



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-197

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Impacto de cambios climáticos y ambientales en el crecimiento y la respuesta fisiológica de *Prosopis caldenia* (BURKART)

RISIO ALLIONE, L.¹, BRAVO, F.^{2,3}

¹ Instituto Multidisciplinario de Investigaciones Biológicas (CONICET-UNSL). Av. Ejército de los Andes 950, 5700. San Luis, Argentina

² Instituto Universitario de Gestión Forestal Sostenible. Universidad de Valladolid-INIA. E.T.S. Ingenierías Agrarias. Edificio E. Avda. de Madrid, 44. 34004. Palencia.

³ Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales. Universidad de Valladolid. Campus la Yutera, E.T.S. Ingenierías Agrarias. Edificio E. Avda. de Madrid, 44. 34004. Palencia.

Resumen

Los objetivos de este trabajo están centrados en los bosques de *Prosopis caldenia* y fueron: i) comparar y caracterizar los diferentes tipos fisonómicos de bosques; ii) desarrollar un modelo de cuantificación de biomasa total, determinar su partición dentro del árbol y el ratio biomasa subterránea/aérea; iii) modelizar patrones de respuesta entre el incremento diamétrico anual (IDA) e índices anuales de aridez (IAA); iv) modelizar la variabilidad interanual en la producción de frutos; v) modelizar patrones de respuesta entre el IDA, $\delta^{13}\text{C}$, IAA y la eficiencia en el uso del agua (EUA). Los resultados indicaron que: 1) existen dos tipos fisonómicos de bosques; 2) el peso seco de biomasa está significativamente correlacionada con el área de la base del fuste y la altura del árbol. La mayor parte de la biomasa se encuentra en la copa, raíces y finalmente en el fuste; 3) Las variaciones en los IAAs influyen significativamente en el IDA y la respuesta es dependiente del sitio y del árbol; 4) El clima (principalmente temperaturas) influye significativamente en la producción de fruto a nivel de árbol; 5) No se detectó una correlación entre las variaciones de $\delta^{13}\text{C}$ y de IAA, pero sí entre el IDA y $\delta^{13}\text{C}$.

Palabras clave:

Secuestro de carbono, densidad y desarrollo, eficiencia del uso del agua, producción de vainas, *Prosopis caldenia*.

Introducción

Importantes cambios ambientales de origen natural y/o antrópico han tenido lugar en la Pampa semiárida argentina durante los últimos 150 años, lo que ha modificado profundamente la dinámica de los bosques xéricos que originalmente la dominaban, llamados comúnmente caldenales. Se pueden identificar cuatro importantes cambios en la región central de Argentina. En primer lugar, un incremento en las precipitaciones. En el último siglo se identificaron dos períodos con diferentes tendencias y valores medios (1903-1962) y (1963-2010), se observó un incremento del 22% en las precipitaciones (566 vs 688 mm año⁻¹) y un aumento de 1,5 veces en la frecuencia de grandes eventos de precipitación (>50 mm.día⁻¹) durante el segundo período (CONTRERAS et al., 2013).

En segundo lugar, un aumento del nivel del manto freático, los cambios en la cobertura y uso del suelo, sumado al incremento en las precipitaciones registrado en esta región durante las últimas décadas (ECHEVARRIA et al., 2006), han ocasionado una profunda transformación hidro-geomorfológica del paisaje. Entre los cambios más notables se encuentra el aumento de la recarga hídrica que derivó en ascensos freáticos y salinización de la superficie (SANTONI et al., 2010). En los últimos 40 años se observó un aumento promedio de 0,15 m año⁻¹ en el nivel del manto freático con un incremento total de 10 m (CONTRERAS et al., 2013) además de la formación súbita de nuevos cursos de agua con importantes procesos de erosión hídrica.

En tercer lugar se debe mencionar el impacto generado por la ganadería. La introducción de bovinos en el Caldenal data posiblemente de mediados del siglo XIX y desde entonces ha transformado su cubierta vegetal, alterando algunos de los ciclos naturales principalmente, los mecanismos de regeneración, el régimen de incendios y la estructura de los pastizales naturales. Los patrones de

consumo y dispersión de semillas de *Prosopis caldenia* (caldén) por el ganado vacuno se relacionarían con las causas del aumento en la densidad de poblaciones de caldén en pastizales, lo que origina cambios fisonómicos y funcionales en el ecosistema (DUSSART et al., 1998).

Finalmente, los incendios. El fuego, es un factor ecológico natural en el Caldenal que ha modelado el paisaje, influenciando significativamente la evolución de las especies y la dinámica de la vegetación (BÓO et al., 1997; LLORENS y FRANK, 2003). El régimen natural de incendios ha sufrido modificaciones a partir de los cambios socio-económicos que se dieron en la región a fines del siglo XIX (LERNER, 2004). Los incendios modifican la fisonomía de las poblaciones de caldén contribuyendo a la conversión de bosques abiertos en bosques de altas densidades (fachinales) sin tener un efecto significativo en la tasa de mortalidad debido a la capacidad del caldén para rebrotar desde la base cuando la parte aérea muere (LLORENS, 1995).

En este trabajo se resumen parte de los resultados más importantes de varios estudios realizados recientemente que, integrados en la tesis doctoral de la primera autora (RISIO ALLIONE, 2016), se centraron en la respuesta fisiológica y en el crecimiento a cambios climáticos y ambientales de los bosques secos del centro de Argentina dominados por *Prosopis caldenia*.

Objetivos

Los objetivos generales de esta tesis fueron; analizar el impacto de los principales cambios ambientales ocurridos durante los últimos 150 años, y generar información básica que permita el desarrollo de políticas de gestión, con un criterio selvícola a nivel regional y/o de rodal en los bosques secos del centro de Argentina, dominados por *P. caldenia*. Para alcanzar esto se plantearon objetivos específicos en cada uno de los 5 estudios que conforman esta tesis que de manera conjunta permiten abordar y comprender los objetivos generales de este trabajo.

Materiales y métodos

Para el desarrollo de esta tesis se utilizaron sitios de muestreo ubicados en toda el área de distribución natural de la especie y en sitios puntuales, seleccionados para evaluar cada uno de los objetivos específicos propuestos. Se aplicaron diferentes metodologías para el análisis de los datos en cada uno de los estudios con el fin de abordar las diferentes hipótesis de partida planteadas. A continuación, se resumirán las principales características de cada estudio por separado.

i) **Cambios en la fisonomía y control de la densidad de los bosques de *Prosopis caldenia*.** Se utilizaron datos del Primer Inventario de Bosques Nativos (PIBN), con unidades de muestreo distribuidas en toda el área de distribución natural de la especie. La intensidad de muestreo y los detalles del mismo se encuentran detallados en el “Manual de cartografía digital y SIG”, (SAGPyA, 2007). Se establecieron dos tipos fisonómicos de caldenales de acuerdo a las características dasométricas; a) Bosques cerrados (CC), y b) Bosques abiertos (CA). En total se utilizaron 97 unidades de muestreo, 22 de CC y 75 CA. Se registraron variables daso y dendrométricas, así como evaluaciones visuales del paisaje (topografía, desertificación, degradación, etc). Se analizó la relación entre una variable dependiente cuantitativa y variables independientes predictivas del rodal, para lo que se ajustó un sistema de ecuaciones alométricas no lineales utilizando regresiones no lineales, en las que la estimación de los parámetros está basada en métodos iterativos, dependiente de parámetros de partida (estimados a partir de linearizar las variables y ajustando una regresión lineal). Finalmente se realizó un ajuste simultáneo del sistema de ecuaciones por mínimos cuadrados generalizados conjuntos (*Seemingly Unrelated Regressions*, SUR) (ZELLNER, 1962). A partir de estos resultados se construyó un diagrama de manejo de la densidad el cual es, un modelo estático del rodal donde se representa gráficamente la relación entre producción y densidad a través de los distintos estados del rodal.

ii) **Cuantificación de la biomasa total, distribución de la misma dentro del árbol y la relación biomasa aérea/subterránea de *Prosopis caldenia*.** Se establecieron 30 parcelas distribuidas al azar en una superficie de 92 ha ubicada en el límite Norte del área de distribución natural de la especie. En cada parcela se registró; el diámetro en la base y a la altura del pecho, altura total,

de bifurcación y de la base de la copa, el punto de máxima amplitud de copa y los radios de copa. Se establecieron 11 clases diamétricas (con incrementos de 5 cm cada una). El 92 % de los árboles se encontró dentro de las primeras 4 clases, por lo que dentro de estas se seleccionaron al azar 38 árboles para cuantificar su biomasa. Cada árbol fue apeado y separado en: hojas, raíces, fuste, ramas de menos de 2 cm, entre 2 y 7 cm y de más de 7 cm de diámetro. Se obtuvo el peso fresco y seco de cada fracción de biomasa y se tomaron muestras para análisis dendrocronológicos. Con el fin de realizar estimaciones consistentes de las distintas fracciones de biomasa, se ajustaron regresiones a través de SUR (ZELLNER, 1962), al igual que en el estudio anterior. Se utilizaron regresiones ponderadas para evitar la heterocedasticidad, frecuentemente presente en los datos de biomasa. El factor de ponderación se estimó mediante una función potencial de la variable independiente, tal y como se detalla en PARRESOL (2001) y BALBOA-MURIAS et al. (2006). La posible presencia de multicolinealidad se verificó mediante el número condicional (condition number) (MYERS, 1990).

iii) **Relaciones clima-crecimiento.** Se establecieron tres sitios de muestreo, en los que se tomaron secciones transversales de 5 cm de grosor aproximadamente, a la altura de 1,3 m y/o en la base de cada árbol (0,2 m). Cada sección fue acondicionada y analizada siguiendo las técnicas dendrocronológicas estándares (STOKES y SMILEY, 1996). Para el cofechado y análisis de calidad de las series resultantes se utilizaron los programas COFECHA (GRISINO-MAYER, 2001) y ARSTAN (HOLMES, 2001). Para analizar la respuesta en el incremento diamétrico ante las variaciones climáticas se utilizó un algoritmo multi-nivel (BIOdry) que calcula y compara información dendrocronológica con índices de aridez desarrollado por LARA et al. (2013). BIOdry modeliza los patrones de respuesta en el crecimiento del árbol con respecto a valores extremos de disponibilidad de agua considerando los niveles jerárquicos de varianza, definidos por el diseño experimental y las condiciones ecológicas de la especie (réplica de la muestra, adaptaciones individuales, rodal, ecorregión, entre otras).

iv) **Variación interanual en la producción de fruto de *Prosopis caldenia*.** Se establecieron unidades de muestreo en 5 sitios diferentes ubicados en un radio de 40 km con el fin de que todos estuviesen influenciados por las mismas condiciones climáticas. La recolección de los frutos se realizó cuando se había producido la abscisión de al menos el 90 % de las vainas presentes en la copa del árbol (Mayo-Junio de acuerdo a las condiciones climáticas de cada año). Se garantizó que en cada sitio experimental el ganado no tuviese acceso al predio a partir del momento del inicio de la abscisión (Marzo -Abril), la predación por fauna silvestre si existió no fue controlada. Se escogieron árboles por rodal al azar (entre 25 y 68 dependiendo de la fisonomía del bosque), se tomaron 4 muestras de 1 m² orientadas cada una hacia un punto cardinal bajo la copa del mismo, y se llevaron a estufa (80°C) para determinar el peso de la materia seca. En cada árbol muestreado se midió el radio de copa mayor y menor además del diámetro del fuste a 1,3 m. A partir del peso de las muestras se estimó la producción total de vainas por árbol en función de su cobertura de copa. Se utilizó un modelo inflado en ceros log-normal (ZILN) (TOOZE et al., 2002). En esta distribución la probabilidad de ocurrencia (o no) del evento estuvo definida mediante una distribución binomial, mientras que la abundancia condicional del evento se caracteriza mediante una distribución log-normal, que es truncada en cero por naturaleza. Las covariables fueron seleccionadas a través del ajuste de un modelo de regresión binomial para la parte de ocurrencia del evento y, un modelo log-normal para la intensidad del mismo.

v) **Respuestas fisiológicas ante cambios ambientales locales y globales.** Se establecieron tres sitios de muestreo a lo largo de un gradiente de aridez y con marcadas diferencias hidrológicas. Se tomaron muestras dendrocronológicas de árboles dominantes a 1,3 m. La toma de muestras para los análisis isotópicos se realizó, sobre las muestras dendrocronológicas previamente datadas y cofechadas. Se tomó una muestra de cada anillo anual de crecimiento con un ancho mayor a 0,5 mm con la ayuda de un microscopio binocular. Cada muestra fue reducida en tamaño, homogeneizada y llevada a estufa. Una alícuota de cada muestra fue pesada y colocada en capsulas de estaño que fueron sometidas a combustión. El CO₂ resultante fue analizado en un espectrofotómetro de masas, donde la determinación del $\delta^{13}\text{C}$ fue determinado de acuerdo a los procedimientos internacionales estándares. Se utilizaron modelos mixtos, con una estructura de efectos aleatorios anidada y que se expande progresivamente para evaluar las respuestas diferenciales en el incremento diamétrico anual, la eficiencia intrínseca en el uso del agua y en $\delta^{13}\text{C}$ ante diferentes índices anuales de aridez y condiciones de sitio (edad, densidad del rodal, nivel del manto freático). La estructura de efectos

aleatorios fue común para todas las variables analizadas, cambiando los efectos fijos de acuerdo al objetivo perseguido.

Resultados

A continuación se resumen los principales resultados de los estudios por separado.

i) **Cambios en la fisionomía y control de la densidad de los bosques de *Prosopis caldenia*.** Los resultados de este estudio mostraron que si existen diferencias significativas dentro del Caldenal suficientes como para al menos establecer dos tipos fisionómicos: Caldenales Abiertos (CA) y Cerrados (CC). Se encontraron diferencias en la composición de especies y en el número de árboles de cada especie en las poblaciones adultas y de regenerado. En los CC, se registró un menor número de plántulas de caldén y un mayor número de especies acompañantes que en los CA. En el análisis de la distribución de la estructura de edades para los CC encontramos una mayor proporción de rodales maduros y sobremaduros, contrariamente, los CA mostraron una mayor proporción de rodales jóvenes (coetáneos y disetáneos). Con el objetivo de desarrollar una herramienta que permita el control de la densidad y un manejo silvícola de los caldenales, se ajustó de manera simultánea un sistema de ecuaciones que permite estimar el diámetro cuadrático medio (cm) (Dg) y el volumen total ($m^3 \cdot ha^{-1}$) (VT). Los resultados fueron estadísticamente significativos para los CC pero no se obtuvieron resultados estadísticamente significativos para los CA. El número de pies.hectárea⁻¹ y la altura dominante fueron seleccionados como covariables para el modelo de Dg y el Dg, la altura dominante y el número de pies.hectárea⁻¹ para el modelo de VT. Se construyó un diagrama de manejo de la densidad con los modelos seleccionados que permite estimar el VT, el Dg, el número de pies.hectárea⁻¹, la altura dominante (m) y el índice de densidad de Reineke (REINEKE, 1933).

ii) **Cuantificación de biomasa aérea y subterránea de *Prosopis caldenia*.** En el caso de *P. caldenia*, existe una correlación positiva y significativa entre el área de la base del fuste y el peso seco de los distintos compartimentos de biomasa del árbol; hojas (0,74), fuste (0,85), raíces (0,89), ramas de diámetros de < 2 (0,67), entre 2-7 (0,77) y > 7cm (0,77) (entre paréntesis los valores correspondientes al coeficiente de correlación). El mejor modelo para la estimación de la biomasa de caldén (total y de sus fracciones) incluyó al área de la base del fuste y la altura del árbol como covariables explicativas:

$$W = (\beta * AB^2) + (\lambda * h)$$

Donde: W, es el peso de biomasa seca de las distintas fracciones del árbol; AB, área de la base del fuste; h, altura del árbol; β y λ , parámetros estimados del modelo.

La estimación de la fracción de biomasa correspondiente a las hojas mejoró significativamente cuando fue incluida junto con las ramas de menos de < 2cm en el análisis ($R^2_{adj}:$ 0,71). Para cada una de las fracciones de biomasa analizadas, así como para la estimación de la biomasa total, el modelo que presentó los mejores valores de ajuste independiente fue el mismo para todas. De acuerdo a los resultados del ajuste simultáneo realizado las fracciones de biomasa total y fuste son las que pueden ser estimadas con mayor exactitud (R^2_{adj} del ajuste simultáneo: 0,75). El caldén destina la mayor parte de su biomasa (46 %) al desarrollo de la copa (ramas de diferentes diámetros y follaje), en segundo lugar a las raíces y por último al fuste. Los resultados obtenidos sugieren que no existe una relación entre la edad del árbol y el ratio biomasa subterránea/aérea pero este último si está influenciado por el número de individuos. ha^{-1} , incrementándose cuando este aumenta.

iii) **Relaciones clima-crecimiento en *Prosopis caldenia*.** En el área de estudio las temperaturas medias mensuales permanecieron prácticamente constantes mientras que las precipitaciones sufrieron fuertes variaciones, con un marcado déficit hídrico en la estación estival. Los IAAs calculados no presentaron una tendencia creciente a lo largo del tiempo, la década 1997-2007 fue la más estable y húmeda de los últimos 60 años (con excepción del año 2003). La partición de la variabilidad de los datos en estructuras jerárquicas anidadas (año, canutillo, árbol y sitio) mejoró significativamente el ajuste de los modelos evaluados. Las relaciones entre las fluctuaciones del crecimiento del árbol (IDAs) y la correspondiente oscilación de la aridez son dependientes del árbol y del sitio.

No se encontró una respuesta significativa a los cambios en la aridez a nivel de población. Respuestas irregulares, con diferentes magnitudes a nivel de árbol si fueron identificadas. De los 65 árboles analizados 23 respondieron significativamente. Las respuestas fueron detectadas frente a diferentes intensidades de cambios en la aridez. Existen diferencias en las respuestas del crecimiento en función del sitio, ya que el ajuste del modelo mejora significativamente si se incorpora el sitio como un efecto aleatorio. No se identificó un patrón de respuesta común dentro del sitio a nivel poblacional ya que el ajuste del modelo mejora significativamente cuando se incorpora el árbol como un efecto aleatorio. Se realizaron correlogramas de Mantel a nivel de sitio obteniendo respuestas muy heterogéneas y produciéndose las mismas a diferentes intensidades de cambios en los IAAs. Estos resultados confirman que la respuesta del caldén en el incremento diamétrico anual ante variaciones en los índices anuales de aridez es independiente y a nivel de árbol individual.

iv) Variación interanual en la producción de fruto de *Prosopis caldenia*. Los resultados obtenidos muestran una alta variabilidad en la producción de fruto entre árboles, sitios, años y años dentro de un mismo sitio. Un alto porcentaje de la producción anual por árbol fue nula, generando una asimetría y un sesgo hacia la derecha en la distribución de los datos sugiriendo que la mayor parte de la producción aún en años buenos está limitada a unos pocos árboles. Se modelizó simultáneamente la fructificación de caldén como el resultado de dos procesos conjuntos ocurrencia e intensidad, procesos que son afectados por diferentes factores ambientales y de árbol. La mayor parte de las covariables incluidas están relacionadas con la temperatura y fueron comunes a las dos partes del modelo, sugiriendo que la ocurrencia y abundancia de la fructificación en caldén están gobernadas por los mismos factores. La cantidad de precipitaciones en el último mes de la maduración de fruto (Abril) fue incluida ya que, ésta afecta el peso final del fruto. Se evaluaron diferentes estructuras aleatorias del modelo pero sólo presentó resultados estadísticamente significativos aquella que incluyó al año, sugiriendo que la producción de fruto de *P. caldenia* está fuertemente influenciada por el año pero no por el árbol o el sitio.

v) Respuestas fisiológicas de *Prosopis caldenia* ante cambios ambientales locales y globales. Se encontraron diferencias en el valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ entre sitios y dentro de cada sitio de estudio. No se encontraron diferencias significativas entre rodales jóvenes y maduros, pero si se identificó un patrón espacial en el contenido de $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos de *P. caldenia* que varía de acuerdo a la profundidad del manto freático. La variabilidad de $\delta^{13}\text{C}$ a nivel de árbol dentro de cada sitio fue baja sugiriendo que son factores a nivel de sitio los que predominan sobre los factores a nivel de árbol en la $\delta^{13}\text{C}$ de caldén. La iEUA mostró un marcado patrón ascendente a lo largo del tiempo con una estratificación en función del sitio de muestreo. Los mayores valores de iEUA fueron encontrados en los sitios en los que la profundidad del manto freático era también mayor. Los árboles más eficientes en el uso del agua, fueron los que no tuvieron acceso al manto freático como una fuente de agua suplementaria. La iEUA fue decreciendo a medida que el nivel del manto freático asciende entre los sitios. Se encontraron diferencias entre los IAA para cada sitio, con una tendencia decreciente entre los tres sitios para el período analizado.

Los modelos mixtos ajustados para $\delta^{13}\text{C}$ que incluían IAAs como un efecto fijo no mostraron parámetros estadísticamente significativos en ninguna de las diferentes estructuras del modelo evaluadas, sugiriendo que las variaciones en $\delta^{13}\text{C}$ observadas no podrían ser explicadas por las variaciones observadas en los IAAs. Se modelizó la $\delta^{13}\text{C}$ incorporando el valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ como un efecto fijo, todos los parámetros fijos y aleatorios obtenidos fueron estadísticamente significativos. El ajuste del modelo mejoró significativamente al incorporar el sitio, nivel del manto freático dentro del sitio y la edad del árbol como efecto aleatorio. Estos resultados indican que existe una diferencia y una variación significativa en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre los sitios y que el ajuste del modelo mejora significativamente al incorporar el nivel del manto freático y la edad del árbol en los efectos aleatorios del modelo. Se ajustó un modelo mixto para iEUA con IAAs como efecto fijo y el ajuste del mismo mejoró muy significativamente al incorporar el sitio de muestreo y el árbol como efectos aleatorios. Dejando en evidencia que existen diferencias significativas en la iEUA entre los sitios de muestreo y que el efecto del árbol en la iEUA es también significativo.

Finalmente se ajustaron modelos mixtos para IDAs con $\delta^{13}\text{C}$ como un efecto fijo y diferentes estructuras aleatorias. La incorporación del sitio, nivel del manto freático dentro del sitio y la edad como efectos aleatorios mejoró el ajuste del modelo. Estos resultados indican que existe una correlación significativa entre IDAs y $\delta^{13}\text{C}$, y que la variabilidad en IDAs en función de $\delta^{13}\text{C}$ es significativamente mejor explicada al incorporar la posición topográfica y la edad del árbol en el modelo.

Discusión

La discusión y el análisis de los resultados de los diferentes estudios que conforman esta tesis será organizada en tres apartados; Dinámica, Crecimiento y Manejo de los caldenales.

Dinámica de los Caldenales

Diversos autores han reportado un proceso de “arbustización” que modificó el paisaje original de los caldenales (PEINETTI et al., 1991, 1994; PELÁEZ et al., 1992; PRIVITELLO y GABUTTI, 1993; DISTEL et al., 1996; LERNER y PEINETTI, 1996; BOÓ et al., 1997; DUSSART et al., 1998). Este proceso tuvo y tiene consecuencias en la dinámica, el crecimiento y la gestión que se realiza sobre ellos. El incremento en el número de pies por ha^{-1} , afectó la relación biomasa aérea/subterránea (BA/BS) de caldén en concordancia con lo reportado por MOKANY (2006), quien afirma, que en las especies leñosas ésta relación está influenciada por factores asociados al desarrollo del rodal.

En caldén, la relación BA/BS varió desde 1,88 a 0,07 con una media de 0,58, valor que casi duplica al establecido por CHANNEL (1982) y CAIRNS (1997) para especies deciduas (0,25). Aun así, es similar a los resultados de RUIZ-PEINADO et al., (2012) para especies de la península Ibérica (los que variaron entre 0,36-0,81). Las diferencias encontradas entre las relaciones de biomasa de las especies Ibéricas y caldén, con los valores establecidos por CHANNEL (1982) y CAIRNS (1997) podrían ser parcialmente explicados por la historia de manejo a la que se ha sometido cada rodal (extracción de leña o carbón y/o quemas prescritas), y a la influencia en el crecimiento de un clima árido/semiárido. En el cuál, profundos y extensos sistemas radicales son necesarios. GASTON (1998) determinó una relación media de 0,47 para bosques y sabanas en regiones áridas y semiáridas, lo que se aproxima a nuestros resultados.

El aumento de la densidad en los caldenales también afectó significativamente la dinámica de la regeneración ya que, el caldén es una especie heliófila que en sotobosque presenta una regeneración deficiente (SAGPyA, 2007). Al analizar la curva de la población del regenerado, en los CC se encontró una mayor proporción de individuos en las clases superiores, por el contrario en los CA la mayor parte se encontró en las clases poblacionales inferiores y luego fue descendiendo en las clases posteriores. Estos cambios en las estructuras de edades en el regenerado se ven reflejadas en los rodales adultos (masas coetáneas, disetáneas, jóvenes y/o sobremaduros). Se encontraron diferencias entre las estructuras de edades de los CA y CC, los caldenales abiertos son mayoritariamente rodales jóvenes (coetáneos y disetáneos), resultado que está en concordancia con los presentados anteriormente y con el proceso de arbustización reportado por otros autores (PEINETTI et al., 1991, 1994; PELÁEZ et al., 1992; PRIVITELLO y GABUTTI, 1993; DISTEL et al., 1996; BOÓ et al., 1997; DUSSART et al., 1998). La estructura de edades observada en los CC, también se corresponde con los resultados anteriores, un tercio de las unidades de muestreo corresponden a rodales maduros o sobremaduros. Se registraron cambios en la composición de especies en cada tipo fisonómico y en los estratos adultos y de regenerado de cada uno de ellos. Se registró una mayor cantidad de árboles de caldén en la población adulta de los CA que en la de los CC, por el contrario en estos últimos fue mayor la proporción de *G. decorticans* y de *P. flexuosa*.

El aumento en la densidad o el proceso de “arbustización” descrito para los caldenales, así como su avance sobre tierras de pastizales es consecuencia de la interacción de varios factores. Sin embargo, es principalmente atribuida a la inclusión en el ecosistema de la ganadería bovina, la cual, produjo un aumento en las tasas de regeneración, que casi se quintuplicó en el bosque abierto y fue 12 veces mayor en las áreas de pastizales (DUSSART et al., 1998). Diversos autores han demostrado que la tasa de germinación de *P. caldenia* aumenta para las semillas que son consumidas por

el ganado vacuno (PEINETTI et al., 1991.; PELÁEZ et al., 1992; DISTEL et al., 1996). La ganadería extensiva es la principal actividad económica en el Caldenal, y la exclusión de la misma del ecosistema es inviable. Entender cuáles son los factores que gobiernan la producción de frutos de caldén permite un aprovechamiento racional y eficiente del recurso, estimar la producción del mismo y comprender los pulsos de regeneración ya que la producción de semilla es la primer limitante en el proceso de regeneración del bosque (JORDANO et al., 2004).

De acuerdo con nuestros datos y en concordancia con lo reportado por otros autores la producción de vainas de *P. caldenia* presenta una gran variabilidad interanual (PEINETTI, et al. 1991; PRIVITELLO et al., 2001), lo que origina series temporales de datos con una distribución sesgada, truncada e inflada en ceros. El uso de un modelo mixto inflado en ceros con una distribución log-normal permitió respetar la naturaleza de los datos sin violar los supuestos básicos de estadística (normalidad y correlación) factores que han sido identificados como los principales impedimentos en la modelización de la producción de frutos (CALAMA et al., 2008). La mayoría de las especies de *Prosopis* pueden florecen independientemente de las precipitaciones (SIMPSON et al., 1977), siendo más sensibles al fotoperiodo y a la longitud de la estación de crecimiento (SOLBRIG y CANTINO, 1975). Una limitación en los recursos disponibles, el momento de las precipitaciones, el contenido de hídrico del suelo y la ocurrencia de heladas y viento, han sido sugeridos como causas físicas de la alta tasa de aborto de flores y frutos de los *Prosopis* (SOLBRIG y CANTINO, 1975; CARIAGA et al., 2005). La ausencia de un adecuado sistema de polinización y la predación por insectos podrían estar entre las causas ecológicas (SIMPSON et al., 1977; TORO et al., 1993). Sin embargo, de acuerdo con nuestros resultados, los factores climáticos son los principales determinantes de la variabilidad interanual en la producción de frutos de las poblaciones de caldén ubicadas en el extremo norte del área de distribución natural de la especie.

El 45% de nuestras observaciones fueron producciones nulas y sólo el 17 % de los árboles muestreados tenían un DAP menor a 13 cm, diámetro que de acuerdo con PRIVITELLO (2001), se correspondería con un árbol de aproximadamente 20-25 años. El pico de producción de frutos en los *Prosopis* ocurre alrededor de los 15-20 años de edad (SAWAL et al., 2004), lo que sugiere que la presencia o ausencia de frutos es más dependiente de otros factores, tales como el clima, que de un proceso gobernado por sólo una variable como puede ser la madurez del árbol. Las variables climáticas incorporadas al modelo ajustado están relacionadas con los procesos de floración-fructificación descritos para la especie por PEINETTI (1991). De las 15 covariables climáticas seleccionadas, 11 son térmicas, lo que sugiere que la ocurrencia y producción de frutos de caldén están principalmente gobernados por las temperaturas y no por las precipitaciones como se ha indicado para otras especies de *Prosopis* y como se esperaría en un ambiente semiárido (CARIAGA et al., 2005). FELKER et al. (1984) quienes sugirieron la existencia de un umbral térmico para las especies del género *Prosopis*, con el fin de asegurar una adecuada presencia de polen que atraiga a los insectos polinizadores. La influencia limitada de las precipitaciones en la fructificación de caldén podría explicarse por el acceso de los árboles al manto freático. De esta forma, el agua aportada por los acuíferos subterráneos hace que la falta de precipitaciones no sea un factor limitante para la fructificar. En los sitios de muestreo utilizados en este estudio, el nivel del manto freático se encontraba a una profundidad menor a los 15 m.

Respuestas fisiológicas y de crecimiento

Basándonos en las relaciones alométricas e incorporando variables a nivel de árbol que permitan recoger la heterogeneidad inducida en ellas, se ajustó un sistema de ecuaciones para cuantificar la biomasa aérea y subterránea de caldén. Como variables de entrada al sistema se utilizó el área de la base del fuste (a partir del diámetro en la base del árbol), y la altura del árbol. La incorporación de la altura como variable explicativa no produjo mejoras significativas en el ajuste de los modelos. Aun así, fue retenida en el análisis ya que se encuentra presente en todos los inventarios forestales e indirectamente facilita información sobre el ambiente de competencia en el que el árbol se desarrolló (edad, densidad y/o calidad de sitio) (WIRTH y SCHUMACHER, 2004). Esta información le da al modelo mayor adaptabilidad y menor especificidad permitiendo que sea utilizado en diferentes ambientes (KETTERINGS et al., 2001).

Las predicciones de biomasa foliar de caldén basadas en el área basal, diámetro basal o diámetro a la altura del pecho no presentaron parámetros de ajuste estadísticamente significativos, resultados similares a los obtenidos por LEDESMA et al (2010), por lo que la fracción de biomasa foliar se unió a la de las ramas de menos de 2 cm de diámetro. Todos los modelos del sistema de ecuaciones presentaron un ajuste independiente similar, con un R^2_{adj} mínimo igual a 0,66 para las ramas de 2-7 cm de diámetro y un máximo de 0,82 para el fuste con corteza. De acuerdo con los análisis de la partición de la biomasa dentro del árbol, el caldén destina la mayor parte de sus recursos al desarrollo de la copa (hojas más ramas de todos los diámetros), luego al sistema radical y finalmente al fuste.

En caldén existe una relación significativa entre el proceso floración/fructificación-clima, y también en el proceso clima-crecimiento (BOGINO y VILLALBA, 2008; BOGINO y JOBBÁGY, 2011). En nuestra área de estudio se han registrado cambios en la precipitación media durante el último siglo acompañado de un incremento de la temperatura, siguiendo la tendencia mundial (BARROS et al., 2008). Estas dos variables climáticas son las más influyentes en el crecimiento vegetativo, por lo que se utilizaron para calcular índices anuales de aridez (IAAs) que permiten medir la interacción entre las mismas incluyendo el efecto de periodos con déficit hídricos.

Los IAAs no mostraron una tendencia a lo largo del período estudiado, en general menores valores se observaron después de los años ochenta pero también mayores valores extremos. La década entre 1997-2007 fue la más húmeda y estable del período analizado (con excepción del año 2003). De acuerdo con nuestros resultados, los cambios registrados en los IAAs durante los últimos 53 años han influenciado significativamente el incremento diamétrico anual de *P. caldenia* a nivel de árbol pero no a nivel poblacional ya que cada árbol respondió de manera independiente a diferentes intensidades de cambio en los IAAs (pequeños, medianos y fuertes). Los correlogramas de Mantel, revelaron que no existe un patrón de comportamiento definido entre los residuos de los índices anuales de aridez (RIAAs) y los residuos de los incrementos diamétricos anuales (RIDAs). Tampoco se encontraron correlaciones significativas entre los incrementos diamétricos anuales (IDAs) y las precipitaciones anuales totales. Una posible explicación, podría ser el consumo de agua subterránea por parte de los árboles que actuaría como un buffer en años de sequía. De acuerdo con BOGINO y JOBBÁGY (2011), la relación clima-crecimiento en caldén está fuertemente influenciada por la profundidad del manto freático. La interacción agua subterránea-crecimiento descrita para caldén, sumado a los cambios en el balance hídrico en los sitios de muestreo podrían explicar parcialmente la heterogeneidad observada en la respuesta (individual y/o poblacional) ante variaciones en los IAAs.

Teniendo en cuenta los resultados obtenidos al analizar el crecimiento, y la influencia del clima en él. Se evaluó la respuesta fisiológica del caldén frente a cambios en los IAAs y con un gradiente de profundidad del manto freático. Se analizaron las variaciones en los Incrementos diamétricos anuales (IDAs), el ratio C^{12}/C^{13} ($\delta^{13}C$) y la eficiencia intrínseca del uso del agua (iEUA). Se encontraron diferencias en la $\delta^{13}C$ y en IDA entre los sitios de muestreo. Estos se encuentran ubicados en un transecto Norte-Sur en donde; la profundidad del manto freático aumenta, la iEUA decrece, la $\delta^{13}C$ se incrementa y la ocurrencia de valores extremos y la variabilidad interanual en los IAAs se acentúa. Las series de $\delta^{13}C$ reflejan una fuerte coherencia espacial, sugiriendo la presencia de un mecanismo común que controla el contenido de ^{13}C en cada sitio de muestreo. Pequeñas variaciones se registraron entre los árboles de cada sitio, lo que nos permite asumir condiciones homogéneas dentro de ellos. Esto sugiere que una causa externa y no un factor fisiológico de la planta podría ser el principal determinante de la variación isotópica en caldén.

La respuesta del $\delta^{13}C$ a nivel de sitio mostró un claro patrón de estratificación. Mediante el ajuste de modelos mixtos con una estructura de factores aleatorios que se expande incorporando factores anidados; sitio, condiciones dentro de sitio, árbol y año se analizaron las variaciones de $\delta^{13}C$, IDAs y iEUA. Como resultado se observó que existen variaciones significativas en el $\delta^{13}C$, en la iEUA y en IDAs de caldén a lo largo del período analizado entre los sitios, y entre condiciones dentro de un mismo sitio. Confirmando que la $\delta^{13}C$ de los anillos de crecimiento de caldén varía a lo largo del período analizado entre los sitios, y entre condiciones dentro del mismo sitio. La mejora del modelo al incorporar el sitio como un factor aleatorio fue altamente significativa, confirmando las diferencias entre sitios.

Se modelizó también la respuesta en el $\delta^{13}\text{C}$, incorporando los IAAs como efectos fijos y la misma estructura aleatoria explicada anteriormente. Con el fin de confirmar si las diferencias detectadas en el $\delta^{13}\text{C}$ entre los sitios, las condiciones dentro del sitio y los árboles respondían a las variaciones en los IAAs y en consecuencia al clima. En las diferentes estructuras evaluadas los parámetros del modelo no fueron estadísticamente significativos, sugiriendo que las variaciones observadas en $\delta^{13}\text{C}$ entre los sitios no estarían gobernadas por variables climáticas. Los bajos valores de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados en los sitios en los que el manto freático se encuentra entre 0,5-12 m de profundidad podrían explicarse por el hecho que estos árboles difícilmente sufran un estrés hídrico. Ya que en años con bajas precipitaciones disponen y hacen uso de una fuente extra de agua, comportamiento que ya ha sido descrito en otras especies de *Prosopis* (JOBÁGY et al., 2011). Se identificó un patrón de estratificación en los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ por sitio de muestreo en función de un gradiente de acceso al manto freático. Lo que nos sugiere que las condiciones del manto freático podrían ser más importantes que los IAAs a la hora de explicar la variación isotópica en los anillos de *P. caldenia*.

Diversos autores han detectado un incremento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para los árboles jóvenes, lo que se conoce como “efecto juvenil”. Las causas de este podrían ser; la utilización de aire reciclado por los árboles de menor porte previamente respirado por los árboles de un estrato superior (SCHELESER y JAYASEKERA, 1985) o el incremento en altura, ya que el potencial de agua de la hoja decrece con la altura y esto podría ser la causa de una reducción en la conductancia estomática y en consecuencia incrementar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ a medida que el árbol crece (MCDOWELL et al., 2002). Se evaluó la influencia del efecto juvenil en caldén, dos rodales con diferentes edades fueron muestreados. Los rodales jóvenes presentaron una edad media de 57 y los maduros de 90 años. No se encontraron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ para un mismo año entre los dos rodales, esto podría ser explicado, por la situación inicial en la cual se establecieron las plántulas en el rodal joven. Este es un bosque secundario, regenerado a partir de una tierra agrícola, sin árboles, en la cual el proceso de respirar aire “reciclado” por parte de las plántulas no ocurrió.

La respuesta más común al incremento de la concentración atmosférica de CO_2 es un incremento en la iEUA. Ya que con una mayor concentración de CO_2 disponible en la atmósfera los estomas son capaces de limitar la pérdida de agua para captarlo afectando adversamente la tasa de asimilación de CO_2 (GAGEN et al., 2011). Esta tendencia ascendente en la iEUA ha sido registrada en varias especies (SAURER et al. 1997) y también la hemos encontrado en caldén. En los tres sitios de muestreo se encontró una tendencia ascendente en la iEUA a lo largo del periodo estudiado. Se detectaron diferencias en la iEUA entre sitios y dentro del mismo sitio. Se identificó un patrón de respuesta de la iEUA en función de la profundidad del manto freático, mientras más profundo mayor iEUA. Ante los cambios registrados en la iEUA, es posible que las relaciones ^{13}C -clima en los árboles se vean alteradas, así como posiblemente las relaciones entre el ancho de anillo/densidad y el clima, a medida que los árboles se tornan menos sensibles al estrés hídrico, también podrían dejar de responder significativamente a otros factores climáticos limitantes (GAGEN et al., 2011).

Si bien, como se mencionó en párrafos anteriores no se pudo identificar una respuesta clara a nivel de población ante variaciones comunes en las condiciones de aridez. Esto podría deberse a la posible influencia de diversos factores que afectaron el incremento anual del ancho de anillo conjuntamente con el clima y que no fueron debidamente incluidos en el análisis como por ejemplo, la influencia del manto freático. Debido a esos resultados, en este estudio se modelizó el incremento diamétrico anual a través de un modelo mixto, con el $\delta^{13}\text{C}$ como efecto fijo y la misma estructura anidada de efectos aleatorios explicada anteriormente. Todos los parámetros estimados del modelo fueron estadísticamente significativos y el modelo mejoró significativamente cuando el sitio y la condición dentro del sitio se incluyeron como efectos aleatorios. Estos resultados sugieren que en caldén la respuesta fisiológica y la variación en el ancho de anillos están significativamente relacionadas y responden conjuntamente a variaciones en las profundidades del manto freático. Por lo que, estos dos métodos de análisis podrían utilizarse como técnicas complementarias para comprender la dinámica de crecimiento de las especies bajo condiciones de cambio climático y de diferentes profundidades del manto freático.

Herramientas de gestión

Históricamente en los caldenales se han aplicado dos tipos de métodos para regular la densidad de las especies leñosas; mecánicos (bulldozer, rolos, tractores con cadenas o cables de acero) y fuegos prescritos (DUSSART et al., 1998; VILLALOBOS, 2007). Ninguno de estos dos métodos permite un aprovechamiento de la madera o una selección racional de la cantidad de pies a remover. La efectividad de estos métodos en el corto-mediano plazo es limitada debido a la capacidad del caldén para rebrotar desde la base del tocón cuando sólo es removida la parte aérea (LLORENS, 1995; DUSSART et al., 1998).

El rebrote basal origina árboles multi-fustes, con relaciones alométricas alteradas, menores alturas totales y una mayor relación de biomasa subterránea/aérea que los árboles que no han sido afectados (MIDGLEY, 1996; DUSSART et al., 1998). Existe una diferencia en la acumulación de biomasa entre árboles de *Prosopis* mono y multi-fustes, posiblemente debido a variaciones en la capacidad fotosintética entre estos dos patrones de crecimiento (ÁLVAREZ et al., 2011). De acuerdo con nuestros datos, la proporción de árboles mono y multi-fustes en los caldenales ubicados en el Norte del área de distribución natural de la especie es aproximadamente el 50% para cada uno (Datos no mostrados). Es posible que estas proporciones se vean modificadas por la intensidad de acción de los factores de disturbio mencionados (LLORENS, 1995; DUSSART et al., 1998, MEDINA, 2007). La acción antrópica impacta en el número de pies.ha⁻¹ de los Caldenales, ya se discutió el incremento en la tasa de regeneración por la acción del ganado vacuno y la estimulación del rebrote basal por la muerte o remoción de la parte aérea del árbol por la acción del fuego o la extracción de la misma (LLORENS, 1995; DUSSART et al., 1998, MEDINA, 2007). Este incremento en la densidad de los caldenales origina múltiples y profundos cambios en la dinámica de estos bosques y puede afectar negativamente la ganadería al reducir la producción de especies herbáceas forrajeras deseables y disminuir la accesibilidad a las mismas (ARCHER y SMEINS, 1991). Regular de manera racional el número de pies.ha⁻¹ del Caldenal es el primer paso para gestionarlos de manera sustentable. Ya que de acuerdo con los resultados de los diferentes estudios de esta tesis, la densidad del rodal modifica aspectos claves de la dinámica de los bosques de *P. caldenia* (relación biomasa aérea/subterránea, tasas y composición de especies).

Se ajustó un sistema de ecuaciones para el desarrollo posterior de un diagrama de manejo de la densidad (DMD) para cada tipo fisonómico identificado en el Estudio I, caldenales abiertos (CA) y cerrados (CC). El resultado para los CA no fue estadísticamente significativo por lo que se descartó la posibilidad de desarrollar un DMD para estos caldenales. Contrariamente, para el CC los parámetros estadísticos del modelo fueron adecuados por lo que si se continuó con el análisis y se desarrolló un DMD para los mismos. Establecer límites adecuados para la densidad de un rodal es una tarea compleja. Un adecuado régimen silvicultural cuyo objetivo sea la producción de madera debe mantener la densidad de árboles entre un 60 y 35% del máximo índice de ocupación de sitio (SDI) (Jack and Long, 1996). Estos valores son específicos de cada especie y dependientes del sitio. En nuestro caso, no podemos asegurar que los rodales de nuestra base de datos hayan alcanzado el máximo tamaño de árbol y de ocupación de sitio posible ya que pueden haber sufrido pérdidas ocasionales de árboles (debido a la extracción de leña, fuego o herbivoría).

Esto origina un problema ya que se debe asumir que las observaciones de una determinada clase de tamaño (o densidad) para una densidad (o tamaño) dado, representa la máxima relación a lo largo de todas las clases de densidades (o tamaños) de la base de datos, lo que no puede ser verificado (HANN, 2014). De acuerdo con HANN (2014) la única manera objetiva de determinar el límite de una especie es la de contar con una gran base de datos que permita ajustar varios límites poblacionales y el mayor correspondería al límite de la especie. Por otro lado, varios autores establecen subjetivamente la máxima línea densidad-tamaño (LONG, 1985; LYNCH et al., 2004). En nuestro caso y debido a la ausencia de un criterio claro para definirlo y a la ausencia de índices específicos para la especie o para el género, máximo SDI fue definido sumando 2 veces la desviación estándar (134,5) a la máxima densidad observada (673 árboles ha⁻¹).

Los DMD son herramientas simples con una sólida base conceptual, que permiten realizar análisis rápidos de múltiples alternativas silvícolas hasta lograr el escenario deseado y no pretenden ser un modelo detallado de crecimiento y/o rendimiento (algunos ejemplos de DMD

con resultados prometedores: BARRIO-ANTA et al., 2005; VALBUENA et al., 2008; CASTEDO-DORADO et al., 2009). Estos podrían representar una alternativa sustentable y racional a los métodos aplicados en la actualidad para regular la densidad de los bosques de caldén. El uso de los DMD, permite el control sobre el porcentaje de pies.ha⁻¹, área basal y diámetro cuadrático medio (entre otros) que se va a remover, se genera un menor impacto sobre la masa, evitan las transformaciones y sus consecuencias descritas previamente, permiten un aprovechamiento de los recursos forestales y generar políticas y planes de gestión a largo plazo. Son fáciles de entender y utilizar, por lo que los usuarios pueden obtener el máximo rendimiento sin tener una tradición forestal. Conociendo solo dos datos y localizando el punto en el diagrama, es posible estimar el resto de las variables por ejemplo, a partir de la densidad y el Dg es posible calcular la altura dominante, volumen total y el índice de Reineke para el rodal.

Conclusiones

A continuación se presentan las conclusiones más importantes derivadas de cada uno de los estudios realizados. Los resultados de esta tesis mostraron que:

1. Existe una heterogeneidad suficiente dentro del Caldenal como para al menos establecer dos tipos fisonómicos a partir de la composición, el número de pies de cada especie, los índices de valor de importancia de las especies, la distribución de la estructura de edades, la tendencia y el porcentaje de árboles en las clases de regenerado.

2. En *P. caldenia* existe una correlación positiva y significativa entre el peso seco de los distintos compartimentos de biomasa del árbol (hojas, fuste, raíces y ramas de diámetros de < 2, entre 2-7 y > 7cm), el área de la base del fuste y la altura. La mayor parte de la biomasa se encuentra en la copa (ramas de diferentes diámetros y follaje), en segundo lugar a las raíces y por último en el fuste.

3. No se detectó una relación entre la edad del árbol y la relación biomasa subterránea/aérea pero este último si está influenciado por el número de pies ha⁻¹, incrementándose cuando este aumenta.

4. Los cambios registrados en los IAAs durante los últimos 53 años han influido significativamente en el incremento diámetro anual de *P. caldenia*. La respuesta ante oscilaciones comunes en los índices anuales de aridez es dependiente de las condiciones de sitio y del árbol. Por lo que no se detectó una respuesta común a nivel de poblacional.

5. El clima influye significativamente el proceso de floración- fructificación de *P. caldenia* y en la variabilidad interanual de la producción de fruto a nivel de árbol, en las poblaciones ubicadas en el límite norte del área de distribución natural de la especie. Los resultados obtenidos en esta tesis indican que la ocurrencia y producción de frutos de caldén están principalmente relacionados con las temperaturas y no con las precipitaciones, como se ha sugerido para otras especies de *Prosopis* y se esperaría en un ambiente semiárido. Esto podría estar influido por la profundidad y el acceso de los árboles al manto freático.

6. La eficiencia intrínseca en el uso del agua de *P. caldenia* se ha incrementado a lo largo de la segunda mitad del siglo pasado. Se detectó una relación entre la profundidad del manto freático y la eficiencia intrínseca en el uso de agua, los árboles más eficientes en el uso del agua fueron los que no tuvieron acceso al uso del manto freático como fuente de agua suplementaria y está fue decreciendo a medida que el nivel del manto freático asciende.

7. La edad del árbol influye significativamente en las oscilaciones del $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos anuales de crecimiento de caldén. No se detectó una correlación entre las variaciones de $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento de *P. caldenia* y las oscilaciones en los índices anuales de aridez. Si existe una correlación significativa entre el incremento dimétrico anual y $\delta^{13}\text{C}$ de caldén.

Agradecimientos

A la Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación (Argentina), Servicio meteorológico Nacional (Argentina) e INTA Villa Mercedes por datos meteorológicos y del Inventario Forestal Nacional. A los diferentes revisores anónimos que mejoraron la calidad de los diferentes trabajos a través de sus sugerencias y comentarios. Al Ministerio de Educación de Argentina, al Programa de movilidad de la Unión Europea ERASMUS MUNDUS ECW 2009- 1655/001-001 lote 16 y al Ministerio de ciencia y técnica (Argentina) PICT2011 0745 por el apoyo económico.

Referencias

ÁLVAREZ, J., VILLAGRA, P., VILLALBA, R., CONY, M., ALBERTO, M. 2011. Wood productivity of *Prosopis flexuosa* DC woodlands in the central Monte: influence of population structure and tree-growth habit. *J of Arid Environ.* 75:7–13

ARCHER, S., SMEINS, F. 1991. Ecosystem-level processes. Chap. 5. In Heitschmidt, R.K. and J.W. Stuth (eds.). *Grazing Management: an Ecological Perspective*. Timber Press, Portland, Oregon. 257 pp.

BALBOA-MURIAS, M., RODRIGUEZ-SOALLERIO, R., MERINO, A., ALVAREZ-GONZALEZ, J. 2006. Temporal variations and distributions of carbon stocks in aboveground biomass of radiata pine and maritime pine pure stand under different silvicultural alternatives. *Forest Ecology and Management* 237: 29-38.

BARRIO-ANTA M, ÁLVAREZ-GONZÁLES, J. 2005. Development of a stand density management diagram for even-aged pedunculate oak stands and its use in designing thinning schedules. *Forestry* 78 (3): 209-216.

BARROS, V., DOYLE, M., CAMILLONI, I. 2008. Precipitation trends in Southeastern South America: Relationship with ENSO phases and low-level Circulation. *Theoretical and Applied Climatology* 93 (1-2):19-33.

BOGINO, S., VILLALBA, R. 2008. Radial growth and biological rotation age of *Prosopis caldenia* BURKART in Central Argentina. *J. of Arid environ.* 72: 16-23.

BOGINO, S., JOBBÁGY, E. 2011. Climate and groundwater effects on the establishment, growth and death of *Prosopis caldenia* trees in the Pampas (Argentina). *Forest Ecol. and Manag.* 262: 1766-1774.

BÓO R., PELÁEZ, D., BUNTING, S., MAYOR, M., ELÍA, O. 1997. Effect of fire on woody species in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environments* 35 (1): 87-94.

CALAMA, R., MUTKE, S., GORDO, J., MONTERO, G. 2008. An empirical ecological-type model for predicting Stone pine (*Pinus pinea* L.) cone production in the Northern Plateau (Spain). *Forest Ecol. and Manag.* 255 (3-4): 660-673

CAIRNS, M., BROWN, S., HELMER, E., BAUMGARDNER, G. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111(1): 1-11.

CHANNEL, M. 1982. *World forest biomass and primary production data*. London (England): Academic Press.

CARIAGA, R., AGUERO, P., RAVETT, D., VILELA, A. 2005. Differences in production and mortality of reproductive structures in two *Prosopis* L. (Mimosaceae) shrub species from Patagonia, Argentina. *J.of Arid Environ.* 63: 696–705.

CASTEDO- DORADO, F., CRECENTE- CAMPO, F., ÁLVAREZ-ÁLVAREZ, P., BARRIO-ANTA, M. 2009. Development of a stand density management diagram for radiata pine stands including assessment of stand stability. *Forestry* 82, (1),doi:10.1093/forestry/cpm032

CONTRERAS, S., SANTONI, C., JOBBÁGY, E. 2013. Abrupt watercourse formation in a semiarid sedimentary landscape of central Argentina: the roles of forest clearing, rainfall variability and seismic activity. *Ecohydrology* 6: 794-805.

- DISTEL, R., PELÁEZ, D., BÓO, R., MAYOR, M., ELÍA, O. 1996. Growth of *Prosopis caldenia* seedlings in the field as related to grazing history of the site and in a greenhouse as related to different levels of competition from *Stipa tenuis*. *J. of Arid Environ.* 32: 251-257.
- DUSSART, E., LERNER, P., PEINETTI, R. 1998. Long-term dynamics of two populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *J. of Range Manag.* 51: 685-691.
- ECHEVARRIA, J., GIULLIETTI, J. 2006. Precipitación media anual. En: Aptitud forestal de la provincial de San Luis. Echevarría, J., Jobbágy, E. y Collado, D. San Luís, Argentina.
- FELKER, P., CLARK, P., OSBORN, J., CANNEL, G. 1984. *Prosopis* pod production comparison of North American, South American, Hawaiian and African germplasm in young plantations. *Economic Botany*, 38 (1): 36-51.
- GAGEN, M., FISINGER, W., WAGNER-CREMER, F., MCCARROLL, D., LOADER, ROBERTSON, I., JALKANEN, R., YOUNG, G., KIRCHHEFER, A. 2011b. Evidence of changing intrinsic water-use efficiency under rising atmospheric CO₂ concentrations in Boreal Fennoscandia from subfossil leaves and tree ring $\delta^{13}\text{C}$ ratios *Global Change Biol.* 17, (2): 1064–1072.
- GASTON, G., BROWN, S., LORENZINI, M., SINGHI, K. 1998. State and change in carbon pools in the forest of tropical Africa. *Global Change Biol.* 4(1): 97-114
- GRISINO-MAYER, H. 2001. Evaluating cross-dating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research* 57: 205-211.
- HANN, D. 2014. Modelling of the maximum size-density line and its trajectory line for tree species: observations and opinions. *Forest biometrics research paper* 5.
- HOLMES, R. 2001. Dendrochronology program library. Available from the laboratory of Tree Ring Research, University of Arizona, Tucson, Ar, USA.
- JACK, S., LONG, J. 1996. Linkages between silviculture and ecology: an analysis of density management diagrams. *Forest Ecology and Management* 86: 205-220
- JOBBÁGY, E., NOSETTO, M., VILLAGRA, P., JACKSON, R. 2011. Water subsidies from mountains to deserts: their role in sustaining groundwater-fed oases in a sandy landscape. *Ecological Applications* 21: 678–694.
- JORDANO, P. PULIDO, F., ARROYO, J., GARCÍA-CASTAÑO, J., GARCÍA-FAYOS, P. 2004. Procesos de limitación demográfica. En: VALLADARES, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Páginas 229-248. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., Madrid. ISBN: 84-8014-552-8. pp.: 229-248.
- KETTERINGS, Q., COE, R., VAN NOORDWJJK, M., AMBAGAU, Y., PALM, C. 2001. Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting aboveground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecol. and Manag.* 146 (1-3): 199-209
- LARA, W., BRAVO, F., MAGUIRE, D. 2013. Modeling patterns between drought and tree biomass growth from dendrochronological data: A multilevel approach. *Agricul. and forest meteorol.* 178: 140-151.
- LEDESMA, M., CARRANZA, C., BALZARINI, M. 2010. Estimación de la biomasa foliar de *Prosopis flexuosa* mediante relaciones alométricas. *AgriScientia* 27 (2): 87-96.
- LERNER, P. 2004. El Caldenar: dinámica de poblaciones de caldén y procesos de expansión de leñosas en pastizales. En: ARTURI, M., FRANGI, J., GOYA, J. *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*, UNLP, CD-Room.

- LLORENS, E. 1995. Viewpoint: The state and transition model applied to the herbaceous layer of Argentina's calden forest. *Journal of Range Management* 48: 442-447.
- LLORENS, E., FRANK, E. 2003. El fuego en la provincia de La Pampa. En: *Fuego en los ecosistemas Argentinos* (Ed. C.R. Kundst, S. Bravo y J. Panigatti) INTA. Sgo. Del Estero. pp.: 259-268.
- LYNCH, T., WITTEWER, R., STEVENSON, D. 2004. Estimation of Reineke and volume-based maximum size-density lines for shortleaf pine. In: K.F. Connor (ed.), *Proceedings of the 12th biennial southern silvicultural research conference*. Southern research station, Ashville, North Carolina. General Technical Report SRS-71. pp. 226.
- MCDOWELL, N., PHILLIPS, N., LUNCH, C., BOND, B., RYAN, M. 2002. An investigation of hydraulic limitation and compensation in large, old Douglas-fir trees. *Tree Physiology* 22: 763-774.
- MEDINA, A. 2007. Reconstrucción de los regímenes de fuego en un bosque de *Prosopis caldenia*, provincia de La Pampa, Argentina. *Bosque* 28 (3): 234-240.
- MIDGLEY, J. 1996. Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants; because resprouters are shorter than reseeders. *Ecography* 19(1): 926.
- MOKANY, K., RAISON, J. 2006. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomass. *Global Change Biol.* 12 (1): 84-96.
- MYERS, R. 1990. *Classical and modern regression with applications*. Duxbury Press Belmont, Calif., pp.: 488.
- PARRESOL, B. 2001. Additivity of non linear biomass equations. *Can. J. of Forest Res.* 31: 865-878.
- PEINETTI, R., MARTINEZ, O., BALBOA, O. 1991. Intra-specific variability in vegetative and reproductive growth of a *Prosopis caldenia* Burkart population in Argentina. *J. of Arid Environ.* 21: 37-44.
- PEINETTI, R., DUSSART, E., BONIGSEGNA, J. 1994. Análisis dendrocronológico preliminar de la tendencia de edad en caldén (*Prosopis caldenia* (L) Burk.). *Proceeding of International Meeting of the IAWA*. Mar del Plata, Argentina. pp.: 877.
- PELÁEZ, D., BÓO, R., ELÍA, O. 1992. Emergence and seedling survival of calden in the semiarid region of Argentina. *Journal of Range Management* 45: 564-568.
- PÉREZ DÍAZ, J., VERDES, P. 2014. Análisis de la variabilidad genética en *Prosopis caldenia* (Burkart) mediante el uso de marcadores moleculares. Trabajo final de tesina para optar al grado de Licenciado en Biología molecular. Universidad Nacional de San Luis, Argentina.
- PRIVITELLO, M., GABUTTI, E. 1993. Producción de vainas de caldén en la región de bosque de caldén de la provincia de San Luis. *Actas Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano*.
- PRIVITELLO, L., GABUTTI, E., LEPORATI, J. 2001. Chauchas de caldén. Factores ambientales que afectan su producción. *Actas en la XVII reunión de la Asociación Latinoamericana de producción animal*. La Habana. Cuba.
- REINEKE, L. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *J. of Agric. Res.* 46 (7): 627-638.
- RISIO ALLIONE, L. 2016. Impacto de cambios climáticos y ambientales en el crecimiento y la respuesta fisiológica de *Prosopis caldenia* (BURKART). Tesis doctoral. Universidad de Valladolid. España.
- SANTONI, C., JOBBÁGY, E., CONTRERAS, S. 2010. Vadose zone transport in dry forests of central Argentina: role of land use. *Water* W10541. DOI: 10.1029/2009WR008784.

- SAURER, M., BORELLA, S., SCHWEINGRUBER, F. 1997. Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences. *Trees* 11: 291-297.
- SAWAL, R., RATAN, R., YADAV, S. 2004. Mesquite pods (*Prosopis juliflora*) as a Feed Resource for Livestock -A review. *Asian-Australian Journal of Animal Science* Vol 17, (5): 719-725.
- SECRETARÍA DE AMBIENTE Y DESARROLLO SUSTENTABLE DE LA NACIÓN. 2007a. Informe Regional Espinal. Segunda Etapa. ANEXO I. Estado de Conservación del Distrito Caldén.
- SCHLESER, G., JAYASEKERA, R. 1985. $\delta^{13}\text{C}$ variations in leaves of a forest as an indication of reassimilated CO_2 from the soil. *Oecologia* 65: 536-542
- STOKES, M.A., SMILEY, T.L., 1996. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Arizona Press.
- SIMPSON, B., NEFF, J., MOLDENKE, A. 1977. *Prosopis* flowers as a resource. In: Simpson BB (ed) *Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems*. US/IBP Synthesis Series 4. Hutchinson & Ross, Dowden, pp.: 84-105
- SOLBRIG, O., CANTINO, P. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal Arnold Arboretum* 56: 185-210.
- TOOZE, J., GRUNWALD, G., JONES, R. 2002. Analysis of repeated measurements data with clumping at zero. *Statistical methods in medical research* 11: 341-355.
- Toro, H., Chiappa, E., Covarrubias, R., Villaseñor, R. 1993. Interrelaciones de polinización en zonas áridas de Chile. *Acta Entomológicas Chilenas* 18: 20-29.
- VALBUENA, P., DEL PESO, C., BRAVO, F. 2008. Stand Density Management Diagrams for two Mediterranean pine species in Eastern Spain. *Forest System*. 17 (2).
- VEGA, M., HERNÁNDEZ, P. 2005. Molecular evidence for natural interspecific hybridization in *Prosopis*. *Agroforestry Systems* 64: 197-202.
- VIGLIZZO, E., JOBBÁGY, E. 2010. Expansión de la frontera agropecuaria en Argentina y su impacto ecológico-ambiental. Buenos Aires, Argentina INTA.
- DE VILLALOBOS, A., PELÁEZ, D., BÓO, R., MAYOR, M., ELIA, O. 2007. Effect of a post-fire environment on establishment of *Prosopis caldenia* seedlings in central semiarid Argentina. *Austral Ecology* 32(5): 581-591.
- WIRTH, C., SCHUMACHER, J. 2004. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiol.* 24 (2): 121-39.
- ZELLER, A. 1962. An efficient method of estimating seemingly unrelated regression and test for aggregation bias. *J. of American Stat. Association* 57: 348-368.