mantiene a lo largo del año un escurrimiento permanente aunque esporádico (Habit et al., 1981). En la Pampa del Tamarugal no existen cursos de agua superficial permanentes y sólo ocasionalmente es atravesada por avenidas de agua provocadas por lluvias que ocurren en la parte alta de la cordillera de los Andes en verano (Acevedo y Pastenes, 1983). En la Figura 2 se presenta un esquema de un corte transversal de la Pampa del Tamarugal.

a)



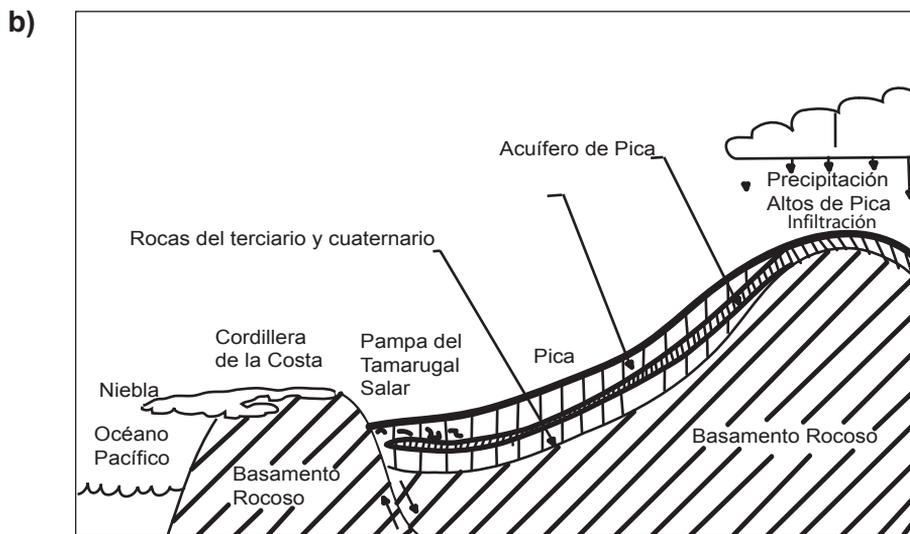


Figura 2. Corte transversal de la Pampa del Tamarugal a) redibujado de Klohn (1972) y b) redibujado de Mooney et al. (1980).

Condiciones edafoclimáticas de la Pampa del Tamarugal.

Clima. El clima de la pampa del Tamarugal se clasifica como desierto normal con una ausencia casi absoluta de precipitaciones, baja humedad relativa y amplia oscilación térmica diaria (Campillo y Hojas, 1975). Esta área climática no corresponde a un desierto cálido; en efecto, las pampas interiores se encuentran sobre 1.000 msnm, interviniendo la altitud como un factor regulador (Habit et al., 1981), siendo la mayoría de las temperaturas medias mensuales inferiores a 21°C (CORFO, 1983a). Las temperaturas mínimas absolutas son de -5°C a -12°C y las máximas absolutas de 35°C y 36°C (Habit et al., 1981) con valores promedio para la temperatura máxima del mes más cálido y del mes más frío de 32°C y 0°C, respectivamente (Santibáñez et al., 1982). La fluctuación de temperaturas es especialmente importante a lo largo del día, como lo grafica el valor promedio anual de oscilación térmica diaria de 26°C registrado en Canchones entre los años 1999-2003 (Lanino, 2004). En la Figura 3 se presenta la evolución anual de las temperaturas máxima, media y mínima y de la oscilación térmica diaria medidas en diferentes décadas en las localidades de Pintados y Canchones, en la Pampa del Tamarugal. En dicha figura se puede apreciar que la fluctuación diaria (promedio= 24,4°C) es más importante que la fluctuación anual de las temperaturas (promedio= 7,8; 4,8 y 11,2°C entre el mes más caluroso y el más frío para las temperaturas máximas, medias y mínimas, respectivamente).

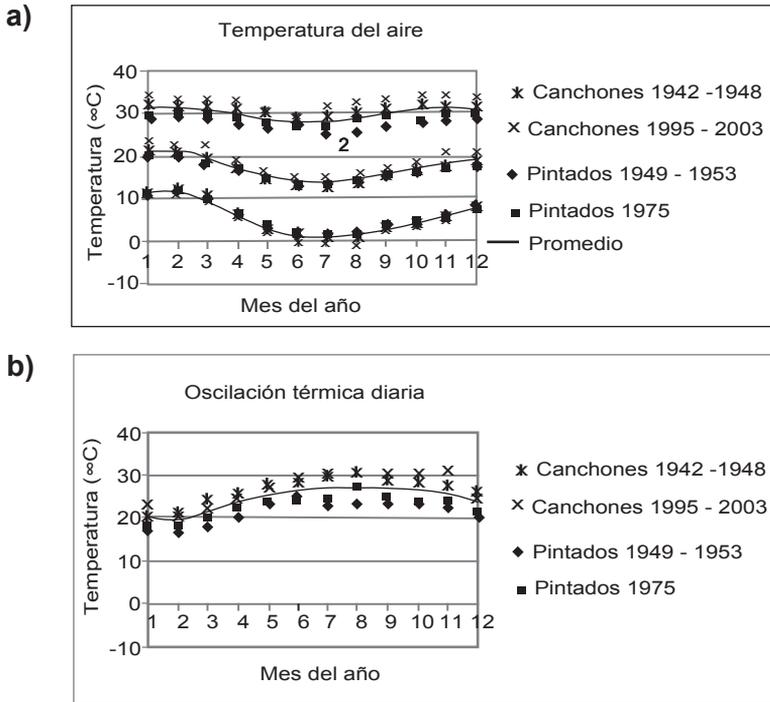


Figura 3: a) Evolución anual de las temperaturas máxima, media y mínima y b) oscilación térmica diaria, medidas en diferentes décadas en las localidades de Pintados y Canchones en la Pampa del Tamarugal.

Fuente: Lanino (2004).

Santibáñez et al. (1982) informan precipitaciones anuales inferiores a 5 mm año⁻¹, erráticas y sin patrón de distribución definida. Los mismos autores ubican el déficit hídrico anual (evaporación-precipitación) en la Pampa del Tamarugal en niveles de 1.700 a 2.000 mm. Este valor es similar a la evaporación de 1.589 mm año⁻¹ medidos por Campillo y Hojas (1975) en el Salar de Pintados e inferior a los 3.410 mm año⁻¹ promedio medidos por Lanino (2004) en la Estación Experimental de Canchones y los 2.600 mm año⁻¹ indicados por Sudzuki (1975). Por otra parte, Santibáñez et al. (1982) sitúan los niveles de evaporación sobre 3.000 mm año⁻¹ en la pampa interior, especialmente en los sectores ventosos.

La pampa tiene cielos generalmente despejados con un promedio de 250 días despejados al año y 500 a 550 cal cm⁻² d⁻¹ de radiación solar (Habit et al., 1981; Santibáñez et al., 1982). El nivel de nubosidad para la pampa es bajo, de 1,1 a 1,5 octavos (Santibáñez et al., 1982). Al respecto, Campillo y Hojas (1975) indican que es un rasgo típico de las zonas bajas de la pampa la existencia de neblinas matinales que reciben el nombre de “camanchaca” y que se disipan hacia el

mediodía. Durante los meses de Diciembre a Febrero sólo se registran unas seis o diez neblinas. Estos meses coinciden con la temporada de precipitaciones en la cordillera y altiplano (“invierno altiplánico”).

En cuanto a la humedad relativa del aire, Hajek y Di Castri (1975) entregan datos promedio mensuales que fluctúan entre 46 y 58% en Canchones y 50 y 61% en Colonia Pintados, reflejando una baja fluctuación anual, sin relación aparente con la época del año. Por otro lado, Habit et al. (1981) indican que, aunque el promedio diario se sitúa en torno a 50%, la humedad relativa del aire durante el día fluctúa de valores mínimos entre 10% y 30%, a mediodía y valores máximos de entre 80% y 100% de humedad, sin precipitar, durante la noche.

Santibáñez et al. (1982) señalan que la pampa presenta heladas ocasionales en casi toda su extensión, las que alcanzan singular intensidad en los sectores más bajos, ocupados por los salares. En un estudio sobre datos climáticos del período 1995-2002, Lanino (2004) estableció que las heladas ocurrían normalmente entre los meses de junio y agosto (registrando un valor mínimo absoluto de $-6,4^{\circ}\text{C}$ en el mes de julio) y ocasionalmente durante los meses de mayo y septiembre. Las horas frío acumuladas (sumatoria anual de horas bajo un umbral de 7°C) en la Pampa del Tamarugal son entre 700 y 1000 por Santibáñez et al. (1982). Al respecto, Lanino (2004), quién utilizó diferentes ecuaciones para calcular las horas de frío en Canchones, obtuvo valores congruentes con los indicados por Santibáñez et al. (1982) de 1.112 horas con el método tradicional y fluctuaciones entre 1.604 (Ecuación de Rodríguez y Sherman) y 200 (Ecuación de Da Motta) horas frío con sistemas con ponderación diferencial del aporte de distintos rangos de temperatura. Lanino (2004) atribuyó dicha dramática diferencia en los valores de horas frío obtenidas con distintos métodos a la alta oscilación térmica.

Suelos. El ecosistema de la Pampa del Tamarugal se encuentra asociado a salares que presentan situaciones extremas en relación a suelos. Con costras superficiales selladas, extremadamente duras y que, en algunos casos, pueden llegar a tener hasta un metro de espesor. Estos suelos tienen una topografía plana a suavemente ondulada con microrelieve fuerte (Santibáñez et al., 1982). Las tierras altas orientales de la Pampa del Tamarugal tienden a presentar depósitos granulares gruesos del tipo pie de monte (Karzulović y García, 1978) producidos por la unión de abanicos aluviales (Acevedo y Pastenes, 1983). Estos mismos autores (Acevedo y Pastenes, 1983) indican que, en dicho sector de la pampa, hay suelos estratificados en que se alternan capas de arena de distinta granulometría, profundos, sin plasticidad, salinos, de color grisáceo y carentes de materia orgánica. Las tierras bajas occidentales, por otro lado, tienden a la acumulación de depósitos granulares finos y los suelos de este sector son de origen lacustre transformados en salares, el material es de granulometría fina, arcilla y limo, estratificados (Acevedo y Pastenes, 1983) y cubiertos por una costra salina de espesor variable (0,3 a 1,0 m) en la que predominan cloruro

de sodio y sulfato de calcio (Botti, 1970). Dichos salares ocupan de preferencia la porción más meridional de esta pampa con una superficie total estimada por CORFO (1983a) en 3.750 km². La superficie de los principales salares actualmente identificables está compuesta por sales de sulfato cálcico y cloruro sódico, producto de la evaporación del extenso lago que ocupó esta sección de la Pampa del Tamarugal.

DICTUC (2007, comunicación personal) distingue los Suelos de depresiones salinas de Clima desértico y suelos salitrosos de desierto verdadero. Los primeros se localizan en el borde occidental de la cuenca de la Pampa del Tamarugal en contacto con la Cordillera de la Costa. Se pueden considerar mayormente como suelos de tipo regolíticos asociados con suelos rojos de desierto relacionados con suelos denominados solonchak, en áreas de suelos recientes aluvionales y coluviales en parte salinos. Estos suelos se desarrollan principalmente en algunos conos de deyección antiguos en donde hay una cierta estratificación de los materiales constituyentes debido al movimiento ascendente de las sales solubles. El nivel superior al suelo es arena compactada con cloruros de sodio y con un perfil que indica asociaciones de sulfatos, magnesio y sulfato de calcio y nitratos.

Los suelos salitrosos de desierto verdadero están en el paisaje de las cuencas precordilleranas de la Costa y en planos con pendiente suave. Las gravas antiguas aluviales y coluviales están impregnadas y cementadas por nitratos de sodio y sal. Los perfiles de estos suelos son muy delgados, con no más de 2,5 a 3 cm. de espesor. Estos suelos se incluyen en los litosoles y regosoles de los suelos rojos del desierto. Básicamente están en áreas de solonchak, pero en áreas con influencia de aguas subterráneas.

Las sales se han originado en la actividad volcánica del Cuaternario Antiguo; un clima más húmedo que el actual permitió una repartición de dichos sedimentos químicos en toda la extensión del territorio nortino, concentrando sus depósitos en las depresiones que se formaban como consecuencia de la actividad tectónica local. En la actualidad, la actividad freática que ha reemplazado al escurrimiento superficial antiguo permite, debido a la notable sequedad atmosférica que actúa succionando de la humedad del sistema subterráneo, el ascenso de las sales aprisionadas en el subsuelo. Este mecanismo de origen freático modela las partículas del suelo o cubierta detrítica superficial, provocando tipos variados de costras, campos "moteados", costras poligonales y solevantamientos columnares (Habit et al., 1981).

Santibáñez et al. (1982), describieron perfiles de suelo en los salares de Bellavista, Zapiga y Pintados que se caracterizan por una costra superficial de espesor variable, estando constituidos, en profundidad, por una marcada sucesión de estratos de granulometría y contenido salino variable. En el Salar de Bellavista describieron un suelo profundo de color rojizo, uniforme en todo el perfil y de granulometría fina en todo el perfil, a excepción de una granulometría media en el horizonte B₁. El suelo del salar de Zapiga, por su parte, presentaba texturas

gruesas a través de todo el perfil mientras el suelo del Salar de Pintados mostraba un suelo con granulometría variable, texturas finas a gruesas y un horizonte endurecido y cementado por CaCO_3 entre los 78 y 85 cm de profundidad. Estos autores (Santibáñez et al., 1982) resumieron las características físicas y químicas de los pedones que analizaron del siguiente modo: los perfiles presentan valores de pH y conductividad eléctrica extremadamente altos. Todas las capas analizadas tienen un pH superior a 8,4 que equivale a fuertemente básico. Los suelos tienen valores de conductividad eléctrica superficial entre 54 y 500 dS m^{-1} que desciende en profundidad a valores entre 4,5 y 6,5 dS m^{-1} (valores de conductividad eléctrica $>2 \text{ dS m}^{-1}$ son clasificados como salinos). El contenido de materia orgánica de los suelos es bajo, con valores que oscilan entre 0,01 y 0,57%. Con respecto a la relación entre capacidad de intercambio catiónico (CIC) y fracción arcilla, observaron una tendencia bastante errática ya que a valores altos de arcilla no correspondieron altos valores de CIC. A diferencia de otros suelos de la Primera Región, el Na^+ , tanto intercambiable como soluble, desplaza al Ca^{++} como el catión dominante del complejo de intercambio. Los perfiles de contenido de cloruro de sodio y la conductividad eléctrica en función de la profundidad del suelo medidos en tres salares de la Pampa del Tamarugal por Santibáñez et al. (1982) son presentados en la Figura 4.

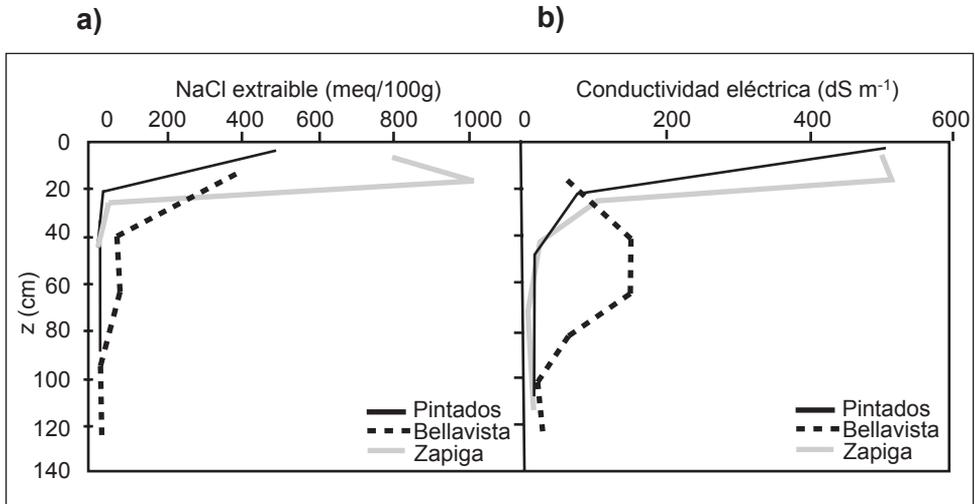


Figura 4. a) Contenido de NaCl y b) conductividad eléctrica del suelo para tres salares de la Pampa del Tamarugal (Dibujado a partir de datos de Santibáñez et al. (1982)).

Botti (1970) resumió del siguiente modo las propiedades de los suelos en que se desarrollan los tamarugos en la localidad de Canchones:

- Suelo estratificado con alternancia de texturas que van de arena a arcilla poco densa.

- Densidad aparente de 1,10 a 1,35 g cm⁻³.
- pH 7,5 a 9,5. Los valores más altos se presentan entre 40 y 100 cm de profundidad.
- Contenidos de Na⁺ y Cl⁻ del extracto a saturación en la zona de la masa radicular variable entre 100 y 5000 meq l⁻¹ y 60 y 1000 meq l⁻¹, respectivamente.
- Nivel freático entre 4 y 16 m de profundidad

En resumen, las condiciones edafoclimáticas en las que se desarrollan los tamarugos se caracterizan por un clima desértico con a) alta oscilación térmica entre el día y la noche, b) temperaturas extremas (muy altas a mediodía y bajas de noche), c) con incidencia frecuente de heladas invernales, d) baja humedad relativa diurna, e) alta radiación solar y f) ausencia prácticamente absoluta de precipitaciones; y por suelos i) salinos (salares con una costra salina), ii) alcalinos, iii) con un nivel freático variable (~ 4m) y iv) con agua de mediana salinidad. La fisiología del tamarugo se ha adaptado a estas condiciones extremas y ha sido el objeto de múltiples controversias y discusiones científicas.

El agua subterránea en la Pampa del Tamarugal.

El drenaje de la Pampa del Tamarugal es en su totalidad subterráneo, con la sola excepción de las grandes avenidas que, en algunos veranos, se generan en la zona cordillerana, producto del desplazamiento e intensificación estival del centro de bajas presiones continentales, fenómeno que constituye uno de los principales procesos morfodinámicos actuales de trascendencia (IREN, 1976). La circulación subterránea está interrumpida por la presencia de la Cordillera de la Costa, que actúa como un muro obligando al ascenso de la napa freática (Figura 2). Se suman a este fenómeno, los efectos de la capilaridad y de la alta evaporación superficial (Habit et al., 1981). La circulación subsuperficial a través de estratos ricos en sales, así como la elevada evaporación, explican la presencia de salares en estado activo o parcialmente activos, en el margen occidental de la Depresión Central (IREN, 1976). El agua subterránea, a través de su escurrimiento, está sometida a un proceso de progresiva salinización producto de la disolución de las sales existentes en el terreno y aumentando así su contenido salino en sentido este-oeste, aunque la calidad del agua de la napa freática es buena debido a su contenido de sólidos disueltos inferior a 1.500 ppm. En la Cuadro 1, sin embargo, se muestran valores de calidad química del agua freática que superan dicho valor en los cuatro salares en que se desarrolla el tamarugo. Coincidentemente, Peralta (1985) indica que el contenido de sólidos disueltos en el agua freática va aumentando su salinidad en sentido este-oeste, de tal manera que al llegar al borde occidental su total de sólidos disueltos es de 5.000 a 30.000 ppm. Álamos y Peralta (1982) midieron la conductividad eléctrica del agua freática en múltiples puntos de los salares de la Pampa del Tamarugal registrando valores promedio de conductividad eléctrica de 1,25

dS m⁻¹ en Zapiga, 1,15 dS m⁻¹ en Pintados y una conductividad, mucho mayor, de 11,25 dS m⁻¹ en el agua freática del salar de Bellavista.

La profundidad del nivel freático en los distintos salares ha sido estudiada por varios autores, el Cuadro 1 muestra un resumen elaborado por Habit et al. (1985). En un detallado estudio de los recursos hídricos de la Pampa del Tamarugal, Álamos y Peralta (1982) concluyeron que el nivel freático de los salares no era significativamente afectado por la presencia de tamarugos y que las fluctuaciones de éste están principalmente relacionadas con los procesos de recarga. De hecho, estos autores (Álamos y Peralta, 1982) indican que las mayores variaciones más acusadas en el nivel freático se producen en el sector oriental de cada embalse subterráneo, coincidiendo con las áreas de recarga por infiltración del agua proveniente de las quebradas andinas durante sus escurrimientos eventuales. Por otro lado, Money et al. (1980) sugieren que es posible que el nivel freático de los salares en los que se desarrollan los tamarugos tengan niveles más altos en primavera-verano, coincidiendo con el fenómeno del “invierno altiplánico”, y menores en otoño-invierno.

Cuadro 1. Profundidad del nivel freático y calidad química del agua en cuatro salares de la Pampa del Tamarugal.

Salar o Zona	Profundidad del nivel freático (m)		Concentración salina del agua freática (ppm)	
	Valores extremos	Valor mayor	Valores extremos	Valor mayor
Zapiga	4 - 20	6 - 16	700 - 2.500	800 - 2.500
Pintado	2 - 20	2 - 10	500 - 4.000	500 - 2.000
Llamara	0 - 25	0 - 15	3.000 - 16.000	3.000 - 9.000
Bellavista	2 - 20	2 - 18	700 - 80.000	500 - 20.000

Fuente: Habit et al. (1985).

Distribución de *Prosopis tamarugo* en la Pampa del Tamarugal.

La extensa zona que abarca la Pampa del Tamarugal debe su nombre a la presencia de *Prosopis tamarugo*. En el plano de O'Brien, realizado en 1765, el espacio cartográfico donde se distribuían los árboles de tamarugo abarcaba aproximadamente desde los 19°35' sur hasta el pueblo de Matilla, 20°32' S (Habit et al., 1981). Actualmente el área más extensa con tamarugo se encuentra en la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal. Los árboles se distribuyen básicamente en los salares de Pintados, Bellavista, Zapiga y Llamara. Así, Torres (1985) señaló que la superficie forestada con tamarugos en la Pampa del Tamarugal ascendía a 22.942 ha además de 3.241 ha de bosque natural. Cinco años más tarde, Donoso et al. (1989) reportaron 5.000 ha reforestadas con tamarugo en el salar de Zapiga,

2.400 ha en el salar de Bellavista y 18.800 ha en el salar de Pintados, totalizando 26.200 ha reforestadas. Finalmente, los informes más recientes (Altamirano, 1995) indican un total de 14.866 ha de tamarugo, presentes en los salares de Bellavista (2.144 ha), Zapiga (3.295 ha) y Pintados (9.427 ha; más 490 ha de plantaciones mixtas de tamarugo y algarrobo), mientras PRAMAR (2005) señala que en el salar de Llamara existe una superficie de matorral arborescente ralo (0-10% de cobertura de copa), conformado por individuos aislados o pequeños grupos de Tamarugo y Retama (*Caesalpinia aphylla*) que cubriría 7.422 ha. Esta distribución de los tamarugos en los salares se debería a que en éstos el nivel freático está próximo a la superficie (130-140 cm) (Castillo, 1960; 1966). La Figura 5 muestra cotas del nivel freático en las cercanías del Salar de Pintados, sector en que se encuentra más del 90% de los tamarugos de la Pampa. Los árboles se distribuyen en aquellas zonas en que el nivel freático está a más de 4 m (Acevedo y Pastenes, 1983). La plantación más austral se encuentra en la Segunda Región, en Tambillo (26 km al sur de San Pedro de Atacama), donde CORFO estableció 4.000 ha (Altamirano, 2006), de las que sólo quedan 535 ha (García, 2001).

Informes recientes (PRAMAR-DICTUC, 2007, comunicación personal) reconocen cuatro sectores con presencia de Tamarugos al interior de la Pampa de Tamarugal. De norte a sur estos sectores son: salar de Zapiga, salar de Pintados y salar de Bellavista, pertenecientes a la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal, y el salar de Llamara ubicado 30 kilómetros al sur de la Reserva. Los sectores correspondientes a los salares de Zapiga y Bellavista están conformados casi exclusivamente por plantaciones de Tamarugo, mientras que en el salar de Pintados hay formaciones naturales de Tamarugo, plantaciones de Tamarugo, plantaciones de Algarrobo Blanco (*Prosopis alba*) y plantaciones mixtas de Tamarugo y Algarrobo Blanco. El sector correspondiente al salar de Llamara está conformado exclusivamente por formaciones naturales de Tamarugo. Considerando los cuatro sectores anteriormente descritos, con sus plantaciones y formaciones naturales tanto de tamarugo como de algarrobo blanco, la Pampa del Tamarugal abarca una superficie arbolada de 40.766 ha con un total de 1.015.194 ejemplares de *P. tamarugo* y *P. alba* (densidad promedio de 24,9 árboles/ha). De esta superficie, 10.886 ha corresponden a formaciones naturales (34 ha ubicadas en el salar de Zapiga, 6.542 ha en el salar de Pintados y 6.542 ha en el salar de Llamara), 22.689 ha corresponden a plantaciones de tamarugo (5.115 ha ubicadas en el salar de Zapiga, 15.154 ha en el salar de Pintados y 2.420 ha en el salar de Bellavista), 2.383 corresponden a plantaciones de algarrobo blanco (todas ubicadas en el salar de Pintados) y 4.808 ha corresponden a plantaciones mixtas de tamarugo y algarrobo blanco (todas ubicadas en el salar de Pintados).

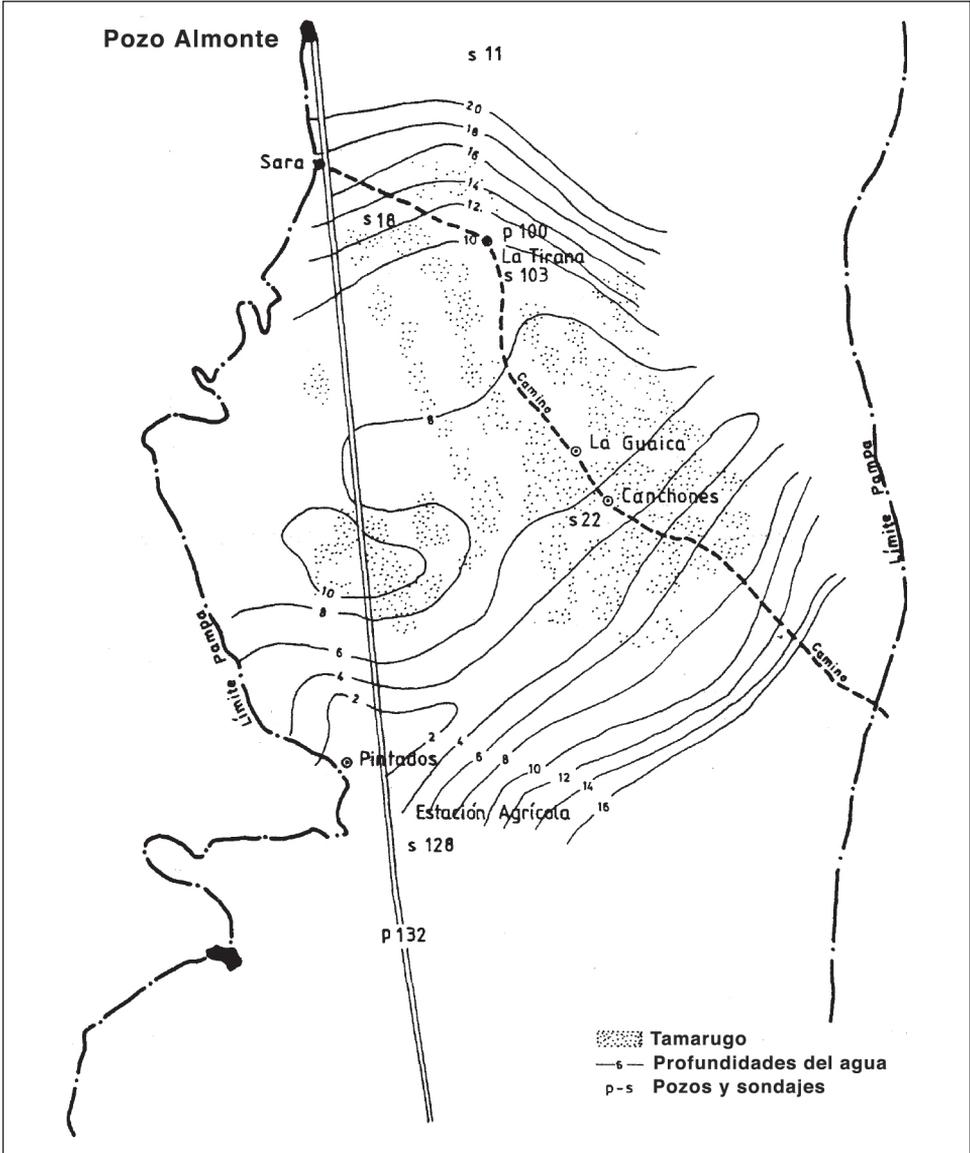


Figura 5: Tamarugos y profundidad del agua subterránea en el Salar de Pintados (Adaptado de Castillo, 1960; 1966).

Tipo de metabolismo.

El intercambio gaseoso de las plantas se realiza principalmente por vía estomática y está compuesto por flujos de agua desde la planta hacia el medio (transpiración) y de oxígeno y CO₂ desde el ambiente hacia la planta, a través del proceso de fotosíntesis: liberación de O₂ y fijación de CO₂ y respiración

celular: liberación de CO_2 y absorción de O_2 . El modo en que se relacionan estos flujos está fuertemente determinado por el tipo de metabolismo de las plantas. Así, se conocen tres vías metabólicas vegetales denominadas C_3 , C_4 y CAM. Las principales diferencias entre estas distintas vías metabólicas se resumen en el Cuadro 2.

Debido a las observaciones de Botti (1970), que indicaban una mayor apertura estomática durante la noche en las hojas de tamarugo, se hipotetizó que esta especie presentaría un metabolismo CAM. Por otro lado, las altas temperaturas máximas alcanzadas en la Pampa podían sugerir que el tamarugo presentara un metabolismo del tipo C_4 . Para dar una respuesta a estas interrogantes, Acevedo et al. (1985b) estudiaron el metabolismo fotosintético del tamarugo midiendo la evolución diaria del comportamiento estomático y la acidez titulable de las hojas; la discriminación isotópica del ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$) (que es un indicador del tipo de enzima que cataliza la fijación de CO_2 ; Bender, 1971) y la eficiencia en el uso del agua (EUA). Estos trabajos se realizaron en la Pampa del Tamarugal (fundo Refresco) bajo condiciones normales de crecimiento y en invernadero, en Santiago de Chile, bajo condiciones controladas en que se aplicaron tratamientos de i) riego no limitante y ii) estrés hídrico.

Cuadro 2: Principales características de las vías metabólicas de las especies vegetales.

Característica	Tipo de metabolismo		
	C3	C4	CAM
Anatomía de la hoja	No se distingue vaina del haz	Vaina del haz prominente	Grandes vacuolas en células del mesófilo
EUA (mg MS/g H ₂ O)	1,1 - 2,2	2,8 - 4,0	18 - 20
Apertura estomática	día	día	noche
$\delta^{13}\text{C}$	-37‰ a -23‰ $\bar{x} = -27‰$	-16‰ a -9‰ $\bar{x} = -12‰$	-29‰ a -9‰
Temperatura óptima de fotosíntesis (°C)	15 - 25	30 - 40	10 noche 35 día
Materia seca ton/ha/año	23 ± 0.3	39 ± 17	Variable
Fluctuación diaria en acidez titulable $\mu\text{eq/g}$ peso fresco	-	-	100 - 200

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

Los resultados de este trabajo de Acevedo et al. (1985b) permitieron determinar que el tamarugo es una típica especie leguminosa de metabolismo C_3 en base a los siguientes argumentos:

1. Bajo las condiciones de la Pampa del Tamarugal, el tamarugo abre sus estomas durante el día y los cierra durante la noche (Figura 6).
2. Las hojas de tamarugo no tienen variación de su acidez titulable a lo largo del día en condiciones naturales ni bajo invernadero (Acevedo et al., 1983; Figura 7).
3. Los valores de discriminación isotópica ($\delta^{13}C$) en hojas ($\delta^{13}C = -24,9\text{‰}$) y ramas ($\delta^{13}C = -25,8\text{‰}$) de tamarugos en la Pampa y en hojas de tamarugo con y sin estrés hídrico en invernadero ($-26,3\text{‰}$ y $-26,2\text{‰}$, respectivamente), corresponden a valores típicos de especies de metabolismo C_3 (Bender, 1971).
4. El valor de EUA para distintas condiciones de estrés hídrico fue estimado a un valor de $1,2 \text{ mg[MS] g[H}_2\text{O]}^{-1}$, característico de plantas con metabolismo C_3 (Figura 8).

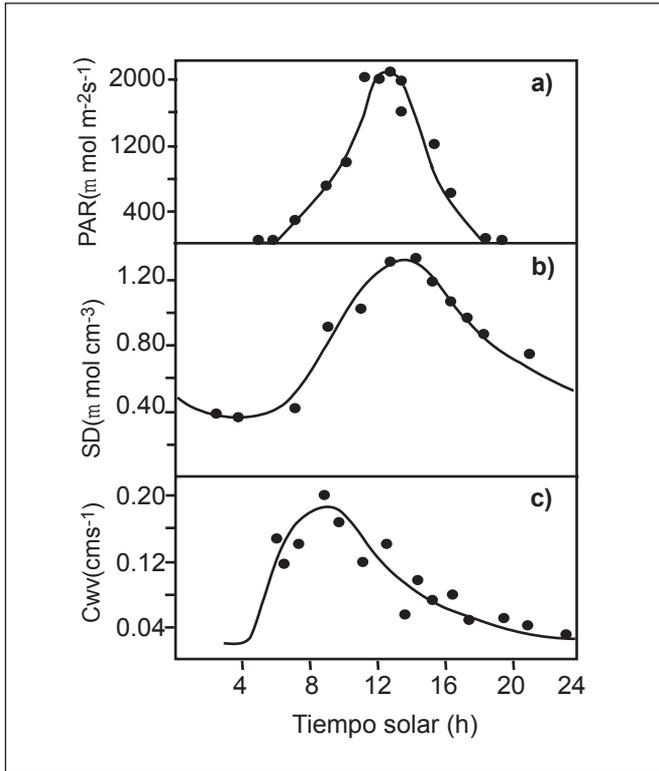


Figura 6: Evolución diaria de a) la radiación fotosintética activa (PAR), b) el déficit de saturación de vapor de la atmósfera (SD) y c) la conductividad de vapor de agua (C_{wv}) en hojas de tamarugo en la localidad de Refresco, Pampa del Tamarugal.

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

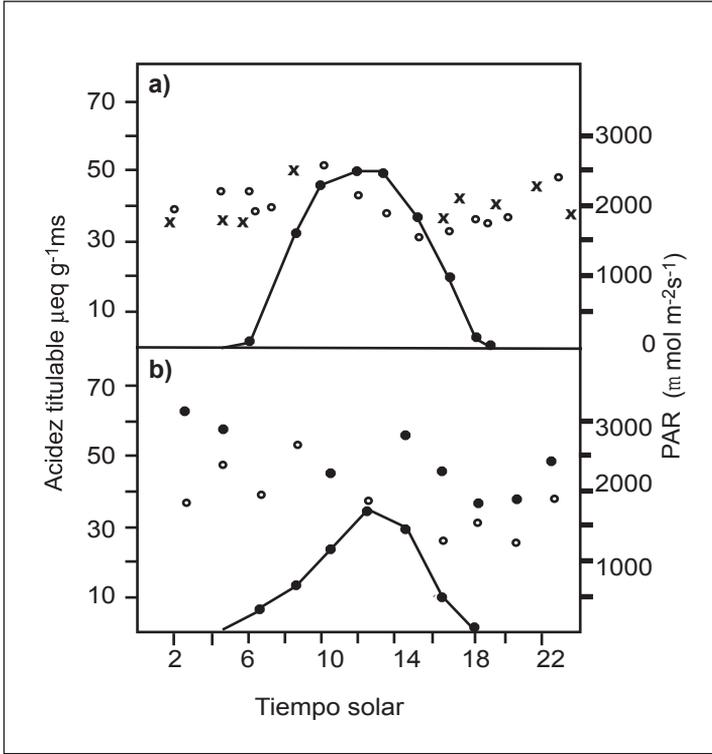


Figura 7: Evolución diaria de la radiación fotosintética activa (PAR) y la acidez titulable a pH 6,4 en tejido fotosintético de hojas de tamarugo a) bajo condiciones naturales en Refresco, Pampa del Tamarugal para dos fechas de muestreo durante el mes de diciembre de 1982 y b) bajo condiciones de invernadero en Santiago para niveles de potencial del agua del suelo de $-0,06$ MPa (•) y $-3,0$ MPa (°).

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

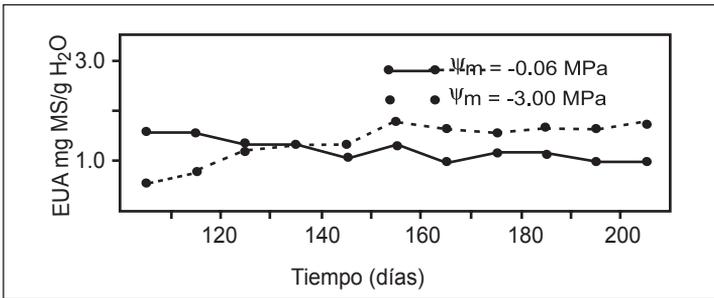


Figura 8. Evolución de la eficiencia en el uso del agua (EUA) calculada para plantas de tamarugo en función de su edad, bajo condiciones hídricas limitantes (línea segmentada) y no limitantes (línea entera).

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

Absorción de agua de *P. tamarugo*.

El mecanismo mediante el cual el tamarugo absorbe agua para su crecimiento y desarrollo bajo las condiciones de la pampa del tamarugal ha sido una de las controversias científicas más importantes en las ciencias agronómicas y forestales chilenas. Esta controversia resulta del hecho sorprendente, constatado por varios autores (Botti, 1970; Sudzuki, 1969 y 1981; Mooney et al., 1980), que contrario a lo que se observa en el salar de Llamara, el suelo que rodea la masa de raíces absorbentes (entre 20 y 70 cm de profundidad aproximadamente) en el salar de Pintados se encontraba siempre con mayor humedad que la que existía sobre, bajo o lejos del árbol (Figura 9a).

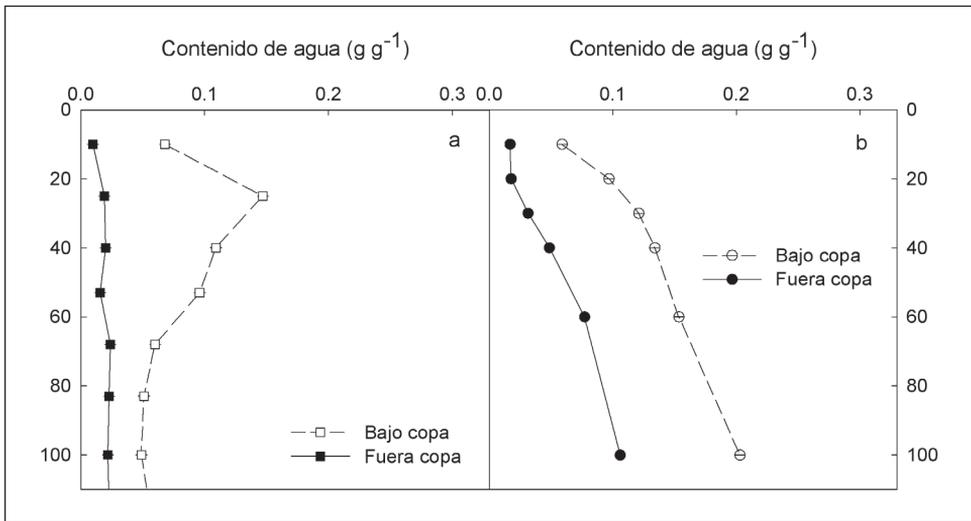


Figura 9. Contenido de agua (w) en función de la profundidad del suelo bajo (línea fragmentada) y lejos (línea entera) de la copa de un tamarugo, a) Salar de Pintados, b) Salar de Llamara.

Fuente: a) Redibujado de Botti (1970); b) Ortiz et al. (2006) datos no publicados.

Basándose en la observación de que las raíces pivotantes aparentemente no alcanzaban la napa freática en estas plantas, Sudzuki (1969) atribuyó el origen de esta humedad en la zona de raíces absorbentes a un transporte invertido de humedad desde la atmósfera hacia el suelo vía hojas→tallos→raíces. Esta autora fundó su afirmación en un ensayo en el cual sometió la parte aérea de plantas de tamarugo a una atmósfera saturada con agua tritiada y demostró que era posible recuperar tritium en el suelo que rodeaba la masa de raíces. Cabe recordar que el transporte de agua en las plantas es pasivo y para que el agua fluya desde la atmósfera hasta las raíces y luego al suelo, debe existir un gradiente de potencial hídrico (Ψ_w) negativo entre cada componente del sistema

adyacente (Ψ_w atmósfera > Ψ_w hojas > Ψ_w tallos > Ψ_w raíces > Ψ_w suelo). El paso clave en esta cadena es el ingreso del agua desde la atmósfera a las hojas (absorción foliar). Al respecto Acevedo y Pastenes (1983) indican que para que ocurra absorción foliar de agua deben cumplirse ciertas condiciones físicas: a) que las hojas alcancen el punto de rocío y la absorción sea de agua líquida y / o b) que el gradiente de concentración de vapor entre el aire circundante a las hojas y los espacios intercelulares del mesófilo favorezca el movimiento de vapor de agua hacia el interior de la hoja en algún momento en que la resistencia al paso sea baja. Al respecto, Acevedo y Pastenes (1983) señalan que, en campañas de mediciones en terreno realizadas en febrero y agosto de 1970, la temperatura de las hojas no alcanzó la temperatura del punto de rocío de la atmósfera siendo la temperatura del aire turbulento y la temperatura de las hojas similar. Por otra parte, no se encontró un gradiente de concentración de vapor de agua que favoreciese un flujo hacia el interior de la hoja. Doce años más tarde, Sotomayor y Zenteno (1984) tampoco encontraron temperaturas de hoja que permitieran la condensación de rocío tanto en días despejados como nublados de los meses de diciembre y marzo (Figura 10). Acevedo y Pastenes (1983) concluyeron que, con la evidencia existente, el aporte de agua al árbol desde la atmósfera, ya sea en forma de depositación de rocío o como flujo de vapor de agua, parece poco probable. En cuanto al flujo en fase gaseosa, Botti (1970) observó un alto porcentaje de estomas abiertos durante la noche, período en que la humedad relativa de la atmósfera es máxima, lo cual facilitaría un ingreso de agua en fase gaseosa a las hojas. Esta apertura estomática nocturna no fue corroborada por Acevedo et al. (1985a) quienes observaron, en el tamarugo, el clásico cierre estomático nocturno de la mayoría de las especies vegetales C3 y C4 (Figura 6). Sobre la base de los estudios del grupo de Acevedo, la absorción foliar de agua desde la atmósfera como fuente de alimentación hídrica del tamarugo puede ser descartada o bien relegada a una importancia marginal e insignificante. Los resultados de los estudios con agua tritada de Sudzuki (1969) podrían, bajo esta perspectiva, ser explicados por una translocación no-xilemática (floemática por ejemplo) del elemento marcado.

Una hipótesis más probable es aquella que indica que el tamarugo es una planta freatófita (que obtiene el agua desde la napa freática). El desarrollo de profundas raíces pivotantes del tamarugo (Sudzuki, 1981) es típico de las especies freatófitas y podría permitirle absorber agua desde la napa freática. Al respecto, Aravena y Acevedo (1985), mediante el estudio de la composición isotópica (isótopos estables oxígeno 18 y deuterio) del agua en los distintos componentes del ecosistema de la Pampa del Tamarugal (hojas y ramas de tamarugo, suelo en la zona de raíces absorbentes, acuífero freático y humedad atmosférica) lograron demostrar que el agua presente en todo el sistema suelo-planta proviene del acuífero freático. Así, el agua presente en la zona de raíces absorbentes, provendría directamente del acuífero. Sin embargo, estas observaciones de Aravena y Acevedo (1985) no explican el mecanismo que da origen a la acumulación de agua en el suelo que rodea la masa de raíces absorbentes del

tamarugo. Buscando una explicación a este fenómeno, Acevedo y Zagal (datos no publicados) cuantificaron el aporte directo de vapor de agua desde la napa a la zona de la masa radicular de tamarugos del sector de Canchones y concluyeron que la mayor tasa de entrega, en el período 1971-1972, se produjo en invierno (Mayo a Septiembre) y que el total anual interceptado a 50 cm de profundidad de suelo era del orden de 9 mm de agua. Esta contribución no explica los altos contenidos de humedad a nivel de la masa de raíces (Figura 9a), ni permitiría el crecimiento y desarrollo del árbol. El perfil de contenido de agua del suelo que se observa en el Salar de Llamara es distinto al descrito en el Salar de Pintados, ya que el contenido de agua del suelo aumenta en profundidad (Figura 9b), lo que indica que en este Salar el agua estaría ascendiendo desde el nivel freático hacia la zona de raíces.

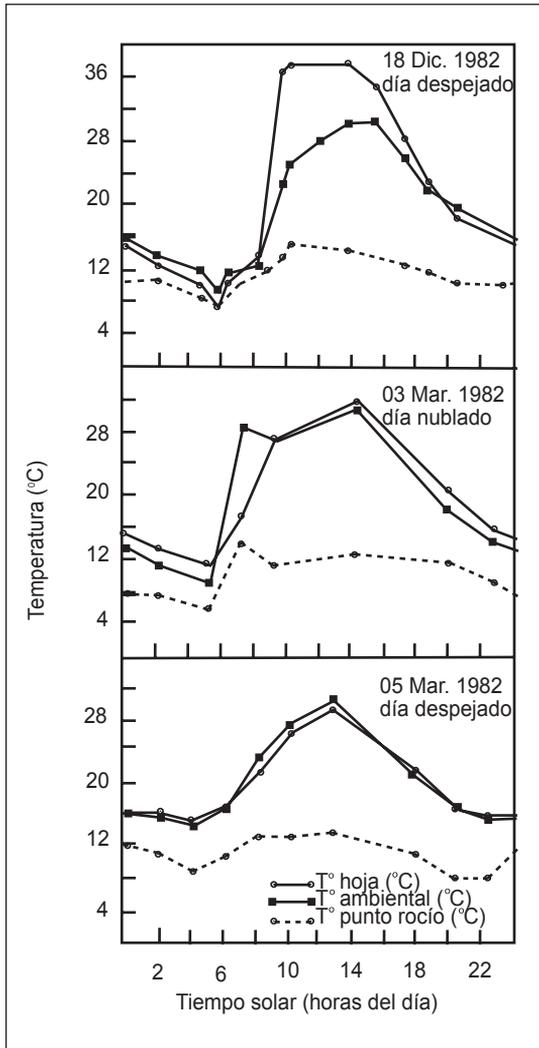


Figura 10. Evolución diaria de la temperatura de las hojas de tamarugo, la temperatura ambiental y la temperatura del punto de rocío para tres fechas de medición en la localidad de Refresco, Pampa del Tamarugal.

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

La teoría del “ascensor hídrico” (Richards y Cladwell, 1987) podría explicar la presencia de esta zona de mayor humedad en el suelo que rodea a las raíces absorbentes. Según esta teoría, durante la noche, cuando los estomas se cierran y la pérdida de humedad desde la planta hacia la atmósfera se ve prácticamente interrumpida, las raíces profundas absorben agua desde las zonas de suelo más húmedo, la transportan hacia capas superficiales más secas, donde liberan el agua hacia el suelo. Richards y Cladwell (1987) demostraron este movimiento de agua en la especie *Artemisia tridentata* a través del estudio de potenciales hídricos. Más recientemente, se demostró que otra especie de género *Prosopis* (*P. glandulosa*) eleva agua desde el acuífero freático a capas más superficiales del suelo, mediante el “ascensor hídrico”, facilitando de este modo el desarrollo de arbustos de enraizamiento superficial en la sabana de Texas. Basados en esta hipótesis se podría proponer que las raíces pivotantes del tamarugo absorberían agua desde la napa tanto de día como de noche: i) durante el día, debido a la apertura estomática, el componente de menor potencial hídrico es la atmósfera y el agua absorbida tanto de la napa como de la zona de raíces absorbentes, se evaporaría hacia ésta y ii) durante la noche, cuando los estomas se cierran, el menor potencial hídrico del sistema se encontraría en el suelo de la zona de raíces absorbentes (zona altamente salina) y el agua fluiría desde la napa en aquella dirección, mientras el potencial de las hojas se equilibraría con el del suelo de la zona de raíces absorbentes (Figura 11). Este “ascensor hídrico” de agua desde la napa hacia capas más superficiales del suelo requiere que las raíces pivotantes tengan acceso al acuífero freático. Al respecto, Mooney et al. (1980), se preguntan por qué una especie como el tamarugo desarrolló una masa de raíces cercana a la superficie (Figura 11) y propusieron que esta zona serviría como un reservorio de agua, de modo que en invierno, época en que se produce un descenso del nivel freático, el árbol pudiese disponer de agua.

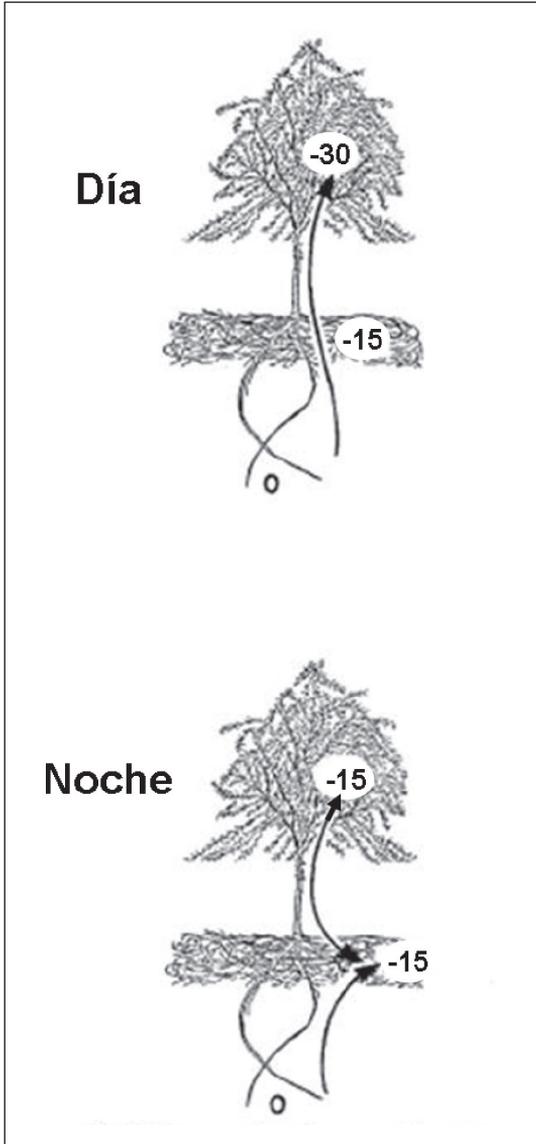


Figura 11. Esquema de movimientos teóricos del agua entre el suelo y el tamarugo durante el día y la noche basándose en la hipótesis del “ascensor hídrico” que elevaría agua desde el acuífero freático a la zona de raíces absorbentes durante la noche. (Redibujado de Mooney et al. 1980).

Transpiración.

La necesidad de conocer la pérdida de agua a la atmósfera ocasionada por los tamarugos en el sistema hidrológico Pampa del Tamarugal ha estimulado muchos de los estudios realizados en esta especie. Después de aproximadamente cuarenta años desde que se publicara el Boletín Técnico N°30 de la Estación Experimental Agronómica de la Universidad de Chile “Absorción Foliar de Humedad Atmosférica en Tamarugo” (Sudzuki, 1969), aún hay incertidumbre acerca de este término del balance hídrico de la Pampa. Hoy se sabe que el

tamarugo es una leguminosa con metabolismo C_3 que obtiene el agua desde el acuífero pero aún no se cuantifica la magnitud del flujo de agua hacia la atmósfera ocasionado por la presencia de los tamarugos en la Pampa. La determinación de este término del balance hídrico en forma directa es en sí compleja y lo es particularmente en el ecosistema tamarugo por las características tan peculiares descritas anteriormente en esta publicación. Una aproximación razonable para conocer la evapotranspiración de cualquier sistema suelo-planta es realizar el balance hídrico del suelo. En el caso del ecosistema tamarugo el balance hídrico del suelo se complica enormemente por cuanto el suelo en contacto con la masa de raíces está siendo rellenado con agua proveniente del acuífero en forma permanente por las raíces pivotantes del árbol. Tampoco es posible hacer una aproximación con algún modelo agroclimático como el de Penman-Monteith u otro por la gran capacidad regulatoria que el tamarugo tiene del flujo transpiratorio a través de la variación de la conductancia estomática (Figura 6) y por las características de oasis de la Pampa el Tamarugal que hacen que los fenómenos advectivos puedan tener gran importancia.

Además, el bosque del Tamarugal tiene sus propias características aerodinámicas que son las que, en definitiva, determinan su evapotranspiración. La pérdida de agua a la atmósfera, en consecuencia, sólo se podría conocer directamente a través de la medición del flujo vertical de vapor de agua que abandona el bosque usando las técnicas de correlación de eddies o bien de la relación de Bowen o scintilografía. Estos métodos requieren equipamiento especial de alto valor.

Otra aproximación para estimar la evapotranspiración es suponer que la evaporación directa del suelo es cero (no es una mala suposición de acuerdo a los valores de la Figura 5) y estimar la transpiración a partir de la eficiencia de transpiración, es decir, de la materia seca producida por unidad de agua transpirada. Conociendo la materia seca producida en un lapso de tiempo se puede estimar el agua transpirada en el período. Especies de igual tipo de metabolismo tienen similar eficiencia de transpiración (Fischer y Turner, 1978, Sinclair et al., 1984, Salisbury y Ross, 1992) para valores similares de demanda atmosférica. La eficiencia de transpiración en plántulas de tamarugo fue medida por Acevedo et al (1985b) en invernadero para diferentes condiciones hídricas (-0,06 y -3,0 MPa de potencial mátrico en el suelo) y una evapotranspiración potencial media de 8,2 mm día⁻¹. El valor de eficiencia de transpiración es altamente conservado, variando fundamentalmente con tipo de metabolismo de la especie (C_3 , C_4 , CAM) y con el déficit de presión de vapor de la atmósfera (dpv). El valor obtenido fue de 1,2 g de materia seca producida por kg de agua transpirada. Si este valor se corrige a la evapotranspiración potencial media (un indicador de dpv) de la Pampa en las localidades de La Tirana y Pintados de 5,3 mm día⁻¹ se obtiene una eficiencia de transpiración de 1,8 g de MS kg⁻¹ agua transpirada, es decir, en esas localidades se usan 555 kg de agua/kg de materia seca producida. El Cuadro 3 muestra una estimación basada en materia seca producida y superficie cubierta informada por Campillo y Hojas (1975).

Una mejor estimación de la evapotranspiración del tamarugo en la Pampa del Tamarugal espera a que se realicen los estudios correspondientes.

Cuadro 3. Transpiración de tamarugos de diferentes edades. Estimación realizada en base a una eficiencia de transpiración media de la Pampa del Tamarugal de 1,8 g MS/kg agua transpirada.

Edad (años)	Producción MS (kg/año)	Productividad (kg/árbol/año)	Transpiración (l/árbol/año)	Transpiración (l/árbol/día)	Area (m ² /árbol)	Transpiración (mm/árbol/día)
10	20	2,0	1110	3,0	19,1	0,16
20	134	6,7	3719	10,2	41,1	0,25
25	210	8,4	4662	12,8	54,3	0,24
30	300	10,0	5550	15,2	57,0	0,27
35	395	11,3	6272	17,2	105,5	0,16
50	1534	30,7	17039	46,6	153	0,30

Variación diaria y estacional de las variables fisiológicas.

Cómo se ha discutido, el tamarugo tiene metabolismo C_3 y, por lo tanto, concentra su actividad transpiratoria y fotosintética durante el día. En la Figura 6 se puede observar que la conductancia estomática es mayor durante las horas de la mañana, cuando la demanda evaporativa de la atmósfera no es tan alta y los niveles de radiación solar son moderados. La reducción de la conductancia estomática hacia mediodía puede asociarse a una reducción del potencial hídrico foliar cómo se observa en las Figuras 12 y 13, obtenidas por Sotomayor y Zenteno (1984), a un aumento del déficit de presión de vapor (dpv). Esto es indicativo de una regulación estomática para evitar una excesiva deshidratación de la planta vía transpiración. Se puede hipotetizar que la fotosíntesis ha de ser mayor en la mañana con moderados niveles de radiación, sufriendo una disminución hacia mediodía, producto de una limitación estomática a la absorción de CO_2 (substrato esencial para la fotosíntesis). De hecho, Lehner et al. (2001) midieron bajos niveles de fotosíntesis de aproximadamente $1,5 \mu\text{mol}[CO_2] \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ tanto a mediodía cómo en la tarde en la localidad de Refresco y estos valores estaban asociados a valores también bajos de conductancia estomática.

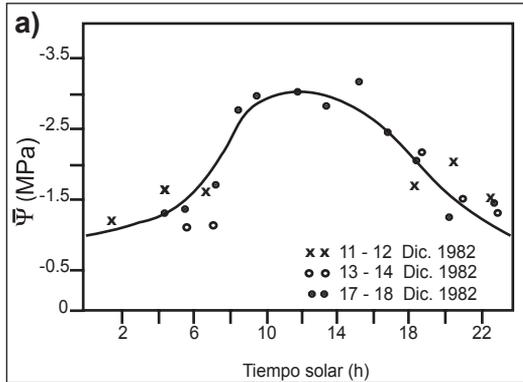


Figura 12.
Evolución diaria del potencial hídrico de ramillas (Ψ_w) de tamarugo medido bajo las condiciones naturales de Refresco, Pampa del Tamarugal.

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

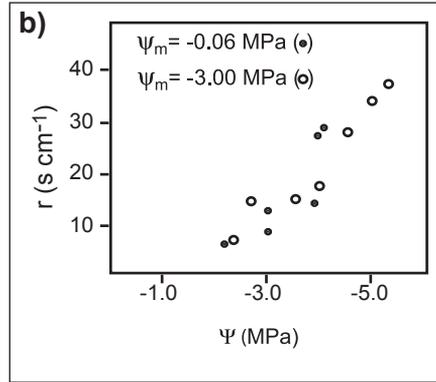


Figura 13.
Relación entre resistencia al flujo de vapor de agua (r) y el potencial hídrico de ramillas (Ψ) de tamarugo bajo condiciones de invernadero en Santiago para niveles de potencial de suelo de $-0,06$ MPa (\bullet) y $-3,0$ MPa (\square).

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

En cuanto a la variación estacional de la fisiología del tamarugo, Sudzuki (1981) indica que en invierno la planta entra en una suerte de receso pudiendo perder parcial o totalmente sus hojas cuando las temperaturas mínimas son muy bajas (-5°C). La actividad fisiológica se asocia a los ciclos de brotación y crecimiento de las plantas que, en el caso del tamarugo, comenzarían con una brotación en primavera. El período de crecimiento estacional iría asociado a una disminución progresiva del potencial hídrico foliar (Money et al., 1980). De hecho, Sudzuki et al. (1973) encontraron potenciales hídricos foliares al amanecer de $-1,3$ MPa en verano que se redujeron a $-2,7$ MPa en el mes de agosto. Este descenso en el potencial hídrico foliar estaría asociado a un descenso de la napa freática durante el invierno (Mooney, et al. 1980) y redundaría en una baja a nula actividad fisiológica. Por otra parte, durante el verano, las mayores temperaturas inducen un mayor déficit de presión de vapor del aire que puede provocar cierre estomático. En otra especie de *Prosopis* (*P. glandulosa*) Nielsen et al. (1983) observaron un comportamiento estacional basado en el ajuste osmótico y un cambio en la sensibilidad estomática al déficit de presión de vapor de la atmósfera para mantener una mayor actividad fisiológica durante la época más seca y cálida del verano. Este tipo de comportamiento podría producirse también en *Prosopis tamarugo* explicando su mayor actividad durante esta época del año. Por otra parte, la baja actividad invernal del tamarugo puede estar relacionada con el termoperíodo ya que López (1984) demostró que combinaciones de temperatura de días frescos (20°C) y noches frías (5°C) detenían completamente el crecimiento de la especie.

Adaptación a estreses ambientales.

Se puede afirmar que el ambiente en que se desarrolla el tamarugo corresponde en si a un ambiente estresante. Es así que la especie muestra una serie de adaptaciones morfo-anatómicas y fisiológicas para tolerar estrés hídrico, salino, lumínico y de temperatura.

Estrés hídrico. En cuanto a estrés hídrico, Acevedo et al. (1985c) demostraron, mediante la construcción de curvas presión-volumen, que el tamarugo tiene la capacidad de realizar ajuste osmótico, en aproximadamente 0,8 MPa de turgor al variar el potencial del suelo de -0,06 a -3,0 MPa. Este tipo de ajuste le permite a la planta mantener un mayor contenido relativo de agua en las hojas a valores bajos de potencial hídrico (Figura 14) y favorecer así la mantención de un potencial de presión positivo y un activo metabolismo. Acevedo et al. (1985c) añadieron que en este proceso de mantención de turgor los cambios de elasticidad de las paredes celulares no tienen una participación efectiva.

Estrés salino. En cuanto a la tolerancia a la salinidad, el tamarugo ha sido clasificado como especie halófila (Money et al., 1980). De hecho Felker, et al. (1981), en un ensayo con plántulas cultivadas en macetas en un substrato de arena, establecieron que el crecimiento del tamarugo no se vio afectado por contenidos de NaCl de 18 g l⁻¹ en la solución suelo y que mantenían un crecimiento leve a niveles de 36 g l⁻¹, superior al contenido de sal del agua marina. Estudios más recientes (Serrato Valenti et al., 1991 y 1992) mostraron que niveles de 400 mM de NaCl provocaron una reducción del diámetro de las raíces, un menor número de capas corticales, un sistema vascular reducido y una lignificación temprana de tejidos secundarios en tamarugo. Si bien la planta es muy tolerante a la salinidad (y al estrés hídrico que de ella resulta), Sotomayor y Zenteno (1984) indican que las poblaciones naturales de tamarugo se producen en sectores de suelos de menor salinidad a la encontrada en los salares reforestados de la Pampa del Tamarugal (Figura 15), siempre dentro de rangos considerados salinos.

El mecanismo de tolerancia a la salinidad de *P. tamarugo* no ha sido específicamente estudiado sin embargo existen estudios en otras especies del mismo género. Así, Kahn (1987) estableció que *P. juliflora*, especie de alta tolerancia a la salinidad, tendía a excluir el Na⁺ de las hojas, acumulándolo en las raíces.

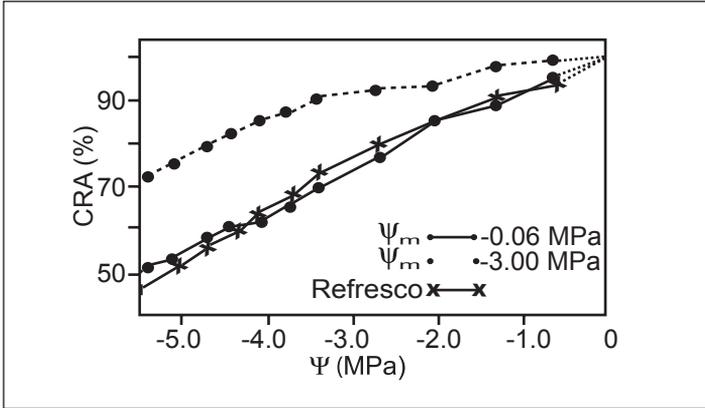


Figura 14. Relación entre el contenido relativo de agua (CRA) y el potencial hídrico de ramillas (Ψ) de tamarugo bajo condiciones de invernadero en Santiago para niveles de potencial de suelo de $-0,06$ MPa y $-3,0$ MPa; y bajo condiciones naturales en la localidad de Refresco, Pampa del Tamarugal.

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

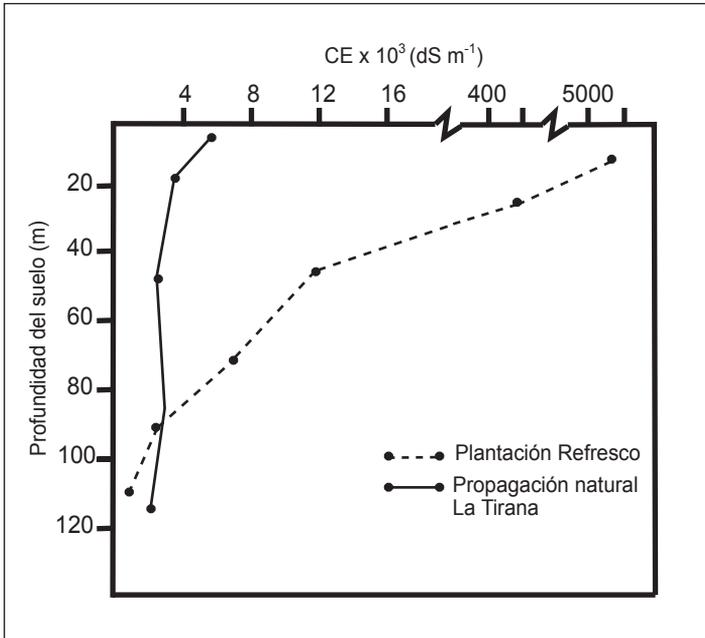


Figura 15. Conductividad eléctrica del suelo (CE) en función de la profundidad para una plantación de tamarugos en Refresco y una población natural en La Tirana.

Fuente: Sotomayor y Zenteno (1984).

El estudio de Kahn (1987) coincide con Reinoso et al. (2004) que sugieren que la capacidad de tolerar altos niveles de salinidad en *P. strombulifera* está relacionada con la capacidad de desarrollar una barrera endodermal (raíz) de exclusión de iones. Similares resultados han sido señalados por Ramoliya et al. (2006) en *P. cinerea*. Estos autores indican que al aumentar los niveles de salinidad en el medio, el Na^+ se acumuló en las raíces de estas plantas siendo el tallo una barrera para la translocación de este ión hacia las hojas. Por otra parte, las raíces de las plantas sometidas a mayor salinidad se renovaban más rápidamente en esta última especie, sugiriéndose abscisión de raíces como un mecanismo de eliminación de sales (Ramoliya et al., 2006). Villagra y Cavagnaro (2006) compararon la capacidad de establecimiento bajo condiciones de salinidad de las especie *P. argentina* (baja tolerancia a la salinidad) y *P. alpataco* (alta tolerancia a la salinidad) y concluyeron que el mejor establecimiento de *P. alpataco* podía deberse a su capacidad de controlar la absorción de iones desde el suelo, favoreciendo la absorción de K^+ y Ca^{++} y evitando la absorción de Na^+ . En *P. alba*, otra especie del género muy tolerante a salinidad, Meloni et al. (2004), describen un mecanismo de adaptación a la salinidad basado en el ajuste osmótico por medio de la acumulación de betaína y carbohidratos en raíces y hojas.

Conforme a lo anterior las especies del género *Prosopis* presentarían un mecanismo de exclusión del Na^+ a nivel de raíces y una capacidad de realizar ajuste osmótico para hacer frente a la reducción del potencial hídrico del suelo provocado por la actividad osmótica de las sales en la solución suelo. Es probable que estos mismos mecanismos estén presentes en el caso de *Prosopis tamarugo* (de hecho, como se discutió anteriormente, la especie tiene la capacidad de realizar ajuste osmótico), sin embargo esta es un área que debe ser estudiada con mayor detalle.

Estrés salino y la absorción de iones. Las condiciones de salinidad y alcalinidad en que se desarrolla el tamarugo afectan la absorción de iones desde el suelo. Turan et al., (2002) indican que los altos contenidos de NaCl en el suelo pueden inhibir la absorción de nutrientes: Na^+ inhibe la absorción de K^+ y Cl^- la absorción de NO_3^- y Günes et al. (1999), indican que, en la mayoría de los casos, la salinidad disminuye el contenido de P en los tejidos vegetales. Coincidentemente, en tamarugo, Aguirre y Wrann (1985), a partir de mediciones de contenido foliar de macro y micronutrientes en plantas de distintas edades y creciendo sobre suelos distintos, pudieron establecer una relación negativa entre el contenido de Na^+ y los contenidos de los macronutrientes N, P y K. Por otra parte, el contenido de Na^+ se relacionó positivamente con los contenidos de Ca^{++} y Mg^{++} . Al respecto, en un estudio reciente realizado en la especie *Prosopis cinerea*, Ramoliya et al. (2006) muestran que el aumento del contenido de Na^+ en la solución se acompañó de una reducción del K^+ en las raíces y del N en todos los órganos (raíces, tallos y hojas), mientras en las hojas disminuyó el contenido de P, pero aumentó el de Ca^{++} . Si bien los árboles que fueron utilizados para el muestreo realizado por Aguirre y Wrann (1985) no mostraban signos de toxicidad, los contenido de B

encontrados son considerados tóxicos para otras especies, lo que indica que el tamarugo es muy resistente a este elemento. Los valores promedio de macro y micronutrientes encontrados por Aguirre y Wrann (1985) en hojas de tamarugo se presentan en el Cuadro 4.

Cuadro 4. Valores promedio de contenido de macro y micronutrientes en muestras de hojas de tamarugos adultos (8-15 años) tomadas en primavera.

Macro nutrientes %							Micro nutrientes p.p.m.				
N	P	K	Ca	Mg	Na	Cl	B	Fe	Cu	Mn	Zn
2,56	0,13	1,07	2,80	0,28	0,43	0,79	270,1	77,8	20,3	270,2	41,7

Fuente: Aguirre y Wrann (1985).

Estrés radiativo. Lehner et al. (2001) demostró una alta tolerancia de *Prosopis tamarugo* a altos niveles de radiación solar con respecto a *Prosopis chilensis* (algarrobo). Esta tolerancia se tradujo, bajo las condiciones de Refresco (Pampa del Tamarugal), en i) una ausencia de fotodaño, ii) la mantención de una tasa fotosintética positiva y iii) una estabilidad en los complejos clorofila-proteína, que no se observó en algarrobo. Estos autores atribuyeron la alta tolerancia a la radiación solar a un uso más eficiente del ciclo de los antocianos para disipar el exceso de energía y a la acumulación de flavonoides en las vacuolas que tendrían un efecto antioxidante ante daños por radiación UVB.

Crecimiento.

Los principales estudios sobre el crecimiento del tamarugo fueron realizados por el Instituto Forestal (INFOR) entre los años 1964 y 1981 y fueron resumidos por Aguirre y Wrann (1985). En estos estudios relacionaron dos parámetros de crecimiento de las plantas de tamarugo (altura y área de proyección de la copa) con la edad de las plantas (Figura 16).

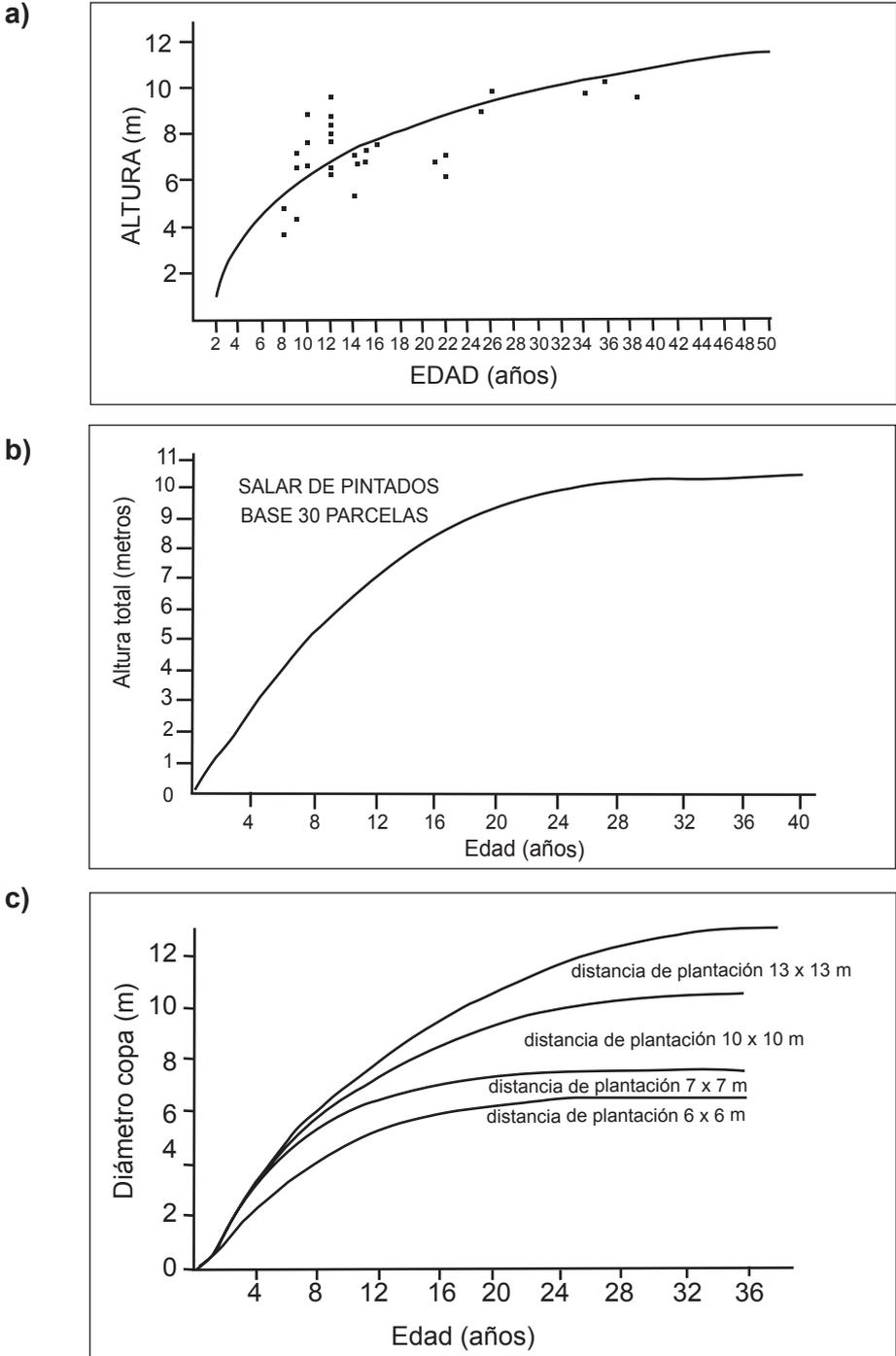


Figura 16. Altura de árboles de tamarugo en función de su edad según a) Aguirre y Wrann (1985), b) Habit et al. (1981) y c) diámetro de la copa de tamarugos en función de su edad y la densidad de plantación según Habit et al. (1981).

La curva que relaciona altura con edad (Figura 16a) es muy similar a la relación de altura versus edad del tamarugo presentada por Habit et al. (1981) que se observa en la Figura 16b, ambas indican una cinética de crecimiento similar hasta aproximadamente los 24 años. Sin embargo, Habit et al. (1981) proponen una estabilización de la altura de las plantas en aproximadamente 10 m mientras Aguirre y Wrann (1985) predicen un crecimiento a una tasa constante de aproximadamente un metro cada cinco años. Estos últimos autores indican que el crecimiento medio anual en altura es mayor en sectores con contenidos de sal entre 4,3 y 7,9 dS m⁻¹ y con nivel freático superficial (2 m). Al respecto, cabe señalar que los sectores con el nivel más superficial de la napa freática coincidían en dicho estudio, con aquellos de una salinidad entre 4,3 y 7,9 dS m⁻¹. En un estudio más específico con plantas de 8 a 15 años de edad Aguirre y Wrann (1985) llegaron a las siguientes conclusiones con respecto al efecto de la salinidad del suelo y la profundidad de la napa sobre el crecimiento del tamarugo:

1. El crecimiento en el período considerado (8-15 años), en términos de altura media, es significativamente mayor en sitios con una profundidad de napa de 0-4 m que en sectores en que la napa está más profunda.
2. En edades superiores a 15 años, las diferencias de crecimiento en relación con profundidad de napa son menores.
3. El crecimiento de esta especie para rangos de edades de 8 a 15 años, en lugares con salinidad del agua entre 1,42 y 5,0 dS m⁻¹, no se ven afectados significativamente.

Reproducción.

Las poblaciones de tamarugo de la Pampa del Tamarugal tienen una floración principal en primavera, que alcanza su máximo en octubre, además de presentar uno o dos picos de floración de invierno (devareo), variables tanto en número como en intensidad, entre fines de abril y julio (Chiappa et al., 1997). Estos autores (Chiappa et al., 1997) indican que, en el caso de las poblaciones de tamarugo de Toconao, se observa sólo una floración estival concentrada en el mes de diciembre. La polinización anemófila está ausente en tamarugo ocurriendo sólo polinización entomófila realizada por 10 especies de insectos, sin incluir las especies nocturnas que no han sido estudiadas (Toro et al., 1993). Las especies más importantes en la polinización del tamarugo según Chiappa et al. (1997) son: *Centris mixta-tamarugalis* (Anthophoridae), *Pachodynerus peruensis* (Vespidae), *Apis mellifera* (Apidae) y *Lentotes trigemmatius* (Lycaenidae). Existe también un cierto grado de autopolinización por contacto directo de las flores de la inflorescencia que ascendería a un 20% de la polinización total y que tendría un rol muy importante en el período de floración invernal (devareo) cuando los insectos polinizadores son más escasos (Villaseñor et al., 1996).

Las semillas de las diferentes especies de *Prosopis* tienen un tipo de dormancia física debida a la dureza e impermeabilidad de sus cubiertas que impiden la germinación de las mismas (Villagra et al., 2002). La dormancia constituye un mecanismo de regulación temporal y espacial de la germinación de las plantas en zonas donde las condiciones favorables para la germinación ocurren rara vez (Villagra et al., 2002). Esta dormancia es rota por escarificación física o química (Villagra et al., 2002). Así, *Prosopis* tendría la capacidad de generar bancos de semilla de larga persistencia en el suelo, a la espera de condiciones óptimas para la germinación (Soldbrig y Cantino, 1975). Serra (1997) señala que las semillas de tamarugo se mantienen viables hasta 15 años o más. Por otra parte, Kemp (1989) señala que las especies leñosas desérticas dependerían para su establecimiento de semillas producidas en la misma estación de crecimiento. Por ciertas características de sus frutos (las vainas son ricas en azúcares y almidón y son consumidas por animales) y por observaciones de germinación y establecimiento en bostaderos de animales, se considera a las especies de *Prosopis* como adaptadas a la dispersión endozooica (Archer, 1995, Campos y Ojeda, 1997). En efecto, distintos autores han comprobado que la dispersión endozooica de las semillas de distintas especies de *Prosopis* por parte de vertebrados, aumentan tanto su resistencia a ataques de insectos y roedores (Lerner y Peinetti, 1996; Villagra et al., 2002) como su capacidad germinativa (Campos y Ojeda, 1997).

5. POBLACIONES NATURALES Y PLANTACIONES

Regeneración natural del tamarugo.

En cuanto al establecimiento efectivo de las semillas que logran germinar, Acevedo y Pastenes (1983) y Mooney et al. (1980) sugieren que la propagación natural de la especie está asociada a las inundaciones de la Pampa provocadas por avenidas provenientes de los Andes. Estas arrastran los frutos, lo que provocaría su destrucción y una escarificación mecánica de las semillas o bien, darían condiciones favorables para la germinación de semillas que hayan pasado por el tracto digestivo de animales. Una vez detenido el arrastre de la mezcla de suelo sobreviene la decantación y germinación de la semilla en forma muy abundante (Aguirre y Wrann, 1985). Estas inundaciones son poco frecuentes, sin embargo, cuando ocurren el agua puede permanecer apozada en superficie por períodos de uno y más meses permitiendo la infiltración a grandes profundidades (Acevedo y Pastenes, 1983). Más aun, Mooney et al. (1980) señalan que la planta es lo suficientemente resistente como para sobrevivir de una inundación a la siguiente. Acevedo y Pastenes (1983) y Aguirre y Wrann (1985) observaron el año 1978 y 1982 dos y seis años después de la ocurrencia de una avenida, numerosas plántulas de tamarugo creciendo naturalmente

en sectores que habían sido inundados en los alrededores de La Tirana. El nivel freático de esta zona está aproximadamente a 14 m de profundidad y es posible que el agua haya infiltrado produciendo un continuo líquido entre el nivel freático y la superficie. Observaciones al suelo indicaron que éste estaba húmedo desde los 30 cm en profundidad a 1,50 m y más y que no tenía la costra salina superficial típica de las zonas plantadas artificialmente (salares). En otros sectores en que las plántulas no prosperaron y estaban secas, Acevedo y Pastenes (1983) sugieren que es posible que no se haya producido el continuo líquido con el nivel freático y las raíces hayan agotado el agua del suelo sin llegar al agua subterránea. Por otro lado, el proceso de regeneración no ocurre en suelos con costra de sal aflorada, lo que se debería a que la alta concentración de sal impediría el desarrollo de las plántulas (Lanino, 1966; Aguirre y Wrann, 1985).

6. PROYECTO DE FORESTACIÓN DE LA PAMPA DEL TAMARUGAL

Inicio y duración.

La preocupación por proteger y manejar adecuadamente la masa arbórea de la Pampa del Tamarugal viene desde la década de 1880, cuando se incentivó a privados a plantar tamarugos y algarrobos como una estrategia de desarrollo regional de largo plazo (Castro, 2004). Al año 1900 se contabilizó en la Pampa unos 300.000 algarrobos. Entre los años 1920 y 1930 el empresario Luis Junoy reforestó con tamarugos los alrededores del pueblo de La Huayca (Castro, 2004). Posteriormente el año 1963 la Corporación de Fomento de la Producción (CORFO) inició el Programa de Investigaciones Forestales y Ganaderas, cuyo objetivo fue desarrollar la ganadería a través de la forestación de la Pampa del Tamarugal con el fin de absorber la mano de obra cesante por la disminución de la actividad pesquera y el cierre de oficinas salitreras. Entre 1963 y 1966 se trabajó e investigó exclusivamente en aspectos de producción animal, adaptando diversas razas ovinas y caprinas que respondían a la base alimenticia proporcionada por el único recurso del sector (Habit et al., 1981). En 1967 se iniciaron estudios forestales tendientes a determinar mejores sistemas de plantación y multiplicación de los árboles a base de semillas (Habit et al., 1981). La forestación de CORFO se realizó entre los años 1965 y 1973 y abarcó los Salares Zapiga, Pintados y Bellavista. Este programa se extendió hasta el año 1983, cuando pasó a manos de la Corporación Nacional Forestal (CONAF), creándose la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal. Las últimas plantaciones fueron realizadas por CONAF, con el establecimiento de 750 ha en el Salar de Pintados entre los años 1983 y 1985 (CONAF, 1997). En la actualidad una empresa particular ha plantado una superficie cercana a las tres mil hectáreas de tamarugo y algarrobo inmediatamente al norte de La Tirana. El suelo lo trabajaron mediante subsolado lineal y el riego lo realizan por goteo.

Salares forestados.

Los salares reforestados por CORFO fueron Zapiga, Pintados y Bellavista. El Salar de Zapiga se ubica 30 km al norte de Huara, el Salar de Pintados se ubica 15 km al sur de Pozo Almonte y el salar de Bellavista se ubica al oriente de Victoria. El Cuadro 5 muestra la superficie forestada con tamarugo y algarrobo, y la superficie de bosques naturales, los que se ubican en los alrededores de La Tirana.

Cuadro 5. Superficie plantada de tamarugo y algarrobo y bosques naturales en los Salares de Pintados, Bellavista y Zapiga.

	Superficie (ha)			
	Pintados	Bellavista	Zapiga	Total
Tamarugo	9.427	2.144	3.295	14.866
Algarrobo	1.939			1.939
Mixtas	490			490
Total	11.856	2.144	3.295	17.295
Bosque natural tamarugo (estimado)				780
Bosques privados				
Plantaciones de tamarugo				3.444
Plantaciones de algarrobo				1.197
Bosque natural de tamarugo				2.240
Total				24.956

Fuente: Altamirano (1995).

Técnicas de propagación artificial.

La técnica de propagación más utilizada ha sido la reproducción por semilla. El método usado se ha mantenido prácticamente invariable desde el siglo XIX. Las semillas que se usan en la producción de plantas se obtienen de árboles seleccionados por su fenotipo (Habit et al., 1981). La colecta se realiza desde el suelo entre octubre y enero (Serra, 1997). Para sacar la semilla se tritura el fruto en un molinillo graduado. Luego se separa la semilla de la cáscara mediante cribado y flotación (Habit et al., 1981; Aguirre y Wrann, 1985). El número de semillas por kilogramo oscila entre 79.000 y 110.000, un kilogramo de frutos o vainas proporcionan entre 70 y 156 g de semillas puras (Serra, 1997). La

semilla posee un tejido esclerenquimático muy duro, por lo que es necesario someterla a escarificación química o mecánica (Aguirre y Wrann, 1985), lo que eleva la capacidad germinativa sobre el 90% (Serra, 1997). La más usada es la escarificación química, que consiste en sumergir las semillas en ácido sulfúrico durante siete minutos, luego lavarlas con abundante agua y secarlas a la sombra. Los tiempos de aplicación pueden variar según la edad, condiciones de almacenamiento y contenido de humedad de la semilla (Serra, 1997). En el vivero se prepara el sustrato mezclando suelo con guano en proporción de 2:1 (Habit et al., 1981). Para evitar ataques de hongos, se debe tratar el suelo con fungicida antes de la siembra. Se utilizan bolsas plásticas de 12 cm de diámetro por 30 cm de largo, las que se ubican en una platabanda bajo nivel (Serra, 1997). En seguida, se satura la platabanda por anegamiento. Se siembran 3 a 5 semillas a 1,5 cm de profundidad en cada bolsa (Habit et al., 1981). La siembra se puede realizar durante todo el año, sólo varía el ritmo de desarrollo de las plántulas, el que es más lento en los meses de invierno (Aguirre y Wrann, 1985). En cuanto al riego, es importante mantener húmeda la parte superficial, donde están ubicadas las semillas. Una vez germinada la semilla y emergida la plántula se riega con mayor cantidad de agua, pero con intervalos de tiempo más largos. Es importante no usar agua en exceso (Habit et al., 1981). La plántula permanece en vivero de 3 a 5 meses, hasta que alcanza una altura de 8 a 10 cm. Como el desarrollo radicular es rápido y vigoroso hay que evitar que las raíces rompan la bolsa de plástico. Previo al trasplante se debe preparar el hoyo de plantación. Primero se debe extraer la costra salina en forma manual o mecánica (Aguirre y Wrann, 1985), haciendo una taza de 80 cm de diámetro y 30 a 70 cm de profundidad, dependiendo del grosor de la costra de sal, ya que la sal se debe sobrepasar y descubrir el suelo antes de hacer el hoyo de plantación (Habit et al., 1981) para favorecer el rápido desarrollo radicular. Al fondo de la taza se cava un hoyo de 20 cm de diámetro por 50 cm de profundidad y se abona con guano (Serra, 1997). Antes de plantar se da un riego a saturación a fin de humedecer el suelo en profundidad (Habit et al., 1981), luego se realiza el trasplante (Figura 17). Para lograr el arraigamiento de las plántulas de tamarugo es necesario efectuar riegos durante los primeros meses después de plantación. El número varía según la profundidad del nivel freático y la textura del suelo, en promedio se aplica 11 riegos durante el establecimiento. La cantidad de agua es de 10 litros y la frecuencia varía entre 5 y 10 días (Aguirre y Wrann, 1985). El establecimiento de la planta se caracteriza por la emisión de brotes nuevos, cuando esto sucede los riegos pueden distanciarse cada 20 días. La plantación se realiza a 10 x 10 m, y a menudo a 15 x 15 m, considerando el crecimiento del árbol como forrajero, para producción de madera o para leña (Serra, 1997).

Además de la reproducción por semillas, el tamarugo se ha multiplicado vegetativamente a través del enraizamiento de estacas y se han realizado injertos. Esto permitiría disminuir la enorme variación entre individuos y homogeneizar la producción.

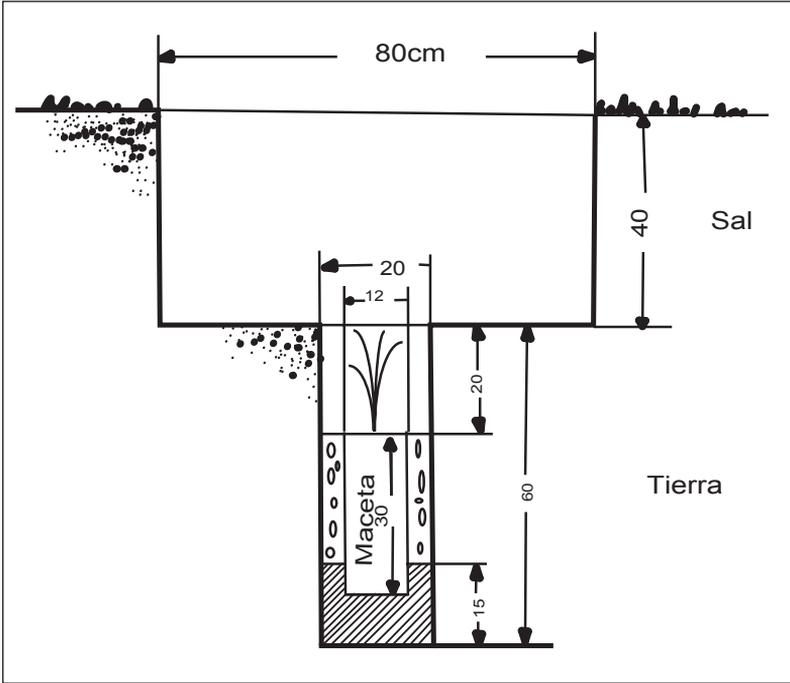


Figura 17. Esquema del hoyo de plantación y ubicación de la plántula de tamarugo (Redibujado de Contreras (1978)).

7. ESTADO ACTUAL DE LAS POBLACIONES DE TAMARUGO EN LA PAMPA DEL TAMARUGAL

Evolución del acuífero de Pampa del Tamarugal.

La pampa del Tamarugal es una reserva subterránea de agua importante en una zona donde este recurso es particularmente escaso. Este debe satisfacer la demanda de agua potable de Iquique, Alto Hospicio, Pozo Almonte, La Tirana y La Huayca y también los requerimientos de la minería y la agricultura. A eso hay que agregar el consumo por evapotranspiración de 25.000 ha de tamarugo. En este capítulo se sintetiza información antigua y muy reciente obtenida por DICTUC en informes entregados a la empresa SQM (comunicación personal).

El acuífero de la Pampa del Tamarugal es una cuenca que se encuentra recargada por el flujo que se establece desde varias subcuencas que se emplazan en su borde oriental, que transportan el agua superficial y subterráneamente desde las partes altas de la cordillera de los Andes (sobre 3.000 msnm) hasta el acuífero. Se debe recordar que no ocurren precipitaciones directas sobre el acuífero, que

puedan considerarse como recarga. Sus descargas naturales corresponden a la evaporación que se produce en los salares donde la napa se encuentra somera (menos de 10 m de profundidad), la transpiración del bosque de tamarugos y la descarga subterránea hacia otros acuíferos. Actualmente, la extracción de agua subterránea se erige como la principal descarga del sistema.

Las estimaciones de recarga han sido variables, dependiendo del criterio de cálculo y del sector del acuífero considerado. En 1962 (Ministerio de Obras Públicas) se estimó la recarga como la precipitación directa que recibe la superficie de la cuenca, de acuerdo a las isoyetas, lo que da un valor de 22.200 l s^{-1} , estimación que no considera las pérdidas por evaporación. Un informe de la CORFO el año 1975 señala que las recargas del acuífero eran escasas y que era muy probable que el sistema Pampa del Tamarugal sea un sistema en desequilibrio que estaba descargando parte de su reserva de almacenamiento. Otro estudio de CORFO (1985) estimó la recarga entre $95,13$ y $190,26 \text{ l s}^{-1}$ en el Salar de Pintados. En el estudio de DICTUC (2007, comunicación personal), se señala que desde el año 1988 a la fecha se han realizado diferentes estudios hidrológicos que en términos generales entregan estimaciones similares para la recarga: 1.002 l/s en Cabrera (1988), 893 l/s en DICTUC (1994), 905 l/s en JICA (1995), 976 l/s en DGA (1996), 1.036 l/s en DICTUC (2006) que corresponde a una actualización de las series de recarga del estudio DICTUC (1994) y finalmente 880 l/s en el estudio DICTUC (2007) donde se realizó una estimación utilizando información de pluviometría a nivel diario.

La extracción de agua subterránea desde la Pampa del Tamarugal para abastecer a Iquique comenzó el año 1922 en el sector de Chintaguay con un caudal un poco superior a 30 l s^{-1} (Karzulović y García, 1978). El año 1975 el caudal extraído era de 260 l s^{-1} (CORFO, 1975), en 1978 la extracción era de 322 l s^{-1} (Karzulović y García, 1978) y en 1995 era de 696 l s^{-1} (JICA, 1995). En la actualidad se estima que la extracción total es del orden de 2000 l s^{-1} , si se considera el acuífero de la Pampa del Tamarugal en toda su extensión, es decir, desde la quebrada Tiliviche, hasta los afloramiento de rocas ubicadas al sur del sector de Bellavista. Esto ha provocado importantes descensos del nivel freático en todo el acuífero, siendo dichos descensos mayores en los sectores cercanos a los pozos de extracción. La segunda descarga en importancia corresponde a la salida por evaporación y transpiración de los tamarugos, la que fue estimada por JICA (1995) en 1.109 l s^{-1} , valor que parece bastante alto al compararlo con el resto de los componentes del balance hídrico.

Respecto a la profundidad del nivel freático, la oscilación anual entre los años 1968 y 1973 es similar en zonas forestadas y no forestadas. Al comparar las profundidades de los años 1966 y 1980, lapso en que los tamarugos ya habían alcanzado un desarrollo importante, no se nota un descenso de los niveles en las zonas reforestadas (CORFO, 1985). Karzulović y García señalaban el año 1978 que la extracción permanente de 300 l s^{-1} para el abastecimiento de agua potable de Iquique se traduce en un descenso lento pero consistente de los niveles de

aguas subterráneas. Peralta (1983) comparó los descensos del nivel freático en los Salares reforestados entre 1967 y 1982. En el Salar de Zapiga el descenso medio era de 0,5 m, con un máximo de 0,82. En el Salar de Pintados la extracción de agua en el sector de Canchones generaba un cono de depresión de 1 a 2 km de radio, dentro del sector forestado se encontraban valores de descenso del nivel freático de 3 y 5 m, aunque como hechos esporádicos. También se encuentran allí los puntos con menores descensos. Esta situación pone de manifiesto la estratificación de niveles de rellenamiento con materiales de distinta permeabilidad, lo que provoca descensos de distinta magnitud en zonas cercanas (Peralta, 1983). El estudio realizado por JICA (1995) señala que el nivel freático ha disminuido levemente, a una tasa extremadamente pequeña, 2 m entre 1982 y 1993 (14 a 29 cm/año aproximadamente) y no se detectan cambios estacionales, aunque a veces se observan pequeñas oscilaciones. Los descensos en el nivel de la napa reportados se pueden explicar por el balance negativo de esta cuenca, donde el total de las descargas (naturales y antrópicas) superan largamente los caudales de recarga estimados. Las distintas estimaciones de recarga y descarga del acuífero señalan que no existe un recurso hídrico subterráneo renovable que satisfaga la creciente demanda. Sin embargo, este recurso puede aumentar sustantivamente su disponibilidad si se considera el gran volumen embalsado. Por este motivo la Dirección General de Aguas (DGA) del Ministerio de Obras Públicas (1996) estimó que explotar un 5% de ese volumen, 1,345,4 millones de m³, durante 20 años, equivalente a un caudal de 2.060 l s⁻¹, es una medida racional y responsable que permite satisfacer en gran medida la demanda de agua sin comprometer la vida del acuífero. Actualmente la DGA esta regularizando los derechos de extracción de manera de llevar un registro de los usuarios y estimar de manera precisa la cantidad de agua extraída.

Estado de conservación de los salares forestados.

La forestación con *P. tamarugo* y *P. alba* en la Pampa del Tamarugal tenía por objeto desarrollar la producción ganadera de ovinos y caprinos, los que se alimentarían de las hojas y frutos de estos árboles, además de generar madera, leña y carbón como subproductos. Sin embargo, en el Salar de Pintados el manejo de estos árboles se ha visto afectado porque el porcentaje de sobrevivencia no sobrepasa el 75% en promedio para todas las plantaciones, hay ejemplares que presentan enanismo y no fructifican, la producción de frutos es baja por el ataque de lepidópteros y, lo más importante, la mortalidad afecta a más de un 20% del bosque remanente (CONAF, 1997). El año 1999 CONAF determinó que la superficie efectiva de plantaciones en los Salares de Pintados y Bellavista, era de 12.183 ha, incluyendo 1.400 ha plantadas con algarrobos. De ese total 8.389 ha se encuentran en buen estado y 3.794 ha se encuentran marchitos y secos. Altamirano (1994) observó en el sector Pillalla, del Salar de Pintados, que en los rodales verdes se encuentra una gran variabilidad en cuanto a altura, diámetro

y cobertura de copas, variabilidad que es genética, pero no se puede descartar la influencia del sitio (agua y suelo), especialmente cuando se encuentran conjuntos de árboles notoriamente disminuidos en su desarrollo. Los bosques de *Prosopis tamarugo* que crecen en los Salares de Bellavista y Zapiga muestran variabilidad en cuanto a desarrollo y sobrevivencia. En el Salar de Bellavista también hay tamarugos secos, pero la proporción es menor a la de Pintados. Hacia el sector norte del Salar es donde se encuentran tamarugos de tamaño bajo y muchos ejemplares secos. Al avanzar hacia el sur la proporción de árboles de mayor tamaño y de copa verde aumenta, siendo en el extremo sur donde están los individuos de mayor altura y diámetro de copa, aunque también se encuentran árboles secos aislados. En el Salar de Zapiga se plantaron 5.100 ha de tamarugo, sin embargo, la superficie efectiva remanente es de 3.295 ha (Altamirano, 1995). En el sector sur los árboles se encuentran en buen estado pero la densidad es baja. Los tamarugos del sector centro-oriente se encuentran en muy buen estado, encontrándose árboles de gran diámetro y altura, conformando un bosque denso en algunos sectores. En el sector norte los tamarugos son de bajo tamaño y se encuentran secos, probablemente por mal prendimiento. Una característica descrita por Altamirano (1994) en el sector de Pillalla, y que se aprecia en la mayoría de los árboles marchitos, es la emisión de brotes nuevos en la base o en ramas altas de alguno de los troncos del árbol. La intervención de estos árboles a través de la poda podría estimular la brotación y aumentar la producción de follaje verde.

Posibles causas de la muerte de los tamarugos.

Las variaciones en el estado de los tamarugos, pueden ser atribuidas a la disponibilidad de agua y a las características físico-químicas del suelo. Ambos factores son importantes, e interactúan para determinar el crecimiento de la especie (Aguirre y Wrann, 1985). Karzulović y García (1978), observaron que árboles jóvenes del área Canchones-La Tirana se estaban marchitando y secando, lo que asociaron al descenso de las aguas subterráneas a una profundidad mayor que el alcance de sus raíces. Aguirre y Wrann (1985) midieron el crecimiento de árboles de 8 a 15 años de edad en términos de altura media, y vieron que ésta era significativamente mayor en sitios donde la profundidad de la napa era de 0 a 4 m. Sobre 15 años las diferencias de crecimiento en relación a profundidad son menores. Por otra parte, Zelada (1986) señala que en el Salar de Bellavista había una gran mortalidad de tamarugos en sectores donde el nivel freático se encontraba cerca de la superficie, parte de esos sectores tenían salinidad del agua subterránea sobre los 6,45 dS m⁻¹. Donoso et al. (1989) realizaron un trabajo de dos años en el Salar de Pintados para establecer las causas de la muerte de tamarugos. Luego de descartar el ataque de insectos, enfermedades o deficiencias nutricionales, establecieron que la mortalidad de *P. tamarugo* y *P. alba* se explica por una excesiva acumulación de sales, en extremo desecantes, en el tejido conductor del xilema, lo que impide gradualmente el flujo de savia

ascendente. Estas sales están constituidas principalmente por sodio y calcio en combinación con cloruros, sulfatos, oxalatos y en menor grado silicatos. La excesiva acumulación de estas sales en sectores muy definidos, responde a características de la napa (calidad y profundidad) y a la presencia en alta concentración en el suelo salino de esos aniones y cationes, lo que se agrava con la escasa agua libre que presenta la madera de estas especies y su reducido tejido conductor.

8. USO DE ISÓTOPOS ESTABLES EN EL ESTUDIO DE LA FISIOLÓGÍA DE LAS PLANTAS

En capítulos anteriores se ha visto que el uso de isótopos estables ha sido una herramienta muy valiosa en el estudio de las relaciones hídricas de tamarugo. El estudio de la abundancia de isótopos estables de elementos químicos puede ser aplicable a diversas áreas del conocimiento, debido a que muchos procesos naturales provocan variación en la abundancia de dichos isótopos. Los cambios de estado químico y las reacciones enzimáticas, entre otros, suelen ser procesos que actúan de forma diferencial sobre moléculas con distinta composición isotópica, generando así una señal isotópica particular. Una vez comprendida la relación entre el comportamiento diferencial de los isótopos y el o los procesos que lo generan, las mediciones de dichos elementos pueden servir como herramientas de cuantificación. Los isótopos estables de carbono, nitrógeno, azufre, oxígeno e hidrógeno son los más usados en estudios ecológicos y medioambientales. Su distribución varía de acuerdo a la localización y al periodo de tiempo del proceso que genere la diferencia.

A continuación se presentan cuatro áreas en que las mediciones de los isótopos estables ^{13}C , ^{18}O y ^2H son de particular interés. En primer lugar se abordará la relación entre transpiración vegetal y la composición de ^{18}O en tejidos foliares, en segundo lugar se hará una reseña acerca del empleo de mediciones de ^{13}C en estudios de eficiencia en el uso del agua (EUA), luego se tratará la relación entre ruta fotosintética vegetal y la composición de ^{13}C de la planta y finalmente se incluye el uso de ^2H en la determinación de la fuente de agua de las plantas.

Aspectos básicos sobre la utilización de isótopos estables.

Abundancia y distribución Natural de los isótopos estables. El oxígeno posee tres isótopos, ^{16}O (99,759%), ^{17}O (0,037%) y ^{18}O (0,204%). Sólo el ^{16}O y el ^{18}O son estables, el ^{17}O es radioactivo. En la naturaleza hay dos isótopos estables del Carbono, el ^{12}C (98,89 %), y el ^{13}C (1,11%), siendo el isótopo ^{14}C radioactivo. El hidrógeno consta de dos isótopos estables, el ^1H (99,985%) y el ^2H (0,015%), este último es llamado deuterio y se identifica con la letra D.

Distribución. La distribución es de vital importancia ya que determina la razón por la que la medición de isótopos estables constituye una herramienta analítica tan interesante. La distribución de un determinado tipo de isótopo

varía tanto en ubicación como en el tiempo, de acuerdo a algún proceso que genera la diferencia. El fenómeno de variación es conocido como fraccionamiento isotópico y se refiere al comportamiento diferencial que experimentan moléculas que poseen formas isotópicas ligeras respecto de las más pesadas (Urey, 1947). El fraccionamiento isotópico puede ocurrir por causas cinéticas (durante una reacción química), durante el proceso de difusión y en situaciones de equilibrio dinámico (debido a las propiedades físicas de las moléculas). El fraccionamiento cinético ocurre debido a que en cualquier reacción química las moléculas que poseen isótopos livianos son más fáciles de destruir (o romper sus enlaces). En reacciones enzimáticas, los sustratos isotópicamente más pesados son utilizados más lentamente que los livianos, por lo que, a menos que el sustrato sea consumido en su totalidad, la distribución de los isótopos varía entre sustratos y productos. El fraccionamiento por equilibrio ocurre entre diferentes fases y se debe a que los isótopos más pesados permanecen en la fase de menor energía; un ejemplo es que si tenemos un sistema líquido-vapor de agua, las moléculas de H_2O pesadas tenderán a localizarse en la fase líquida. Los eventos de fraccionamiento difusivos se basan en la observación que las formas isotópicas pesadas difunden más lentamente que las livianas (Squeo y Ehleringer, 2004).

Estándares y lenguaje empleado. Estándares. Para hacer de la medición de isótopos estables una herramienta analítica universal se debió fijar materiales de referencia o estándares para cada isótopo a partir de la utilización de materiales de referencia. Así, al tomar una muestra, la abundancia de un determinado isótopo se compara con la del material de referencia y se determina cuan enriquecido o empobrecido se encuentra la muestra respecto del material. Algunos estándares de interés se presentan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Estándares para el Oxígeno 18 (^{18}O) e Hidrógeno 2 (2H) (SMOW: Standard mean oceanic water (Estándar para el agua oceánica media), Carbono 13 (^{13}C) PDB: Pee dee belemnite).

Elemento	Estándar	R	valor
Oxígeno	SMOW	18O/16O	0,0020052
Carbono	PDB	13C/12C	0,0112372
Hidrógeno	SMOW	2H/1H	0,0001558

Fuente: Squeo y Ehleringer (2004).

Lenguaje empleado. Proporción de isótopos estables. La proporción de isótopos estables se define como la proporción de isótopos estables con respecto al estándar. Se representa con el símbolo δ y se calcula de la siguiente forma:

$$\delta(\%) = \left[\left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

Donde R corresponde a la relación de abundancia entre el isótopo de interés y el más común. Para el caso del Oxígeno 18, R está dado por la relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$, para el Carbono 13, corresponde a $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y para el caso del Hidrógeno 2 corresponde a $^2\text{H}/^1\text{H}$ o D/H.

Discriminación. Hay procesos de la naturaleza que “discriminan” la materia compuesta por ciertos isótopos; por ejemplo, hay enzimas que utilizan los sustratos isotópicamente cargados selectivamente. Es por esto que se define el término “discriminación”, representado por el símbolo Δ , el cual compara el enriquecimiento con un determinado isótopo estable de una fuente con respecto a un producto:

$$\Delta = \frac{\delta^a I(\text{fuente}) - \delta^a I(\text{producto})}{1 + \delta^a I(\text{fuente})} \div 1000$$

Donde el término “ I ” representa el símbolo químico del elemento de interés (C, O, N, H, etc), mientras que el índice “ a ” el número másico del isótopo en particular.

El ^{18}O y la transpiración vegetal.

Los estudios meteorológicos y de intercambio hídrico entre el suelo, las plantas y la atmósfera generalmente estiman un valor de evapotranspiración, que es la suma del agua evaporada por el suelo (E), y la transpiración de las plantas (T). Hay varios modelos para estimar ET, destacando el formulado por Penman (McNaughton y Jarvis, 1984).

La transpiración es muy difícil de medir y puede ser estimada por métodos indirectos mediante herramientas teóricas, o mediante el empleo de mediciones en terreno, tales como el intercambio gaseoso o por el flujo de un pulso de calor. Sin embargo, estos métodos resultan muchas veces cuestionables, y las estimaciones no siempre se ajustan a la realidad. Las mediciones de intercambio gaseoso son generalmente de tipo instantáneo o se realizan sólo unas cuantas veces al día sin representar un valor integrado, siendo afectadas en gran medida por el medioambiente. Debido a lo complejo que resulta la medición y/o cálculo de transpiración es que resulta complicado separar los aportes que realizan E y T a la evapotranspiración.

La transpiración vegetal, al igual que el intercambio de CO_2 , ocurre principalmente a través de los estomas. Los estomas son estructuras foliares microscópicas que regulan el intercambio gaseoso, ya sea con su apertura variable, permitiendo el paso de agua y CO_2 , o cerrándose e imposibilitando el transporte. Su comportamiento está directamente relacionado a las condiciones ambientales y reacciones fisiológicas de las plantas, optimizando la cantidad de carbono fijado por unidad de agua transpirada (Cowan y Farquhar, 1977). La cantidad de agua transpirada es función de la demanda evaporativa de la atmósfera (déficit de presión de vapor), intensidad lumínica, viento, temperatura y tipo de metabolismo de la planta, entre otros.

Base teórica del enriquecimiento de ^{18}O foliar en el proceso de Transpiración.

Análogo a la primera ley de Fick, la tasa de transpiración puede ser modelada por:

$$E = g_w (w_i - w_a) \quad (1)$$

Donde E corresponde a la tasa de transpiración; g_w a la conductancia de la hoja y de la capa límite con respecto a la difusión del agua; w_i y w_a a las fracciones molares de vapor de agua en los espacios intercelulares de la hoja y en el ambiente, respectivamente.

Normalmente una pequeña proporción del agua que ingresa por las raíces contiene isótopos pesados de Hidrógeno y / o Oxígeno. El proceso de absorción radicular no tiene fraccionamiento isotópico (Ehleringer y Dawson, 1992; Bariac et al., 1994), por lo que el agua del suelo tiene similar composición al agua que fluye por la planta.

La transpiración de agua isotópicamente cargada puede expresarse como:

$$R_E E = \frac{g_w}{\alpha_k} \left(\frac{R_e}{\alpha^+} w_i - R_v w_a \right) \quad (2)$$

Donde R_E corresponde a la razón molar del agua transpirada (agua pesada/ agua ligera; $\text{H}_2^{18}\text{O}/\text{H}_2^{16}\text{O}$), R_e a la razón isotópica del agua en los sitios de evaporación, y R_v a la razón isotópica del vapor de agua del ambiente. α_k es el factor cinético asociado a la menor difusividad que presenta el agua isotópicamente cargada, y α^+ (>1) corresponde al factor de equilibrio asociado a la diferencia de presión de vapor entre las diferentes formas isotópicas. El agua ligera posee una mayor presión de vapor por lo que tiende a evaporarse con mayor facilidad.

Dividiendo la primera ecuación por la segunda se obtiene:

$$R_E = \frac{1}{\alpha_k} \left(\frac{R_e}{\alpha^+} \frac{1}{1-h} - R_v \frac{h}{1-h} \right) \quad (3)$$

Donde h corresponde a la humedad relativa (w/w_a). Reordenando,

$$\frac{R_e}{R_E} = \alpha^+ \left[\alpha_k (1-h) + h \frac{R_v}{R_E} \right] \quad (4)$$

La ecuación asume un estado estacionario en el cual se ignora la influencia del ambiente en el comportamiento de los estomas. Cabe señalar que en estado estacionario la razón isotópica del agua transpirada, (R_e) es bastante cercano al del agua del suelo (R_s).

Es conveniente expresar el enriquecimiento del agua foliar (Δ_e) con ^{18}O en función del factor de fraccionamiento cinético ε_k ($\varepsilon_k = \alpha_k - 1$), del factor de fraccionamiento de equilibrio líquido-vapor ε^+ ($\varepsilon^+ = \alpha^+ - 1$), y del enriquecimiento del vapor de agua del ambiente R_v .

$$\begin{aligned} \Delta_e &= \left((1 + \varepsilon^+) \left[(1 + \varepsilon_k) (1-h) + h(1 + \Delta_v) \right] - 1 \right) \\ &\approx \varepsilon^+ + \varepsilon_k + (\Delta_v - \varepsilon_k) h \end{aligned} \quad (5)$$

Se obtiene la expresión de enriquecimiento en los sitios de evaporación de la hoja derivada por Dongmann et al. (1974), análoga a la ecuación formulada por Craig y Gordon (1965) que permite calcular el enriquecimiento isotópico que ocurre en la superficie de lagos y océanos como resultado del proceso evaporativo.

El enriquecimiento con ^{18}O observado en el agua de la hoja, en general, es menor al que predicen las ecuaciones 2 y 5 (Flanagan et al., 1991; Farquhar y Lloyd, 1993; Barbour et al., 2000b; Helliker y Ehleringer, 2000; Barbour y Farquhar, 2003; Barbour et al., 2004). Esta diferencia aumenta al aumentar la tasa de transpiración (Walker et al., 1989; Flanagan et al., 1991). Además se ha observado una significativa heterogeneidad espacial en $\delta^{18}\text{O}$ del agua dentro de la hoja, por cuanto todas las partes de la hoja no se ven expuestas a evaporación de manera equivalente (Yakir et al., 1989; Bariac et al., 1994; Helliker y Ehleringer, 2000; Gan et al., 2002). Esto ha llevado a la formulación de modelos matemáticos alternativos: 1) compartimentalización en venas y tejidos del mesófilo, explicado a través del modelo llamado "Two pools" (Leaney et al., 1985); 2) enriquecimiento a lo largo de la vía de evaporación, modelo llamado "String of lakes" (Gat y Browser, 1991; Yakir, 1992); (3) por un efecto contrario entre el flujo por difusión del agua enriquecida desde los sitios de evaporación y el flujo convectivo de la transpiración, llamado Efecto Péclét (Farquhar y Lloyd, 1993) (Figura 1).

El modelo denominado "Two pools" describe a la hoja como la unión de 2 compartimientos, un compartimiento (tejido vascular) donde el agua no sufre fraccionamiento isotópico alguno, teniendo similar composición al agua que ingresa a la planta, y otro compartimiento compuesto por los sitios de evaporación que sufre fraccionamiento y es igual al modelado por la ecuación 5 (Figura 18A). El pool de agua no fraccionado varía entre 13 y el 33% del agua

foliar total, dependiendo de la tasa de transpiración (Flanagan et al., 1991). El modelo denominado "String of lakes" (serie de lagos) explica el gradiente isotópico dentro de la hoja como consecuencia del enriquecimiento a lo largo de la vía de evaporación, análogo a una serie de lagos evaporantes a través de un río. En este modelo la salida desde un elemento evaporante ingresa dentro del siguiente elemento dentro de la serie, lo que provoca el enriquecimiento progresivo del isótopo pesado a lo largo del flujo de agua (Figura 18B). El tercer modelo fue planteado por Farquhar y Lloyd (1993), quienes modificaron el modelo de una fuente única de agua dentro de la hoja por uno que tiene una composición isotópica continua. Ellos plantean que dentro de la hoja se producirían dos gradientes, uno formado por la difusión de isótopos pesados desde los sitios de evaporación y el otro por el flujo convectivo de la transpiración, que va en sentido contrario. La relación entre convección y difusión sobre una distancia l (m) se describe por el número Péclet (ϕ):

$$\phi = v / D \quad (6)$$

donde v (m s^{-1}) es la velocidad del movimiento de agua y D es la difusividad de H_2^{18}O en agua ($2,66 \times 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$). La velocidad es proporcional a la tasa de transpiración, la que puede expresarse como una velocidad compuesta por $v = k E/C$ (donde E [$\text{moles m}^{-1} \text{ s}^{-1}$] es la tasa de transpiración y C es la densidad del agua [$5,55 \times 10^4 \text{ mol m}^{-3}$]). El factor escalar (k , la constante de proporcionalidad) se espera que sea del orden de 10^2 a 10^3 . Así:

$$\phi = \frac{kEl}{D} \quad (7)$$

Dentro de la hoja se crearía un gradiente isotópico continuo. Δ_E sería descrito por la ecuación 5 y disminuiría exponencialmente hasta llegar a la composición isotópica de la fuente de agua (δ_s) en las venas. La integración de esta variación isotópica origina un bajo enriquecimiento isotópico del agua foliar en relación a la fuente de agua, descrito por:

$$\Delta_L = \Delta_E \frac{1 - e^{-\phi}}{\phi} \quad (8)$$

Este modelo explica el menor enriquecimiento del agua foliar respecto a la ecuación 5, así como la variación espacial del enriquecimiento del agua dentro de la hoja, pero sólo a pequeña escala, entre el estoma y el xilema (Gan et al., 2002). Barbour y Farquhar (2003) y Barbour et al. (2000b; 2004) proporcionaron evidencia de la existencia del efecto Péclet. Gan et al. (2002) plantearon que incorporando el efecto Péclet al modelo serie de lagos se describe de mejor manera la el enriquecimiento del agua foliar.

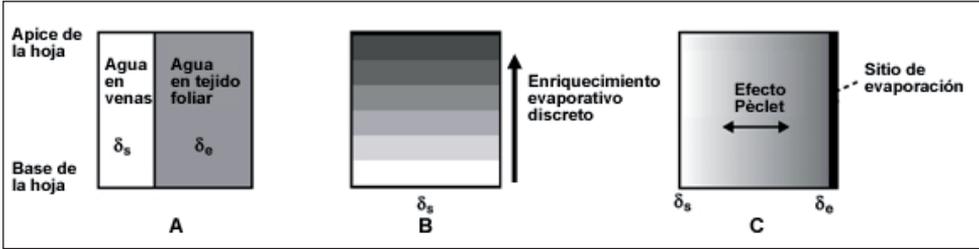


Figura 18. Diagrama de los modelos que representan el enriquecimiento con ^{18}O del agua foliar en los sitios de evaporación (δ_e) sobre la fuente de agua (δ_s). A, Modelo de los dos pools; B, Modelo de la serie de lagos y C, Efecto Pécelet. La intensidad del sombreado indica la cantidad de agua foliar enriquecida (Redibujado de Gan et al. (2002)).

El enriquecimiento del agua foliar es un proceso que depende de la tasa de transpiración (Ecuación 1). El efecto del aumento de la transpiración E sobre el enriquecimiento con ^{18}O Δ_e depende de la naturaleza del cambio en E , que puede variar por cambios en la conductancia estomática (g_w) o por cambios en ($w_i - w_a$). La g_w es la respuesta de la planta con mayor influencia en el $\Delta^{18}\text{O}$, ya que afecta varios parámetros de la ecuación 5 (Barbour et al., 2000b). Si g_w disminuye existe un efecto sobre ϵ_k que está determinado por la resistencia estomática y la resistencia de la capa límite. Si g_w disminuye la resistencia estomática aumenta y dominaría el fraccionamiento, por lo que ϵ_k aumentaría, aumentando el enriquecimiento (Farquhar et al., 2007). Además, la disminución de g_w aumenta la temperatura foliar, lo que disminuye ϵ^* . El aumento de la temperatura es creciente al aumentar el cierre estomático, lo que conlleva a un aumento de e_i (Barbour et al., 2000b). Si el aumento en E se debe un aumento en la demanda evaporativa de la atmósfera $\Delta^{18}\text{O}$ también aumentaron (Farquhar et al., 2007).

Enriquecimiento de la materia orgánica. Los modelos descritos anteriormente describen el enriquecimiento con ^{18}O del agua foliar. La composición isotópica del oxígeno de la materia orgánica está determinada por el oxígeno del agua disponible en el momento de la síntesis, por lo que el aumento de la proporción de ^{18}O en el agua foliar se refleja en la formación de carbohidratos y celulosa (Sternberg et al., 1986). La celulosa se enriquece en un 27 a 28‰ aproximadamente en comparación con el agua (DeNiro y Epstein, 1981; Sternberg et al., 1986; Barbour et al., 2000b; Gessler et al., 2007). Este enriquecimiento se debe al fraccionamiento bioquímico (ϵ_c) y está determinado por el intercambio isotópico que ocurre durante la reacción de hidratación de grupos carbonilo de los compuestos intermedios de la síntesis de celulosa, principalmente sacarosa (Sternberg et al., 1986). El valor de fraccionamiento de 27 a 28‰ puede no ser constante, ya que las moléculas de sacarosa se disocian y reordenan para formar

celulosa, lo que expondría grupos carbonilo nuevamente a moléculas de agua que estarían menos enriquecidas que el agua foliar (Hill et al., 1995; Farquhar et al., 2007), perdiendo parcialmente la señal de $\delta^{18}\text{O}$ del agua foliar impresa en la sacarosa. Otro factor a considerar es que el fraccionamiento varía si se trata de una especie dicotiledónea o monocotiledónea (Helliker y Ehleringer, 2000). Para calcular el $\delta^{18}\text{O}$ de la celulosa en los tallos ($\delta^{18}\text{O}_{cell}$) Saurer et al. (1997) incluyeron en el enriquecimiento del agua foliar un factor f , que resume el efecto de la no homogeneidad del agua foliar y el intercambio de átomos de oxígeno de la sacarosa con el agua del tallo. Al incluir este factor en la ecuación de enriquecimiento se obtiene:

$$\delta^{18}\text{O}_{cell} = \delta^{18}\text{O}_s + f \left[\varepsilon_k + \varepsilon_e + \left(\delta^{18}\text{O}_v - \delta^{18}\text{O}_s - \varepsilon_k \right) \frac{e_a}{e_i} \right] + \varepsilon_c \quad (9)$$

Saurer et al. (1997) encontraron buen ajuste cuando $f=0,5$.

Barbour et al. (2000a) midieron el $\delta^{18}\text{O}$ en genotipos de trigo cultivados en tres temporadas, encontrando una relación positiva entre g_w y rendimiento, pero el $\delta^{18}\text{O}$ medido en hojas se correlacionó negativamente con g_w , señalando que $\delta^{18}\text{O}$ se debe a un aumento en la conductancia estomática. Estos autores proponen que $\delta^{18}\text{O}$ se use para seleccionar genotipos de alta g_w en condiciones potenciales.

Aún cuando la explicación teórica de $\delta^{18}\text{O}$ en las hojas tiene gran complejidad y está en evolución, experimentalmente se observa una relación lineal estrecha entre transpiración y $\delta^{18}\text{O}$ como lo muestra la Figura 19, que corresponde a la relación entre enriquecimiento con ^{18}O de la biomasa foliar y la tasa de transpiración media en genotipos de arroz y maní, trabajo realizado por Sheshshayee et al. (2005). Además estos autores probaron la relación entre la tasa de transpiración y $\delta^{18}\text{O}$ del agua foliar exponiendo hojas de girasol a concentraciones crecientes de ABA, que es un inductor de cierre estomático. Se encontró una relación lineal y positiva (Figura 20) entre tasa de transpiración y enriquecimiento con ^{18}O en el agua de la hoja. En este caso la transpiración fue afectada principalmente por el comportamiento estomático, una mayor apertura estomática se traduce en una tasa de transpiración más alta, y viceversa. En árboles esta respuesta queda grabada en las estructuras formadas en el tiempo. Saurer et al. (1997) midieron la relación $\delta^{18}\text{O}$ en celulosa extraída de los anillos de crecimiento en troncos de árboles que crecían en un valle en el que se generaba un gradiente de h . El $\delta^{18}\text{O}$, que representaba el enriquecimiento durante 50 años, fue mayor en los sitios donde la h era menor, es decir, donde la transpiración era mayor. El efecto de la h fue almacenado en la celulosa del tronco.

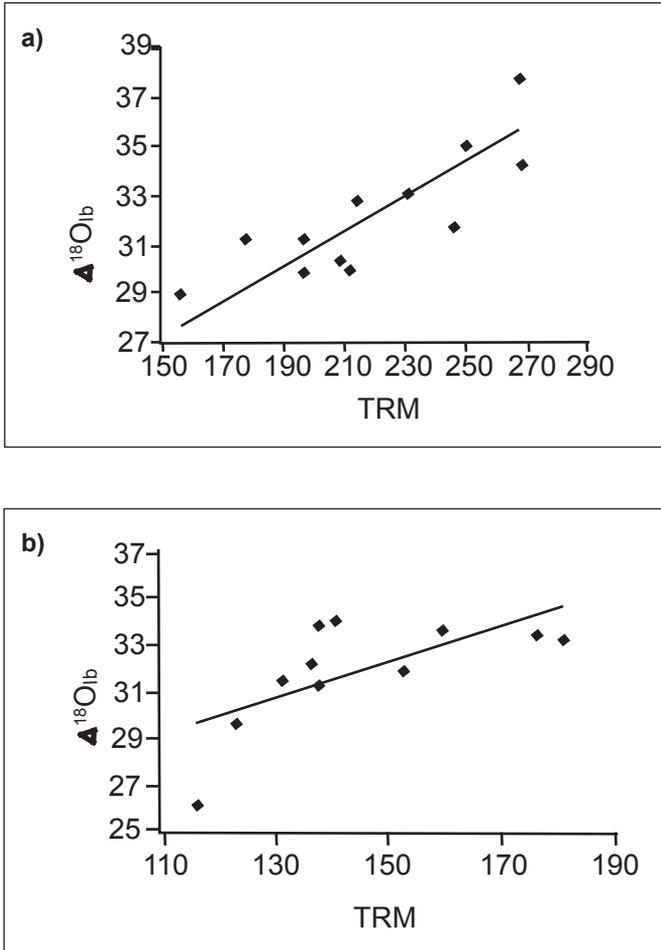


Figura 19. Relación entre tasa de transpiración media (MTR, mol m⁻² d⁻¹) y $\Delta^{18}O_{lb}$ (enriquecimiento con ¹⁸O de la biomasa foliar con respecto al agua del suelo) en genotipos de a) maní (R²=0,69; P<0,001; n=12) y b) arroz (R²=0,046; P<0,05; n=11).

Fuente: Sheshshayee et al. (2005).

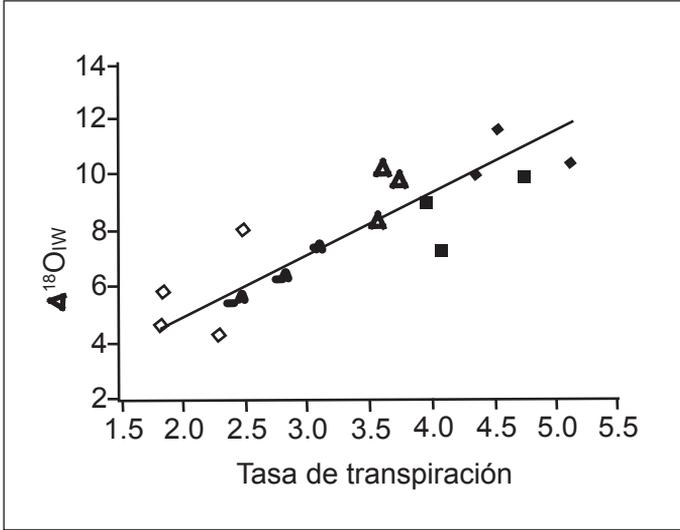


Figura 20. Relación entre $\Delta^{18}O_{iw}$ (enriquecimiento con ^{18}O del agua de la hoja con respecto a la del suelo) y la tasa de transpiración medido en hojas de girasol. La transpiración fue alterada induciendo el cierre estomático mediante concentraciones crecientes de ABA ((◇) control, (■) 10-7 M, (△) 10-6 M, (▲) 10-5 M, y (◊) 10-4 M). El experimento se realizó en una cámara de crecimiento a 15 mbar de VPD (déficit de presión de vapor) y 1200 mol m⁻² s⁻¹ de intensidad lumínica en el rango PAR.

Fuente: Sheshshayee et al. (2005).

Eficiencia en el uso del agua.

En la actualidad el hombre utiliza alrededor de un 54% del agua dulce disponible, y aunque solo un 10% del total de agua consumida por la agricultura es aportada por el riego, esta cifra corresponde a un 70% del agua dulce utilizada por el hombre. Considerando el ritmo de crecimiento de consumo per cápita y demográfico actual, se calcula que dentro de las próximas dos décadas el hombre llegará a utilizar el 90% del agua dulce disponible.

La cantidad consumida de agua para producir una cosecha es enorme, se necesitan entre uno y tres metros cúbicos de agua para cosechar un kilo de arroz y 1.000 toneladas de agua para producir una tonelada de grano. Esto lleva a un cálculo de 2.000 a 5.000 L/persona/día, sólo para cubrir sus necesidades alimenticias, dependiendo de las diferencias en la dieta y en el clima, y de la eficiencia de los sistemas locales de producción de alimentos. Esto plantea la necesidad de aumentar la eficiencia en el uso del agua de los cultivos, especialmente en zonas con escasez hídrica.

La eficiencia en el uso del agua a nivel de planta se define como los mg de materia seca producida por gramo de agua transpirada. Este parámetro aumenta en condiciones de estrés (DeLucia y Schlesinger 1991, Ehleringer y Dawson, 1992, Flanagan et al. 1992), y por causas genéticas (Wright et al., 1993).

Durante el proceso fotosintético de las plantas C_3 , donde el CO_2 es asimilado mediante procesos físico-químicos regulados por la enzima ribulosa bifosfato carboxilasa (Rubisco), ocurre discriminación hacia el ^{13}C . Las plantas discriminan contra el ^{13}C durante el proceso fotosintético (O'Leary, 1981). Experimentalmente se ha encontrado una relación lineal y negativa entre eficiencia de transpiración y discriminación isotópica de carbono 13 (Δ) (Figura 21) en trigo (Farquhar y Richards, 1984; Masle y Farquhar, 1988; Condon y Richards, 1992), cebada (Hubick y Farquhar, 1989; Acevedo et al., 1997), maní (Hubick et al., 1986; Wright, et al., 1993), tomate (Martín y Thorstenson, 1988), maravilla (Virgona et al., 1990), algodón (Hubick y Gibson, 1993) y caupí (Ismail y Hall, 1992). Además, se han observado relaciones lineales y positivas entre $\Delta^{13}C$ y rendimiento para diferentes cultivos (Figura 22) como trigo (Condon et al., 1987; Masle y Farquhar, 1988; Araus et al., 1993; Sayre et al., 1995), cebada (Austin et al., 1990; Acevedo et al., 1997), poroto (White et al., 1990), maní Hubick et al., 1986; Wright et al., 1993), caupí (Ismail y Hall, 1992) y tomate (Martin y Thorstenson, 1988).

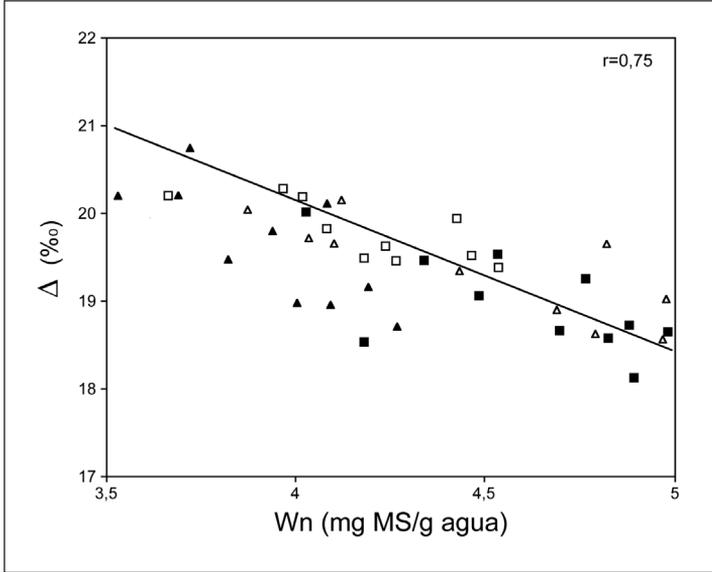


Figura 21. Relación lineal y negativa entre discriminación isotópica de ¹³C (Δ) y eficiencia de transpiración normalizada (Wn) en genotipos de cebada. La línea corresponde al valor de la relación teórica (ver más abajo) y los puntos a valores experimentales para diferentes genotipos de cebada y tratamientos hídricos.

Fuente: Acevedo et al. (1997).

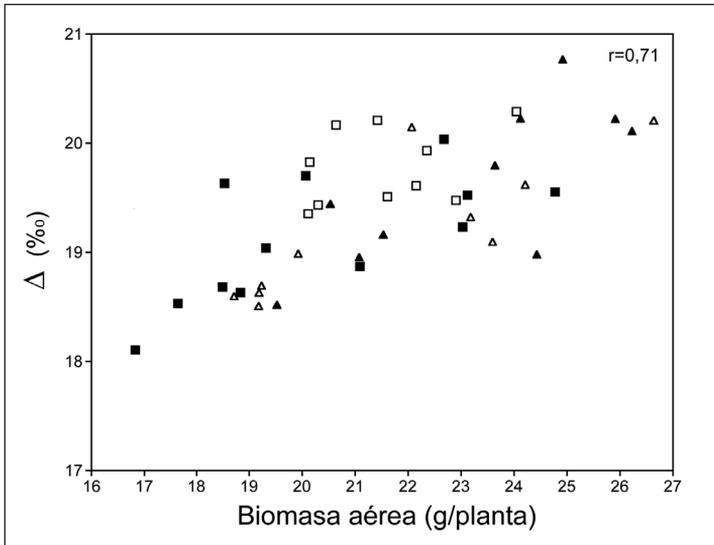


Figura 22. Relación lineal positiva entre discriminación isotópica de ¹³C y biomasa aérea producida en genotipos de cebada.

Fuente: Acevedo et al. (1997).

Base teórica de la discriminación de ^{13}C en el proceso de asimilación de CO_2 .
La eficiencia en el uso del agua puede ser expresada como la relación entre tasa de asimilación fotosintética de CO_2 (A), y la tasa de transpiración (T).

$$W = \frac{A}{T} = \frac{(1 - \phi_c)(P_a - P_i)}{1,6(e_i - e_a)} \quad (10)$$

Donde P_a y P_i son las presiones parciales de CO_2 atmosférica e interna respectivamente; e_i y e_a corresponden a la presión de vapor en los espacios intercelulares y en la atmósfera respectivamente; El factor 1,6 corresponde al cociente entre de difusividad de vapor de agua y CO_2 en el aire, y Φ_c es la proporción de carbono fijado que es respirado por las raíces en el día más el carbón respirado por las raíces y brotes durante la noche.

Se ha descrito una expresión aproximada para todos los efectos isotópicos, α , durante la fijación de carbono por las hojas en las especies C_3 (Farquhar et al., 1982).

$$\alpha = \frac{R_a}{R_p} = 1,0044 \frac{P_a - P_i}{P_a} + 1,027 \frac{P_i}{P_a} \quad (11)$$

Siendo R_a y R_p las razones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ del aire y la planta, respectivamente, P_i/P_a es la relación de las presiones parciales de CO_2 intercelular y atmosférico, 1,0044 es la relación de las conductancias para difusión de $^{12}\text{CO}_2$ y $^{13}\text{CO}_2$, es decir, el efecto isotópico asociado con difusión en el aire (Vogel, 1980) y 1,027 es el valor aproximado del efecto isotópico asociado con carboxilación por Rubisco (Farquhar et al., 1982).

La discriminación isotópica de ^{13}C se puede expresar en términos de los efectos isotópicos, de manera que:

$$\Delta = \alpha - 1 \quad (12)$$

De ahí que Δ en los tejidos vegetales sea descrito por la siguiente ecuación (Farquhar y Richards, 1984):

$$\Delta = \left(4,4 + 2,6 \frac{P_i}{P_a} \right) \times 10^{-3} \quad (13)$$

Como P_a es relativamente constante en periodos cortos de tiempo, la relación P_i/P_a aumenta con la conductancia estomática, y es un indicador de la relación entre ésta y la capacidad fotosintética. A mayor tasa fotosintética (A), P_i será menor a causa de su utilización como sustrato principal de dicho proceso, mientras

que con aumentos en la conductancia estomática aumenta P_i .

De la ecuación se infiere que Δ crece con aumentos en la relación P_i/P_a .

$$W = \frac{P_a(1 - \phi_c) * 1,1947 - \frac{\Delta}{0,0226}}{1,6(e_i - e_a)} \quad (14)$$

El balance total entre fotosíntesis y transpiración es tal que al aumentar P_i debido a una mayor abertura estomática, se produce una mayor Δ (ec.13), lo cual está asociado a una menor eficiencia de transpiración (ec. 14). Al agrupar constantes en (ec. 14) y normalizar W por $(e_i - e_a)$, se tiene la siguiente ecuación de eficiencia de transpiración normalizada (W_n):

$$W_n = P_a(1 - \phi_c) (0,7466 - 2,6 \Delta) \quad (15)$$

Esta relación teórica existente entre discriminación isotópica de ^{13}C y W_n predice notablemente bien la información experimental (Figura 4).

Futuros avances. Tal como se puede inferir de la ecuación 10, aumentos en la EUA no siempre están asociados a incrementos en la tasa fotosintética (A), sino que pueden deberse a disminución de la conductancia estomática que lleva a disminución en el rendimiento. Existe una relación lineal y positiva entre transpiración y biomasa producida (Figura 23). La dificultad para medir transpiración vegetal, y por consiguiente conocer su eficiencia en un determinado cultivo, ha limitado su uso en los programas de mejoramiento genético (Menéndez y Hall, 1996). Este problema podría ser esclarecido si existiese un parámetro independiente a la medición de ^{13}C , y que estuviese relacionado a la conductancia estomática.

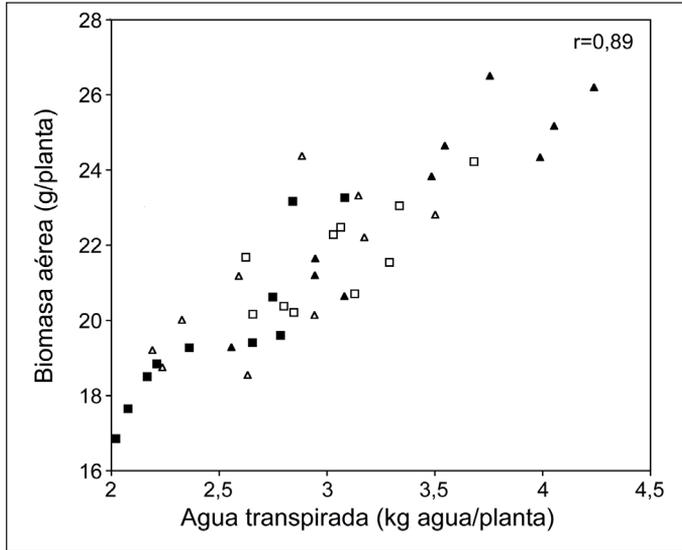


Figura 23. Relación lineal entre biomasa producida y agua transpirada en genotipos de cebada.

Fuente: Acevedo et al. (1997).

En este ámbito son de interés las investigaciones realizadas (Sheshshayee et al., 2005), y previamente expuestas en la sección de Transpiración, que dicen relación con la relación lineal y positiva existente entre conductancia estomática y enriquecimiento con ^{18}O ; como también investigaciones complementarias a la anteriormente citadas (Bindumadhava et al., 1999), que demuestran la relación lineal y positiva entre rendimiento y enriquecimiento con ^{18}O . De ratificarse dicha relación, mediciones combinadas de ^{13}C y ^{18}O proveerían información que permitiesen distinguir la razón de cambio en EUA (A o T). Sin duda se requieren más experiencias para llegar a un consenso.

Determinación de ruta fotosintética.

En la actualidad nuestro planeta posee una atmósfera de naturaleza oxidativa, compuesta principalmente por Nitrógeno (78,0%), Oxígeno (20,9%), pequeñas cantidades de Argón (0,09%), y Dióxido de Carbono (0,03%). Sin embargo estas condiciones no han sido una constante, la atmósfera primitiva era predominantemente reductora. El cambio, según muchos, se debió en gran medida al proceso de disociación del agua, reacción que puede ser producida tanto por agentes abióticos (electrolisis, radiación UV), como por agentes bióticos (fotosíntesis). Pese a esto, en la actualidad es ampliamente aceptada la tesis de un aumento de Oxígeno atmosférico originado como resultado de fotosíntesis.

El efecto Dole, que describe diferencia que existe entre la relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de la atmósfera y la del agua del océano (Dole, 1935), apoya dicho supuesto, tomando en cuenta de que la atmósfera se encuentra enriquecida con ^{18}O con respecto al agua oceánica, y mientras la reacción de disociación de H_2O asociada a factores abióticos produce empobrecimiento progresivo de dicho isótopo estable en la atmósfera, la fotosíntesis por el contrario, provoca un aumento de la relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ en el aire (Figura 24), coincidiendo con las condiciones observadas (Dole y Jenks, 1944).

(a) $2\text{H}_2\text{O}$	$\xrightarrow[\text{o UV}]{\text{Electrólisis}}$	$2\text{H}_2 + \text{O}_2$
$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}(\text{H}_2\text{O})$	>	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}(\text{O}_2)$
(b) $\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$	$\xrightarrow{\text{Fotosíntesis}}$	$(\text{CH}_2\text{O}) + \text{O}_2 + \text{H}_2\text{O}$
$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}(\text{H}_2\text{O})$	<	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}(\text{O}_2)$
(c) H_2O oceánica	\longrightarrow	O_2 atmosférico
$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}(\text{H}_2\text{O oceánica})$	<	$^{18}\text{O}/^{16}\text{O}(\text{O}_2 \text{ atmosférico})$

Figura 24. Valores de relación isotópica ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) del oxígeno liberado de la disociación del agua originada por diversas fuentes. (a) El agua liberada por la disociación del agua originada por energía radiante UV, o electrólisis posee valores de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ menores que el agua en sí. (b) La relación $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ del oxígeno liberado luego de la fotosíntesis es mayor que el del agua. (c) El valor $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ del oxígeno atmosférico es mayor que el del agua oceánica.

Rutas fotosintéticas. La palabra fotosíntesis, al igual que el proceso que representa, puede ser desglosada en dos términos, ambos con un significado en particular, pero íntimamente ligados entre sí. En primer lugar el término “foto”, el cual procede de las reacciones dependientes de la luz. En este vital proceso, la energía radiante proveniente del sol es almacenada en moléculas energéticamente útiles, las que serán utilizadas en la síntesis de carbohidratos. El segundo término, “síntesis”, hace alusión al proceso de fijación de CO_2 proveniente de la atmósfera, con el fin de sintetizar carbohidratos. Calvin y su equipo (Calvin y Benson, 1948; Calvin, 1949) dilucidaron el ciclo de fijación de CO_2 , donde la enzima Rubisco juega un rol inicial. La enzima Rubisco cataliza la carboxilación de un compuesto orgánico de 5 carbonos, la ribulosa-1-6-bisfosfato, con el CO_2 atmosférico, formando así 1 molécula de 6 Carbonos, la cual al ser inestable termina por separarse en 2 moléculas que contienen 3

átomos de carbono, PGA (Fosfoglicerato). Sin embargo, Rubisco cataliza además la reacción entre Oxígeno y ribulosa-1-6-bifosfato (Bowen y Ogren, 1972). La reacción anteriormente citada, llamada fotorespiración, aún cuando tiene una función de disipación energética, produce compuestos poco útiles, causando un inherente gasto energético, y disminuyendo la eficiencia en el uso del agua de las plantas. Un pequeño número de especies de plantas ha evolucionado con el fin de proteger a Rubisco del Oxígeno, y de este modo aumentar la eficiencia fotosintética. Hoy se conocen tres vías fotosintéticas, la más antigua y difundida de todas, la vía C_3 , y dos que están adaptadas a la fotorespiración, la vía C_4 y CAM.

La vía C_3 corresponde a la más antigua y abundante estrategia fotosintética en la naturaleza. En ésta, la enzima Rubisco cataliza la unión del CO_2 proveniente del ambiente con una molécula de ribulosa 1,5-bifosfato, formando 2 moléculas de 3-fosfoglicerato, las cuales entran en el ciclo de Calvin-Benson. Las especies poseedoras de la vía C_3 sufren el proceso de fotorespiración. La segunda ruta, denominada C_4 , supone una modificación espacial a la vía C_3 . En el mesófilo, el CO_2 es fijado a HCO_3^- mediante la enzima Anhidrasa Carbonica (AC), para luego incorporar el Carbono (proveniente del CO_2) en un ácido de cuatro carbonos, mediante la enzima PEP carboxilasa. Este ácido C_4 es transportado hacia la vaina del haz vascular por la acción de acarreadores específicos ATP dependientes en donde es descarboxilado para liberar CO_2 , el cual es fijado luego por la enzima Rubisco, entrando así en el ciclo de Calvin-Benson. La fotosíntesis C_4 funciona como un sistema cerrado, donde Rubisco es protegida del oxígeno, y el CO_2 es fijado de manera muy eficiente, evitando pérdidas por fotorespiración.

La tercera ruta corresponde a la vía CAM, abreviatura de Crassulacean acid metabolism. Esta estrategia metabólica se caracteriza por presentar carboxilaciones separadas temporalmente, absorbiendo CO_2 por la noche, y realizando fotosíntesis con sus estomas cerrados de día. A diferencia de las plantas que presentan la vía C_4 anteriormente citada, la ruta CAM basa su estrategia en una separación temporal, y no espacial, de los procesos implicados en la fotosíntesis. Sin embargo, las reacciones son similares. Usualmente las plantas CAM son facultativas, pudiendo manifestar el metabolismo CAM en ciertas condiciones y cambiar a la vía C_3 en otras. El metabolismo CAM supone una adaptación eficiente a condiciones de fuerte estrés hídrico. La demanda evaporativa de la atmósfera es menor de noche, por lo que abrir los estomas solamente en estas condiciones presenta la ventaja de minimizar notablemente las pérdidas de agua causadas por la transpiración.

Utilidad de la discriminación de ^{13}C en la determinación de la ruta fotosintética de especies vegetales. Las mediciones de ^{13}C en tejidos foliares resultan de potencial utilidad en la identificación de la estrategia fotosintética. Esto se debe a que las distintas vías de fotosíntesis presentan diferencias cuantitativas en su accionar, hecho que se ve manifestado en su disímil composición isotópica (Park y Epstein, 1960).

Dentro de los procesos que influyen en la $\Delta^{13}\text{C}$ se cuentan la difusión (Hirschfelder et al, 1954; Mason y Marrero, 1970) y disolución del CO_2 atmosférico (Mook, 1974), las reacciones enzimáticas (Park y Epstein, 1960; Cooper y Wood, 1971), la composición isotópica del CO_2 , y su concentración (Pardue et al, 1976; Benedict, 1978), entre otros.

Especies poseedoras de una misma ruta fotosintética presentan valores de $\Delta^{13}\text{C}$ bastante cercanos y característicos (Bender, 1968; Bender, 1971). Los valores medios de $\Delta^{13}\text{C}$ para plantas C_3 corresponden aproximadamente a -27‰ . En el caso de las plantas C_4 , la enzima Rubisco, localizada en las células de la vaina del haz, se encarga de consumir todo el Dióxido de Carbono asimilado por la PEP carboxilasa, por lo que no existe fraccionamiento isotópico cinético; el valor de $\Delta^{13}\text{C}$ para especies C_4 es aproximadamente de -12.5‰ . Esta diferencia isotópica ha sido aprovechada para distinguir entre plantas C_3 y C_4 (Cuadro 2, Capítulo 3), llegando a determinar la ruta fotosintética de una gran cantidad de especies (Brown y Smith, 1972; Lerman y Raynal, 1972; Raynal, 1972; Smith y Turner, 1975; Troughton et al., 1974). También se han utilizado en estudios sobre la distribución de las diferentes vías fotosintéticas en especies distribuidas en distintos gradientes ambientales (Cavagnaro, 1988; Arroyo et al., 1990).

Las mediciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ han sido también de particular utilidad en el estudio de híbridos $\text{C}_3\text{-C}_4$ del género *Atriplex*. Dichos híbridos presentan una morfología foliar intermedia entre C_3 y C_4 . Sin embargo su $\Delta^{13}\text{C}$ indica el accionar C_3 (Hatch et al., 1972; Mooney et al., 1974). El caso de las plantas CAM es más complejo debido a que, dependiendo de las condiciones ambientales, estas pueden presentar metabolismos C_3 o C_4 , por lo que sus valores de $\Delta^{13}\text{C}$ fluctúan entre los de ambas rutas (Bender et al., 1973).

Debido a la permanencia en el tiempo de la señal isotópica de ^{13}C , la medición de su abundancia en diversas fuentes ligadas a la presencia ancestral de material vegetal es de gran utilidad en el estudio de paleo-ecosistemas. El esmalte de huesos y dientes de animales herbívoros fósiles se encuentra en general enriquecido aproximadamente un 14% con respecto al material vegetal de su dieta (Teeri y Schoeller, 1978; Charles, 1981). Este enfoque permite estudiar la abundancia de especies pertenecientes a una determinada ruta fotosintética en el ecosistema ancestral de un herbívoro en particular, simplemente midiendo el $\Delta^{13}\text{C}$ de sus restos óseos. Por ejemplo, en un estudio realizado en la cuenca del lago Salitroso, de la Patagonia Argentina, se estudió la distribución y abundancia de las diferentes rutas (Arroyo et al., 1990).

Uso de ^2H y ^{18}O en la determinación de la fuente de agua en plantas.

La forma más abundante de intercambio de H y O entre el ambiente y los organismos es el H_2O . Las fuentes de agua de las plantas son la precipitación, agua del suelo, escorrentía y el agua subterránea. Originalmente todas provienen

de la precipitación, pero $\delta^2\text{H}$ y $\delta^{18}\text{O}$ están influenciados por procesos físicos como la evaporación, la capacidad de almacenamiento, la profundidad y características geológicas de las napas subterráneas, y las características de disolución y velocidad con que el agua subsuperficial se mueve hacia la napa subterránea (Dawson, 1993). El agua contenida en cada uno de estos compartimientos tiene una firma isotópica distintiva y detectable (Santiago et al., 2005). Luego, si la variación de H y O en plantas es producto del agua que absorbe y no existe fraccionamiento isotópico en el proceso de absorción radicular (Ehleringer y Dawson, 1992; Bariac et al., 1994), ni durante el transporte de agua a través de los tejidos de la planta, el agua del suelo tiene similar proporción de isótopos de H y O que el agua que fluye por la planta (Aravena y Acevedo, 1985; Ehleringer y Dawson, 1992). Por esto al medir el contenido isotópico del agua del xilema se puede determinar cuál es la fuente de agua utilizada por la planta. El enriquecimiento isotópico observado en el agua de las hojas con respecto al agua de alimentación del árbol está asociado solamente al proceso de transpiración. La teoría que explica el enriquecimiento con ^2H del agua foliar es la misma que se describió el enriquecimiento con ^{18}O en la sección "El ^{18}O y la Transpiración Vegetal".

La proporción de isótopos de H y O en plantas ha sido usada en estudios de fisiología vegetal, paleobotánica y ecología, ya que la composición isotópica de la fuente de agua, del agua de la planta y de la celulosa de anillos de crecimiento del tronco de árboles puede ser utilizada para analizar los patrones de uso del agua por las plantas en periodos cortos de tiempo y en periodos largos, a través de un espectro amplio de tipos de comunidades y ambientes (Dawson, 1993). Un claro ejemplo del uso de ^{18}O en la determinación de la fuente de agua de las plantas se presenta en la Figura 25, donde se muestra el $\delta^{18}\text{O}$ del xilema de 27 especies de plantas de la Sabana Brasileña y el perfil vertical del suelo de $\delta^{18}\text{O}$, allí se puede estimar la profundidad de las raíces de varias especies. Las especies brevidecíduas toman el agua de las capas más profundas, mientras que las gramíneas y herbáceas toman el agua de las capas superficiales (Santiago et al., 2005). En Chile se han realizado diversos trabajos en esa línea. Aravena y Acevedo (1985) determinaron que el tamarugo se abastecía de agua de acuífero freático y no de la humedad atmosférica como se planteaba entonces. Squeo et al. (1999) analizaron la composición isotópica del agua extraída de los tallos de 14 especies arbustivas del extremo sur del Desierto de Atacama e identificaron el uso de dos fuentes de agua, una superficial y otra más profunda. La mayoría de las especies con sistema radicular dimórfico o profundo utilizaban primariamente aguas localizadas a mayor profundidad, en comparación con las especies con sistema radicular superficial. Comparando entre un año seco y otro lluvioso, sólo 4 especies de las 14 estudiadas cambiaron su fuente principal de agua. Olivares (2003) mostró que la composición isotópica del agua del xilema de todas las especies de arbustos y cactáceas que habitan en Pajón, a 700 msnm, era comparable a la del agua proveniente de neblina, y difería de una potencial fuente de agua subterránea.

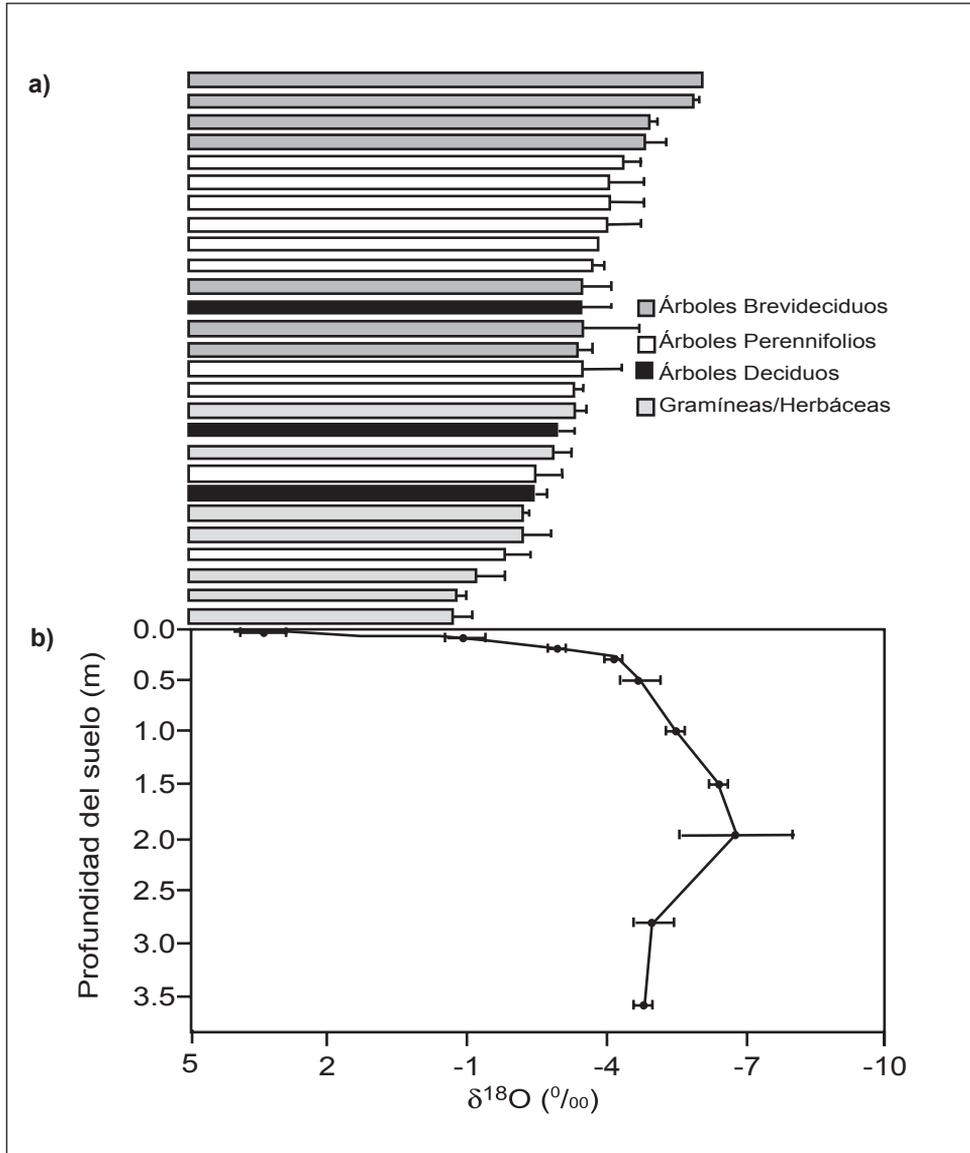


Figura 25. a) Promedio $\delta^{18}\text{O}$ de la savia del xilema colectada al final de la estación seca para 27 especies en un sitio cerrado sensu stricto del centro de Brasil; las barras representan los promedios y las líneas representan los errores estándares para 2-6 individuos por especie. b) $\delta^{18}\text{O}$ del agua del suelo en relación con la profundidad colectadas en el mismo sitio y al mismo tiempo; $n = 4$, por profundidad (Oliveira, 2004).

9. SÍNTESIS

- *Prosopis Tamarugo* Phil es una especie leguminosa arbórea nativa del Desierto de Atacama, Chile.
- El sistema radical de la especie tiene una distribución tal que le permite actuar como “ascensor hídrico” desde el nivel freático a zonas más superficiales del suelo de muy alta salinidad, lo que le proporciona una gran adaptación a los salares del Desierto de Atacama. En zonas en que el nivel freático está a 10 m o más las raíces pivotantes absorben agua, la que puede ser transpirada a la atmósfera o bien, a través de un sistema radical fasciculado puede ser depositada en la zona salina. El sistema radical fasciculado tiende a desaparecer en la medida que el nivel freático está más cercano a la superficie (ej. Salar de Llamara).
- Como especie leguminosa, *Prosopis tamarugo* Phil. Tiene metabolismo C_3 y una eficiencia del uso del agua relativamente baja. La evolución diaria de la apertura estomática sigue estrechamente las variaciones del déficit de presión de vapor de la atmósfera.
- *Prosopis tamarugo* Phil. es una especie con extraordinaria adaptación a estreses ambientales de todo tipo, característicos de la Pampa del Tamarugal, donde esta especie tiene su máxima expresión.
- El uso de isótopos estables ^{13}C , ^{18}O y 2H ha sido de particular utilidad en la identificación del origen del agua que consume tamarugo, en conocer su ruta fotosintética y en estudiar posibles cambios en la tasa de transpiración.

9. LITERATURA CITADA

- Acevedo, E. y Pastenes, J. 1983. Distribución de *Prosopis tamarugo* Phil. en la Pampa del Tamarugal (Desierto de Atacama). *Terra Aridae* 2(2):317-335.
- Acevedo, E., Sotomayor, D. y Zenteno, V. 1983. Evolución diaria de la acidez titulable en hojas de *Prosopis tamarugo* Phil. *Ciencia e Investigación Agraria* 10(2):193-195.
- Acevedo, E., Sotomayor, D. y Zenteno, V. 1985a. Parámetros hídricos de tejidos foliares de *Prosopis tamarugo* Phil. En: Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Acevedo, E., Aravena, R., Sotomayor, D. y Zenteno, V. 1985b. Antecedentes sobre mecanismos de fijación de CO₂ en *Prosopis tamarugo* Phil. En: Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Acevedo, E., Sotomayor, D. y Zenteno, V. 1985c. Parámetros ambientales y comportamiento hídrico de *Prosopis tamarugo* Phil. en la localidad de Refresco (Pampa del Tamarugal). En: Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Acevedo, E., Baginsky, C., Solar, B. y Ceccarelli, S. 1997. ¹³C isotopic discrimination as related to yield and transpiration efficiency of landraces and improved barley genotypes grown under various watering regimes. *Investigación Agrícola (Chile)* 17(2):41-54.
- Aguirre, J. y Wrann, J. 1985. Especies del género *Prosopis* y su manejo en la Pampa del Tamarugal. En: Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Álamos, S. y Peralta, F. 1982. Evolución de los niveles del agua subterránea, sector reforestado del Salar de Bellavista. Santiago, CHILE SACOR-CORFO. 42 p.
- Altamirano, H. 1994. Plan de operaciones demostrativas en el Sector Pillalla. Informe N° 1. Corporación Nacional Forestal. Chile. 38p.
- Altamirano, H. 1995. Manejo, conservación y aprovechamiento de los bosques de la Pampa del Tamarugal-Chile. CONAF. Santiago, Chile.
- Altamirano, 2006. *Prosopis tamarugo* Phil. Tamarugo. En: Donoso, C. (Ed.) Las Especies Arbóreas de los Bosques Templados de Chile y Argentina. Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones. Valdivia, Chile. 678p.
- Alvarez de Araya, G. 1994. Tabla de volumen e inventario forestal de las plantaciones de *Prosopis tamarugo* de la Reserva Nacional Pampa del Tamarugal I Región Tarapacá. Proyecto desarrollo forestal participativo en Los Andes. La Serena, Chile. 31p.
- Araus, J.L., Reynolds, M.P. y Acevedo, E. 1993. Leaf posture, grain yield, growth, leaf structure, and carbon isotope discrimination in wheat *Crop Science* 33:1273-1279.

- Aravena, R. y Acevedo, E. 1985. Estudio de la relación hídrica de *Prosopis tamarugo* Phil. mediante isótopos estables, oxígeno-18 y deuterio. En: Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Archer, S. 1995. Tree-grass dynamics in a *Prosopis*-thornscrub savanna parkland: Reconstructing the past and predicting the future. *Ecoscience* 2:83-99.
- Arroyo, M., Medina, E. y Ziegler, H. 1990. Distribution and $\Delta^{13}\text{C}$ values of Portulacaceae species of the high Andes in Northern Chile. *Bot. Acta* 103:291-295.
- Austin, R., Craufurd, P., Hall, M., Acevedo, E., Silveira Pinheiro, B. y Ngugi, E. 1990. Carbon isotope discrimination as a mean of evaluating drought resistance in barley, rice and cowpeas. *Bull Soc. Bot. Fr.* 137:21-30.
- Barbour M.M., Fischer R.A., Sayre K.D. y Farquhar G.D. 2000a. Oxygen isotope ratio of leaf and grain material correlates with stomatal conductance and grain yield in irrigated wheat. *Aust J Plant Physiol* 27:625-637
- Barbour M.M., Schurr U., Henry B.K., Wong S.C. y Farquhar G.D. 2000b. Variation in the oxygen isotope ratio of phloem sap sucrose from castor bean: evidence in support of the Péclet-effect. *Plant Physiology* 123:671-679.
- Barbour, M.M. y Farquhar, G.D. 2003. Do pathways of water movement and leaf anatomical dimensions allow development of gradients in H_2^{18}O between veins and the sites of evaporation within leaves? *Plant, Cell and Environment* 27:107-121.
- Barbour, M., Roden, J., Farquhar, G. y Ehleringer, J. 2004. Expressing leaf water and cellulose oxygen isotope ratios as enrichment above source water reveals evidence of a Péclet effect. *Oecologia* 138(3):426.
- Bariac T., Gonzalezduina J., Katerji N., Bethenod O., Bertolini J.M. y Mariotti A. 1994. Spatial variation of the isotopic composition of water (^{18}O , ^2H) in the soil-plant-atmosphere system. 2. Assessment under field conditions. *Chemical Geology* 115:317-333.
- Barros, S., Aguirre, J. y Wrann, J. 1982. Manejo de plantaciones forestales (Pampa del Tamarugal). Corporación de Fomento de la Producción. Santiago, Chile. 178p.
- Benavente, S. 2005. Caracteres anatómicos foliares de *Prosopis tamarugo* y *Prosopis chilensis*, dos especies congénéricas con distribución geográfica restringida al límite septentrional y meridional del género *Prosopis* en Chile. Tesis Ingeniero Agrónomo Pontificia Universidad Católica de Chile. 25p.
- Bender, M.M. 1968. Mass spectrometric studies of carbon-13 variations in corn and other grasses. *Radiocarbon* 10:468-472.
- Bender, M. 1971. Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry* 10:1239-1244.

- Bender, M.M., Rouhani, I., Vines, H.M. y Black, C.C. 1973. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio changes in Crassulacean acid metabolism plants. *Plant Physiology* 52:427-430.
- Benedict, CR. 1978. Nature of obligate photoautotrophy. *Annu Rev Plant Physiol* 29:67-93.
- Bindumadhava, H., Sheshshayee M.S., Devendra, R., Prasad, T.G. y Udayakumar M., 1999. Oxygen (^{18}O) isotopic enrichment in the leaves as a potential surrogate for transpiration and stomatal conductance. *Current Science* 76:1427-1428.
- Botti, C. 1970. Relaciones hídricas del tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) en la localidad de Canchones. Tesis de grado. Facultad de Agronomía, Universidad de Chile. 117 p.
- Bowes, G y Ogren, W.L. 1972. Oxygen inhibition and other properties of soybean. ribulose, 1,5-diphosphate carboxylase. *J Biol Chem* 247:2171-2176
- Briones, L. 1985. Visión Retrospectiva Antropológica del *Prosopis*. En: Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15. 483p.
- Brown, W.V. y Smith, B.N. 1972. Grass Evolution, the Kranz Syndrome, $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Ratios, and Continental Drift. *Nature* 239:345.
- Calvin, M., y Benson, A. 1948. The path of carbon in photosynthesis. *Science* 107:476-480.
- Calvin, M. 1949. The path of carbon in photosynthesis. VI. *Jour. Chem. Education* 26:639-657.
- Campillo, U.R. y Hojas, A. 1975. Hidrogeología de la Pampa del Tamarugal. Instituto de Investigación de Recursos Naturales. Corporación de Fomento de la Producción. Chile. 61 p.
- Campos, C.M. y Ojeda, RA. 1997. Dispersal and germination of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) seeds by desert mammals in Argentina. *Journal of Arid Environments* 35:707-714.
- Castillo, O. 1960. El agua subterránea en el norte de la Pampa del Tamarugal. Santiago, Instituto de Investigaciones Geológicas. Boletín N°5:5-73.
- Castillo, O. 1966. Profundidad, sentido de escurrimiento y calidad química de la superficie freática del agua subterránea del salar de Pintados. Santiago, Corporación de Fomento de la Producción. 10 p.
- Castro, L. 2004. Los recursos forestales del Desierto de Atacama. *Chile Forestal* 305:14-17.
- Cavagnaro, J.B. 1988. Distribution of C3 and C4 grasses at different altitudes in a temperate arid region of Argentina. *Oecologia* 76:273-277.
- Condon, A.G. y Richards, R.A. 1992. Exploiting genetic variation in transpiration efficiency in wheat: An Agronomic View. pp 435-450. *In: Ehleringer, J.R., Hall*

- A.E. and Farquhar G.D. (Eds). Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations. Academic Press, San Diego. 555 p.
- Condon, A.G., Richards, R.A. y Farquhar, G.D. 1987. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Science* 27:996-1001.
- Cooper, T.G. y Wood, H.G. 1971. The Carboxylation of Phosphoenolpyruvate and Pyruvate. *Biol. Chem.* 246:5488.
- Cowan, I.R. y Farquhar, G.D. 1977. Stomatal function to leaf metabolism and environment. *Symposium of Society for Experimental Biology* 31:471-505.
- Craig, H. y Gordon, L.I. 1965. Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine atmosphere. In *Proceedings of a Conference on Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Paleotemperatures* (ed. E. Tongiorgi), pp. 9-130. CNR, Laboratorio Geologia Nuclear, Pisa Italy.
- Chiappa, E., Villaseñor, R., Toro, H. y Covarrubias, R. 1997. Táctica reproductiva de *Prosopis* (Mimosaceae) y asociaciones ecológicas de sus polinizadores, en el desierto del norte de Chile. *Multequina* 6: 9-20.
- Contreras, D. 1978. Estado Actual de Conocimiento del Tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Oficina Regional para América Latina. Santiago, Chile. 193p.
- Corporación de Fomento de la Producción. CORFO 1975. Catastro Pampa del Tamarugal. Santiago, Chile.
- CORFO Corporación de Fomento de la Producción. 1982a. Características básicas de Tamarugos y Algarrobos. Santiago, Chile. 54p.
- CORFO Corporación de Fomento de la Producción. 1982b. Usos alternativos de Tamarugos y algarrobos. Santiago, Chile. 113p.
- CORFO Corporación de Fomento de la Producción. 1983a. Actividades forestales y ganaderas en la Pampa del Tamarugal 1963-1982. Tomo I. Santiago, Chile. 255p.
- CORFO Corporación de Fomento de la Producción. 1983b. Fijación biológica de nitrógeno en Tamarugo y Algarrobo. Santiago, Chile. 50p.
- CORFO Corporación de Fomento de la Producción. 1985. Recursos hídricos de la Pampa del Tamarugal y sus posibilidades de aprovechamiento. Informe de Divulgación N°3. Santiago, Chile. 21p.
- CONAF Corporación Nacional Forestal. 1997. Plan de manejo reserva Nacional Pampa del Tamarugal. Arica, Chile. 110p.
- Dawson, T. 1993. Water sources of plants as determined from xylem-water isotopic composition: Perspectives on plant competition, distribution, and water relations. In: Ehleringer, JR., Hall, AE. y Farquhar, GD., (Eds.) Stable isotopes and plant carbon-water relations. San Diego: Academic Press, 465-496.

- DeLucia, E.H. y Schlesinger, W.H. 1991. Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent Great Basin and Sierran plants. *Ecology* 72:51-58.
- Dirección General de Aguas. 1996. Determinación de la disponibilidad de recursos hídricos para constituir nuevos derechos de aprovechamiento en la Pampa del Tamarugal. Ministerio de Obras Públicas (Chile).
- Dole, M. 1935. The relative atomic weight of oxygen in water and air. *J. Am. Chem. Soc.* 57:2731.
- Dole, M. y Jenks, G. 1944. Isotopic composition of photosynthetic oxygen. *Science* 100:409.
- Dongmann, G., Nürnberg, H.W., Förstel, H. y Wagener, K. 1974. On the enrichment of $H_2^{18}O$ in the leaves of transpiring plants. *Radiation and Environmental Biophysics* 11:41-52.
- Donoso, J., Rosende, R., Ulloa, I. y Cuevas, E. 1989. Estudio de mortalidad de árboles en la Pampa del Tamarugal. Corporación Nacional Forestal. Documento de trabajo N°26. Santiago, Chile.
- Ehleringer, J. y Dawson, T. 1992. Water uptake by plants: perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment* 15:1073-1082.
- FAO. 2006. Estudio de las repercusiones de la introducción de *Prosopis* en el África Saheliana. <http://www.fao.org/forestry/site/29439/es/> (consultado el 2 de febrero de 2006).
- Flanagan, L., J. Comstock y J. Ehleringer. 1991. Comparison of modeled and observed environmental influences on the stable oxygen and hydrogen isotope composition of leaf water in *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiology* 96:588-596.
- Flanagan, L., Ehleringer, J. y Marshall, J. 1992. Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant, Cell and Environment* 15:831-836.
- Farquhar, G.D., O'Leary, M. y Berry, J. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9:121-137.
- Farquhar, G.D., y Richards, R.A. 1984. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes. *Australian Journal of Plant Physiology* 11:539-552.
- Farquhar, G.D. y Lloyd, J. 1993. Carbon and oxygen isotope effects in the exchange of carbon dioxide between terrestrial plants and the atmosphere. In: Ehleringer, JR., Hall, AE. y Farquhar GD (Eds.). *Stable isotopes and plant carbon-water relations*. San Diego: Academic Press, 47-70.
- Farquhar, G.D., Cernusak, L.A. y Barnes, B. 2007. Heavy water fractionation during transpiration. *Plant Physiology* 143:11-18.

- Felker, P. y Clark, P. 1980. Nitrogen fixation (acetylene reduction) and cross inoculation in 12 *Prosopis* (mesquites) species. *Plant and Soil* 57:177-186.
- Felker P, Clark, PR., Laag, AE. y Pratt, PF. 1981. Salinity tolerance of the tree legumes: Mesquite (*Prosopis glandulosa* var. *Torreyana*, *P. velutina* and *P. articulata*) Algarrobo (*P. chilensis*), Kiawe (*P. padilla*) and Tamarugo (*P. tamarugo*) grown in sand culture on nitrogen-free media. *Plant and Soil* 61(3):311-317.
- Felker, P. 1982. Uses of tree legumes in semiarid regions. *Economic Botany* 35:174-186.
- Ffolliott, P. y Thames, J. 1983. Manual sobre taxonomía de *Prosopis* en México, Perú y Chile. FAO, Roma. 31p.
- Fischer, R.A. y Turner, N.C. 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology* 29:277-317.
- Galera, F. 2000. Las especies del género *Prosopis* (algarrobos) de América Latina con especial énfasis en aquellas de interés económico. Córdoba, Argentina. 276p.
- Gan, K.S., Wong, S.C., Yong, J.W. y Farquhar, G.D. 2002. ¹⁸O spatial patterns of vein xylem water, leaf water and dry matter in cotton leaves. *Plant Physiology* 130:1008-1021.
- Gat, J.R. y Browser, C. 1991. The heavy isotope enrichment of water in coupled evaporative systems. In: Taylor HP, O'Neil JR, Kaplan IR, eds. *Stable isotope geochemistry: a tribute to Samuel Epstein*. Lancaster, UK: The Geochemical Society, 159-168.
- García, P. 2001. Caracterización y proposición de tratamientos silviculturales para una plantación de Tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.) en Toconao, II Región. Tesis Ingeniero Forestal Universidad de Chile. 64p.
- Geesing, D., Al-Khawlani, M. y Abba, M. 2004. Utilización de las especies de *Prosopis* introducidas: ¿puede la explotación económica contener a unas especies invasivas? *Unasylva* 55:36-44.
- Gessler, A., Peuke, A.D., Keitel, C. y Farquhar, G.D. 2007. Oxygen isotope enrichment of organic matter in *Ricinus communis* during the diel course and as affected by assimilate transport. *New Phytologist* 174(3):600-613.
- Güneş, A., Inal, A., Alpaslan, M. y Çikılı, Y. 1999. Effect of salinity on P induced Zn deficiency in peper plants. *Turkish Journal. of Agriculture and Forestry* 23:459-464.
- Habit, M., Contreras, D. y González, R. 1981. *Prosopis tamarugo* Arbusto forrajero para zonas áridas. Estudio FAO: Producción y Protección Vegetal N°25. 143 p.
- Habit, M. (Ed.) 1985. Estado Actual del Conocimiento sobre *Prosopis tamarugo* Phil. FAO. Oficina Regional para América Latina y El Caribe. 483 p.
- Hajek, E.R. y Di Castri, F. 1975 *Bioclimatografía de Chile*. Universidad Católica, Chile. 230 p.

- Hatch, M.D., Osmond, C.B., Troughton, J.H. y Bjorkman, O. 1972. Physiological and biochemical characteristics of C3 and C4 Atriplex species and hybrids in relation to the evolution of the C4 pathway. *Carnegie Inst., Washington Yearb.* 71:135.
- Helliker, B.R. y Ehleringer, J.R. 2000. Establishing a grassland signature in veins: ^{18}O in the leaf water of C3 and C4 grasses. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97:7894-7898.
- Hill, S.A., Waterhouse, J.S., Field, E.M., Switsur, V.R. y Ap Rees. T. 1995. Rapid recycling of triose phosphates in oak stem tissue. *Plant, Cell & Environment* 18(8):931-936.
- Hirschfelder, J., Curtis, C. y Bird, R. 1954. *Molecular Theory of Gas and Liquids.* 527-539. Wiley. New York.
- House, H. 1956. Recursos de agua subterránea de la Zona Norte. Dirección de planeamiento, Departamento de planes de Obras Públicas. Ministerio de Obras Públicas, 1962.
- Hubick, K.T. 1986. Effects of nitrogen and water availability on growth, transpiration efficiency and carbon isotope discrimination in peanut cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology* 17:413-430.
- Hubick, K.T. y Farquhar, G.D. 1989. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon to water lost in barley cultivars. *Plant, Cell and Environment* 12:795-804.
- Hubick, K.T. y Gibson, A. 1993. Diversity in the relationship between carbon isotope discrimination and transpiration efficiency when water is limited. pp 311-325. *In: Ehleringer, J.R., Hall, A.E. y Farquhar, G.D. (Eds). Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations.* Academic Press, San Diego. 555 p.
- INFOR. 1981. Estudio de las especies del genero *Prosopis* en la Pampa del Tamarugal. Programa Pampa del Tamarugal Tomo I. Santiago, Chile. 170p.
- IREN (Instituto de Investigación de Recursos Naturales). 1976 Inventario de los recursos naturales de la Primera Región, Tarapacá. Convenio IREN-SERPLAC, Primera Región. Informe No 36, Vol. I. (Mimeografiado)
- Ismail, A.M. y Hall, A.E. 1992. Correlation between water-use efficiency and carbon isotope discrimination in diverse cowpea genotypes and isogenic lines. *Crop Science* 32: 7-12.
- JICA, DGA. 1995. The study on the development of water resources in northern Chile. Japan International Cooperation Agency (JICA), Ministerio de Obras Públicas, Dirección General de Aguas (DGA), Pacific Consultants Internacional.
- Kahn, D. 1987. Physiological survey of Pakistan coast with special reference to pasture and forest development through biosaline technique. PhD Thesis, University of Karachi Department of Botany. 543 p.

- Karzulović, J. y García, F. 1978. Evaluación de los recursos hídricos de la provincia de Iquique: antecedentes básicos. Dirección General de Aguas, SERPLAC Iquique. 50p.
- Kemp, P.R. 1989. Seed bank and vegetation processes in deserts. En: Allesio M, Leck VT, Parker R and Simpson RL (Eds.) Ecology of Soil Seed Banks, pp 275-281. Academic Press, San Diego, California.
- Klohn, W. 1972. Hidrografía de las Zonas Desérticas de Chile. Proyecto CHI-35 PNUD. Santiago.
- Lanino, I. 1966. Comparación de tres razas ovinas alimentadas con tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). Tesis Ingeniero Agrónomo Universidad de Chile. 79p.
- Lanino, M. 2004. Antecedentes climáticos de la estación experimental Canchones, en la Pampa del Tamarugal. Informe técnico. 19p.
- Leaney, F., Osmond, C., Allison, G. y Ziegler, H. 1985. Hydrogen isotope composition of leaf water in C3 and C4 plants: its relationship to the hydrogen isotope composition of drymatter. *Planta* 164 :215-220.
- Lehner, G., Delatorre, J., Lütz, C. y Cardemil, L. 2001. Field studies on the photosynthesis of two desert Chilean plants: *Prosopis chilensis* and *Prosopis tamarugo*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 64:36-44.
- Lerman, J.C. y Raynal, J. 1972. La teneur en isotopes stables du carbone. chez les Cyperacees: sa valeur taxonomique. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. D* 275, 1391.
- Lerner, P. y Peinetti, R. 1996. Importance of predation and germination on losses from the seed bank of caldén (*prosopis caldenia*). *Journal of Range Management* 49:147-150.
- López, C. 1985. Efecto del termoperíodo en el crecimiento del tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). En: Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Martin, B. y Thorstenson, Y.R. 1988. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}C$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 hybrid. *Plant Physiology* 88:213-217.
- Masle, J. y Farquhar, G.D. 1988. Effect of soil strength on the relation of water use efficiency and growth to carbon isotope discrimination in wheat seedling. *Plant Physiology* 86:032-038.
- Mason, E.A. y Marrero, T.R. 1970. The diffusion of atoms and molecules. *Advan. At. Mol. Phys.* 6:155-232
- McNaughton, K.G. y Jarvis, P.G. 1984. Using the Penman-Monteith equation predictively. *Agricultural Water Management* 8:263-278.
- Meloni, D.A., Gulotta, M.R., Martínez, C.A. y Oliva, M.A. 2004. The effects of salt on growth, nitrate reduction and proline and glycinebetaine accumulation in *Prosopis alba*. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 16(1):39-46.

- Menendez, C.M. y Hall, A.E. 1996. Heritability of carbon isotope discrimination and correlations with harvest index in cowpea. *Crop science* 36:233-238.
- Mook, W.G., Bommerson, J.C. y Staverman, W.H. 1974. Carbon isotope fractionation between dissolved bicarbonate and gaseous carbon dioxide. *Earth Planet. Sci. Letters* 22: 169.
- Mooney, H.A., Bjorkman, O. y Troughton J. 1974. Seasonal changes in the leaf characteristics of the desert shrub *Atriplex hymenelytra*. *Carnegie Institution Year Book* 73:846-852.
- Mooney, H.A., Gulmon, S.L., Rudel, P.W. y Ehleringer, J. 1980. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama Desert. *Oecologia (BerL)*. 44:177-180.
- Muñoz, C., González, C., Báez, M. y Rivera, P. 1978. Evolución de nutrientes minerales en hojas de tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). *Agricultura Técnica (Chile)* 38:61-65.
- Nielsen, E.T., Sharifi, M.R., Rundel, P.W., Jarrell, W.M. y Ross, A.V. 1983. Diurnal and seasonal water relations of the desert phreatophyte *Prosopis glandulosa* (honey mesquite) in the Sonoran desert of California. *Ecology* 64(6):1381-1393.
- O'Leary, M. 1981. Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* 20:553-567.
- Olivares, N.B. 2003. Diversidad de sistemas radiculares de especies perennes en dos ambientes del desierto costero de Chile: El Romeral (29°S) y Paposo (25°S). Tesis para optar al grado académico de Magíster en Ciencias Biológicas mención Ecosistemas Áridos. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de La Serena, La Serena, Chile.
- Ormazábal, C.S. 1991. Silvopastoral systems in arid and semiarid zones of northern Chile. *Agroforestry Systems* 14(3):207-217.
- Pardue, J.W., Scalan, R.S., Van Baalen, C. y Parker, P.L. 1976. Maximum carbon isotope fractionation in photosynthesis by blue-green algae and a green alga. *Geochim. Cosmochim. Acta* 40:309.
- Park, R. y Epstein, S. 1960. Carbon isotope fractionation during photosynthesis. *Geochim. Cosmochim. Acta* 21:110-126.
- Peralta, F. 1983. Recursos hídricos de la Pampa del Tamarugal.
- Peralta, F. 1985. Recursos hídricos de la Pampa del Tamarugal. En: Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario A. Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- PRAMAR. 2005. Plan de seguimiento ambiental, Salar de Llamara. 11p.
- Ramoliya, P., Patel, H., Joshi, J. y Pandey, A. 2006. Effect of Salinization of Soil on Growth and Nutrient Accumulation in Seedlings of *Prosopis cineraria*. *Journal of Plant Nutrition* 29(2):283-303.

- Reinoso, H., Sosa, L., Ramírez, L., y Luna, V. 2004. Salt-induced changes in the vegetative anatomy of *Prosopis strombulifera* (Leguminosae). *Canadian Journal of Botany*. 82(5):618–628.
- Ribaski, J. 2003. Potencial del Algarrobo (*Prosopis juliflora*) en sistemas silvopastoriles en el semiárido de Brasil. In: Sánchez y M. Rosales (Eds.) *Agroforestería para la Producción Animal en América Latina – II. Memorias de la Segunda Conferencia Electrónica* (Agosto de 2000-Marzo de 2001). Estudio FAO Producción y Sanidad Animal 155. FAO, Roma.
- Richards, J.H. y Cladell, M.M. 1987. Hydraulic lift: substantial nocturnal water transport between soil layers by *Artemisa tridentata* roots. *Oecologia* 73(4):486-489.
- Salisbury, F.B. y Ross, C.W. 1992. *Fisiología Vegetal*. Grupo Editorial Iberoamérica. México (México). 759 p.
- Santibáñez, F., Luzio, W., Verw, W., Etienne, M. y Lailhacar, S. 1982. Análisis de los ecosistemas de la I Región. CORFO. 195p.
- Santiago, L., Silvera, K., Andrade, J. y Dawson, T. 2005. El uso de isótopos estables en biología tropical. *Interciencia* 30(9):536-542.
- Saurer, M., Aellen, K. y Siegwolf, R. 1997. Correlating $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ in cellulose of trees. *Plant, Cell & Environment* 20(12):1543-1550.
- Sayre, K.D., Acevedo, H.E. y Austin, R.B. 1995. Carbon isotope discrimination and grain yield for three bread wheat germplasm groups grown at different levels of water stress. *Field Crop Research* 41:45-54.
- Serra, M. 1997. *Especies arbóreas y arbustivas para las zonas áridas y semiáridas de América Latina. Serie: Zonas Áridas y Semiáridas N° 12*. Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe. Santiago.
- Serrato Valenti, G., Ferro, M., Ferraro, D. y Riveros, F. 1991. Anatomical changes in *Prosopis tamarugo* Phil. seedlings growing at different levels of NaCl salinity. *Annals of Botany* 68:47-53.
- Serrato Valenti, G., Melone, L., Orsi, O. y Riveros, F. 1992. Anatomical changes in *Prosopis cineraria* (L.) Druce seedlings growing at different levels of NaCl salinity. *Annals of Botany* 70:399-404.
- Sheshshayee, M.S., Bindumadhava, H., Ramesh, R., Prasad, T.G., Lakshminarayana M.R., Udayakumar, M. 2005. Oxygen isotope enrichment ($\Delta\text{O}-18$) as a measure of time-averaged transpiration rate. *Journal of Experimental Botany* 56:3033-3039.
- Sinclair, T.R., Tanner, C.B. y Bennett, J.M. 1984. Water-Use Efficiency in Crop Production. *BioScience* 34:36-40.
- Smith, B.N. y Turner, B.L. 1975. Distribution of Kranz Syndrome Among Asteraceae. *Am. J. Botany* 62:541.

- Soldbrig, O.T. y Cantino, P.D. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 56:185-210.
- Sotomayor, D. y Zenteno, V. 1984. Adaptación de la economía de agua en *Prosopis tamarugo* Phil. Tesis de grado. Facultad de Ciencias Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile. 113p.
- Squeo, F., Olivares, N., Olivares, S., Pollastri, A. Aguirre, E., Aravena, R., Jonquera, C. y Ehleringer, J. 1999. Grupos funcionales en arbustos desérticos definidos en base a las fuentes de agua utilizadas. *Gayana Botanica* 56:1-15.
- Squeo, F. y J. Ehleringer. 2004. Isótopos estables: Una herramienta común para la ecofisiología vegetal y animal. En: *Fisiología Ecológica en Plantas*. H. Marino (ed). Valparaíso, Chile 59-80p.
- Sternberg, L., DeNiro, M.J. y Savidge, R.A. 1986. Oxygen isotope exchange between metabolites and water during biochemical reactions leading to cellulose synthesis. *Plant Physiology* 82:423-427.
- Sudzuki, F. 1969. Absorción foliar d humedad atmosférica en Tamarugo. Boletín Técnico No 30 Estación Experimental Agronómica. Universidad de Chile. 23p.
- Sudzuki, F., Botti, C., Acevedo, E. 1973. Relaciones hídricas de tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil. en la localidad de Canchones. Bol. Tec. Exp. Agron. U. de Chile, 37:3-23.
- Sudzuki, F. 1975. Captación y economía del agua en plantas que viven en ambiente de desierto. Universidad de Chile. Facultad de Agronomía. Boletín Técnico N° 40. Santiago. Chile.
- Sudzuki, F. 1985a. Utilización de la humedad ambiental por *Prosopis tamarugo* Phil. En: Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Sudzuki, F. 1985b. Influencia del medio ambiente sobre la anatomía foliar de *Prosopis tamarugo* Phil. En: Estado actual sobre el conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Sudzuki, F. 1981. Fisiología y relaciones hídricas del tamarugo (*P. tamarugo* Phil.). En: Estudio de las especies del género *Prosopis* en la Pampa del Tamarugal. CORFO. Santiago. Chile. Tomo V.
- Teeri, J.A. y Schoeller, D. 1979. $\Delta^{13}\text{C}$ values of an herbivore and the ratio of C_3 to C_4 plant carbon in its diet. *Oecologia* 39:1432-1939.
- Toro, H., Chiappa, E., Covarrubias, R. y Villaseñor, R. 1993. Interrelaciones de polinización en zonas áridas del norte de Chile. *Acta Entomológica Chilena* 17:1-10.

- Torres, H. 1985. Planificación de la conservación y desarrollo de la pampa del tamarugal. En: Estado Actual Sobre el Conocimiento de *Prosopis tamarugo*. Mario A. Habit (Ed.) Arica, Chile, 11-15 de Junio de 1984. FAO. 483p.
- Torres, H. 1989. La Reserva Nacional Pampa del Tamarugal: Recuperación de un Bosque Forrajero en el Desierto de Atacama en Chile. En: Role of Forestry in Combating Desertification. FAO Conservation Guide 21. FAO, Roma.
- Troughton, J.H., Card, K.A. y Hendy, C.H. 1974. Photosynthetic pathways and carbon isotope discrimination by plants. Carnegie Inst. Washington Yearb. 73:768.
- Turan, M., Kordali, S., Zengin H., Dursun, A. y Sezen, Y. 2002. Macro and Micro Mineral Content of Some Wild Edible Leaves Consumed in Eastern Anatolia. Acta Agriculturae Scandinavica, Section B - Plant Soil Science 53(3):129-137.
- Urey, H.C. 1947. The thermodynamic properties of isotopic substances. J. Chem. Soc. (London) 562-581.
- Villagra, P., Marone, L. y Cony, M. 2002. Mechanisms affecting the fate of *Prosopis flexuosa* (Fabaceae, Mimosoideae) seeds during early secondary dispersal in the Monte Desert, Argentina. Austral Ecology 27:416-421.
- Villagra, P.E. y Cavagnaro, J.B. 2006. Water stress effects on the seedling growth of *Prosopis argentina* and *Prosopis alpataco*. Journal of Arid Environments 64(3):390-400.
- Villaseñor, R., Chiappa, E., Covarrubias, R. y Toro, H. 1996. El problema de la autoplinización en *Prosopis tamarugo* Phil (Mimosaceae). Multequina 5:33-42.
- Virgona, J., Hubick, K.T., Rawson, H.M. y Farquhar, G.D. 1990. Genotypic variation in transpiration efficiency, carbon isotope discrimination and dry matter partitioning during early growth in sunflower. Australian Journal of Plant Physiology 17:207-214.
- Vogel, J.C. 1980. Fractionation of the carbon isotopes during photosynthesis. Springer-Verlag, Berlin
- Walker, C.D., Leaney, F.W., Dighton, J.C. y Allison, G.B. 1989. The influence of transpiration on the equilibration of leaf water with atmospheric water vapour. Plant, Cell & Environment 12(3):221-234.
- White, J.W., Castillo, J.A. y Ehleringer, J. 1990. Associations between productivity, root growth and carbon isotope discrimination in *Phaseolus vulgaris* under water deficit Australian Journal of Plant Physiology 17:189-198.
- Wright, G., Hubick, K., Farquhar, G. y Rao, N. 1993. Genetic and environmental variation in transpiration efficiency and its correlation with carbon isotope discrimination and specific leaf area in peanut pp 247-267. En: Ehleringer, J.R., Hall A.E. and Farquhar G.S. (Eds.). Stable Isotopes and Plant Carbon-Water Relations. Academic Press, San Diego. 555 p.

- Yakir, D., DeNiro, M.J. y Rundel, P.W. 1989. Isotopic inhomogeneity of leaf water: evidence and implications for the use of isotopic signals transduced by plants. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 53:2769-2773.
- Yakir, D. 1992. Water compartmentation in plant tissue: isotopic evidence. In: Somero GN, Osmond, C.B., Bolis, L., (Eds.) *Water and life*. Berlin; Heidelberg, Germany: Springer-Verlag, 205-222.
- Zelada, L. 1986. The influence of the productivity of *Prosopis tamarugo* on livestock production in the Pampa del Tamarugal a review. *Forest Ecology and Management* 16:15-31.

