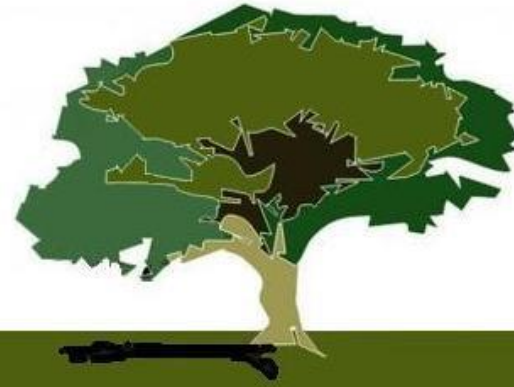


Tesis Doctoral



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

Lucía Risio Allione



Instituto
Universitario de Investigación
iFOR GESTIÓN
FORESTAL
SOSTENIBLE



Universidad de Valladolid



Universidad de Valladolid

ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIERÍAS AGRARIAS
INSTITUTO UNIVERSITARIO DE INVESTIGACIÓN EN GESTIÓN
FORESTAL SOSTENIBLE

TESIS DOCTORAL:

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

Presentada por **Lucía Risio Allione** para optar al grado de Doctor Internacional por la
Universidad de Valladolid

Dirigida por:
Dr. Felipe Bravo-Oviedo



Índice general

Agradecimientos	9
Note to readers.....	14
List of original works	14
General objectives and outline of the thesis	15
RESUMEN.....	17
1. Introducción	18
1.1 Caracterización general del Distrito del Caldenal	19
1.2 Principales cambios ambientales en el Caldenal registrados durante los últimos 150 años	22
1.3 Especie de estudio: <i>Prosopis caldenia</i> BURKART (caldén)	27
1.4 Selvicultura y usos de los caldenales	29
2. Objetivos generales, estructura y objetivos específicos de cada uno de los estudios que conforman la tesis.	31
2.1 Cambios en la fisionomía de los caldenales y control de la densidad de <i>P. caldenia</i> . Estudio I	34
2.2 Cuantificación de biomasa área y subterránea de <i>P. caldenia</i> . Estudio II.....	36
2.3 Relaciones clima-crecimiento. Estudio III	37
2.4 Variación interanual en la producción de fruto. Estudio IV.....	39
2.5 Variaciones en las respuestas fisiológicas ante cambios ambientales. Estudio V	40
3. Metodología y análisis de los datos.....	42
3.1 Sitios de muestreo	42
3.2 Diseño experimental y toma de datos.....	46
3.2.1 Datos climáticos	46
3.2.2. Cambios en la fisionomía y control de la densidad. Estudio I	47
3.2.3 Cuantificación de biomasa aérea y subterránea. Estudio II.....	51
3.2.4 Relaciones clima-crecimiento. Estudio III	53
3.2.5 Variación interanual en la producción de fruto. Estudio IV	55
3.2.6 Respuestas fisiológicas ante cambios ambientales locales y globales. Estudio V	56
3.3 Análisis de los datos.....	58

3.4 Software utilizado	62
4. Resultados	62
4.1 Cambios en la fisionomía y control de la densidad de los bosques de <i>Prosopis caldenia</i> . Estudio I	63
4.2 Cuantificación de biomasa aérea y subterránea de <i>Prosopis caldenia</i> . Estudio II	66
4.3 Relaciones clima-crecimiento en <i>Prosopis caldenia</i> . Estudio III	67
4.4 Variación interanual en la producción de fruto de <i>Prosopis caldenia</i> . Estudio IV	69
4.5 Respuestas fisiológicas de <i>Prosopis caldenia</i> ante cambios ambientales locales y globales. Estudio V	72
5. Discusión	75
6. Conclusiones generales	93
7. General conclusions	94
ESTUDIO I	96
Resumen	97
Abstract	98
1. Introduction	99
2. Material and Methods	102
3. Results	107
4. Discussion	117
5. Conclusions	121
6. Acknowledgements	122
ESTUDIO II	123
Resumen	124
Abstract	125
1. Introduction	126
2. Materials and methods	128
3. Results	136
4. Discussion	142
5. Conclusions	147
6. Acknowledgements	147
ESTUDIO III	148
Resumen	149

Abstract	151
1. Introduction	153
2. Material and Methods.....	155
3. Results	159
4. Discussion	163
6. Conclusions	167
7. Acknowledgements	167
ESTUDIO IV	168
Resumen	169
Abstract	170
1. Introduction	171
2. Material and Methods.....	173
3. Results	180
4. Discussion	187
5. Conclusions	190
6. Acknowledgments.....	191
ESTUDIO V	192
Resumen	193
Abstract	195
1. Introduction	196
2. Material and methods.....	198
3. Results	206
4. Discussion	214
5. Conclusions	218
6. Acknowledgements	218
BIBLIOGRAFÍA	219
ANEXO FOTOGRÁFICO	259
ANEXO CLIMÁTICO	269
ANEXO ESTADÍSTICO	278

Índice de figuras

Figura 1.....	16
Figura 2.....	21
Figura 3.....	23
Figura 4.....	32
Figura 5.....	44
Figura 6.....	48
Figura 7.....	50
Figura 8.....	52
Figura 9.....	54
Figura 10.....	56
Figura 11.....	57
Figura12.....	60
Figura 13.....	65
Figura 14.....	67
Figura 15.....	69
Figura 16.....	74
ESTUDIO I	
Figure 1.....	103
Figure 2.....	104
Figure 3.....	108
Figure 4.....	109
Figure 5.....	110
Figure 6.....	115
Figure 7.....	116
ESTUDIO II	
Figure 1.....	130
Figure 2.....	132
Figure 3.....	132
Figure 4.....	140
Figure 5.....	141
Figure 6.....	141
Figure 7.....	142
ESTUDIO III	
Figure 1.....	157
Figure 2.....	160
Figure 3.....	162
Figure 4.....	163
ESTUDIO IV	
Figure 1.....	175

Figure 2.....	181
Figure 3.....	181
ESTUDIO V	
Figure 1.....	200
Figure 2.....	201
Figure 3.....	202
Figure 4.....	209
Figure 5.....	210
Figure 6.....	211

Índice de tablas

Tabla 1.....	29
Tabla 2.....	43
Tabla 3.....	44
Tabla 4.....	47
Tabla 5.....	51
Tabla 6.....	52
Tabla 7.....	68
Tabla 8.....	70
Tabla 9.....	72
Tabla 10.....	73
Tabla 11.....	75

ESTUDIO I

Tabla 1a.....	111
Tabla 1b.....	112
Tabla 2.....	113
Tabla 3.....	113
Tabla 4.....	114

ESTUDIO II

Tabla 1.....	131
Tabla 2.....	133
Tabla 3.....	135
Tabla 4.....	136
Tabla 5.....	137
Tabla 6.....	139

ESTUDIO III

Tabla 1.....	160
Tabla 2.....	161
Tabla 3.....	161

ESTUDIO IV

Tabla 1.....	182
Tabla 2.....	182
Tabla 3.....	184
Tabla 4.....	185
Tabla 5.....	186

ESTUDIO V

Tabla 1.....	207
Tabla 2.....	208
Tabla 3.....	212
Tabla 4.....	213
Tabla 5.....	213

Agradecimientos

No es lo mismo marcharse de un lugar con la certeza o la obligatoriedad, de regresar, que marcharse de un lugar con la enorme incertidumbre de si volverás algún día a caminar por sus calles. En Palencia, además de viajar, comer cosas nuevas, conocer gente, crecer y aprender miles de cosas también he tenido un hogar que hizo que irse de casa, dejar a los amigos y a la familia no duela. Dicen por ahí que es de bien nacido ser agradecido (Estela este es tuyo...) y esta claro que todos somos el resultado de un montón de gente que nos va ayudando y enseñando cosas por el camino y que si nos ponemos se le puede agradecer hasta a la señora de la panadería, por que nadie pasa por nuestras vidas sin dejar algo...pero hay personas que son distintas, especiales y que merecen un reconocimiento. Esas no son las mejores, ni las más lindas, ni las más buenas, simplemente son los que uno elije para compartir lo más importante que tiene y que es el tiempo.

Está apartado es totalmente arbitrario, personal e irracional, no quiere decir que tenga razón ni que las cosas sean así, pero es como las siento hoy. Yo creo que uno debe agradecer a las personas que comparten, enseñan y te ayudan sin obligación ni recompensa alguna, más que las ganas de hacerlo, que no es parte de su trabajo, que hacen “de más”. También creo que a lo largo del camino me he encargado de decir gracias y lo que los quiero en persona, a cada uno con el que lo he sentido y aunque eso sea lo que más cuesta y mas vergüenza da, en el fondo es lo que más ilusión hace. Pero bueno para que vean que es de verdad lo dejo escrito y así lo lee un montón de gente curiosa a la que esto no le aporta nada.

Nada de lo que vivido hubiese sido posible sin el “Sí” de Felipe, que generó el marco para que se desarrolle este programa de doctorado, el convenio con las instituciones que otorgan las becas y claro, mi tesis. Hay mucho trabajo detrás de estas cosas y que no siempre se ven, así que gracias al capitán. A Mirta Gómez y Stella Bogino, por el empujón inicial y empujones extras a lo largo del camino. A Carlos Sierra y Rafa Calama por tirar un cable cuando parecía que no había solución, han sido una bocanada de oxígeno en el momento justo. A Celia Redondo, alguien que siempre “hace de más”, con una sonrisa, y una paciencia infinita para devolverme los formularios de las dietas y comprender después de haberle entregado 20, que soy un “quilombo” y lo de rellenar papeles no se me da bien.

Al “distinguido club del té” una corte que imparte justicia, que relaja, educa, resuelve las tesis, el mundo, amores, desamores y en donde se puede odiar libremente y sin motivos (a veces sí hay) a nuestros jefes (y siempre tenemos razón). “Al cali-club”, que es la versión nocturna del club del té (y tiene casi los mismos integrantes) pero que no imparte justicia por tener el juicio nublado para poder tomar decisiones. A “Petit”, por enseñarme que se puede tener amigos tan tan tan chiquititos y quererlos como si fueran gigantes, que para hacerse amigos nuevos no se necesita dinero, ni móvil, ni llaves, ni temperaturas sobre cero y sobre todo por acompañarme a descubrir el maravilloso mundo de los “potitos”.

A ”Romero” por intentar prolongar tooooooodas las noches, por llenar los días y noches de planes, por recordarme diariamente la importancia de asistir al “club del té” pero sobre todo por intentar enseñarme a decir que NO (todavía no me sale... pero siempre que creo que tendría que haber dicho que no, pienso en vos). A Wilson por compartir su dialecto, confundirme, hacerme pensar de “soy una farsante me van a descubrir y me hechan”, hacer que desarrolle una cara que exprese “te estoy entendiendo todo” y no se de que esta hablando y explicarme cosas (muchas), esto ha sido un motor de superación constante no solo para intentar sostener una conversación con algo más que monosílabos.

A los “Pajaros”, los mejores vecinos que se pueden tener!, no solo comparten sus conocimientos sobre el ciclo de la luna-el hombre-la menta, lo perjudicial que puede ser comer cosas con hormigas, ser feliz con un perrito feo, o lo mucho que se puede limpiar una casa aunque parezca limpia, sino que también comparten su vida, su tiempo y secretos trascendentales familiares como “el agua golpeada”. Gracias por enseñarme a golpear el agua!.

A “nubecita rosa”, por enseñarme que se puede estar aprendiendo de todo toooooodo el tiempo, como es un contenedor de basura por dentro y lo más útil cuantos centímetros cúbicos de nata montada entra en un orificio nasal. A Leti por decirme que pase lo que pase... lo importante es “no obcearse ni dramatizar” y avisarme que aunque la gente diga, San sebastian no es la ciudad más bonita. A Pablo, por hacerme creer que cuento buenos chistes y que uno se puede creer lo que sea, que lo importante es lo que uno piense y no lo que se es en realidad... el por ejemplo se cree antisocial, soso, no tan alto y así va el por la vida tan convencido...

A los “Marcianos” por muchas, muchas cosas pero sobre todo por mostrarme como se va por la vida de “buen rollito”, por las cenas de los mundos, por quererme tanto, y por mi sombrero de cuero. A “mi compi de despacho” por una paciencia infinita para escuchar “el chiste de las once”, “los viernes de chiste”, las quejas, las canciones, el mate (las manchas de mate y las quejas de Sonia), la invasión silenciosa (y no tanto) de todo, por cuidarme mis plantas y por “prestarme” todo el material de oficina y la oreja un millón de veces. A “chanchis” por enseñarme la versatilidad del cerdo en la alimentación humana, por el buen humor, por compartir su vida y hacerte sentir que fuiste parte de ella aunque te conozca hace una semana.

A “mama carbono”, por tantas taaantas cosas y como son tantas me voy a ocupar de que este en mi vida siempre para decírselo en persona, por enseñarme muchas cosas, por ocuparse, preocuparse y quererme como quiere ella... como se quiere a la familia y por los siempre tan necesario “Lu cariño... ¿Cómo estas?” que te desarman y te hacen confesar. A “operandis” por molar baaaastante poco y aun así hacerse querer, por llevar glamour a las comidas de agosto y por crear la costumbre de comprar pan y postre para todos. A Nacho por ser parada obligatoria en Madrid y hacer que uno se amigue con las ciudades grandes, por querer meter “el gusanito de coger setas”, por aceptarme en el selecto club de sus amigos de facebook y por mostrarme que siempre se puede sumar una actividad mas a una agenda terriblemente complicada.

A José por el sí fácil y la asistencia perfecta a todos los eventos, a Nico por tomar la posta del argentino del grupo (esto incluye gritar en los pasillos, contar chistes malos, opinar de todo sin saber, entre otras cosas), a “Zapatos” por soportarme cantarle durante 4 años “que bonitos que baratos” todas las mañanas. A Ainhoa por decir siempre que “No” y mostrarme en la práctica lo que me quería enseñar Romero, (después se dio cuenta y nos empezó a decir que “Sí”). A Cristóbal por los días de campo y las recomendaciones gastronómicas. Al capitán “Ali-oli” por compartir las series didácticas “Jorge 1, 2, 3 y 4”. Al “Rocker” por descubrirme hits que de otra manera no hubiese escuchado nunca. A Gonzalo y Claudia, compañeros de la aventura valoriana que fue casi tan extrema como el cruce a los Andes. A los de afuera de la Uni con los que el tiempo compartido a sido menor pero que también han alegrado mis días (mas que todo eran noches), Mori, Marta, Noe, Irene, Marina, Lucy, Roci, Carol, Pelochó...

A Cesar integrante del Cuarteto, por mantener la calma cuando nunca sabíamos adonde estábamos y adonde íbamos, por las aventuras en bici, por el soplo, por asalvarjar todos los fines de semana y cuidar de “sus chicas”, por no enojarse si sus pantalones volaban por la ventana del coche. A mis amigos de siempre por ser incondicionales, esperarme, llamarme, seguir contándome sus vidas y no hacerme sentir que estaba lejos, a que están desde siempre y son fundamentales, “las chicas”, Gringo, Leila, Negro, Juani y Lucas.

A los imprescindibles los que son la base de todo lo que soy, que son mi familia. Por siempre decirme que sí, que voy a poder, que seguro va bien y que lo que necesite ahí van a estar. A mi mamá y a mi papá por quererme, cuidarme, dedicarme tiempo y hacernos creer a mi hermano y a mi que somos los mejores, los más lindos, los más buenos, que si queremos lo hacemos, por que sin lo que me enseñaron no sería nada y nada tendría sentido. A mi hermano por que no hay otra palabra que lo defina mejor, tan distintos y el querernos tanto hace que encontremos puntos de encuentro inquebrantables que hacen que el sea eso mi “hermano” y llene esa palabra completamente, por hacer tan fácil tomar la decisión de partir pero mucho más la de volver, por litros y litros de mates compartidos y de kilómetros andados y por todos los que nos quedan... A Nakia por cuidar a dos de mis personas preferidas. A “Violencia rivas” y Luis, por todo lo que me enseñaron a lo largo del camino que ha sido de una ayuda invaluable a la hora de salir de casa (no se valoran las sargenteadas hasta que te salvan de una vergüenza), a la “enana mayor” y a Dolo por ser mis primeras amigas, por compartir tantas cosas y seguir haciéndolo. A mis “Lelos” por los domingos y las comiditas ricas. A Ari por dejarme entrar y estar, por compartir (hasta la comida...), por la confianza, por los puchitos y los vinitos, por horas de charlas afuera de los bares. Por cuidarme, por quererme mucho desde el minuto uno, por mediar, por poner paños fríos, por saber leerme y aconsejarme aunque siempre le diga que no tiene razón del todo.

Hay personas que uno no dejaría de ver jamás, que uno no quiere que se vayan de su vida aunque pasen los años, aunque nos veamos menos y estemos lejos... la esencia es estar siempre y que vuelva a ser igual el sentimiento al verse y juntarse, a mi me pasa justo eso con Estela. Es lo más parecido a una hermana que me encontré en estos 30 años, la mejor compañera de aventuras que se puede pedir. Gracias por tanto y por todo, por la paciencia,

por horas y horas de charlas (aunque Ari habla más), por kilómetros de viajes, por compartirme los amigos, la familia, las comiditas de Raquel, el perro, el auto, (no voy a poner cepillo de dientes por que es demasiado) y todo lo compartible sin siquiera pensarlo. Por que con diferencia lo mejor de este viaje fue habernos encontrado y esta tesis no es más que la excusa para habérselo permitido. Sin Estela mis días hubiesen sido muchísimo más aburridos, tristes y “normales”... lo bueno es que yo se que sigo siendo su sudaka preferida y nuevos días como esos vendrán.

Por último pero no menos importantes, de hecho son casi las más importantes de todos los que mencioné, a las dos que me sacaban a pasear y obligaban a desconectar, que me hacían creer que lo mejor que les había pasado era que yo llegara, que la buena noticia era yo y que se quedaron cuidando a mis dos ibéricas preferidas a Ona y a Lola.

Estos agradecimientos suenan un poco a despedida, pero por que las cosas se acaban, evolucionan y generan un nuevo equilibrio. Gracias por compartir y enseñarme. Lo más importante de esta experiencia no es que me vuelvo siendo doctora, es que me vuelvo siendo una mejor persona y eso es porque me llevo un pedacito de cada uno de los me cruce por ahí. Las despedidas son tristes pero son indispensables para el reencuentro, así que nos vemos en el Norte o el Sur... o en los bares!!!!

Note to readers

This thesis is based on five original works, which are referred to in the text with roman numerals (I, II, III, IV and V), published or under revision in different international journals. Each article constitutes one of the studies of the thesis. Authors, coauthors and the stage of the publication are presented below. Previously to the presentation of each study, the reader will find the list of original works and the outline of the thesis with the aims and general objectives. Then, a summary of the whole thesis written in Spanish (*Resumen*), which includes an introduction, the main methodologies and analyses employed, the main results of the separate studies, a general discussion and the general conclusions of the thesis. The studies are also referred to along the *Resumen* with roman numerals.

After that, the reader will find the five studies. Then, the list of references and, at the end, a photographic and a statistical annexes.

List of original works

I Risio, L., Bogino, S.M. and Bravo, F. 2014. A stand density management tool to support control measures of *Prosopis caldenia* in Argentina pristine grasslands. *iForest* (under revision).

II Risio, L., Herrero, C., Bogino, S.M. and Bravo, F. 2014. Aboveground and belowground biomass allocation in native *Prosopis caldenia* Burkart secondaries woodlands in the semi-arid Argentinean pampas. *Biomass and Bioenergy* 66:249-260.

III Risio, Lucía; Lara, Wilson; Bogino, Stella and Bravo, Felipe. Aridity variations in the semiarid Argentinean Pampas over the the second part of the last century: How they affect diameter growth of *Prosopis caldenia* at the edge of the world distribution area. *Target Journal: Dendrochronologia*

IV Risio, Lucía; Calama, Rafael; Bogino, Stella and Bravo, Felipe. Inter-annual variability in *Prosopis caldenia* pod production in the Argentinean semiarid Pampas: A modelling approach. 2014. Journal of Arid Environments (under revision).

V Risio, Lucía; Sierra, Carlos; Lara, W., Bogino, Stella and Bravo, Felipe. Physiological responses of *Prosopis caldenia* to environmental changes in the semiarid Argentinean Pampas: stable isotopes, water use efficiency, and growth. Target Journal: Tree physiology.

General objectives and outline of the thesis

The general objective of this thesis is to analyze the impact on the growth and physiological responses of the major environmental changes registered over the past 150 years on the central Argentina dry forests dominated by *P. caldenia* and generate basic information that allow the development of management policies with a silvicultural approach to the caldenales at regional and / or stand level. To achieve this, specific partial objectives in each study that conform this thesis were set, all together allow addressing and understanding the overall objective of this thesis.

Study I is the only focused at stand level and over the entire natural distribution area of the specie. In this one, the effect of the main disturbing factors that have modeled the *Prosopis caldenia* woodland physiognomy were analyzed and a stand density management options were developed. In the other four studies, (II, III, IV and V) the responses to the main environmental changes registered in the Caldenal at tree level were analyzed. This is, above and underground biomass production (Study II), annual tree rings increments (Study III), fruit production (Study IV) and physiological responses (Study V).

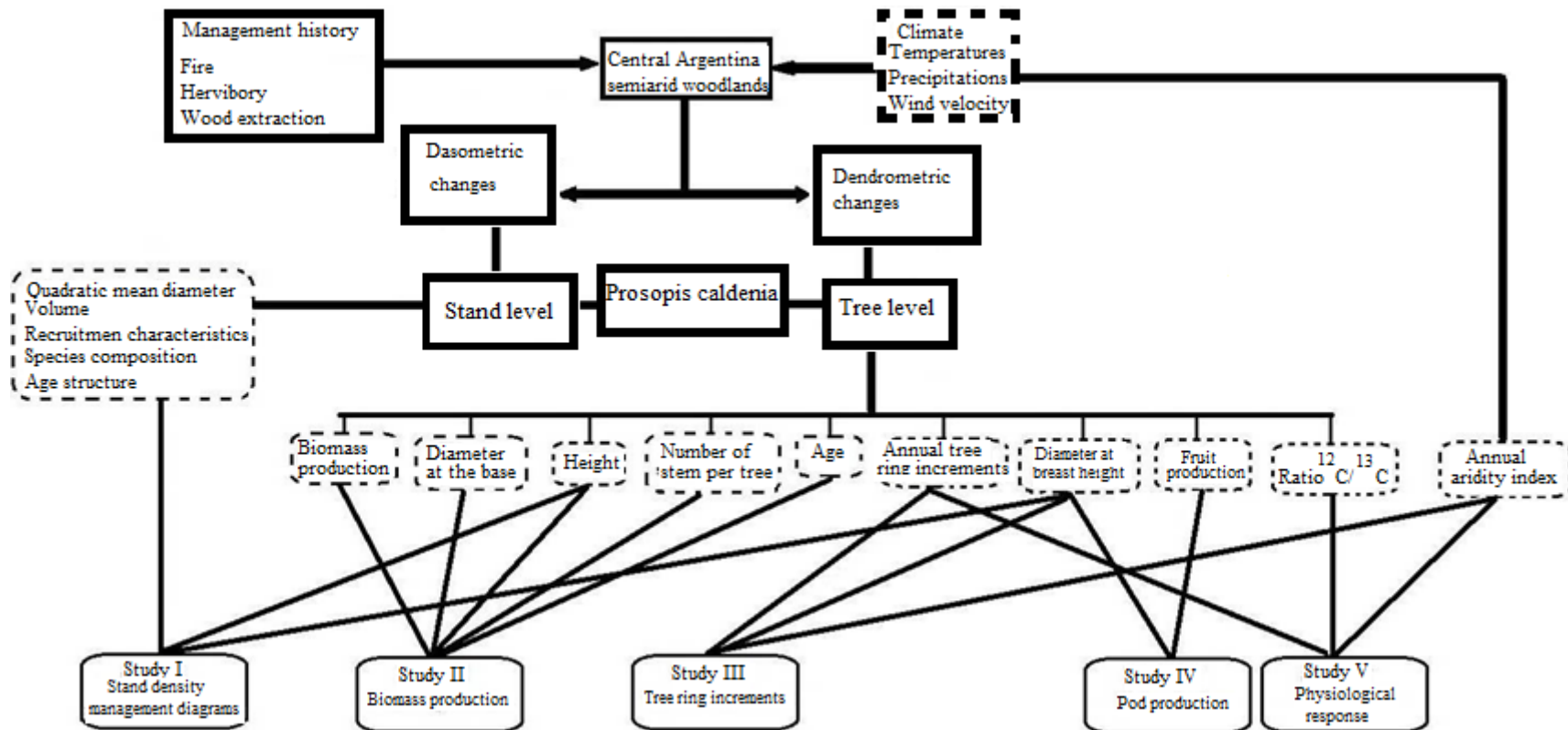


Figure 1. Outline of the thesis. Conceptual model of the climatic and environmental changes over the *Prosopis caldenia* growth and physiological responses. The main measured variables (discontinued lines rectangles), studies (roman numbers) and the relation between them are indicated.

RESUMEN

1. Introducción

Los bosques han cumplido una función destacada en la historia de la humanidad, y milenio tras milenio el crecimiento demográfico y el desarrollo han venido acompañados en todo el mundo por la deforestación periódica. El clima, la cultura, la tecnología y el comercio han ejercido gran influencia en la aceleración o reducción del ritmo de deforestación, cuando no han llegado a invertirlo. Con el tiempo, la interacción entre los seres humanos y los bosques ha variado en función de los cambios socioeconómicos (FAO, 2012).

El crecimiento demográfico y el auge de la demanda de alimentos, fibra y combustible han acelerado el ritmo de desmonte hasta el punto de que en los últimos 10 años el promedio anual neto de desaparición de bosques llegó a los 5,2 millones de hectáreas (FAO, 2010). La trayectoria de la deforestación a escala mundial ha ido aproximadamente a la par que el crecimiento demográfico, si bien el ritmo de deforestación superaba al del crecimiento de la población antes de 1950 y empezó a disminuir desde entonces (FAO, 2012).

Esta creciente demanda global de recursos naturales y particularmente de alimentos ha actuado como una importante fuerza motora de los cambios agrícolas de la Argentina en los últimos 150 años. El incremento en la población mundial (y su consumo per cápita de calorías totales y de carnes), ha propagado su demanda a gran distancia de los centros de mayor población y consumo gracias a la creciente globalización de los mercados. En este escenario, un territorio de alta productividad agrícola actual o potencial y de baja población como el del centro de la Argentina experimentó un cambio drástico en las señales recibidas de los mercados globales, que estimularon una mayor producción (Jobbágy y Viglizzo, 2010).

La expansión de la frontera agrícola-ganadera y la adopción de tecnología son los dos factores centrales que explican el aumento de productividad biológica y económica del sector rural argentino (Rabinovich y Torres, 2004). 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.

1.1 Caracterización general del Distrito del Caldenal

El Distrito del Caldén junto con los Distritos del Algarrobo y Ñandubay conforma la Provincia del Espinal, correspondiente al Dominio Chaqueño de la Región Neotropical (Cabrera y Willink, 1980). Es el distrito más seco y austral del Espinal, que sólo está presente en la República Argentina. En estos bosques crecen 931 especies distribuidas en 116 familias, donde las más importantes son; Poaceae (175 especies), Asteraceae (159 especies), y Fabaceae (63 especies), de las cuales el 75 % son nativas y 93 de ellas endémicas (Gabutti, 2002).

La vegetación típica es un estrato arbóreo dominado por caldén, asociado entre otros a *Prosopis nigra* (Griseb.) (Algarrobo negro), *Prosopis flexuosa* (DC.) (Algarrobo dulce), *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook. & Arn) Burkart. (Chañar) y *Jodina rhombifolia* (Hook et Arn.) (Sombra de toro) formando bosques abiertos de tipo sabanoide, con árboles dispersos en una matriz de pastizales, preponderantemente gramíneas de elevado valor forrajero y un estrato arbustivo que no está siempre presente.

Los bosques xerófilos dominados por *Prosopis caldenia* (Burkart) (caldén), llamados comúnmente caldenales son un ecosistema endémico de la República Argentina y se distribuyen por el centro y sur de San Luis, sudoeste de Córdoba, centro de La Pampa, sur de Buenos Aires hasta el valle del Río Colorado y al noreste de Río Negro, abarcando aproximadamente 170.000 km² (Lasalle, 1966; Anderson et al., 1970; Lewis y Collantes, 1973; Morello, 1975; Cabrera, 1976; Cabrera y Willink, 1980; Cano, 1980) (Fig.2). Actualmente, los límites biogeográficos del Caldenal son difíciles de definir, ya que además de los aspectos ecológicos que determinarían una importante dinámica de expansión sobre tierras de pastizales, se ha sumado un fuerte cambio en el uso histórico del suelo (conversión de tierras forestales a sistemas de producción agrícolas o ganaderos extensivos) transformando el paisaje y dificultando reconocer su distribución original.

El paisaje predominante es el de una llanura plana-suavemente ondulada, bien drenada, producida por deflación (acción eólica) y antigua acción fluvial que va desde los 50 hasta los 600 m.s.n.m. Los suelos (de tipo ústico) están formados bajo un régimen de humedad variable (restringida en una parte del año), son poco evolucionados, con escasa diferenciación de horizontes, muy drenados, con baja capacidad de retención de agua y con un contenido en materia orgánica bajo-mediano (1,5-3%). Suelen presentar carbonato de

calcio en forma desagregada o en concreciones y toscas. Debido a la poca estructuración del suelo, es importante la erosión eólica e hídrica en vastos sectores de este distrito, presentando dunas arenosas en casi todo el área (Cano, 1980; Boyero, 1985; Peña Zubiarte et al., 1998).

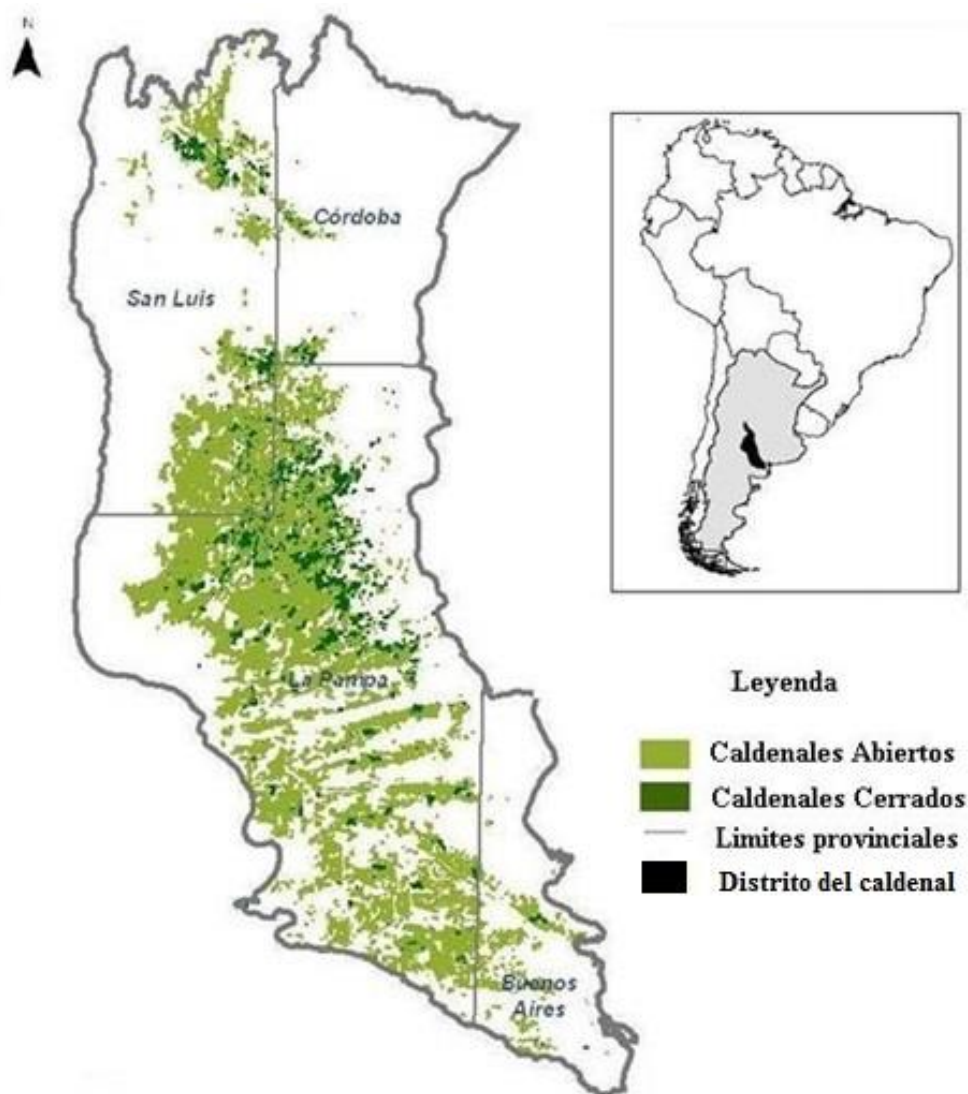


Figura 2. Ubicación relativa del Distrito del Caldenal en la República Argentina y distribución de los caldenales abiertos y cerrados dentro del área del Caldenal. (Adaptado de SAyDS, 2007).

El clima dominante es templado y semiárido, con precipitaciones estivales y grandes amplitudes térmicas estacionales (De Fina y Ravelo, 1975). La temperatura media anual varía de 16 a 15° C de Norte a Sur, siendo Enero el mes más cálido y Julio el mes más frío. Los bosques de caldén se distribuyen entre las isohietas de 300 y 600 mm año⁻¹. En el sector norte de su distribución natural, el 70 % de las precipitaciones ocurren principalmente en verano (Diciembre, Enero y Febrero), mientras que en el Sur-Este en otoño (Marzo, Abril) y primavera (Septiembre, Octubre y Noviembre). Existe un marcado déficit hídrico en al menos 6-7 meses del año y una alta variabilidad interanual en las

precipitaciones, existiendo años de precipitaciones abundantes que alternan con años de persistentes sequías, agravado por las altas temperaturas y los vientos desecantes característicos del verano (Kraus et al., 1999). En los últimos 50 años se observó un incremento sostenido en las precipitaciones (Giullietti et al., 2003), lo que produjo un desplazamiento de las isohietas hacia el Oeste de entre 30-150 km dependiendo de la isohieta (Roberto et al., 1994).

Existen en la región algunas cuencas bien definidas, pero la mayor parte del área no presenta una red de drenaje superficial claramente definida. La mayoría de los ríos, arroyos y lagunas presentan su caudal máximo en el verano y principios de otoño. En el límite Este, el nivel del agua subterránea se encuentra a pocos metros de la superficie (< 8 m), mientras que hacia el límite Oeste supera los 100 m de profundidad.

1.2 Principales cambios ambientales en el Caldenal registrados durante los últimos 150 años

Aumento de las precipitaciones

Las precipitaciones en el área central de la Argentina se han incrementado a partir de los últimos años de la década de 1960 (Magrin et al., 2005). Santoni et al. (2010) analizaron la serie histórica de precipitaciones para la zona de Villa Mercedes (San Luis, Argentina), identificando dos períodos con diferentes tendencias y valores medios (1903-1962) y (1963-2010) (Fig. 3). Se observó un incremento del 22% en la precipitación (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.

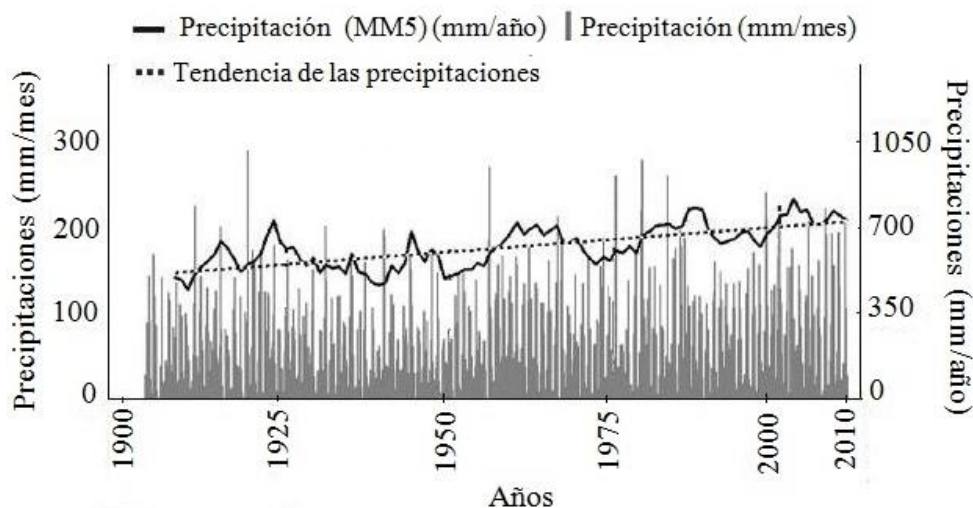


Figura 3. Precipitaciones para la zona de Villa Mercedes, San Luis, Argentina. Precipitaciones mensuales (barras grises, eje de la izquierda), media móvil para una ventana de 5 años (MM5 en mm año^{-1} línea negra sólida, eje de la derecha) y tendencia de las precipitaciones para el período 1903-2011 (línea punteada, eje de la derecha) (Adaptado de Contreras et al., 2013).

Aumento del nivel del manto freático

Las regiones semiáridas que no han sido fuertemente alteradas, presentan un balance hídrico dominado principalmente por dos componentes: la precipitación y la evapotranspiración. La fracción de los ingresos de precipitación que no es evapotranspirada y que puede quedar disponible en forma líquida para alimentar acuíferos o cursos de agua (rendimiento hídrico) es generalmente muy reducida o nula debido a las condiciones de aridez propias de estas regiones (un déficit hídrico en al menos un período del año) (Jobbágy et al., 2008a). En estas condiciones, pequeños cambios relativos en la precipitación o la evapotranspiración pueden traducirse en grandes cambios en el rendimiento hídrico del ecosistema.

Las regiones semiáridas ocupadas por terreno sedimentario suelen presentar rendimientos hídricos extremadamente bajos, especialmente cuando están cubiertos con vegetación natural leñosa (Leduc et al., 2001; Scanlon et al., 2007). Esta condición, sin embargo puede alterarse ante cambios en el clima o en el uso del suelo (Millenium Ecosystem Assessment, 2005; Jobbágy et al., 2008a, 2008b ; Ravi et al., 2010). Cuando los

incrementos en el rendimiento hídrico son sostenidos en el tiempo, estos pueden dar lugar a procesos de ascensos del manto freático, encharcamiento, salinización, pérdida de suelos y formación de cárcavas (George et al., 1997; Clarke et al., 2002; Valentín et al., 2005).

El equilibrio entre precipitación y evapotranspiración en ambientes no transformados de bosque en la planicie semiárida loésica del centro de Argentina, lleva a que las pérdidas netas por escurrimiento superficial o por drenaje profundo en el paisaje sean prácticamente nulas o despreciables (Santoni et al., 2010; Jayawickreme et al., 2011). Los bosques semiáridos en la zona central de Argentina han sufrido importantes cambios en los últimos 150 años. El área cubierta por bosques sufrió un proceso continuo de deforestación y reducción de su cobertura del suelo desde finales de 1800, mediante la roturación y puesta en cultivo de extensas áreas (Contreras et al., 2013; Dussart et al., 2011; Viglizzo y Jobbágy, 2010).

A modo de ejemplo, originalmente en la Provincia de Córdoba sus bosques ocupaban unas 3.000.000 ha aprox. en los Departamentos Gral. Roca, Roque Sáenz Peña y Río Cuarto, con una superficie cercana al 20% del territorio provincial y hoy no supera las 50.000 hectáreas (equivalente a un 0,3% de la superficie de la provincia) (Rosacher, 2002). En la Provincia de San Luis el Caldenal ocupaba originalmente entre 850.000 hectáreas (Gabutti, 2002) y 906.170 hectáreas (Gómez Hermida et al., 2002), quedando en la actualidad como remanentes cerca de 644.000 ha, calculándose para los últimos 10 años una pérdida anual aproximada de 12.600 hectáreas que representan un 1,8% del total provincial (Gomez Hermida et al., 2002). En La Pampa se estimó que originalmente la superficie del Caldenal fue de 3.500.000 hectáreas, lo que correspondía a un 24% de la superficie provincial (Steiben, 1958). En esta provincia, la superficie remanente sería aproximadamente de 1.600.000 hectáreas (SAyDS, 2003), siendo afectadas 2.500 hectáreas anuales sólo por desmonte para su transformación en campos de agricultura (Lell, 2004), a esto debe sumarse la superficie afectada por incendios forestales.

La conversión de tierras (de bosque a terrenos agrícolas o pastizales), sumado al incremento en las precipitaciones registrado en esta región durante las últimas décadas (Giullietti 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;

Jayawickreme et al., 2011). En los últimos 40 años se observó un aumento promedio de $0,15 \text{ m.año}^{-1}$ 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.

Impacto de la ganadería

Un cambio muy importante ocurrió en la Pampa semiárida con la introducción del ganado ya que esta región no había sido pastoreada por grandes herbívoros desde el período final del Pleistoceno (Bucher, 1987). Durante la primera mitad del XIX el pastoreo con ganado ovino se llevó a cabo en toda la región del Caldenal y luego por factores económicos locales fue reemplazado por el ganado bovino. El pastoreo ovino no estuvo asociado con un incremento en las densidades de caldén pero si se observó un incremento en las tasas de regeneración con la introducción del ganado vacuno (Dussart, et al., 1998). Esto se debe al proceso de escarificación natural que se produce en la semilla al pasar por el tracto digestivo de los bovinos (que no ocurre en los ovinos) y a que estos no consumen las plántulas de caldén como si lo hacen los ovinos.

La introducción de bovinos en el Caldenal data posiblemente de mediados del siglo XIX y desde entonces ha transformado la cubierta vegetal, alterando algunos de los ciclos naturales principalmente, los mecanismos de regeneración, el régimen de incendios y la estructura de los pastizales naturales (Dussart et al., 1998). Diversos autores (Peinetti et al., 1991, 1993; Peláez et al., 1992; Distel et al., 1996) han demostrado que la tasa de germinación de *P. caldenia* aumenta para las semillas que son consumidas por el ganado vacuno, en comparación a las no consumidas.

Las vainas de caldén presentan una coriácea cobertura seminal que impide su germinación inmediata, el consumo de las mismas por el ganado vacuno favorece la efectiva dispersión de las semillas, estimula los procesos de germinación (ruptura de la dormancia) y reduce la predación por insectos granívoros (principalmente coleópteros de la familia *Bruchidae*) (Peinetti et al., 1991, 1993; Lerner, 2004). El impacto de la ganadería sobre la dinámica del Caldenal ha sido de gran magnitud entre otras cosas, debido a la ausencia natural de grandes herbívoros o rumiantes en estos ecosistemas (Dussart et al.,

1998), por lo que previo a la introducción del ganado, los procesos de escarificación de la semilla de caldén estaban gobernados principalmente por la acción de factores abióticos.

Los patrones de consumo y dispersión de semillas de 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). Los productores ganaderos consideran este avance como una invasión de leñosas que afecta a sus intereses, lo que promueve el desmonte o la quema prescrita de los bosques remanentes. El pastoreo no solo influye en las tasas de dispersión y regeneración, sino que también modifica el balance entre especies leñosas y herbáceas y con ello la disponibilidad de material combustible, afectando además la intensidad y frecuencia de los incendios.

Fuego

El fuego es un factor ecológico natural en el Caldenal que ha modelado el paisaje, influenciado significativamente la evolución de las especies y la dinámica de la vegetación (Martínez-Carretero, 1995; Bóo et al., 1997; Llorens y Frank, 2003). Éste, regula el balance entre la vegetación herbácea y leñosa en muchas sabanas semiáridas del mundo principalmente a través de dos efectos sobre la vegetación leñosa: i) control en la densidad de la población y ii) cambios en los patrones estructurales de crecimiento (Westoby et al., 1989; Bahre y Shelton, 1993). Estos últimos, ocurren cuando el fuego elimina solo la parte aérea (o una parte de la misma) estimulando un rebrote desde la base del tallo. Los incendios modifican la fisionomía de las poblaciones de *P. caldenia* convirtiendo 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).

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 (Distel y Bóo, 1995; Lerner, 2004). Originalmente éstos ocurrían en los meses de Diciembre a Marzo, época de tormentas eléctricas, cuando disminuía el contenido de humedad de las especies autóctonas y aumentaba la acumulación de material combustible (Medina et al., 2000). Su intensidad

era moderada o baja, al igual que la altura de la llama por tratarse de especies de bajo porte y por la ausencia de una continuidad vertical en la vegetación (Llorens y Frank, 2003).

El pastoreo con bovinos favoreció el establecimiento de leñosas en altas densidades y en los pastizales el dominio de especies de gramíneas cespitosas con alta producción de biomasa, las que aportan mayor cantidad de combustible fino (Distel y Bóo, 1995). En consecuencia, los incendios prescritos son utilizados sistemáticamente como una herramienta de gestión para controlar la regeneración de leñosas, favorecer el rebrote del estrato herbáceo o disminuir la severidad y el riesgo de los incendios naturales (Fotos 1, ver Anexo fotográfico) (Dussart et al., 1998, Medina et al., 2000). El 70% de los incendios que se producen en el territorio argentino están concentrados en la zona semiárida (Amaya et al., 2002) y miles de hectáreas de pastizales naturales son quemados cada año en la zona sur del Caldenal (Tizón et al., 2010).

El manejo ganadero post-fuego es clave, ya que luego de la muerte total o de una fracción de la parte aérea del árbol, se produce un rebrote vigoroso desde la base del tocón reconstituyendo relativamente rápido la biomasa leñosa. Los productores ganaderos se ven impulsados a reiterar las quemas para mantener la accesibilidad al forraje, causando un paulatino deterioro de la vegetación, del suelo y del ambiente (SAyDS, 2007).

Medina et al., (2000) analizaron el régimen de incendios en el norte del Caldenal, y encontraron que el intervalo medio de incendios pasó de 13-14 años, en el período de ocupación indígena analizado (1787-1879), a 15 años en el período de transición (1880-1910), descendiendo a 7,25 años en el período de colonización (a partir de 1911), demostrando la significativa coincidencia entre el aumento de la frecuencia y extensión de los incendios con el cambio en el manejo y ocupación de la tierra.

1.3 Especie de estudio: *Prosopis caldenia* BURKART (caldén)

Los ejemplares de *P. caldenia* pueden alcanzar los 12-15 metros de altura, su tronco tiende a ramificarse y bifurcarse a baja altura, siendo sus ramas tortuosas (Foto 2, ver Anexo fotográfico), con hojas compuestas, alternas y caducas formadas por 25 a 35 pares de pequeños folíolos. Posee espinas caulinares de 0,5 a 2,5 cm de longitud, más grandes en los ejemplares jóvenes y en los rebrotes. Sus flores se disponen en espigas axilares de 5 a 8

cm de longitud (Foto 3 a y b, ver Anexo fotográfico). La floración se produce en primavera (Septiembre-Diciembre), pero puede ser abortada por heladas tardías o lluvias y una segunda floración más reducida puede suceder en el mes de Enero (Burkart, 1939, 1967; Steibel, 2003). En la Tabla 1 se encuentran resumidos los principales estadios fenológicos de caldén a lo largo del año.

La especie es autoincompatible y la polinización entomófila (Solbrig, 1975) con altas tasas de aborto floral y de fruto, de acuerdo con Peinetti et al., (1991), solo el 20% de los frutos alcanza la madurez. Es una importante fuente de néctar y polen para la producción apícola desarrollada en la zona (Genise et al., 1990; Andrada y Tellería, 2005). La dispersión es mayormente por vía endozoica, sus legumbres helicoidales indehiscentes son muy apetecidas por la fauna autóctona y por el ganado (Foto 3c, ver Anexo fotográfico), sin embargo su producción interanual y su distribución espacial es altamente variable (Menvielle y Hernandez, 1985; Privitello y Gabutti, 1993). Las vainas presentan un 15% de proteína bruta y 51% de digestibilidad in situ de la materia seca, lo que las convierte en un suplemento forrajero de alta calidad para el ganado bovino (Privitello y Gabutti, 1988).

El caldén es una especie heliófila, que generalmente no regenera en el sotobosque, y rebrota dando numerosos vástagos desde el tocón luego de la muerte de la parte aérea por incendios o tala, dando lugar a árboles multicaules (Llorens, 1995; Dussart et al., 1998). Presenta un potencial bien establecido para los estudios dendroecológicos de reconstrucción de ambientes, ya que presenta anillos de crecimiento anuales bien definidos (Foto 4, ver Anexo fotográfico) y es posible encontrar árboles vivos de más de 300 años (Villalba et al., 2000). Los trabajos realizados hasta la fecha han demostrado la sensibilidad del crecimiento radial de esta especie a los eventos de fuego, densidades forestales, condiciones edáficas de los sitios estudiados y a la profundidad del manto freático (Dussart et al., 1998; Medina et al., 2000; Bogino y Villalba, 2008; Bogino y Jobbágy, 2011). El crecimiento radial medio a lo largo de su área de distribución natural oscila entre 2,2 y 4 mm año⁻¹ (Peinetti et al., 1994; Dussart et al., 1997; Bogino y Villalba, 2008).

Tabla 1. Principales estadios fenológicos de *P. caldenia* a lo largo del año (en una población próxima a Colonia Lagos, Provincia de La Pampa, Argentina). Los meses ausentes se corresponden con el periodo de reposo vegetativo. (Basado en Peinetti et al., 1991).

Meses	Oct	Nov	Dic	Ene	Feb	Mar	Abr	May	Jun
Estados fenológicos									
Ruptura de yemas	■	■	■						
Crec. vegetativo		■	■	■	■	■	■		
Floración			■	■	■	■	■		
Fructificación				■	■	■	■		
Maduración de fruto- Abscisión					■	■	■	■	
Abscisión de hojas-receso vegetativo							■	■	■

1.4 Selvicultura y usos de los caldenales

La actividad forestal en los caldenales se desarrolló fuertemente durante la primera mitad del siglo XX, las primeras explotaciones tenían como objetivo abastecer de leña a Buenos Aires y a los ferrocarriles, por lo que se extraía madera intensivamente y sólo se dejaban los árboles pequeños y/o los muy añosos (Rothkugel, 1938). No se aplicaba ningún criterio selvícola que atendiera a la estabilidad o persistencia de la masa forestal. Los períodos de mayor explotación coincidieron con las dos guerras mundiales, en los que se suspendió el abastecimiento de carbón mineral proveniente de Inglaterra. Estos períodos son conocidos como “primera y segunda hachada” (Fotos 5 a, b, c, y d, ver Anexo fotográfico).

Durante el período inter-bélico (entre la primera y segunda guerra mundial) la explotación forestal disminuyó, pero a partir de 1928, se instalaron un gran número de aserraderos y fábricas de parquet y adoquines en toda la región que estimularon la actividad forestal nuevamente (Pérez y Benítez, 1972). En esta nueva etapa, los individuos con las mejores características para la industria fueron seleccionados poniéndose en práctica la “selección al revés”, sobreviviendo los ejemplares mal formados, enfermos, pequeños y/o los muy grandes (Cano et al., 1980). Por tanto las cortas empleadas no tenían ningún

criterio selvícola y solo buscaban la explotación del recurso maderable sin atender a criterios de persistencia y regeneración forestal.

En la actualidad la actividad forestal es marginal, desde la década del '70 los productores aseguran que no se encontrarían rodales con buena disponibilidad y calidad de madera, ya que los árboles remanentes son en general torcidos, deformes, defectuosos o muy ramificados desde la base, con copas muy grandes o muy comprimidas para ser explotados industrialmente (Lell, 2004). En consecuencia, actualmente el aprovechamiento e industrialización de la madera de caldén es muy reducido y está dedicada en más de un 70% a la producción de leña (SAyDS, 2007). En cualquier caso las cortas tienen un objetivo de obtención de productos maderables y no atienden a criterios selvícolas.

La mayor parte del Caldenal se encuentra en tierras privadas y la principal actividad económica desarrollada en ellos es la ganadería vacuna para la producción de carne, basada en forma casi exclusiva en la utilización de pastizales naturales, y en segundo lugar la actividad apícola (Fotos 6 a y b, ver Anexo fotográfico). Por lo general, el manejo ganadero en la región es extensivo, con cargas animales inadecuadas, falta de potreros, sin descansos estacionales o con descansos muy prolongados que favorecen la invasión de leñosas, existiendo en muchas zonas sobrepastoreo todo el año (SAGPyA, 2007) (Foto 7, ver Anexo fotográfico).

Actualmente, los caldenales están siendo amenazados por la expansión de la frontera agrícola favorecida por las condiciones del mercado, el incremento de las precipitaciones en la región y la utilización de tecnologías de procesos e insumos que permiten incorporar tierras consideradas hasta hoy, marginales para la producción agrícola (SAyDS, 2007; Viglizzo y Jobbágy, 2010) (Foto 8, ver Anexo fotográfico). El avance de la frontera agrícola y el consecuente desplazamiento de la ganadería hacia zonas más áridas, provocó la intensificación del uso de los recursos del suelo y el reemplazo de tierras de bosques para la implantación de pasturas exóticas (Kraus et al., 1999).

La alta rentabilidad económica a corto plazo que ofrecen los cultivos, el desconocimiento respecto de las posibilidades de un manejo adecuado de los recursos forestales, la falta de industrias modernas integradas y de control en la aplicación de las normativas que regulan el desmonte, contribuyen a la degradación y deforestación de los caldenales.

2. Objetivos generales, estructura y objetivos específicos de cada uno de los estudios que conforman la tesis.

Los objetivos generales de esta tesis son; 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.

El Estudio I es el único que está enfocado a nivel de rodal y sobre toda el área de distribución natural de la especie. En éste, se analizó el efecto de los principales factores de perturbación que modelan la fisionomía de los bosques de *P. caldenia* y se desarrollaron opciones de manejo silvícolas que permiten modificarla. En los estudios, II, III, IV y V se analizó la respuesta a los cambios registrados en el ambiente a nivel de árbol. Esto es, la producción de biomasa aérea y subterránea (Estudio II), incrementos diamétricos anuales (Estudio III), producción de fruto (Estudio IV) y respuestas fisiológicas (Estudio V). En la fig. 4 se muestra un modelo conceptual de los diferentes estudios que conforman esta tesis y sus relaciones.

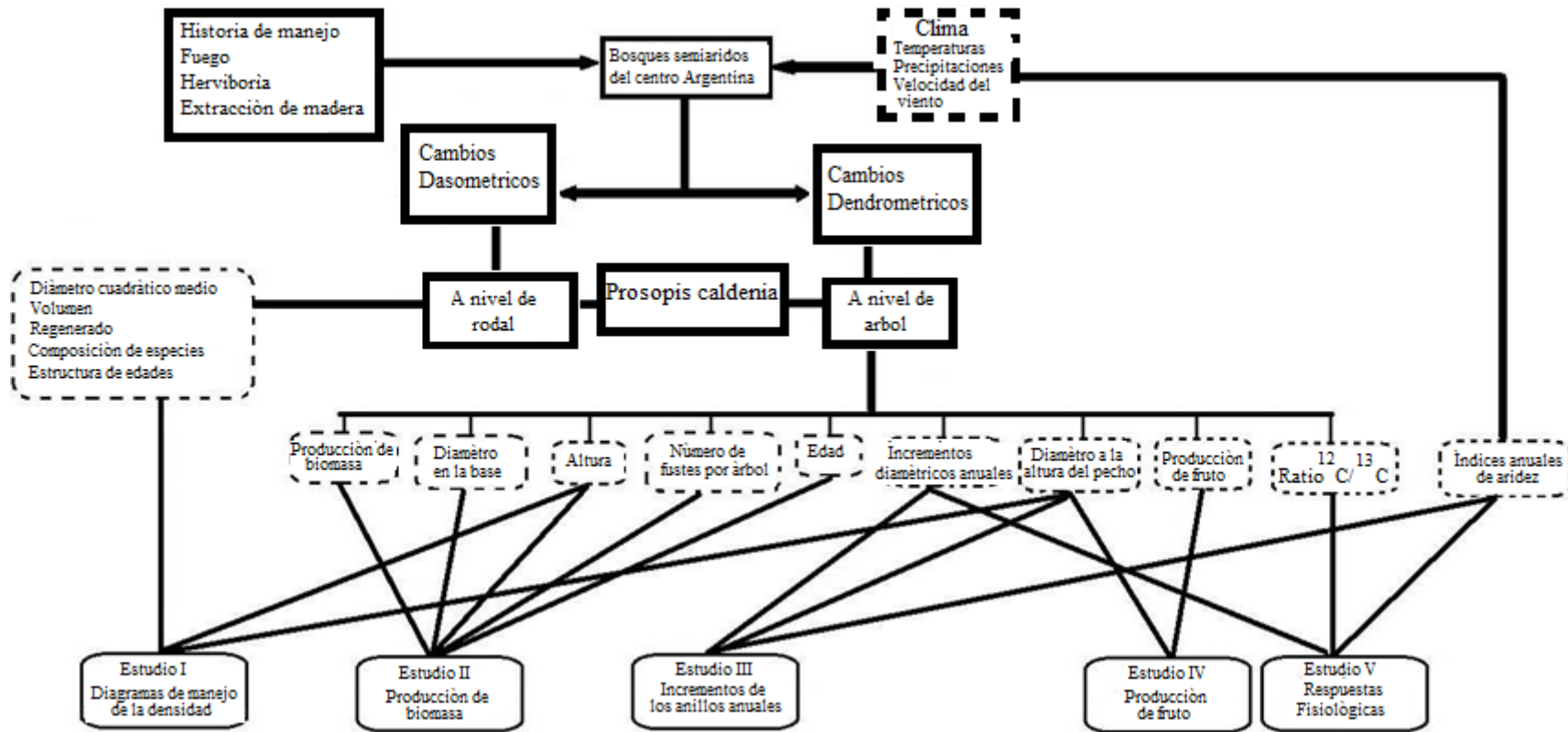


Figura 4. Modelo conceptual de la influencias de los cambios ambientales y climáticos sobre el crecimiento y la respuesta fisiológica de *Prosopis caldenia*. Se indican las principales variables medidas (rectángulos con líneas discontinuas); estudios (números romanos) y relaciones entre ellos.

Los objetivos parciales específicos de cada estudio, desarrollados para alcanzar los objetivos generales planteado fueron los siguientes:

Estudio I

- Analizar, comparar y caracterizar los diferentes tipos fisionómicos de los caldenales en toda el área de su distribución natural.
- Ajustar modelos alométricos que relacionen el diámetro cuadrático medio y el volumen total para cada tipo fisionómico identificado.
- Desarrollar un diagrama para el manejo de la densidad para cada tipo fisionómico identificado.

Estudio II

- Ajustar un modelo de cuantificación de biomasa aérea y subterránea para *P. caldenia*.
- Determinar la relación de biomasa subterránea/aérea de *P. caldenia*.
- Analizar la partición de biomasa dentro del árbol de caldén en sus principales compartimentos (raíces, fuste y copa).
- Analizar las relaciones entre el ratio de biomasa subterránea/aérea de *P. caldenia* y la edad del árbol, y entre el ratio de biomasa subterránea/aérea de *P. caldenia* y el número de pies del rodal.

Estudio III

- Analizar, describir y modelizar patrones de respuesta entre el incremento diamétrico anual de *P. caldenia* e índices anuales de aridez en rodales ubicados en el límite norte de la distribución natural de la especie.

Estudio IV

- Identificar los factores de sitio, climáticos y de árbol que controlan la variabilidad temporal en la producción anual de frutos de *P. caldenia*.
- Describir, analizar y modelizar la variabilidad interanual en la producción de frutos de *P. caldenia* en el límite norte de su distribución natural.

Estudio V

- Analizar, describir y modelizar los patrones de respuesta entre el incremento diamétrico anual, $\delta^{13}\text{C}$ y los índices anuales de aridez.

- Detectar y analizar una respuesta fisiológica común a nivel de rodal en los caldenales.
- Evaluar la respuesta a nivel de rodal en la eficiencia intrínseca del uso del agua y $\delta^{13}\text{C}$.

Cada uno de los estudios desarrollados tiene objetivos específicos e hipótesis de partidas diferentes e independientes, pero que de manera conjunta permiten comprender el efecto que han tenido los cambios ambientales ocurridos durante los últimos 150 años sobre los caldenales. A continuación se describe la estructura general cada uno de los estudios que conforman esta tesis.

2.1 Cambios en la fisionomía de los caldenales y control de la densidad de *P. caldenia*.

Estudio I

Existen importantes variaciones en la composición y fisionomía de los caldenales. Es muy difícil hallar dos áreas idénticas, ya que sus propiedades florísticas, estructurales y funcionales se ven condicionadas por variaciones en el relieve, el material parental de los suelos, el clima y el manejo (pastoreo, incendios, extracción de madera), entre otras (Fotos 9 a, b, c y d, ver Anexo fotográfico). En consecuencia, los diferentes tipos de fisionomías que se encuentran hoy, son variaciones de un mismo tipo de vegetación provocadas por distintos factores ecológicos y antrópicos que originaron cambios de gran magnitud, alcance temporal y espacial incrementando la heterogeneidad de la vegetación (Anderson et al., 1970; Cano et al., 1980; Boyero, 1985; Lerner et al., 2004; Zinda et al., 2005).

Las primeras descripciones de estos bosques, reportaban una formación boscosa abierta, con árboles dispersos de caldén acompañado ocasionalmente por *P. flexuosa*, en la que las copas de los árboles no se tocaban, sin estrato arbustivo y un pastizal rico en gramíneas bajas, dándole un aspecto de tipo sabanoide (Rothkugel, 1932; Koutche y Carmelich, 1936; Monticelli, 1938). En muchos de los bosques remanentes, la combinación entre incendios y manejo de ganado inadecuado dieron origen a bosques cerrados o impenetrables, de bajo valor maderero y forrajero. Favorecidas por el ganado, estas formaciones leñosas también invadieron las áreas de pastizales adyacentes generando un proceso de “arbustización” que modificó el paisaje original (Peinetti et al., 1991, 1993,

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).

La invasión de pastizales y/o el incremento en las densidades de leñosas en bosques de *Prosopis* ha sido descrita en múltiples regiones áridas y semiáridas del mundo (Pasiiecznik et al. 2002; Brown et al. 2004; FAO 2006; Australian Weeds Committee 2012; Low 2012; van Wilgen et al. 2012). Diferentes métodos han sido evaluados para su control: biológicos, mecánicos, químicos y/o culturales (Shackleton, 2014). En el Caldenal históricamente se han aplicado dos tipos de métodos de aclareo del bosque: mecánicos (bulldozers, rolos, tractores con cables o cadenas) y fuegos prescritos (Dussart et al., 1998). Ninguno de estos permite el aprovechamiento de la madera, la selección racional de los árboles a extraer y/o conservar nichos importantes para la fauna, además de tener una limitada efectividad a medio y largo plazo.

El incremento en la densidad de especies leñosas del Caldenal impacta negativamente sobre la producción bovina (Archer y Smeins, 1991; Anadón et al., 2014), pone en riesgo los servicios ecosistémicos de las áreas de pastizal (Anadón et al., 2014) y altera la dinámica natural del ecosistema (mayor competencia, cambios en la composición de especies, régimen de incendios, ciclo hidrológico, etc) (SAyDS, 2007). Además, aspectos de la fenología y crecimiento del caldén, están influenciadas por las condiciones climáticas (temperaturas, precipitaciones) y/o dependen de condiciones estructurales del rodal principalmente la densidad (Peinetti et al., 1991, 1993, 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).

Se necesitan herramientas alternativas a los métodos actuales de gestión de la densidad arbórea en los bosques de caldén de forma que esta se pueda regular de manera eficiente, rentable y sustentable. Establecer planes de gestión que incluyan claras programadas es el primer paso para convertir bosques secundarios degradados en “bosques gestionados” que permitan incrementar la producción de madera de calidad, eviten cambios en la fisionomía y en la composición de especies de modo tal que la sustentabilidad del bosque sea asegurada.

Los objetivos específicos del Estudio I fueron; analizar, comparar y caracterizar los diferentes tipos fisonómicos de los caldenales en toda el área de su distribución natural.

Utilizando los datos generados en el Primer Inventario Forestal Nacional de Bosques Nativos de Argentina (IFN1), se desarrolló una herramienta de gestión a nivel de rodal (diagrama para el manejo de la densidad) que permite evaluar planes de gestión para controlar el número de individuos.ha⁻¹, estimar el volumen total, diámetro cuadrático medio y altura para cada tipo fisonómico.

2.2 Cuantificación de biomasa área y subterránea de *P. caldenia*. Estudio II

La expansión progresiva de la frontera agrícola en Argentina ha desencadenado un proceso creciente de emisión de gases de efecto invernadero que, en principio puede atribuirse a dos factores: i) la deforestación y posterior quema de biomasa para convertir tierras naturales en tierras de cultivo y/o pastoreo, y ii) la creciente intensificación de los procesos productivos que favorecen la emisión de CH₄ y N₂O debido a un aumento de la carga animal y al uso creciente de fertilizantes nitrogenados (Viglizzo y Jobbágy, 2010).

De acuerdo con los resultados obtenidos por Viglizzo y Jobbágy (2010) al analizar el balance de carbono (C) en 7 ecorregiones argentinas durante el período 1956-2005 se puede inferir que la ecorregión del Espinal fue la única que experimentó un aumento relativo del área de leñosas, lo que se atribuye al proceso de arbustización anteriormente mencionado (apartado 2.1). A pesar de este incremento, la alta tasa de cambio de uso del suelo que sufrió esta región, ha hecho que en los últimos 50 años actúe como una fuente y no como un sumidero de CO₂ (Viglizzo y Jobbágy, 2010).

Muy pocos estudios sobre producción total de biomasa se han realizado sobre los ecosistemas áridos y semiáridos, a pesar de que ocupan el 47% de la superficie terrestre (Bonino, 2006). Probablemente esto se deba a que una parte importante de la biomasa de estos ecosistemas se encuentra bajo tierra y esta es la porción más costosa y complicada de cuantificar (Lal, 2004). Aún así, estos ecosistemas son muy abundantes e importantes como para que los cambios en la vegetación y en el secuestro de C no sean incluidos en el balance global.

El potencial secuestro de C de un bosque depende de muchos factores (Pardos, 2010). En la actualidad no existen valores específicos para las especies y la región del Espinal. Para estimar el stock de biomasa aérea (Tn materia seca (MS) ha⁻¹) de estos bosques se utiliza un promedio del valor estimado para las ecorregiones colindantes a partir

de los inventarios del IPCC (*Intergovernmental Panel of Climate Change*) (Eggleston et al., 2006) para biomas boscosos (tropicales y subtropicales, húmedos y secos). Establecer el balance de C en los bosques de caldén es una tarea compleja debido a que coexisten parches de vegetación en diferentes estados de conservación que pueden actuar como una fuente de emisión o como un sumidero de CO₂, dentro de una matriz agrícola en constante expansión, pastizales o tierras abandonadas (SAyDS, 2007).

La mayor parte de estos bosques han sido intensamente degradados y fragmentados, perdiendo capacidad para proveer servicios sociales, económicos y ambientales (SAyDS, 2007). Para poder revertir esta situación es necesario incorporar el secuestro de C y la producción de biomasa como un objetivo en la gestión de los caldenales. Aprovechando la existencia de diferentes iniciativas internacionales que ofrecen una recompensa económica o un pago por este servicio ambiental, como por ejemplo los proyectos REDD (*Reducing Emission from Deforestation and Forest Degradation in Developing Countries*). Para llevar esto a cabo, es necesario cuantificar de la manera más exacta posible la cantidad de carbono almacenado en los diferentes compartimentos del bosque. Los objetivos específicos del Estudio II fueron desarrollar un modelo de cuantificación de biomasa aérea y subterránea para *P. caldenia*; determinar el ratio de biomasa subterránea/aérea y analizar la partición de biomasa dentro del árbol (raíces, fuste y copa).

2.3 Relaciones clima-crecimiento. Estudio III

Los anillos de crecimiento de las especies leñosas son una herramienta valiosa para reconstruir con precisión anual la dinámica de crecimiento de los bosques, climas pasados, las interacciones entre ambos, evaluar las tendencias a nivel de rodal de la productividad primaria neta, secuestro de carbono y/o producción de biomasa, entre otras (Acker et al, 2002; Bond-Lamberty et al, 2002; Mund et al, 2002). Cada anillo almacena información sobre las condiciones ambientales en el momento de su formación (Sauer et al., 1997). Las variaciones en el ancho del anillo posibilitan el desarrollo de cronologías a nivel de rodal, sitio o región fitogeográfica reflejando patrones comunes a todos los individuos.

Sin embargo, varios autores han detectado un descenso o un cambio en la señal climática contenida dentro de las series dendrocronológicas principalmente en bosques localizados en el sistema boreal, en zonas de altas latitudes donde la temperatura es un

factor limitante para el crecimiento (Braswell, et al., 1997; Briffa et al., 1998a,b; Vaganov et al., 1999; Barber et al., 2000; Briffa, 2001; Jacoby et al., 2000; Wilson and Luckman, 2003; Briffa et al., 2004; D'Arrigo et al., 2004a; Wilmking et al., 2004; Driscoll et al., 2005; Büntgen et al., 2006). Sugiriendo que existe una inestabilidad temporal en las relaciones clima-crecimiento de finales del siglo XX debido a factores climáticos y no climáticos, naturales y antropogénicos que han interactuado durante el siglo XX y podrían potencialmente impactar en el incremento radial (Barber et al., 2000; D'Arrigo et al., 2007; Leal et al., 2007).

P. caldenia es una especie sensible al clima, que forma anillos de crecimiento anuales y que se ha utilizado para análisis y reconstrucciones climáticas, de regímenes de incendios, dinámicas de crecimiento, entre otras (Dussart et al., 1998; Medina et al., 2000; 2007; Bogino y Villalba, 2008; Bogino y Jobbágy, 2011). Los caldenales se desarrollan en ambientes donde existe un marcado déficit hídrico (Kraus et al., 1999), y en gran parte de los cuales se han registrado importantes cambios en el régimen de precipitaciones durante la segunda mitad del siglo pasado (Giullietti et al., 2003; Contreras et al., 2013). Sumado a esto, las relaciones clima-crecimiento en caldén están fuertemente influenciadas por la profundidad del manto freático (Bogino y Jobbágy, 2011), por lo que además de la inestabilidad temporal, para *P. caldenia* se podría decir que también existe una inestabilidad espacial.

La productividad y el secuestro de carbono asociado a los diferentes sistemas boscosos pueden aumentar o disminuir en respuesta al cambio climático global (Davi et al., 2006). Las poblaciones de árboles que se encuentran cerca o en el límite natural de una especie, son particularmente sensibles a oscilaciones en la aridez y a la falta de gestión (Hampe y Petit, 2005). Por lo que analizar y entender su respuesta es clave para poder desarrollar estrategias efectivas de mitigación del cambio climático a nivel regional.

Los objetivos específicos del Estudio III, fueron analizar, describir y modelizar patrones de respuesta entre el incremento diamétrico anual de *P. caldenia* e índices anuales de aridez (IIAs), en rodales ubicados en el límite norte de la distribución natural de la especie. Se calcularon los índices anuales de aridez (IIAs) como indicadores de la influencia estacional de la aridez ya que, las temperaturas y precipitaciones mensuales se evaluaron conjuntamente para identificar periodos de déficit y excesos hídricos.

Las hipótesis de partida fueron que: i) al ser el caldén una especie sensible a las variaciones climáticas y que forma anillos de crecimiento anuales, deberían registrarse cambios en el incremento diamétrico anual frente a las variaciones en las condiciones de aridez registradas en los últimos 50 años para el área de estudio; ii) asumiendo que las poblaciones de árboles que se encuentran cerca o en el límite natural de una especie, son particularmente sensibles a oscilaciones en la aridez y a la falta de gestión (de acuerdo con Hampe y Petit, 2005). Al estar la población de estudio ubicada en el límite norte del área de distribución natural de la especie y no haber sido gestionada desde un punto de vista selvícola. Se espera encontrar una respuesta significativa a nivel poblacional, finalmente iii) que las diferentes respuestas a nivel de individuo ante factores ambientales comunes podrían identificarse al particionar y anidar las diferentes fuentes de variación (año, canutillo, árbol y sitio de muestreo).

2.4 Variación interanual en la producción de fruto. Estudio IV

Los frutos de las especies del género *Prosopis* han sido una importante fuente de alimentos para los seres humanos y el ganado doméstico en comunidades rurales de ambientes áridos y semiáridos en diferentes partes del mundo (Burkart, 1952). Las vainas de caldén son un valioso suplemento forrajero para el ganado bovino, tanto por sus características nutricionales, como por su momento de disponibilidad (Menvielle, 1985; Privitello et al., 2001).

P. caldenia es una especie con altas tasas de aborto floral y de fruto (Peinetti, et al., 1991), con producciones de fruto altamente variable entre años y entre árboles de un mismo rodal en un mismo año. En años de alta producción es común encontrar árboles que destinan una alta proporción de los fotoasimilados a la producción de vainas creciendo junto a árboles de tamaño similar en los que la producción será nula (Peinetti et al., 1991, 1993). No está claro cuáles son los factores que regulan la producción de fruto en las especies del género *Prosopis*, existen múltiples teorías como la época y cantidad de precipitaciones (Karlín y Diaz, 1984), temperaturas y humedades relativas en los meses de floración (Privitello et al., 2001), población de insectos polinizadores (Toro et al. 1993), entre otros.

Muchas especies presentan ésta variación temporal en la producción de semillas, los intervalos entre años con buena producción, así como el grado de periodicidad de estos es dependiente de cada especie y puede estar regulado por factores endógenos, condiciones climáticas y/o disponibilidad de recursos (Selas et al. 2002; Hilton y Packham, 2003; Thomas y Packham, 2007; Han et al. 2008). Identificar los factores que afectan la producción de frutos en *P. caldenia* permitiría estimar la producción anual de las vainas y en consecuencia determinar el número de raciones forrajeras que se pueden obtener a partir de las mismas.

La hipótesis de partida del Estudio IV fue que las condiciones climáticas son los factores determinantes en la variación interanual de la producción de frutos de *P. caldenia*. Los objetivos específicos fueron, i) identificar los factores climáticos, de sitio y de árbol que controlan la variabilidad temporal; ii) describir, analizar y modelizar la variabilidad interanual en la producción de frutos de *P. caldenia* en el límite norte de su distribución natural.

2.5 Variaciones en las respuestas fisiológicas ante cambios ambientales. Estudio V

Se han documentado cambios en la dinámica de los bosques como respuesta al cambio climático observado durante el siglo XX (Villalba et al., 1998, 2005). Existen numerosos trabajos que indican que los vegetales se beneficiarán en respuesta al incremento de CO₂ atmosférico durante el transcurso del siglo XXI (Hamilton et al. 2002; Korner et al. 2005; entre otros). Esto generaría cambios en la eficiencia fotosintética y en el uso del agua (EUA) lo que modificaría de manera incierta los balances de carbono y biomasa en las masas forestales (van der Molen et al., 2011).

Se espera que la mayor concentración de CO₂ en la atmósfera reduzca el grado de apertura estomática necesaria para captar una determinada cantidad de C atmosférico, lo que se traduciría en un aumento en la eficiencia intrínseca del uso del agua (iEUA). Es decir, una mayor cantidad de CO₂ captado por unidad de agua transpirada y mayores productividades de biomasa (Polley et al., 1993; Bert et al., 1997, Gagen et al., 2011a; Temme et al., 2013, entre otros). No obstante, estudios recientes postulan que este proceso de “fertilización por CO₂” difícilmente compensará las pérdidas en el crecimiento producto

del cambio climático y sostienen que en algunos casos su efecto será nulo en el largo plazo (Korner et al., 2005, Temme et al., 2013).

De los tres elementos principales que componen la madera (carbono, oxígeno e hidrógeno) todos tienen más de un isótopo estable (no radiactivo). El carbono por ejemplo, tiene dos: ^{12}C y ^{13}C , cada uno con seis protones pero con seis o siete neutrones. Estos isótopos tienen propiedades químicas casi idénticas pero la diferencia de masa permite que sea discriminado uno contra otro en los procesos físicos, químicos y biológicos de la planta, impartiendo con ello una señal ambiental (McCarroll y Loader, 2004).

La variabilidad en los isótopos de C registrada en los anillos anuales de crecimiento de las especies arbóreas, es medida a través del ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$), y representa un registro anual de las respuestas fisiológicas del árbol a cambios ambientales (Francey y Farquhar, 1982; McCarroll y Loader, 2004; Gagen et al., 2011a). El $\delta^{13}\text{C}$ está asociado a dos procesos fisiológicos clave en la acumulación de biomasa y crecimiento: la conductancia estomática y a la tasa fotosintética. Cuando la conductancia estomática es quien regula el proceso, la humedad relativa y la edáfica son los factores determinantes. Cuando lo es la tasa fotosintética, los principales factores determinantes son la radiación solar y la temperatura (McCarroll y Loader, 2004).

Los objetivos específicos del Estudio IV fueron; i) analizar, describir y modelizar los patrones de respuesta entre el incremento diamétrico anual, $\delta^{13}\text{C}$ y los índices anuales de aridez; ii) detectar y analizar una respuesta fisiológica común a nivel de rodal y iii) evaluar si existe una respuesta diferencial en la iEUA y $\delta^{13}\text{C}$ frente a cambios ambientales ocurridos en la segunda mitad del siglo pasado (tasas de reclutamiento, nivel de agua subterránea, clima) a nivel de rodal. Las hipótesis de partida fueron: i) que diferentes factores de árbol y de sitio (densidad, edad, nivel del agua subterránea) modificarían significativamente las respuestas fisiológicas del caldén ante un gradiente de aridez; ii) las poblaciones en las que la única fuente de agua son las precipitaciones presentarían una eficiencia intrínseca en el uso del agua mayor que los sitios en los que los árboles tienen acceso al agua subterránea, y iii) que cambios en los regímenes de precipitaciones y temperaturas ocurridos durante la segunda mitad del siglo pasado modifican el incremento diamétrico anual y la $\delta^{13}\text{C}$ de *P. caldenia*.

3. Metodología y análisis de los datos

3.1 Sitios de muestreo

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. El desarrollo del diagrama de manejo de la densidad (Estudio I) se llevó a cabo con datos recolectados en toda el área de la distribución natural de *P. caldenia*. Los datos fueron tomados durante el IFN1. Los criterios de estratificación de los caldenales a nivel nacional y la metodología aplicada para establecer la intensidad de muestreo se encuentran detallados en “Manual de cartografía digital y SIG”, (SAyDS, 2006b).

Debido a la extensa superficie abarcada por los caldenales y la heterogeneidad natural (clima, suelo, etc.) e inducida (fuegos, pastoreo, manejo, etc.), previo al IFN1 se realizó una categorización general del Caldén a través de un análisis de imágenes satelitales que luego fue corroborado a campo con el objetivo de establecer un diseño experimental y una intensidad de muestreo diferencial en función de las características del bosque. Se establecieron tres categorías de bosque que fueron conservadas en el Estudio I: i) bosque de caldén cerrado; ii) bosque de caldén abierto, y iii) otras tierras forestales (fachinales). Dentro de otras tierras forestales se incluyen bosques con una cobertura entre 5-20% de especies de árboles nativos, que pueden alcanzar los 7 m de alto cuando están completamente maduros in situ; o tierras con una cubierta de árboles de más de 20% con árboles que no pueden llegar a 7 m de altura cuando está completamente maduros in situ; o tierras donde la cubierta arbustiva es más del 20%. Las principales características de cada categoría de bosque se encuentran detalladas en la Tabla 2.

Tabla 2. Principales características de las tres categorías de bosques de *P. caldenia* establecidas en el primer inventario nacional de bosques nativos de Argentina (SAGPyA, 2007a).

	Área basimétrica	Individuos.ha ⁻¹	Cobertura arbórea	Altura
Caldenal cerrado	18 m ² .ha ⁻¹	290	>20%	-
Caldenal abierto	5,6 m ² .ha ⁻¹	98	>20%	-
Otras tierras	-	-	Entre 5 y 20%	> 7 m
Forestales, fachinales	-	-	>20%	< 7m

Nota: Área basimétrica, Área basimétrica media de caldén; Altura, Altura de los árboles en su madurez.

Finalmente, se establecieron 97 unidades de muestreo en la región del Caldenal, de las cuáles 22 pertenecían a caldenales cerrados (CC) y 75 a caldenales abiertos (CA) (Fig. 5), los rodales que pertenecían a la categoría “Otras tierras forestales” no fueron inventariados por lo que no fueron incluidos en los análisis de esta tesis.

Para el desarrollo de los estudios II, III, IV y V se establecieron nuevos sitios de muestreo (Tabla 3), los criterios de selección de cada uno varió en función del objetivo del estudio correspondiente (Fig. 5). Todos los sitios excepto uno (que pertenece a la Universidad Nacional de La Pampa) son de propiedad privada y la principal actividad que se desarrolla sobre los mismos es la ganadería extensiva de bovinos.

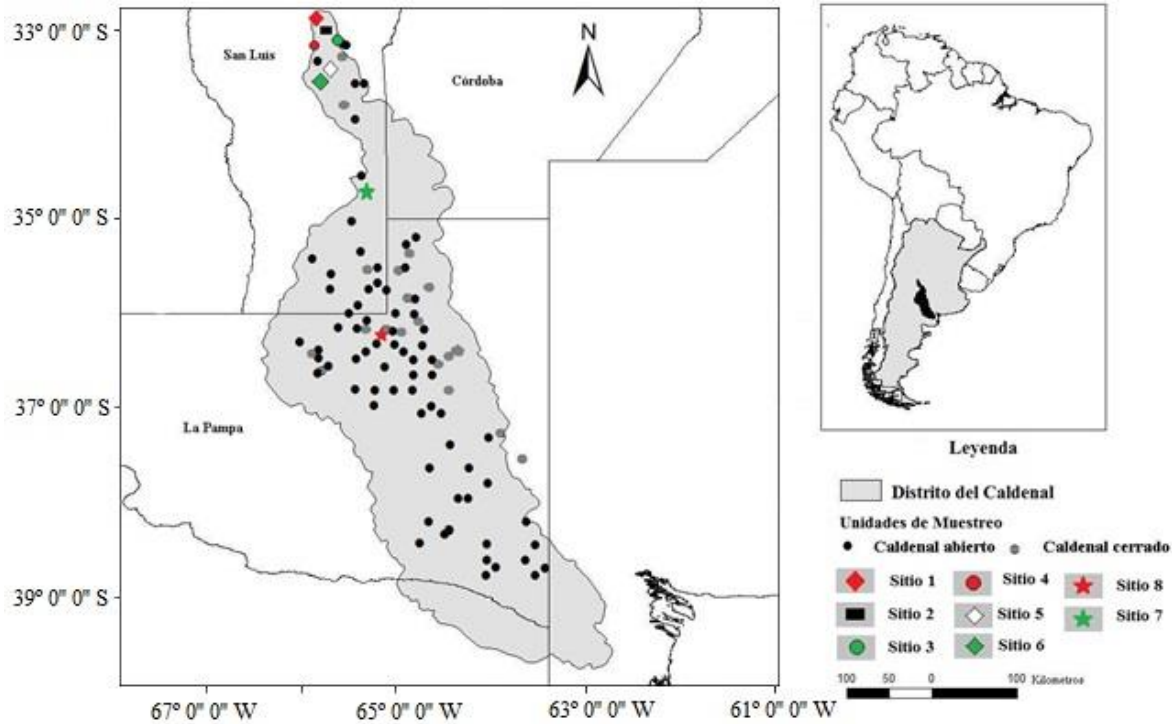


Figura 5. Ubicación relativa de las unidades de muestreo en el área de la distribución natural de *Prosopis caldenia* en las Pampas Argentinas.

Tabla 3. Sitios de muestreo establecidos para el desarrollo de los estudios II, III, IV y V.

Sitio	Estudios en los que fue utilizado	
1	II y III	Producción de biomasa; Relaciones clima-crecimiento.
2	III, IV y V	Relaciones clima-crecimiento; Variación interanual en la producción de fruto; Respuestas fisiológicas ante cambios ambientales.
3	III y IV	Relaciones clima-crecimiento; Producción de fruto.
4	IV	Producción de fruto.
5	IV	Producción de fruto.
6	IV	Producción de fruto.
7	V	Respuestas fisiológicas ante cambios ambientales.
8	V	Respuestas fisiológicas ante cambios ambientales.

El sitio 1 fue utilizado como sitio experimental para analizar la producción de biomasa y las relaciones clima-crecimiento (Estudios II y III). Se seleccionó este sitio ya que en el mismo se estaban realizando tareas de desmonte por lo que se aprovechó la ocasión, el personal y la maquinaria para la extracción de árboles y toma de las muestras. En los sitios experimentales 2 y 3 (Fotos 10, ver Anexo fotográfico) se tomaron muestras para el análisis de las relaciones clima-crecimiento y la producción de fruto (Estudios III y IV). Lo que motivó a seleccionar estos tres sitios (1, 2 y 3) fue su ubicación geográfica, ya que se buscaban poblaciones que se encontraban en o muy próximos al límite natural de la especie, por ser estas las más sensibles a los cambios climáticos y a la falta de manejo (Thomas et al., 2001; Travis y Dytham, 2004). Además, estos tres rodales se encuentran en el límite sur de la cuenca de El Morro, una región en la que además del incremento anual de las precipitaciones observado a nivel regional, en los últimos 40 años se ha registrado un incremento en el nivel del manto freático (10 m en 35 años) (Contreras et al., 2013).

Los sitios 2-6 fueron utilizados como sitios experimentales para el estudio IV, el cual analiza la variación interanual de la producción de fruto. La elección de estos sitios se debió a que; ninguno de estos rodales había sufrido actividades silvícolas que afecten la estructura de la masa, estaban sometidos a los mismos factores de disturbio, con frecuencias e intensidades similares y se encuentran lo suficientemente próximos como para considerarse una única unidad climática (en un radio de 50 km), sin ninguna característica de paisaje que modifique esta condición (masas de agua, orografía, pendiente, etc.).

Finalmente los sitios 2, 7 y 8 fueron utilizados en el estudio V. El cuál se enfoca en la eficiencia de la especie en el uso del agua y en el análisis de la concentración isotópica de los anillos de crecimiento. Cada uno de estos sitios presenta una situación diferente y contrastante con respecto al manto freático y se encuentran distribuidos a lo largo de un gradiente de precipitaciones (decreciente de Norte-Sur). En el sitio 2 el manto freático se encuentra a una profundidad menor a 8 m; en el sitio 7 hay dos situaciones contrastantes, una en donde el manto freático se encuentra a una profundidad mayor a 8 m; y otra en la que se encuentra a 0,5 m y donde se han registrado árboles muertos por anegamiento; finalmente en el sitio 8 el manto freático se encuentra a una profundidad superior a los 140 m.

3.2 Diseño experimental y toma de datos

3.2.1 Datos climáticos

Los datos climáticos utilizados en esta tesis (Estudios III, IV y V) fueron obtenidos de la estación meteorológica de la Estación experimental del INTA Villa Mercedes (San Luis) y de Santa Rosa (La Pampa). Se puede acceder a los mismos a través de: <http://siga2.inta.gov.ar/en/datoshistoricos/>.

En el Estudio V, debido a la proximidad con un sitio de muestreo se utilizaron datos de precipitaciones mensuales provenientes de un establecimiento agrícola-ganadero privado (Establecimiento El águila). La información climática se organizó de acuerdo al ciclo vegetativo en el hemisferio Sur (Julio-Junio). Las series climáticas fueron homogeneizadas y rellenadas en los casos que se detectaron puntos ausentes. En la Tabla 4 se encuentran las variables climáticas que fueron seleccionadas e incluidas en las diferentes estructuras finales de cada estudio. En el apartado correspondiente a cada uno de los estudios, se detallan todas las variables climáticas que fueron evaluadas en cada uno de ellos y en el Anexo Climático se resumen las principales características descriptivas de las mismas (máxima, mínima, media y desviación estándar).

Tabla 4. Variables climáticas de cada localidad y en el período analizado seleccionadas e incluidas en la estructura final de los Estudios III, IV y V.

Variable	Localidad	Período	Estudio	Variable	Localidad	Período	Estudio
Precip. mensuales	Villa Mercedes	1959-2014	III, IV y V	TMM Dic.	Villa Mercedes	1982-2014	IV
Precip. mensuales	Santa Rosa	1959-2011	V	Tm Dic.	Villa Mercedes	1982-2014	IV
Precip. mensuales	El águila	1959-2011	V	TM Enero	Villa Mercedes	1982-2014	IV
Precip. Abril	Villa Mercedes	1982-2014	IV	T md Feb.	Villa Mercedes	1982-2014	IV
T md Oct.	Villa Mercedes	1982-2014	IV	T md Marzo	Villa Mercedes	1982-2014	IV
Tm Sep.	Villa Mercedes	1982-2014	IV	Tm Nov.	Villa Mercedes	1982-2014	IV
Tm Oct.	Villa Mercedes	1982-2014	IV				

Nota: TMM, temperatura media máxima; Tm, temperatura mínima; TM, temperatura máxima; Tmd, temperatura media.

3.2.2. Cambios en la fisionomía y control de la densidad. Estudio I

El diseño experimental adoptado por la Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación Argentina para la realización del IFN1 “Distrito del caldén” fue un muestreo por conglomerados estratificado sistemático. Cada conglomerado (unidad de muestreo, UM en adelante) estaba compuesto por tres parcelas (Fig. 6). Cada una de las parcelas de UM está ubicada en uno de los vértices de un triángulo isósceles rectángulo cuyos catetos miden 100 m. Los catetos están orientados en sentido Norte-Sur y Este-Oeste. A su vez cada parcela de la UM está integrada por dos sub-parcelas (A y B) circulares y concéntricas (Fig. 6).

La subparcela A tiene una superficie de 500 m² (12,62 m de radio), por lo que el tamaño de cada UM es de 1.500 m². En ellas se midieron todos los árboles en los que al

menos un fuste tenía un diámetro a la altura de pecho (1,3 m, DAP en adelante) de 10 cm o más. En la subparcela B, de $12,5 \text{ m}^2$ (2 m de radio) se registraron los conteos de regeneración donde se incluyeron todos los árboles con DAP menores a 10 cm.

El muestreo se llevó a cabo en dos estratos diferenciados i) Caldenal abierto (CA) y ii) Caldenal cerrado (CC); basándose el criterio de estratificación en los niveles de cobertura percibidos en imágenes satelitales y corroborados a campo en el muestreo piloto. A cada estrato se le asignó una malla de muestreo cuadrada de 18 km (en el caso del Caldenal abierto) y 10 km (en el caso del Caldenal cerrado) de lado. Se consideraron bosques inventariables a todos aquellos que a su madurez superan los 7 m de altura y poseen un nivel de cobertura superior al 20%.

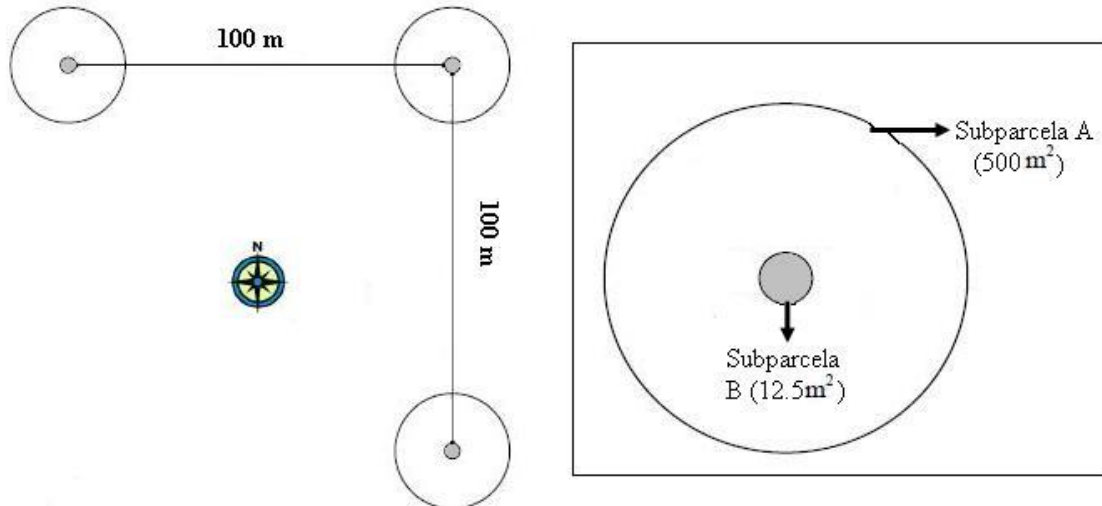


Figura 6. Diagrama de la disposición de la unidad de muestreo (UM) con el grupo de tres parcelas. En el recuadro, detalle de una de las parcelas con las subparcelas A y B. (Adaptado de Inventario de Campo de la región del Espinal, 2006).

Toma de datos en la Subparcela A:

Sólo se describe a continuación la metodología aplicada a la toma de los datos de las variables que fueron utilizadas. Más información sobre el resto de las variables registradas en el IFN1 y más información sobre la metodología aplicada en la toma de datos puede encontrarse en el Manual de campo, Distrito del Caldén y Ñandubay (SAyDS, 2006).

Diámetro

Dentro de esta subparcela todos los árboles en los que al menos uno de sus fustes tuviese un DAP igual o mayor a 10 cm fueron medidos. Esto significa que un árbol es inventariable cuando al menos uno de sus fustes tiene 10 cm (Fig. 7 b y c), se midieron todos los fustes del árbol a pesar que los restantes tengan un diámetro menor a 10 cm. En los Estudios I y II se determinó que todo fuste que provenía de una bifurcación por debajo de 1,3 m pertenecía a un solo árbol, siguiendo el criterio establecido en el IFN1. Si no hay bifurcaciones por debajo de 1,3 m se consideró que el árbol tenía un solo fuste. A partir de estas características, se realizó la siguiente clasificación de forma (Tomada del SAGPyA, 2006):

Clase 1: se bifurca por encima de 1,30 m (Fig. 7a).

Clase 2: se bifurca por debajo de 1,30 m (Fig. 7b).

Clase 3: tiene bifurcaciones múltiples por debajo de 1,30 m. (Fig. 7c).

Altura total

La altura total, que corresponde a la distancia desde el suelo hasta la rama terminal más alta del árbol, fue medida con un clinómetro (Suunto) y una cinta métrica o con hipsómetro (Vertex), en al menos los 2 primeros árboles del primer y tercer cuadrante de la subparcela, luego se procedió a la estimación ocular siempre y cuando no se detectaran cambios significativos de un árbol a otro.

Altura de fuste

Sólo se midió en los árboles de Clase de forma 1. Esta altura fue medida desde el suelo hasta la primera bifurcación (base de la copa), no considerándose como tal cuando hay presencia de ramas que no afectan la rectitud y tamaño de un potencial rollizo.

Toma de datos de la Subparcela B.

La Subparcela B fue replanteada para hacer el recuento de regeneración que toma como base un DAP de referencia máximo de 9,9 cm. Sólo se registró la especie y el número de árboles por clase.

La regeneración se clasificó según tres clases de la siguiente forma:

1. Clase 1: Renovales menores de 1,30 m de altura;
2. Clase 2: Renovales mayores de 1,30 m de altura y menores de 5 cm de DAP.
3. Clase 3: Renovales mayores de 1,30 m de altura y mayores de 5 cm y menores de 10

cm de DAP.

Además de las variables dasométricas mencionadas anteriormente se relevaron variables de caracterización ambiental y de vegetación. En la Tabla 5 se encuentran sólo las variables que fueron utilizadas en el Estudio I.

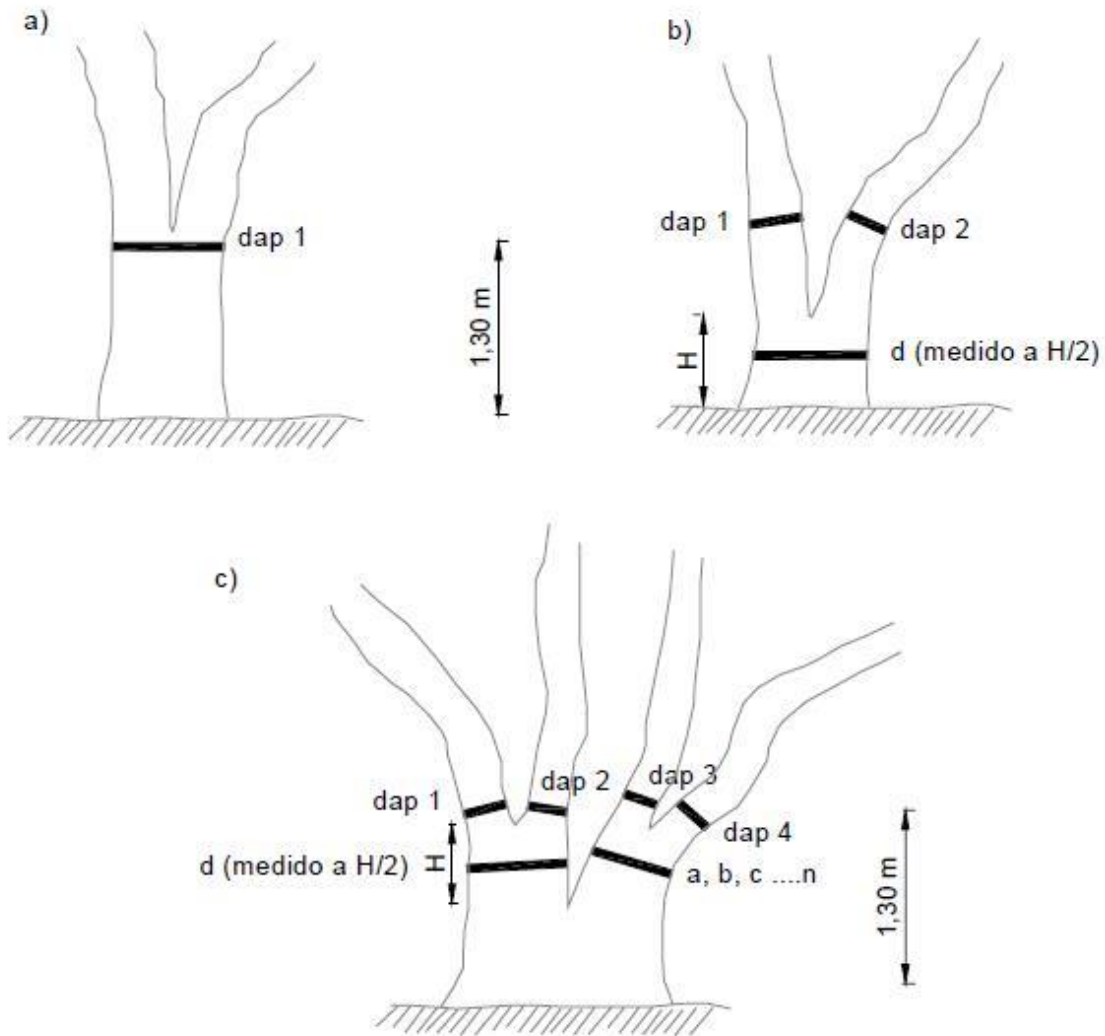


Figura 7. Clasificación de forma para *Prosopis caldenia*. a) Árbol clase 1: se bifurca por encima de 1,30 m; b) Árbol clase 2: se bifurca por debajo de 1,30 metros, se miden los DAP a cada fuste y se toma una medida adicional a la mitad de la altura de la bifurcación, siempre que se bifurque por encima de 0,30 m (altura del tocón); c) Árbol clase 3: con bifurcaciones múltiples por debajo de 1,30 metros se miden los DAP de cada fuste y se toma una medida de diámetro entre la primera bifurcación y 1,30 m (Tomado de Inventario de Campo de la región del Espinal, 2006).

Tabla 5. Variables de caracterización ambiental y de paisaje y sus categorías de clasificación relevadas en el Primer inventario forestal nacional de bosques nativos de Argentina. Manual de campo, Distrito del Caldén y Ñandubay (SAyDS, 2006).

Factores	Categorías					
Suelos	Cama de paja	Humus	Suelo desnudo	Pedregoso o rocoso	Erosión hídrica	Erosión eólica
Salinidad	Baja	Moderada	Fuerte			
Pastoreo	Nulo	Bajo	Moderado	Fuerte	Tipo de ganado	
Tala	Nulo	Bajo	Moderado	Fuerte		
Incendios	Nulo	Bajo	Moderado	Fuerte		
Estructura de edades	Coetáneo Joven	Coetáneo adulto	Coetáneo añoso	Disetáneo		

3.2.3 Cuantificación de biomasa aérea y subterránea. Estudio II

En este estudio la toma de datos se realizó entre los meses de noviembre-enero para garantizar que el árbol estaba en activo crecimiento, la biomasa foliar plenamente desarrollada y aún no se había producido la fructificación. Se llevó a cabo un inventario de 30 parcelas con las mismas características que las parcelas utilizadas en el Estudio I. También se utilizaron los mismos criterios de clasificación y toma de datos con la excepción que en este estudio todas las alturas fueron medidas con un hipsómetro (VERTEX), se registró la altura de bifurcación y de la base de la copa, el punto de máxima amplitud de copa y los radios de copa.

Las parcelas se distribuyeron al azar sobre una superficie de 92 ha separadas entre ellas por no menos de 300 m (Fig. 8). Los datos del inventario (Tabla 6) fueron utilizados para establecer 11 clases diamétricas (con incrementos de 5 cm cada una) y definir en cuáles clases se concentraba la mayor parte de la población. 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.

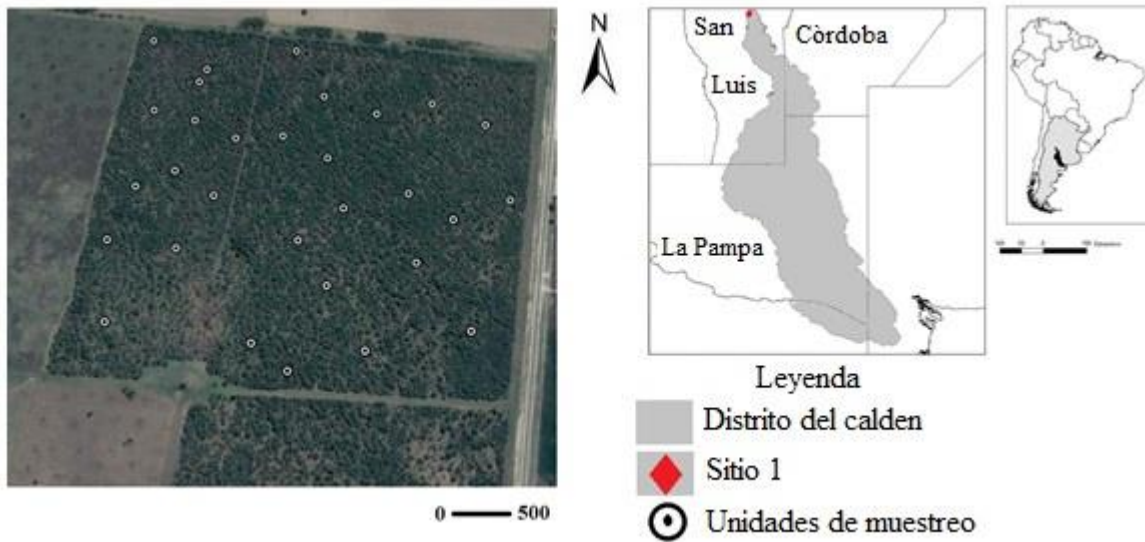


Figura 8. Ubicación relativa de las unidades de muestreo de *Prosopis caldenia* establecidas en el Sitio 1.

Tabla 6. Resumen de las principales variables a nivel de árbol y de rodal de las parcelas de *Prosopis caldenia* del Sitio 1 (n=30).

	DAP	DB	Ht	Altura de copa	Área de copa	Ind.ha ⁻¹	% mono	% multi	Edad
Media	11,51	16,12	4,91	1,71	4,43	453	48,00	52,00	24,00
D.E.	6,51	8,71	1,32	0,62	5,01	195	12,92	12,91	4,93
Mínimo	3,52	7,51	1,42	0,23	0,02	180	22,00	31,00	14,00
Máximo	54	57,61	11,41	5,72	54,43	960	69,52	78,00	41,00

Nota: D.E., desviación estándar; DAP: diámetro a la altura del pecho (1,3) (cm), DB: diámetro en la base del árbol (cm), Ht: altura del árbol (m), Altura de copa: altura hasta la base de la copa (m), Área de copa (m²), Ind.ha⁻¹: Individuos por ha, % mono: Porcentaje de árboles con un solo fuste, % multi.: Porcentaje de árboles multi-fustes (normalmente 2-3 fustes por árbol), Edad en años.

Cada árbol fue apeado y separado en las siguientes fracciones: hojas, raíces, fuste, ramas de menos de 2 cm, entre 2 y 7 cm y de más de 7 cm de diámetro (Fotos 12, ver Anexo fotográfico). Se tomaron dos rodajas de aproximadamente 5 cm de grosor una en la base (0,20 m) y otra a 1.3 m para análisis dendrocronológicos I (Fotos 13, ver Anexo

fotográfico). El sistema radical fue extraído con un bulldozer (FIAT AD18), a través de este método la mayor parte del mismo fue capturado pero la fracción fina no, por lo que esta no fue incluida en el análisis. Cada fracción de biomasa fue pesada en el campo, con una balanza portátil (Wei Heng modelo A05L) con una precisión de 10 gr. Una muestra representativa de cada fracción fue llevada a estufa durante 72 horas a 80 °C para estimar el contenido de humedad y poder llevar el peso de la biomasa a materia seca.

3.2.4 Relaciones clima-crecimiento. Estudio III

En este estudio se utilizaron muestras tomadas en los sitios 1, 2 y 3 (Fig.9). El objetivo fue evaluar la respuesta a nivel de población por lo que se incluyeron árboles de todas las clases de posición de copa dentro del rodal. Se utilizó la clasificación definida en el IFN1 (Manual de campo, Distrito del Caldén y Ñandubay Inventario de Campo de la región del Espinal, 2006) considerando:

-Árbol dominante, aquel cuya copa está totalmente expuesta verticalmente a la luz directa y libre de competencia por lo menos en 90° del cono invertido desde la base de la copa.

-Árbol codominante, aquél cuya copa esta total o parcialmente expuesta verticalmente. Puede recibir algo de sombra de copas adyacentes pero debe recibir luz directa vertical o lateral.

-Árbol dominado, aquel que no recibe luz directa, cuya copa está totalmente sombreada tanto vertical como lateralmente.

La metodología aplicada a las muestras que se detalla a continuación fue utilizada para todos los análisis dendrocronológicos de esta tesis (estudios II, III y V). Se cortaron 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 identificada y almacenada en un espacio cerrado durante al menos un mes para secarse a temperatura ambiente. Posteriormente la superficie transversal de cada muestra fue mecánicamente pulida utilizando papel de lija de textura ascendente hasta obtener el punto de pulido necesario para la correcta identificación de cada anillo de crecimiento.

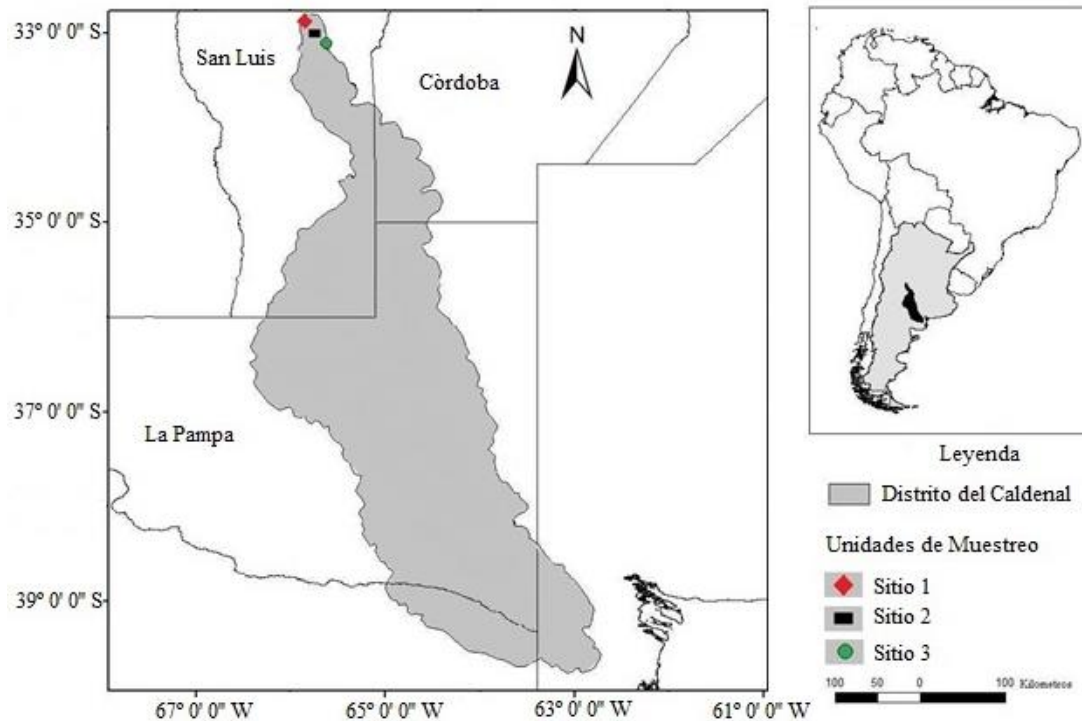


Figura 9. Ubicación relativa de los sitios de muestreo 1, 2 y 3 en el área de distribución natural de *Prosopis caldenia*.

A partir de las muestras ya preparadas, se procedió a la datación de las mismas, con una lupa estereoscópica (Olympus SZ61) o con el programa Windendro[®] (Regent Instruments Canada Inc., 2009) sobre 2 o 3 radios de cada muestra dependiendo de las características de las mismas (presencia de deformaciones o crecimientos asimétricos por la acción del fuego el viento) y se siguieron las técnicas dendrocronológicas estándar (Stokes y Smiley, 1996). Los datos fueron organizados de acuerdo a la convención de Schulman (1956) para el hemisferio sur, la cual asigna a cada anillo de crecimiento el año en que se

inició el crecimiento. Para el cofechado y análisis de calidad de las series resultantes se utilizaron los programas COFECHA (Grisino-Mayer, 2001) y ARSTAN (ARSTAN v6.05P, Cook y Holmes, 1984; Holmes 2001, disponible en: www.ltrr.arizona.edu)

3.2.5 Variación interanual en la producción de fruto. Estudio IV

Para la realización de este estudio se seleccionaron 5 sitios de muestreo (sitios 2-6, Fig. 10), los cuales se encontraban próximos entre sí (en un radio de 40 km) con el objetivo 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) (Fotos 14, ver Anexo fotográfico). 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 y se tomaron 4 muestras de 1 m² orientadas cada una hacia un punto cardinal bajo la copa del mismo. Las muestras fueron secadas en estufa a 80 °C hasta peso constante, para la determinación del peso de la materia seca. En cada árbol muestreado se midió el radio de copa mayor, menor (con cintra métrica) y el DAP (con forcípula).

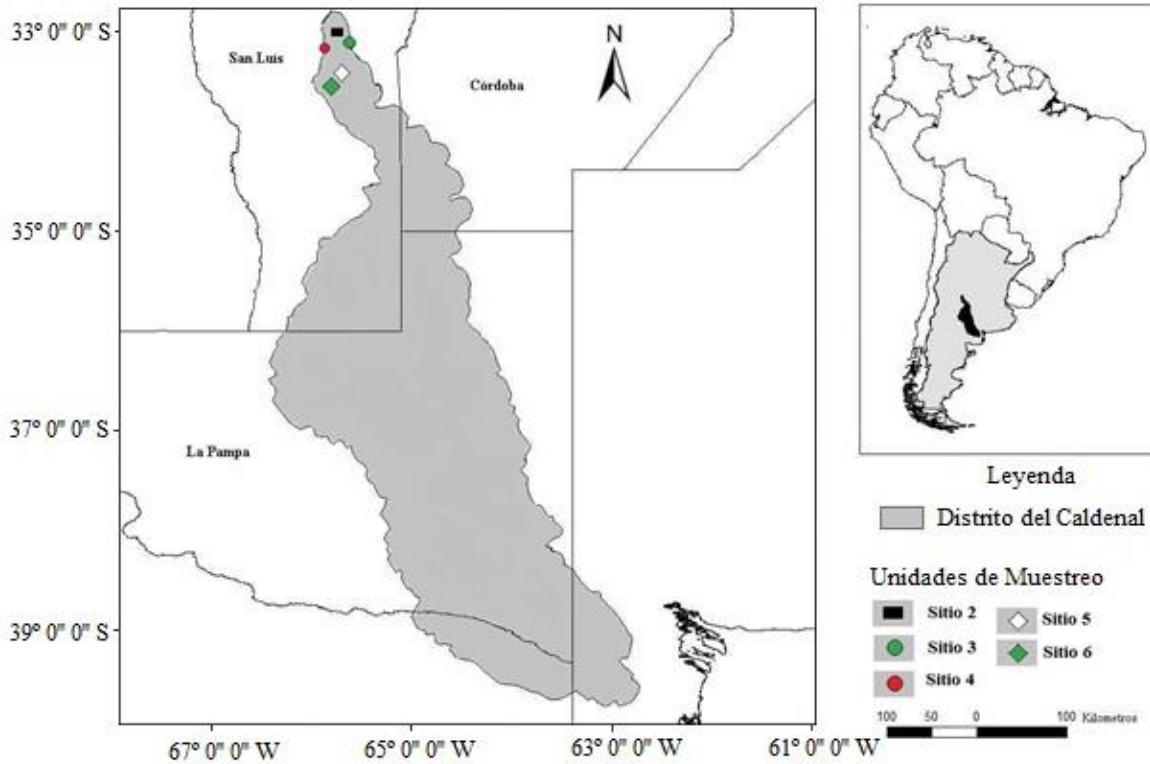


Figura 10. Ubicación relativa de los sitios de muestreo 2, 3, 4, 5 y 6 en el área de distribución natural de *Prosopis caldenia*.

3.2.6 Respuestas fisiológicas ante cambios ambientales locales y globales. Estudio V

La toma de muestras para la realización de este estudio se llevó a cabo en los sitios experimentales 2, 7 y 8 (Fig. 11). Se tomaron muestras dendrocronológicas de árboles dominantes a 1,3 m (de acuerdo a la clasificación detallada en el apartado 2.2.3). 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 (MZ 125; Leica, Wetzlar, Alemania). Cada anillo de crecimiento fue cuidadosamente separado con un taladro de mano (DREMEL 300), se utilizaron brocas de diámetros ascendentes (0,4-1,2 mm) de acuerdo al ancho del anillo (Fotos 15, ver Anexo fotográfico). Cada muestra fue reducida en tamaño, homogeneizada en un molinillo centrífugo (MM 400; Resch, Hann, Germany) y llevada a estufa durante 8 días a 70 °C.

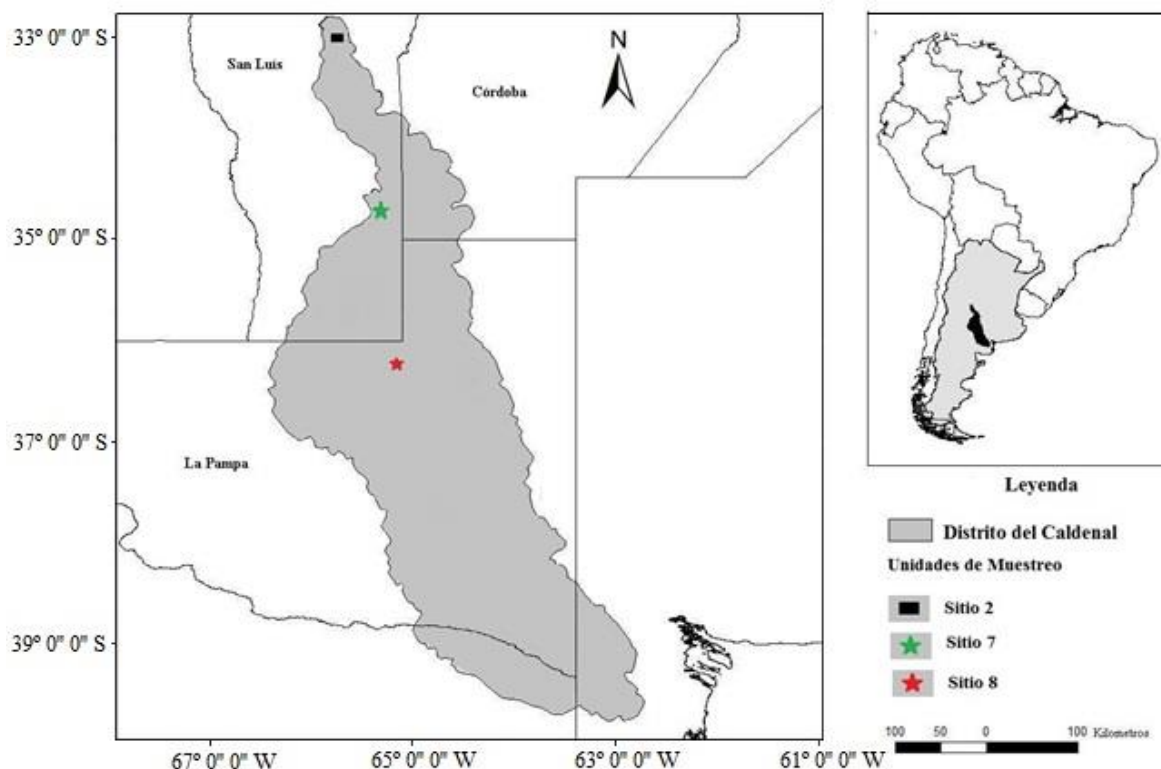


Figura 11. Ubicación relativa de los sitios de muestreo 2, 7 y 8 en el área de la distribución natural de *Prosopis caldenia* en las Pampas Argentinas.

La determinación de la concentración isotópica en los anillos de crecimiento se realizó en el Laboratorio de Isotopos Estables (IsoLab) del Max Planck Institute für Biogeochemistry en la ciudad de Jena, Alemania. Una alícuota de cada muestra (0,75-0,95 mg) fue pesada y colocada en capsulas de estaño que fueron sometidas a combustión (EA 1100, Finnigan, Bremen, Germany). El CO₂ resultante fue analizado en un espectrofotómetro de masas (Delta S, Finnigan), donde la determinación del $\delta^{13}\text{C}$ fue determinado de acuerdo a los procedimientos internacionales estándares.

Dentro del Sitio 8, se identificaron dos rodales en función de la edad que fueron analizados de manera independiente. Los datos dendrocronológicos de estos rodales fueron analizados en un trabajo previo de Vivalda et al., 2013. Se consideró rodal joven al bosque “secundario” que comenzó a restablecerse a partir de la década de 1960, con una edad media de 45 años (máx. 86 y min. 57 años). Se consideró como rodal maduro al bosque

“primario” (nunca fue sometido a un cambio del uso del suelo), este tuvo una edad media de 82 años (103 máx. y 90 min.).

3.3 Análisis de los datos

Las variables respuesta y los diseños experimentales utilizados para los análisis de los datos variaron de un estudio a otro, lo que implicó la utilización de diferentes métodos para cumplir los objetivos y comprobar las hipótesis establecidas inicialmente. Previamente a los análisis, se comprobó la distribución de los datos, los supuestos de normalidad y la heterocedasticidad de las variables a través de métodos gráficos y transformándolas o utilizando métodos estadísticos no paramétricos cuando no se cumplieron estos supuestos.

Los estadísticos descriptivos de localización (media, mediana, moda, etc.) y dispersión (desviación estándar, error estándar, varianza, etc.) fueron usados en todos los estudios para la exploración y descripción de la distribución de los datos. Se utilizaron análisis de correlaciones para establecer las relaciones entre dos o más variables cuantitativas (Estudios II, IV y V). Para la evaluación de los diferentes modelos ajustados se utilizaron los siguientes parámetros estadísticos; raíz del error cuadrático medio (RMSE), la suma del cuadrado del error (SSE), el coeficiente de correlación ajustado (R^2_{Adj}) los criterios de información Bayesianos (BIC) y de Akaike (AIC) y test de máxima verosimilitud (-2LL).

Estudio I

Se ajustaron modelos lineales y no lineales para analizar la relación entre una variable dependiente cuantitativa y variables independientes predictivas del rodal. Se desarrolló un diagrama de manejo de la densidad que es, un modelo estático del rodal donde se representa gráficamente la relación entre producción y densidad a través de los distintos estados del rodal. 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 y se necesitan parámetros de partida. Los parámetros de partida para el modelo de regresión no lineal, fueron estimados a partir de linearizar las variables tomando logaritmos a ambos lados de la igualdad y las ecuaciones fueron ajustadas a través de una regresión lineal. Finalmente se realizó un ajuste simultáneo del sistema de ecuaciones por mínimos cuadrados generalizados conjuntos (*Seemingly Unrelated Regressions, SUR*) (Zellner, 1962).

Estudio II

Con el fin de realizar estimaciones consistentes de las distintas fracciones de biomasa, con sistemas lineales al igual que en el Estudio I, se ajustaron regresiones por mínimos cuadrados generalizados conjuntos (SUR) (Zellner, 1962). Este método tiene en cuenta la correlación existente entre los errores de cada ecuación, para conseguir que la suma de las distintas fracciones de biomasa coincida con la estimación de biomasa total.

Se utilizaron regresiones ponderadas para evitar la heterocedasticidad, frecuentemente presente en los datos de biomasa. Con esta metodología cada observación se pondera por la inversa de su varianza de tal manera que se homogeniza la varianza de los residuos. 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).

Estudio III

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). Para aplicar este algoritmo, deben seguirse de manera secuencial tres procesos principales (Fig. 12).

Durante el primer paso se calculan tres tipos de entradas derivadas: Incrementos Diamétricos Anuales (IDAs), Diagramas de Walter-Lieth (DWL) e Índices Anuales de Aridez (IAAs); los IDAs se calculan a partir de dataciones dendrocronológicas y el uso de ecuaciones alométricas; los DWL se derivan de temperaturas medias mensuales y precipitaciones acumuladas mensuales; IAAs se establecen como las razones anuales de déficit y exceso de humedad de los DWL.

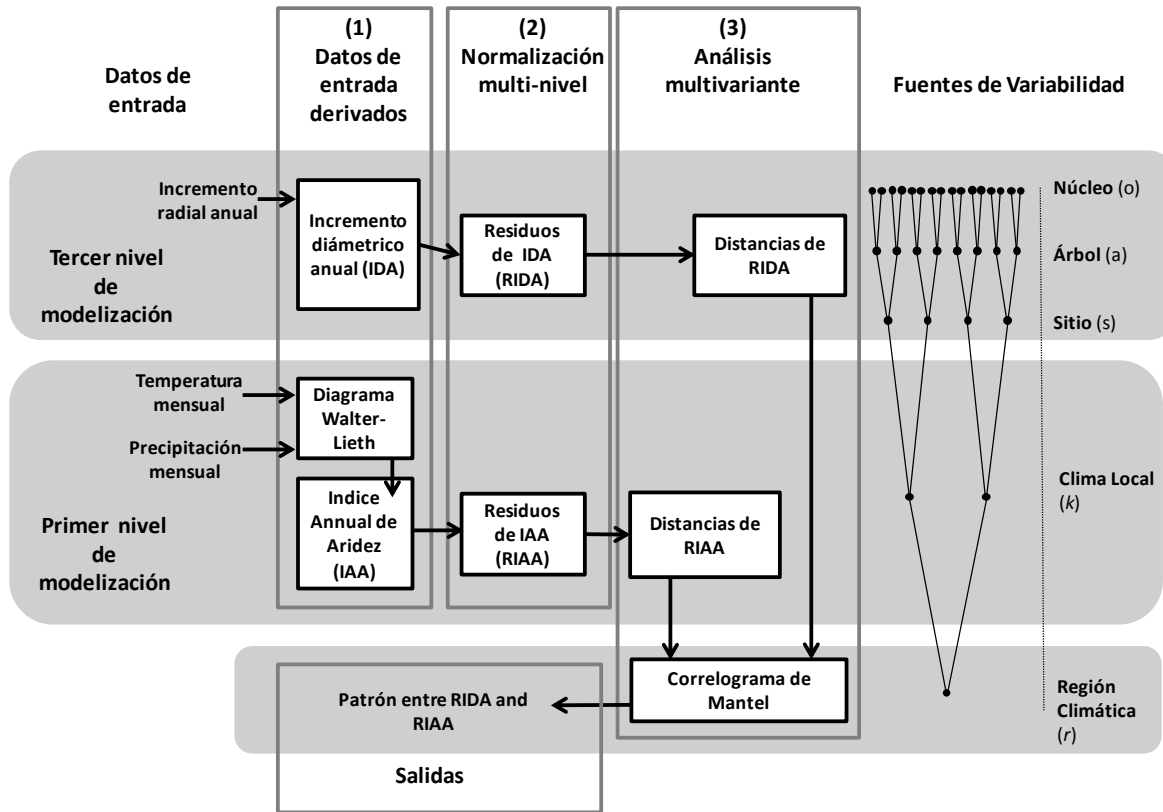


Figura 12. Diagrama de flujo con las principales etapas involucradas en BIODry. Los rectángulos indican que se necesitan procesos de cálculo que son necesarios para obtener la variable que encierran (Adaptado de Lara et al., 2013).

En el segundo paso, denominado normalización multinivel, se extraen las tendencias de los IDAs y IAAs mediante el uso de modelos mixtos; esta aproximación permite remediar efectos de pseudoreplicación; durante la normalización de los IDAs se emplea la forma logarítmica de una ecuación teórica que resume la mayoría de modelos de crecimiento conocidos (Zeide, 1993), y por otra parte, se emplea un modelo de raíz cuadrática lineal para normalizar los IAAs. Si se detecta autocorrelación entre las series de datos se parametrizan los modelos seriales para corregirla; como resultado se obtienen dos tipos de series: residuos de IDA (RIDA) y residuos de IAA (RIAA).

Durante el tercer paso se comparan los RIDAs con los RIAAs mediante un análisis multivariante; en este paso ambas series pueden ser reordenadas para comparar poblaciones o individuos; luego de ser reordenadas, se establecen matrices de distancia para cada tipo de serie; finalmente se comparan las matrices de distancia de RIDA y RIAA con

correlogramas de Mantel; estos correlogramas miden la correlación entre clases de distancia de los RIDAs y las correspondientes clases de distancia de los RIAAs.

Estudio IV

En el estudio IV, se analizó la probabilidad de ocurrencia de la fructificación (si habría o no frutos) y luego la intensidad del evento (la cantidad de frutos que habría ($\text{kg} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{copa}^{-1}$)) con diferentes condiciones climáticas, se utilizó un modelo cero-inflado log normal (ZILN) (Tooze et al., 2002). En esta distribución la probabilidad de ocurrencia (o no) del evento estuvo definida mediante una distribución binomial de parámetro π , mientras que la abundancia condicional del evento se caracteriza mediante una distribución log-normal, que es truncada en cero por naturaleza. Esta distribución queda caracterizada por tres parámetros: π , el caracterizador de la binomial (que indica probabilidad de ocurrencia de cero), los parámetros media (μ) y desviación típica (σ) caracterizadores de la distribución log-normal. Para la selección de las covariables se ajustó primero, de manera independiente un modelo de regresión binomial para la parte de ocurrencia del evento y, un modelo log-normal para la intensidad del mismo (peso de la producción de vainas). Finalmente con las variables seleccionadas se ajustó simultáneamente el ZILN.

La habilidad predictiva del modelo seleccionado fue evaluada utilizando la misma base de datos con la que fue ajustado a través de dos aproximaciones. En el método “a”, se estableció un valor de corte de acuerdo a la proporción de árboles fructificados en la base de datos. Si la probabilidad de ocurrencia predicha por la parte binomial del modelo era mayor que el valor de corte, la intensidad en la producción de vainas fue calculada, de lo contrario la producción fue considerada nula. En el método “b”, la producción de vainas de un árbol es igual al producto de la probabilidad de ocurrencia esperada y el valor estimado de la producción de vainas esperada, en esta aproximación producciones nulas no pudieron ser predichas.

Estudio V

Se utilizaron modelos mixtos, con una estructura de efectos aleatorios anidada y que se expande progresivamente para evaluar las respuestas diferenciales en el IDAs, iEUA y $\delta^{13}\text{C}$ ante diferentes IAAs y condiciones de sitio (edad, densidad del rodal, nivel del manto freático). Los IAAs se calcularon de la misma manera que fue detallada para el Estudio III.

La estructura de efectos aleatorios fue común para todas las variables analizadas, cambiando los efectos fijos de acuerdo al objetivo perseguido ($\delta^{13}\text{C}$ medio, IAAs or $\delta^{13}\text{C}$).

3.4 Software utilizado

Para los análisis de las muestras dendrocronológicas (Estudios II, III y V), se utilizaron los siguiente programas de software: WINDENDRO®, COFECHA (Grisino-Mayer, 2001) y ARSTAN (ARSTAN v6.05P, Cook y Holmes, 1984; Holmes 2001). Estos programas permiten medir, y asegurar la calidad de la series dendrocronológicas medidas, asegurando correlación y cofechado entre las mismas. Todos las series climáticas utilizadas en esta tesis (Estudios III, IV y V) fueron homogenizadas, corregidas y completadas a través del uso del paquete CLIMATOL (Guijarro, 2011) desarrollado para R (R Development core team, 2012).

Los estudios II y IV fueron desarrollados con el Programa estadístico SAS/ETS 9.2. El procedimiento MODEL fue utilizado en el estudio II y los procedimientos NLMIXED y MIXED (que permiten el ajuste de modelos mixtos lineales y no lineales) en el Estudio IV. En los estudios I, II y V se utilizó el programa R (R Development core team, 2012) para analizar los datos; dentro de R, se utilizaron las librerías que están incluidas por defecto y los siguientes paquetes específicos: Estudio I: Sqldf (para la manipulación de los datos) (Groethendieck, 2014), SYSTEMFIT (para el ajuste simultáneo de ecuaciones lineales y no lineales) (Henningsen y Hamann, 2007); Estudio III: climatol (completa y homogeniza las series climáticas) (Guijarro, 2011); ecodist (permite realizar los test de Mantel) (Goslee y Urban, 2012); foreign (para la manipular las bases de datos dendrocronológicas) (Rcore Team et al., 2012); lattice (Sarkar, 2008) y mapdata (Becker et al., 2012) (para generar gráficos); nlme (permite ajustar modelos mixtos lineales y no lineales) (Pinheiro et al., 2012; Pinheiro y Bates, 2000), estos dos últimas librerías fueron también utilizadas en el Estudio V.

4. Resultados

A continuación se resumen los principales resultados de los estudios por separado. La referencia a tablas y figuras en este apartado se refiere a las figuras y tablas de cada estudio concreto especificado.

4.1 Cambios en la fisionomía y control de la densidad de los bosques de *Prosopis caldenia*. Estudio I

Los resultados de este estudio mostraron que existen diferencias significativas dentro del Caldenal a lo largo de toda el área de su distribución natural suficientes como para al menos establecer dos tipos fisionómicos: caldenales Abiertos (CA) y Cerrados (CC). El número medio de árboles. ha⁻¹ fue de 313 y 673 respectivamente, el área basal para los CA varió entre 0,93-12,5 y entre 37,91 y 5,76 m².ha⁻¹ para los CC. El volumen total medio para los CA fue 22,96 y 77,26 m³.ha⁻¹ para los CC; el diámetro cuadrático medio fue 48,79 y 47,23 cm (ver Tablas 1a y b del Estudio I). 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 *C. tala* y *S. fasciculatus* que en los CA (ver Fig. 3 del Estudio I).

También se registraron diferencias en los índices de valor de importancia de las especies tanto para caldén (que fue la especie dominante en ambos) como para las especies acompañantes, *P. flexuosa* y *J. rhombifolia* fueron más importantes en los rodales de CC que 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 mayor proporción de rodales en jóvenes (coetáneos y disetáneos) (ver Fig. 4 del Estudio I). La mayor parte de las plántulas de caldén del CC se encontraron en la clase 2 (plántulas de más de 1,3 m y menos de 5 cm de DAP) mientras que para CA se encontraron en la clase 1 (plántulas con menos de 1,3 m de alto) (ver Fig. 5 del Estudio I). Finalmente los rodales pertenecientes a CA, fueron más susceptibles a procesos de erosión principalmente eólicos, las tasas de regeneración de *P. caldenia* fueron mayores y la sanidad general del rodal fue significativamente menor. Los incendios estuvieron presentes en ambos tipos fisionómicos, pero en CA fueron más intensos.

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 (m³.ha⁻¹) (VT). Los resultados fueron estadísticamente significativos para los caldenales cerrados pero no se obtuvieron resultados estadísticamente significativos para los caldenales abiertos (ver Tabla 2 del Estudio I).

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, (DMD) con los modelos seleccionados para los CC (ver Fig. 13) que permite estimar el VT, el Dg, el número de pies.hectárea⁻¹, la altura dominante (m) y el índice de densidad de Reineke. Además, se desarrolló un ejemplo de uso del DMD para llevar a cabo un régimen de claras en un rodal de CC sin ninguna intervención previa (ver Tabla 3 y Fig. 7 del Estudio I).

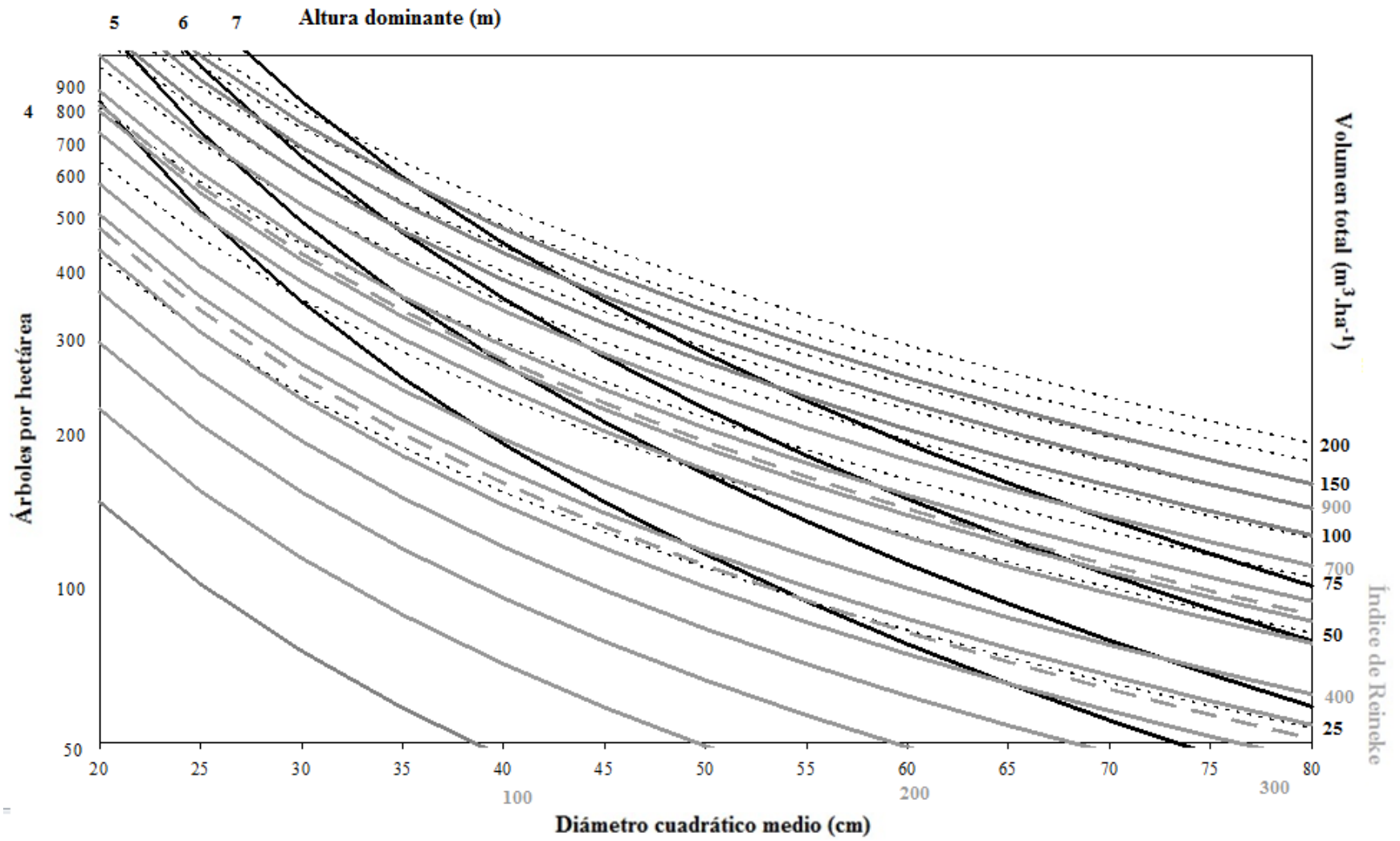


Figura 13. Diagrama de manejo de la densidad para bosques cerrados de *Prosopis caldenia*. Líneas sólidas grises representan el Índice de Reineke; líneas negras intermitentes representan el volumen total (m³.ha⁻¹); líneas sólidas negras representan la altura dominante (m).

4.2 Cuantificación de biomasa aérea y subterránea de *Prosopis caldenia*. Estudio II

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, ver Tabla 4 del Estudio II). 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, ver Tabla 5 del Estudio II). 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 (ver Tabla 5 del Estudio II). 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) (ver Tabla 6 del Estudio II).

De acuerdo con los resultados obtenidos para los caldenales ubicados en el extremo norte del área de distribución natural de la especie, el valor medio de biomasa total fue de 20,2 Mg ha⁻¹ de MS, y 11,65 Mg. ha⁻¹ de MS el valor medio de biomasa aérea. El stock medio de carbono total es 9,6 Mg. ha⁻¹ y 5,5 Mg. ha⁻¹ el stock medio de carbono aéreo. *P. caldenia* 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 (ver Fig. 14). Los resultados obtenidos sugieren que no existe una relación entre la edad del árbol y el ratio biomasa subterránea/aérea (ver Fig. 5 del Estudio II) pero este último si está influenciado por el número de individuos.ha⁻¹, incrementándose cuando este aumenta (ver Fig. 6 del Estudio II).

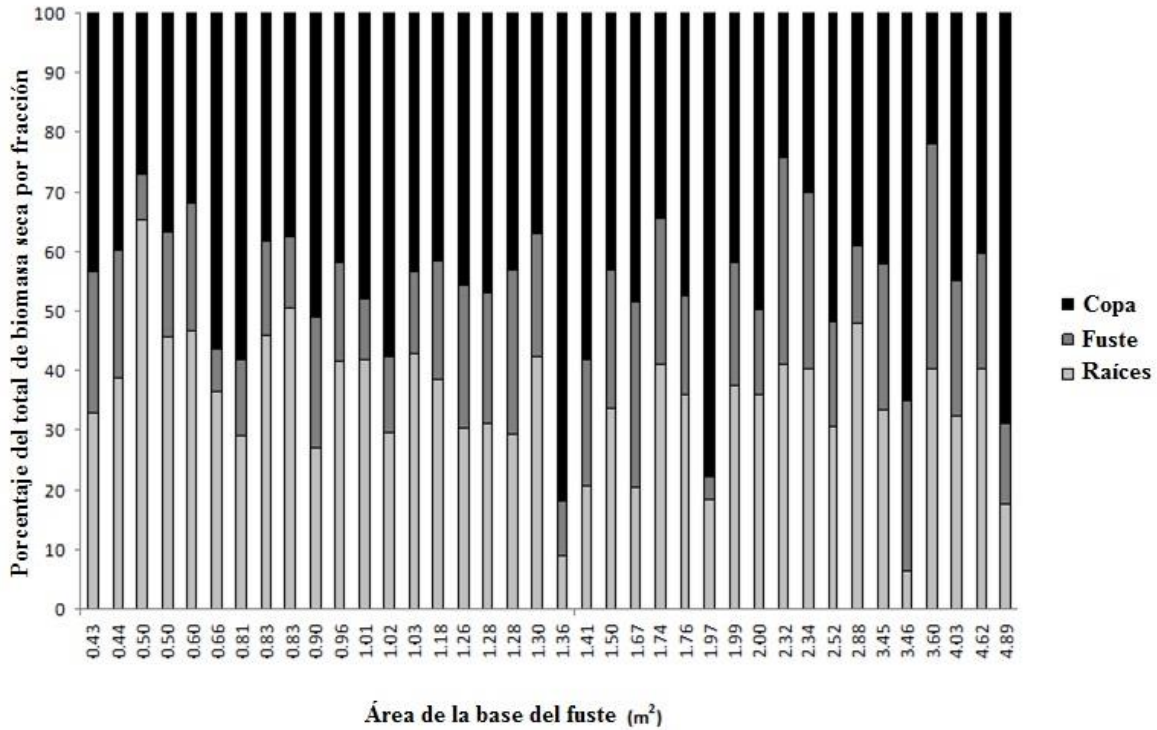


Figura 14. Partición real de la biomasa total de los árboles apeados de *Prosopis caldenia* (n=38): copa (todas las ramas más las hojas), fuste y raíces.

4.3 Relaciones clima-crecimiento en *Prosopis caldenia*. Estudio III

Los resultados obtenidos indican que 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) (ver Fig. 2 del Estudio III). 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 (Tabla 7).

Tabla 7. Test de máxima verosimilitud para comparar diferentes estructuras de modelos mixtos. La estructura con sólo efectos fijos (fe) se expande progresivamente incorporando efectos aleatorios anidados: año, año en canutillo (core/), año en canutillo dentro del árbol (árbol/) y año en canutillo dentro del árbol anidado en el sitio de muestreo (sitio/).

Estructura	modelo	BIC	AIC	gl	test	L. Ratio
fe sitio/	5	9730,78	9626,79	16	5 vs 4	49,34 *
fe árbol/	4	9754,63	9670,13	13	4 vs 3	148,41 *
fe core/	3	9580,72	9515,72	10	3 vs 2	263,24 *
fe, año	2	9291,97	9246,48	7	2 vs 1	1349,22 *
fe	1	10615,70	10589,70	4	-	-

Nota: BIC; Criterio de información Bayesiana, AIC; Criterio de información de Akaike, gl; grados de libertad; L-ratio; Test de máxima verosimilitud (*); diferencias significativas entre los modelos ($p < .0001$).

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 (ver Fig. 15). Respuestas irregulares, con diferentes magnitudes a nivel de árbol si fueron identificadas (ver Fig. 5 del Estudio III). De los 65 árboles analizados 23 respondieron significativamente, las respuestas fueron detectadas frente a diferentes intensidades de cambios en la aridez (Fig.15).

Existen diferencias en las respuesta del crecimiento en función del sitio, ya que el ajuste del modelo mejora significativamente si se incorpora el sitio como efecto aleatorio (ver Tabla 2 del Estudio III) pero no existe 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 (ver Fig. 4 del Estudio III). Estos resultados confirman que la respuesta del caldén en el IDAs ante variaciones en los IAAs es independiente y a nivel de árbol individual.

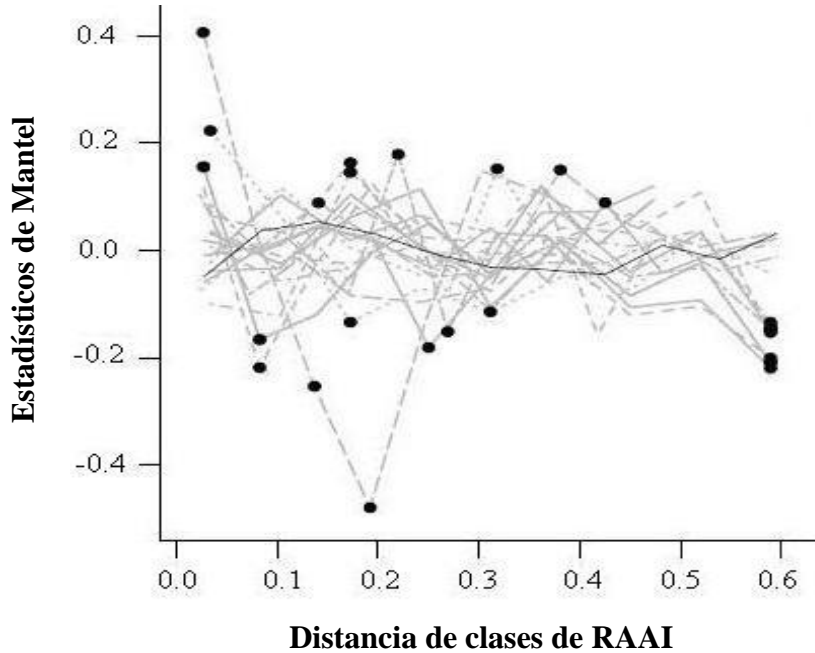


Figura 15. Correlogramas de Mantel para evaluar similitudes entre las distancias de clases de los residuales de los índices anuales de aridez (RAAI) y de los incrementos diamétricos anuales a nivel de población (línea negra) y de árbol (línea gris). Sólo están representados los árboles que respondieron significativamente a las variaciones en los índices anuales de aridez. Los puntos negros indican valores significativos en los estadísticos de Mantel ($p \leq 0.05$).

4.4 Variación interanual en la producción de fruto de *Prosopis caldenia*. Estudio IV

Los resultados obtenidos muestran una alta variabilidad en la producción de fruto entre árboles, sitios, años y años dentro de un mismo sitio (ver Tabla 1, del Estudio IV). Un alto porcentaje de la producción anual por árbol fue nula (45% del total de los datos), generando una asimetría y un sesgo hacia la derecha en la distribución de los datos (ver Fig. 3 del Estudio IV) 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 que son afectados por diferentes factores ambientales y de árbol (ver Tabla 8).

Tabla 8. Parámetros fijos y componentes de la varianza estimados para el modelos cero inflado log-normal seleccionado para la producción de frutos de *Prosopis caldenia*, incluyendo parámetros aleatorios correlacionados a nivel de unidad de muestreo.

	Covariables	Parte logística (α)	Parte log-normal (β)
	Intercepto	-1,51	-1,98
Variables de árbol	DAP	1,94	0,95
	CA	-	0,09
Variables climáticas	mTO	$2,1 \times 10^{-3}$	$7,3 \times 10^{-3}$
	mMinTS	$-7,3 \times 10^{-2}$	-0,19
	mMinTN	-1,11	-
	mMaxTD	0,39	-
	maxMaxTJ	-0,05	-0,79
	mMinTD	-0,45	-
	mTA	1,12	-
	mMinTO	-	-0,49
	mTD	-	0,76
	mTF	-	$-3,7 \times 10^{-3}$
	mTM	-	0,88
	Pp-1	0,17	-
	PpApr	-	0,80
	Componentes aleatorios	σ^2_u (año)	0,51
σ^2_v (año)		-	0,36
σ^2 (residuos)		-	1,50
ρ (correlación)		0,56	

Nota: DAP, diámetro a la altura del pecho (cm); CA, Área de copa (m²); mTO, temp. media de Octubre (°C); mMinTS, Mínima temp. mínima de Septiembre (°C); mMinTN, Mínima temp. mínima de Noviembre (°C); mMaxTD, Máxima temp. media de Diciembre (°C); maxMaxTJ, Máxima temp. máxima de Enero (°C); mMinTD, Mínima temp. mínima de Diciembre (°C); mTA, Temp. media de Abril; mMinTO, Mínima temp. mínima de Octubre (°C) ; mTD, Temp. media de Diciembre (°C) ; mTF, Temp. media de Febrero (°C) ; mTM, Temp. media de Marzo (°C); Pp-1, Precipitaciones totales durante el ciclo previo de floración- fructificación (mm); PpApr, Precipitaciones de Abril (mm).

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 esta 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 (ver Tabla 3 del Estudio IV).

Los dos métodos de evaluación propuestos “a” y “b” subestimaron el valor de producción medio de vainas de caldén. El método de evaluación “b” mostró mejores parámetros estadísticos (RMSE y EF) en comparación con el método “a”, y a diferencia de este las estimaciones no presentaron un sesgo tan marcado ya que la subestimación en la producción fue menor. La capacidad para clasificar correctamente las observaciones como producción/producción nula de vainas también fue evaluada; “a” clasificó correctamente el 67,5% de las producciones nulas y clasificó correctamente el 59% de las observaciones de la base de datos. Estos parámetros de sensibilidad y especificidad no pudieron ser estimados para el método “b” ya que este es incapaz de predecir producciones nulas.

Tabla 9. Evaluación de la habilidad del modelo para predecir la producción anual de vainas a nivel de árbol de *P. caldenia* utilizando los datos de ajuste del modelo. Los métodos de evaluación fueron “a” (punto de corte= 0,55 definiendo fructificación-no fructificación) y “b” (la producción de vainas igual al producto de la probabilidad esperada de ocurrencia y el valor esperado de la producción de vainas).

Método de evaluación	(a)	(b)
Error medio (pp.CA m ² año ⁻¹)	9,52	1,67
p-value (t-test)	0,6x10 ⁻³	1,2 x10 ⁻³
pm_pred (pp.CA m ² año ⁻¹)	51,02	58,87
pm_obs (pp.CA m ² año ⁻¹)	60,54	-
RMSE	6,99	6,78
EF (%)	29,84%	31,02%
Sensibilidad (%)	59,32%	-
Especificidad (%)	67,54%	-
Eventos/no eventos obs.	220/180	-
Eventos/no eventos pred.	130/270	-

Nota: pm_pred y pm_obs: producción media predicha y observada de vainas de *P. caldenia* (pp.CA m² año⁻¹, producción de vainas por m² de área de copa (gr)); RMSE: Raíz cuadrada del error medio; EF: eficiencia del modelo; Sensibilidad: Porcentaje de eventos correctamente clasificados; Especificidad: Porcentaje de no-eventos clasificados.

4.5 Respuestas fisiológicas de *Prosopis caldenia* ante cambios ambientales locales y globales. Estudio V

Se encontraron diferencias en el valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ entre sitios y dentro de cada sitio (ver Tabla 10). No se encontraron diferencias significativas entre rodales jóvenes y maduros (Sitio 8), pero si se identificó un patrón espacial en el $\delta^{13}\text{C}$ de *P. caldenia* que varía de acuerdo a la profundidad del manto freático (los menores valores se encontraron en el sitio 7 bajo y los más altos en el sitio 8, ver Fig. 4b del Estudio V). 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 (ver Tabla 10).

Tabla 10. Resumen de los principales estadísticos del ratio de isótopos estables de carbono en anillos de crecimiento de *Prosopis caldenia* para los períodos 1956-2003 (Sitio 2), 1956-1997 (Sitio 7) and 1938-2003 (Sitio 8). En los Sitios 2 y 3, los árboles fueron separados de acuerdo a su ubicación en loma/ bajo y en jóvenes/maduros, respectivamente.

Sitio	Ratio de isótopos estables de carbono				
	Max	Min	Media	DE	Período
2 Todos los árboles	-24,30	-28,21	-26,12	0,68	1956-2003
7 Todos los árboles	-23,53	-28,41	-26,17	0,94	1956-2001
Loma	-23,53	-28,41	-25,84	0,94	
Bajo	-25,00	-28,16	-26,80	0,57	
8 Todos los árboles	-23,00	-26,96	-24,89	0,80	1938-2003
Joven	-23,08	-26,96	-25,04	0,81	
Maduro	-23,00	-26,20	-24,70	0,77	

Nota: D.E., desviación estándar.

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 del sitio 8 fueron los más eficientes en el uso del agua, estos 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 (Fig. 16). Se encontraron diferencias entre los IAA para cada sitio, con una tendencia decreciente entre los tres sitios para el período analizado.

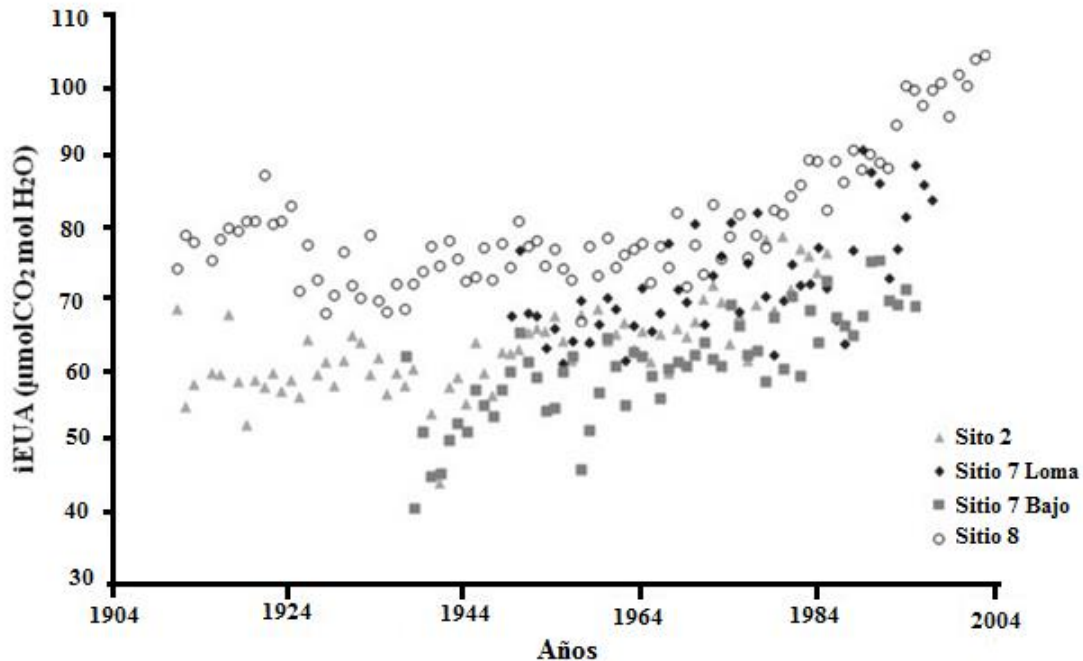


Figura 16. Series temporales de la eficiencia intrínseca en el uso del agua (iEUA) en los anillos de crecimiento de *Prosopis caldenia* en el Sitio 2 (triángulos), Sitio 72 Loma (rombos), Sitio 7 Bajo (cuadrados) y Sitio 8 (Círculos). La iEUA ($n=24$) fue calculada como el valor medio anual de todos los árboles en cada sitio de muestreo.

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 de 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 y el ajuste del modelo mejoró significativamente al incorporar sitio, nivel del manto freático dentro del sitio y la edad del árbol como efecto aleatorio (Tabla 11). 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 (Tabla 11).

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 (Tabla 11).

Tabla 11. Test de máxima verosimilitud comparando diferentes estructuras de modelos mixtos de iWUE incluyendo Índices anuales de aridez como efectos fijos. La estructura con solo efectos fijos (fe) se expande progresivamente incorporando efectos aleatorios anidados; sitio de muestreo (sitio), situación dentro del sitio (situación/), árbol dentro de la situación dentro del sitio (árbol), y año dentro de árbol (año/).

Estructura	Modelo	BIC	AIC	gl	Test	L. Ratio
fe año/	5	5523,59	5472,97	11	5 vs 4	0,00
fe árbol/	4	5510,38	5468,97	9	4 vs 3	98,82**
fe inside/	3	5596,00	5563,79	7	3 vs 2	0,00
fe, sitio	2	5582,79	5559,79	5	2 vs 1	246,82**
fe	1	5816,41	5802,61	3	-	-

Nota: BIC; Criterio de información Bayesiana, AIC; Criterio de información de Akaike, gl; grados de libertad; L-ratio; Test de máxima verosimilitud (*); diferencias significativas entre modelos ($p \leq 0.001$); (**) ($p \leq 0.0001$).

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 (ver Tabla 6 del Estudio V). 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.

5. Discusión

Los caldenales podrían considerarse como bosques que no han sido “manejados”, ya que en ellos no se han realizados intervenciones con un criterio silvícola y en los que la producción de madera si ha existido, fue una actividad secundaria. Sin embargo, el estado de conservación y la fisionomía de los mismos son muy heterogéneos (SAGPyA, 2007). Los procesos y factores que interactúan modificándolas no están completamente

identificados y comprendidos aunque, la herbivoría, la tala y el fuego, están dentro de los principales factores de disturbio en los bosques de caldén (Peinetti, 1991, 1993; Llorens, 1995; Martínez-Carretero, 1995; Boó et al., 1997; Dussart et al., 1998; Llorens y Frank, 2003, entre otros). Estos actúan, entre otras cosas, sobre el equilibrio de especies leñosas-herbáceas, incrementando la densidad de leñosas, alterando la composición de especies, las relaciones alométricas y conduciendo a los caldenales abiertos (CA) hacia bosques cerrados con altas densidades (CC). Estos factores de disturbio sumados al cambio climático registrado a nivel global y local, modificó la dinámica y el crecimiento de los caldenales, exigiendo un análisis de los mismos para poder generar herramientas y pautas de manejo adecuadas. De acuerdo con esto, la discusión de los resultados de los diferentes estudios que conforman esta tesis será organizada en estos tres pilares; 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, 1993, 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 de caldén según lo que habría de esperarse de acuerdo con Mokany (2006) (ver Fig. 6 del Estudio II). Quien afirma, que en las especies leñosas ésta relación está influenciada por factores asociados al desarrollo del rodal, incrementándose con la densidad y decreciendo significativamente con el incremento de la edad, la altura y el DAP medio del rodal. En nuestro caso, no se detectó una clara influencia de la edad sobre el balance biomasa aérea/subterránea (ver Fig. 5 del Estudio II).

En caldén, la relación varió desde 1,88 a 0,07 con una media igual a 0,58. Este valor casi duplica al establecido por Channel (1982) y Cairns (1997) para especies deciduas (0,25). Pero es similar a los resultados de Ruiz-Peinado et al., (2012) para especies de la península Ibérica; *Quercus canariensis* Willd (0,49), *Quercus faginea* Lamb (0,36), *Castanea sativa* Miller (0,77), *Ceratonia siliqua* L. (0,81) y *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn (0,81) (entre paréntesis los valores correspondientes). Las diferencias encontradas entre las

relaciones de biomasa en 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 (cortes parciales de la biomasa aérea para leña o carbón y/o quemas para estimular el rebrote de especies herbáceas), y a la influencia del clima árido/semiárido en el que se desarrollan estas especies. En el cuál, profundos y extensos sistemas radiculares son necesarios para la captación de agua y nutrientes. Gaston (1998) determinó una relación media de 0,47 para bosques y sabanas en regiones áridas y semiáridas, lo que se aproxima a los que hemos encontrados resultados.

El aumento de la densidad en los caldenales también afectó significativamente la dinámica de la regeneración. El caldén es una especie heliófila que en sotobosque presenta una regeneración deficiente (SAGyP, 2007a). En los rodales de CC se observó una modificación en la curva esperada de la población del regenerado. Generalmente se encuentran un mayor número de individuos en la clase inicial de regenerado (en nuestro caso, plántulas con una altura menor a 1,3m) que debido a factores bióticos y abióticos van disminuyendo en las clases superiores (plántulas menores o mayores a 1,3 m pero con un DAP entre 5 y 9,9 cm, de acuerdo a nuestra clasificación). En el regenerado del CA, si se encontró una mayor proporción de plántulas en la clase inicial que luego fue descendiendo en las clases posteriores (ver Fig. 4 del Estudio I). En el caso de CC la mayor cantidad de plántulas se registraron en la clase 2 y el número total y dentro de cada clase siempre fue menor en comparación con el CA. Una posible explicación a esto, podría ser que a medida que la densidad del rodal se fue incrementando, la tasa de regeneración fue disminuyendo y las plántulas que hoy se encuentran en la clase 2 provienen de una etapa en la que tasa de regeneración era mayor y probablemente el número de pies. ha⁻¹ menor.

Los cambios en las tasas de regenerado se ven reflejados en las estructuras de edades de los rodales adultos. Ya que los pulsos de regeneración (o la falta de ellos) dan lugar a poblaciones adultas coetáneas, disetáneas, rodales jóvenes y/o sobremaduros, entre otras. Se encontraron diferencias entre las estructuras de edades de los CA y CC, principalmente en los extremos de la distribución. En CA la mayor parte de los rodales son jóvenes (coetáneos y disetáneos) (ver Fig. 5 del Estudio I), resultado que está en concordancia con los presentado en los párrafos anteriores y con el proceso de

arbustización reportado por otros autores (Peinetti et al., 1991, 1993, 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). La estructura de edad observada en los CC, también se corresponde con los resultados anteriores, un tercio de las unidades de muestreo corresponden a rodales maduros o sobremaduros. Esto, sumado al descenso en las tasas de regeneración observadas en el CC (ver Fig. 4 del Estudio I) podría significar una amenaza para la sustentabilidad de los caldenales cerrados. Se detectaron 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*. En CC se observaron diferencias entre los estratos, en donde las especies secundarias aumentaron su frecuencia en detrimento del caldén (ej.: *G. decorticans*, *S. fasciculatus*, *C. tala*). En el caso de los CA las diferencias entre los estratos fueron prácticamente nulas (ver Fig. 3 del Estudio I).

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, ésta es principalmente atribuida a la inclusión en el ecosistema de la ganadería bovina (Dussart et al., 1998). La cuál, de acuerdo con Dussart et al. (1998) produjo un aumento en las tasas de regeneración de caldén, que casi se quintuplicó en el bosque abierto y fue 12 veces mayor en las áreas de pastizales.

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, 1993; Peláez et al., 1992; Distel et al., 1996). Ya que éste favorece, la efectiva dispersión, estimula los procesos de germinación y reduce la predación por insectos granívoros (Peinetti et al., 1991, 1993; Lerner, 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). Esto 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

(falta de normalidad y correlaciones entre las observaciones) factores que han sido identificados como los principales impedimentos en la modelización de la producción de frutos (Ihalainen et al., 2003; Calama et al., 2008). Entender cuáles son los factores que gobiernan la producción de frutos de caldén no solo es beneficioso para hacer un aprovechamiento racional y eficiente del recurso al permitir estimar la producción del mismo y así calcular las raciones forrajeras disponibles. Sino también para 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).

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; Villagra, 2000; Cariaga et al., 2005). La ausencia de un adecuado sistema de polinización y la predación por insectos de la familia *Bruchidae* (Coleoptera) podrían estar entre las causas ecológicas (Simpson et al., 1977; Smith y Ueckert, 1974; 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.

La estructura final del modelo ajustado propuesto incluye 25 parámetros, 4 componentes de la varianza, 2 términos independientes para la parte logística y lineal más 19 parámetros asociados a efectos fijos (9 en la parte logística y 10 en la log-normal). El DAP sólo fue incluido en la parte logística del modelo ya que no disponíamos de información sobre la edad del árbol y este podría ser utilizado como un proxy de la misma. Se incorporó así (de manera indirecta) la edad en el análisis ya que, puede ser un factor determinante en la ausencia de frutos por tratarse de árboles muy jóvenes reproductivamente inmaduros.

El 45% de nuestras observaciones fueron producciones nulas y sólo el 17 % de los árboles muestreados tenían un DAP menor a 13 cm. De acuerdo con Privitello (2001) un

DAP igual a 13cm, 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). Los frutos del caldén siempre se originan a partir de yemas florales formadas durante el ciclo vegetativo anterior a la floración (Peinetti, et al. 1991), ésta puede ser la razón por la cual la precipitación total del ciclo vegetativo anterior mostró parámetros estadísticos significativos. De las 15 covariables climáticas seleccionadas, 11 son térmicas (temperaturas mínimas de Septiembre, Octubre, Noviembre y Diciembre; máximas de Diciembre y Enero; y medias de Octubre, Febrero y Marzo), 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). Nuestros resultados están reforzados por el trabajo de 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. Por tratarse de especies de plantas auto-incompatibles, son dependientes de la polinización entomófila para fructificar.

La influencia limitada de las precipitaciones en la fructificación de caldén podría explicarse por el acceso de los árboles al manto freático y disponer de una fuente suplementaria de agua. 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 (datos no mostrados). En el Sitio 2 se realizó un análisis de isótopos estables de oxígeno (O^{18}) en los anillos de crecimiento de caldén y en el agua subterránea, confirmando el uso de esta fuente de agua por parte de los caldenes (datos no mostrados).

A pesar de que no existe un registro de datos confiable y continuo durante un largo período de tiempo (superior a 10 años), la percepción general es que la producción de frutos de caldén es muy variable entre años, tal como ha sido reportado para otros *Prosopis* y confirmado a partir de los resultados del presente trabajo. Sin embargo, para confirmar esto resulta necesario generar análisis más profundos que incluyan: factores fisiológicos, variabilidad genética, análisis dendrocronológicos que permitan evaluar la hipótesis del agotamiento de recursos, incorporar atributos del rodal y/o la predación por insectos, entre otros. De acuerdo con nuestros resultados, podemos concluir que el clima ejerce una fuerte influencia en el proceso de floración-fructificación de *P. caldenia* y en la variabilidad inter-anual de la producción final de fruto a nivel de árbol.

Respuestas fisiológicas y de crecimiento

Comprender los factores que afectan el crecimiento es fundamental para poder generar herramientas y pautas de gestión que permitan asegurar la sustentabilidad del recurso. En esta tesis el crecimiento se abordó desde dos aspectos diferentes, el incremento diamétrico anual y la acumulación de biomasa.

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 que permite cuantificar la biomasa aérea y subterránea en bosques nativos de *P. caldenia*, con la información disponible en cualquier proceso operativo. Como variables de entrada al sistema se utilizó el área de la base del fuste (calculada a partir del diámetro en la base del árbol), y la altura del árbol. La incorporación de la altura del árbol como variable explicativa no produjo mejoras significativas en el ajuste de los modelos en los que estuvo incluida. 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 plasticidad al modelo (mayor adaptabilidad y menor especificidad) permitiendo que sea utilizado en diferentes ambientes (Ketterings et al., 2001).

Ledesma et al., (2010), estimaron la biomasa foliar de *P. flexuosa* utilizando variables a nivel de árbol. Las que fueron medidas en la copa y en la base de la copa viva mostraron mejores ajustes que aquellos basados en mediciones de fuste. En *P. caldenia* los resultados fueron similares, las predicciones de biomasa foliar basadas en el área basal, diámetro basal o diámetro a la altura del pecho no presentaron parámetros de ajuste estadísticamente significativos y no fueron mejorados al incorporar otras variables tales como la altura. Por esta razón, en el presente trabajo la fracción del 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 (ver Tabla 5 del Estudio II). 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 (ver Fig. 4 del Estudio II).

De acuerdo con la clasificación de biomas del IPCC (Eggleston et al., 2006), los caldenales son bosques continentales templados, y la biomasa aérea media total estimada (incluida las especies leñosas y herbáceas) es igual a 60 Mg ha^{-1} (10-130) para un bosque de 20 años de edad o de 130 Mg ha^{-1} (50-200) para bosques mayores, entre paréntesis el rango de valores. De acuerdo a nuestros resultados para caldenales con una edad media igual a 24 años, el valor medio de biomasa seca total por hectárea es igual a $11,5 \text{ Mg ha}^{-1}$ (2,6-31,5) (no se incluyeron otras especies arbóreas, arbustos o herbáceas). El valor obtenido en este trabajo es menor al estimado por el IPCC, pero en parte esta variabilidad en los resultados podría deberse a los compartimentos que no han sido incluidos en el cálculo. Lo que demuestra la importancia de determinar coeficientes específicos para cada ecosistema, con el objetivo de reducir las incertidumbres en el balance de C global.

En el caldén no sólo existe una relación significativa entre el proceso floración/fructificación-clima como se encontró en el Estudio II, sino también en el proceso clima-crecimiento (Krebs, 1931; 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 los 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 (1983,1988, 1991, 2003, 2009). La década entre 1997-2007 fue la más húmeda y estable del período analizado (con excepción del año 2003) (ver Fig. 2 del Estudio II; ver Fig. 6 del Estudio V). 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 (ver Fig. 3 y 4 del Estudio III). No encontramos una respuesta común a nivel poblacional ya que cada árbol respondió de manera independiente (significativa o no) 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) (ver Fig. 3 y 4 del Estudio III). Tampoco se encontraron correlaciones significativas entre los incrementos diamétricos anuales (IDAs) y las precipitaciones anuales totales (Estudio V). Lara et al., (2013) analizaron la relación entre RIAAs y el incremento anual de biomasa (RIABs) de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* en dos situaciones contrastantes (clima mediterráneo y atlántico). Sus resultados no detectaron un patrón de respuesta común entre los RIABs y RIAAs en la región Atlántica, pero si una relación significativa para la región Mediterránea con un claro patrón de distribución sigmoideal simétrico entre las dos variables.

La respuesta de los árboles a diferentes intensidades de aridez en la región Atlántica podría ser enmascarada por la duración de las sequías. Es decir, si estas no son lo suficientemente largas como para alterar el almacenaje a largo plazo del contenido hídrico del suelo no influirán en la acumulación de biomasa en los árboles (Lara et al., 2013). Para comprender la respuesta observada del caldén a nivel de árbol y la ausencia de una

respuesta común a nivel de población ante cambios en los IAAs son necesarios nuevos estudios con diferentes diseños experimentales que permitan evaluar las posibles hipótesis.

Una de ellas, podría ser el consumo de agua subterránea por parte de los árboles que actuaría como un buffer en años de sequía. Varios estudios han demostrado el comportamiento freatófito facultativo de las especies de *Prosopis* (Snyer y Williams, 2003; Villagra et al., 2005; Jobbágy et al., 2008a, 2008b; Bogino y Jobbágy, 2011). De acuerdo con Bogino y Jobbágy (2011), la relación clima-crecimiento en caldén está fuertemente influenciada por la profundidad del manto freático. De acuerdo con sus resultados, si el árbol no tiene acceso al consumo de agua subterránea, el crecimiento se ve gobernado principalmente por el clima. Cuando el manto freático se encuentra en el radio de alcance radicular y este puede ser un aporte extra de agua, el crecimiento se ve positivamente influenciado. Independizándose de las precipitaciones (principal factor limitante del crecimiento en zonas áridas y semiáridas) y respondiendo más significativamente a otros factores como las temperaturas. La influencia positiva del manto freático se ve limitada por un umbral de profundidad a partir del cual se genera un anegamiento radicular y la tasa de crecimiento comienza a decaer hasta un punto en el que puede producir la muerte del árbol (Bogino y Jobbágy, 2011).

En nuestra área de estudio se han registrados importantes cambios en el balance hídrico lo que condujo a serios problemas de erosión (Barbeito et al., 2008; Contreras et al., 2013; El diario de la República 1/3/2015*; 15/3/2015; Fotos 16 anexo fotográfico) y a un incremento de 10 m en el nivel del manto freático, con una tasa media de incremento de 0,15 m.año⁻¹ (Contreras et al., 2013). La interacción agua subterránea-crecimiento descrita para caldén, sumado a los cambios en el balance hídrico en los sitios de muestreo podrían

* El Diario de la República. 13/3/2015. Disponible on line:

<http://www.eldiariodelarepublica.com/provincia/Villa-Mercedes-cortaron-la-ruta-nacional-8-por-el-desbordamiento-del-Rio-Nuevo-20150313-0007.html> Último acceso 25/05/2015.

El Diario de la República. 1/3/2015. Disponible on line:

<http://www.eldiariodelarepublica.com/provincia/Crecida-del-Rio-Nuevo-corto-el-transito-en-ruta-provincial-33-20150301-0001.html> Último acceso 25/05/2015

explicar parcialmente la heterogeneidad observada en la respuesta (individual y/o poblacional) ante variaciones en los IAAs.

Otro factor que podría enmascarar la respuesta poblacional, es la alta variabilidad genética registrada en los rodales naturales de caldén (Peinetti et al., 1991; Cony, 1996; Vega y Hernández, 2005; Pérez Díaz y Verdes, 2014). Pérez Díaz y Verdes (2014) la analizaron en dos poblaciones de caldén localizadas dentro de nuestra área de estudio, concluyendo que existe una alta variabilidad genética intrapoblacional que podría ser la causa de la heterogeneidad observada en la respuesta de los árboles a factores ambientales comunes (Verdes, 2014 com. Pers.).

Se encontraron diferencias en los incrementos diamétricos anuales, el tamaño y la edad de los árboles entre los sitios de estudios. La edad media de los rodales del sitio 2 fue la mayor (80 años) así como también el diámetro a la altura de pecho (43,9 cm), los rodales más jóvenes (24) y de menor diámetro (11,1 cm) se encontraron en el sitio 3 y los del sitio 1 en una situación intermedia, con una edad media de 53 años y un diámetro medio de 37,5 cm. En los incrementos diamétricos anuales también se encontraron diferencias, siendo el sitio 1 el que mostró los mayores incrementos (3,6 mm de media), luego el sitio 2 (2,9mm) y finalmente el sitio 3 (2,7mm) (ver Tabla 1 del Estudio III). Ante similares condiciones de aridez la respuesta en el crecimiento vegetativo fue débil en los Sitios 1 y 2 pero altamente sensible en el Sitio 3 (ver Fig. 4 del Estudio III).

Una posible explicación a los resultados encontrados puede estar relacionada con la edad de los árboles. En el sitio 3 se encontraron los árboles más jóvenes (edad máx.: 41; mín.: 14; media: 24). De acuerdo con Vieira et al., (2009), el incremento diamétrico anual en los árboles jóvenes es más sensible al clima, lo que probablemente está relacionado al hecho de que los árboles jóvenes tienen estaciones de crecimiento más largas (Rossi et al. 2008) y responden más rápido a los cambios en las condiciones ambientales que los árboles mayores (Villalba and Veblen 1994). Además, a pesar de que el manto freático en el Sitio 3 se encontraba a una profundidad en la que los árboles podrían tener acceso al mismo y así enmascarar la respuesta al clima. Es probable que esto no ocurriera debido al tamaño y la edad del árbol ya que árboles pequeños tienen también sistemas radiculares pequeños. Finalmente otro factor que podría influir en la respuesta observada, es la proximidad del

sitio 3 al Ecotono, en donde dos especies de *Prosopis* coexisten y estas pueden hibridarse entre sí, originando individuos con características fenotípicas intermedias a las especies involucradas aumentando así la variabilidad genética de la población (Vega y Hernández, 2005).

BIOdry (Lara et al., 2013) (ver apartado 2.3, Estudio III) aplicado a los datos de *P. caldenia* demostró que un análisis multinivel permite abordar eficientemente la pseudoreplicación presente en los datos dendrocronológicos, la correlación serial observada en los residuos y asegurar la normalización en las series resultantes. Además permitió modelizar y anidar los efectos aleatorios a nivel de árbol, rodal y sitio, particionar la varianza y normalizar el crecimiento diamétrico. Poder detectar y corregir estos problemas es relevante a la hora de validar estadísticamente las relaciones crecimiento-clima, calcular estimaciones de la varianza válidas y asegurar la ausencia de sesgo del error estándar asociado con los parámetros estimados (Lara et al., 2013).

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, los sitios 2 y 7 presentaron valores medios muy próximos (IDAs: 1,86 y 1,80 mm; $\delta^{13}C$: -26,12 y -26,17, respectivamente). El sitio 8 presentó los valores más altos 2,02 mm de IDA y -24,89 de $\delta^{13}C$ (ver Tablas 1 y 2 del Estudio V).

Los sitios de muestreo se encuentran ubicados en un transecto Norte-Sur la en dónde; 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 (ver Fig. 4A, 5 y 6 del Estudio V). 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 (ver Tabla 2 del Estudio V). 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 $\delta^{13}\text{C}$ a nivel de sitio mostró un claro patrón de estratificación. Los valores más altos se encontraron en el Sitio 8 que oscilaron desde -23,00 a -26,96, seguido por el Sitio 7 alto (-23,53/-28,41), Sitio 2 (-24,30/-28,21) y finalmente el Sitio 7 bajo (-25,00/-28,16) (ver Fig. 4 A del Estudio V). 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 $\delta^{13}\text{C}$, IDAs y iEUA. Como resultado se observó que existen variaciones significativas en el $\delta^{13}\text{C}$, 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.

Los resultados obtenidos confirman que la $\delta^{13}\text{C}$ de los anillos de crecimiento de caldén varía a lo largo del período analizado entre los sitios, y entre condiciones dentro del mismo sitio (alto/bajo y joven/maduro). La mejora del modelo al incorporar el sitio como un factor aleatorio fue altamente significativa, lo que sugiere que entre sitios las diferencias son altamente significativas, no así dentro de cada uno de ellos ya que al incorporar la condición dentro del sitio el modelo mejoró significativamente (ver Tabla 3 del Estudio V).

Se modelizó también la respuesta en el $\delta^{13}\text{C}$, incorporando los IAAs como efectos fijos y la misma estructura aleatoria explicada anteriormente. El objetivo de esto fue 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 el Sitio 2 y 7 bajo (-26.12 y -26.80 respectivamente) (ver Tabla 2 y Fig. 4 B del Estudio V) 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* (Jobbágy et al., 2011). Varios estudios han demostrado el comportamiento freatófito facultativo de los *Prosopis* (Snyer y Williams, 2003; Jobbágy et al., 2008a; Bogino y Jobbágy, 2011), lo que les permitiría mantener una conductancia estomática relativamente alta aún durante períodos de sequía. El manto freático se

encuentra entre los 10-12 m de profundidad en el Sitio 2, a 0,5 m en el Sitio 7 bajo, a más de 8 m en el Sitio 7 alto y a más de 140 m en el Sitio 8. Se puede identificar 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. El sitio 8 en el que el manto freático se encuentra mayor profundidad mostró los valores más altos, seguido por el sitio 7 alto y los sitios 7 bajo y 2 mostraron valores muy próximos (-26,80 y -26,12 respectivamente) (ver Tabla 2 y Fig. 4 A y B Estudio V). Esto sugeriría 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*.

Ya se mencionó que la edad de los árboles es un factor influyente en el incremento diamétrico anual de los árboles (Vieira et al., 2009), en la sensibilidad de estos al clima (Rossi et al. 2008), en la velocidad de respuesta a los cambios en las condiciones ambientales (Villalba and Veblen 1994) y que el caldén podría no ser ajeno a este comportamiento (Estudio III). Además de esto la edad también puede influir en $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento. 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 (Ryan y Yoder, 1997; McDowell et al., 2002).

El efecto juvenil es una seria limitación para las reconstrucciones ambientales a partir de $\delta^{13}\text{C}$, ya que éste podría reflejar cambios en el desarrollo del árbol o en la altura más que una señal climática. Para evaluar la influencia del efecto juvenil en caldén, se muestrearon dos rodales con diferentes edades en el sitio 8. Los rodales jóvenes presentaron una edad media de 57 (máx.: 86, min: 45) y los maduros de 90 años (máx.: 106, min: 82) (ver Tabla 1 del Estudio V). En nuestro caso, no se encontraron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ para un mismo año entre el rodal joven y el maduro (ver Figura 4B del Estudio V). Lo que podría ser explicado en parte, por la situación inicial en la cual se establecieron las

plántulas de caldén del rodal joven. Ya que éste, es un bosque secundario, que se regeneró a partir de una tierra agrícola, sin árboles, en la cual el proceso de respirar aire “reciclado” por parte de las plántulas no ocurrió (ver Fig. 3A del Estudio V).

La respuesta más común al incremento de la concentración atmosférica de CO₂ es un incremento en la iEUA. Ya que con una mayor concentración de CO₂ disponible en la atmósfera los estomas son capaces de limitar la pérdida de agua para captarlo afectando adversamente la tasa de asimilación de CO₂ (Gagen et al., 2011b). 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 clara tendencia ascendente en la iEUA a lo largo del periodo estudiado (ver Fig. 5 del Estudio V). 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, los mayores valores de iEUA se registraron en el sitio 8, seguido por el sitio 7 alto, sitio 2 y por último en el sitio 7 bajo (ver Fig. 5 del Estudio V).

Ante los cambios registrados en la iEUA, es posible que las relaciones ¹³C-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., 2011b). Las diferencias en los valores encontrados de δ¹³C reflejan la medida en que el contenido de humedad a lo largo del gradiente Norte-Sur regula diferencialmente la conductancia estomática y la tasa fotosintética en *P. caldenia* (ver Fig. 4 A y B del Estudio V).

En el Estudio III, 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 (esto se discutió en el apartado correspondiente). Debido a esos resultados, en este estudio se modelizó el incremento diamétrico anual a través de un modelo mixto, con el δ¹³C 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 (ver Tabla 5 del Estudio V). 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 (ver Tabla 1 del Estudio II). Es posible que estas proporciones se vean modificadas por la intensidad de acción de los factores de disturbio mencionados que inducen al rebrote basal, aumentando el número de fustes por árbol en rodales sometidos a disturbios frecuentes (como una alta frecuencia de fuegos o una alta tasa de extracción de madera) (Llorens, 1995; Dussart et al., 1998, Medina, 2007) (Ver discusión del Estudio II).

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 (Dussart, et al., 1998) 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 (principal actividad económica) 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* (por ejemplo: la relación biomasa aérea/subterránea, tasas y composición de especies de regenerado).

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; William, 1996; Wittwer et al., 1998; 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: Kumar et al., 1995; 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 (ver Fig. 5 y 6 del Estudio I).

6. Conclusiones generales

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 > 7 cm), 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 al 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 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 por 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.

7. General conclusions

Following, the principal conclusions of each study of the thesis are presented:

1. There is enough heterogeneity in the *Prosopis caldenia* woodlands as to establish, at least, two woodland physiognomic types based on the species composition, number of individuals of each species, species importance index value, age structure distribution and the recruitment classes tree percentage and tendency.

2. A positive and significative correlation exist between the different compartments of *Prosopis caldenia* tree biomass dry weight (leaves, stem, roots and branches of less than 2, between 2-7 and more than 7 cm of diameter), the area of the stem base and tree height. The most part of the *Prosopis caldenia* biomass is allocated in the crown (branches of different diameters and leaves), followed by the roots and finally the stem.

3. The *Prosopis caldenia* root/shoot ratio it is positive related with the number of stems per ha^{-1} and is not influenced by the tree age.

4. The registered changes in the annual aridity indexes over the last 53 years had significantly influenced the *Prosopis caldenia* annual tree ring increments. The calden responses to common oscillations in the annual aridity indexes are dependent of the tree and site conditions, so a common population response was not detected.

5. The clima significantly influenced the *Prosopis caldenia* flowering-fruiting process and the interannual fruit production variability at tree level of the populations located in the Northern limit of the species natural distribution area. According to the obtained results of this thesis, the calden fruit occurrence and production are mainly related to the temperature and not with precipitations as it has been suggested for other *Prosopis* species and it could be expected in a semiarid environment. This could be influenced by the groundwater level and the tree access to it.

6. The *Prosopis caldenia* intrinsic water use efficiency has been increasing over the second half of the last century. A relation between groundwater level and the intrinsic water use efficiency exists. In terms of water use efficiency, trees without access to groundwater as a source of supplementary water were the most efficient and it was decreasing while the groundwater level increased.

7. The tree age significantly influence in the *Prosopis caldenia* annual tree rings $\delta^{13}\text{C}$ oscillations. A correlation between the calden tree ring $\delta^{13}\text{C}$ variations and the annual aridity index oscillations was not found, but a significantly correlation between *Prosopis caldenia* annual diametric increment and $\delta^{13}\text{C}$ variations was detected.

ESTUDIO I

A stand density management tool to support control measures of *Prosopis caldenia* in Argentina pristine grasslands*

Resumen

El actual estado de conservación de los bosques de *Prosopis caldenia* (Caldenales) es crítico; mientras el área original se reduce cada vez más, los pastizales adyacentes que no son ocupados por cultivos agrícolas son lentamente invadidos por *P. caldenia*. Diferentes factores de disturbios como fuego y pastoreo han estado actuando sobre los Caldenales en el último siglo modificando su estructura y fisionomía. En este estudio se utilizaron datos de 97 parcelas del primer inventario nacional de bosques nativos Argentinos.

Nuestro principal objetivo fue comparar, analizar y caracterizar los diferentes tipos de fisionomías y desarrollar un diagrama de manejo de la densidad (DMD) para *P. caldenia*.

Los DMD son modelos que representan gráficamente las relaciones entre la densidad del rodal, la altura, el diámetro y el volumen total. En Caldenal abierto (CA) el área basal media fue $0.86 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, el 36 % de las unidades de muestreo mostraron signos de procesos de erosión y el 95% de incendios. En el Caldenal cerrado (CC), el área basal media fue igual a $2.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. El 25% de las unidades de muestreo mostraron signos de haber sufrido procesos de erosión el 100% señales de incendios.. En CC se observó una menor tasa de regeneración y un cambio en la composición de especies del regenerado. Se ajustó simultáneamente un sistema de ecuaciones que define el diámetro cuadrático medio (DCM) y el volumen total para cada tipo de fisionómico de bosque. Para CA ninguno de los parámetros estimados fué estadísticamente significativo por lo que el DMD no fué desarrollado. En el caso de CC todos los parámetros estimados fueron estadísticamente significativos, el valor del r^2 para la ecuación de DCM fué de 0.7 y de 0.8 para la de volumen. Se construyó un gráfico de DMD y un ejemplo práctico utilizando los modelos seleccionados para CC.

Palabras clave: Ajuste simultáneo; Caldenales abiertos; Caldenales cerrados; Reineke.

* Risio, Lucía; Bogino, Stella; and Bravo, Felipe. 2014. A stand density management tool to support control measures of *Prosopis caldenia* in Argentina pristine grasslands. iForest (Under revision).

Abstract

The current state of the *Prosopis caldenia* woodlands (Caldenales) is critical due to two simultaneously and linked processes that are taking place in it; as the original area shrinks, adjacent grasslands not occupied by crops are slowly being taken over by woody encroachment. Different disturbing factors like prescribed fire and grazing have been acting on the Caldenales in the last century modifying its physiognomy, structure, and its ability to provide environmental services and forest products. Added to the lack of management tools that allow to effectively controlling woody encroachment, timber harvesting and/or the selective and rational tree extraction. In this study data from the Argentinean first national native forest inventory was used. Our objective was to compare, analyze and characterize the different physiognomic woodland types and to develop a stand density management diagram (SDMD) for each *P. caldenia* woodland. Set different thinning schedules options according to the woodland physiognomy is the first step to convert “unmanaged to manage” stands and reverse land degradation processes triggered by human action. SDMD are models that graphically represent the relationship between stand density, height, diameter and volume. In the low density forest (LDF) mean basal area was $0.86 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, in which 36% of the sampled units showed evidence of erosion processes and 95% showed evidence of fire events. In the high-density forest (HDF), mean basal area was $2.6 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$. 25% of the sampled units showed evidence of erosion processes and all of fire events. In HDF a minor recruitment rate was observed and a change in the recruitment species composition compared to LDF. An equations system that defines quadratic mean diameter (QMD) and total volume (V) was simultaneously fitted for each physiognomic type. For the LDF the estimated parameters were not statistically significant so the SDMD was not developed. For the HDF all the estimated parameters were statistically significant, the r^2 value for the QMD equation was 0.7 and 0.8 for the V equation. A SDMD graph and a practical example for HDF were constructed using the selected fitted model in order to propose a thinning schedule for a silvopastoral system.

Key words: Simultaneous equations; Caldenales; low-density forest; high-density forest.

1. Introduction

Prosopis species are considered either invasive weeds or a vital resource for forage (supplying feed and forage for grazing animals), fuel wood and soil improvement, depending on the case (Mwangi and Swallow, 2005). *Prosopis caldenia* woodlands, locally known as Caldenales, are found in the semi-arid phytogeographic region of the southernmost part of the Espinal phytogeographical province, in Central Argentina (Cabrera, 1973). The dominant tree, *P. caldenia* (calden), is endemic to Argentina and may form almost pure woodlands.

Several factors are responsible for the current critical state of the Caldenal. In the first place a high deforestation rate affects these woodlands, leaving only 18% of their original area (SAyDS, 2007a). Secondly, as the original area shrinks, adjacent pristine grasslands not occupied by crops are encroached upon by calden more and more. This may be attributed primarily to the combined effect of increased grazing intensity and frequency (triggered by changes in the land use), reduction in fire frequency, and interactions among these factors (Distel et al., 1995; Dussart et al., 1998; Villalobos et al., 2007).

In earlier times, the Caldenal had an open tree formation with scattered calden trees accompanied occasionally by *Prosopis flexuosa*. Tree density was low with no canopy closure and there was no shrub layer (Koutche, 1936). Currently, such landscapes are rare, except in over-mature stands with regeneration problems (SAyDS, 2007a). The invasion of pristine grasslands and the increased densities of calden are well-known vegetation changes in the semiarid region of central Argentina (Dussart et al., 1998).

Woody-plant encroachment has long been of concern to a broad range of stakeholders from pastoral farmers to ranchers because of the negative impact on livestock production and the important ecosystem benefits at risk provided by grasslands (Anadón et al., 2014). The role of different forest disturbances that may instigate the transition from savanna grassland to shrubland or woodland in the Caldenal area has been studied, although they are not yet fully understood (Peinetti et al., 1993; Dussart et al., 1998; Matula et al., 2014) they were tackled in a states-transition model developed for this ecosystem (Peinetti et al., 2013).

Prescribed burning and cattle grazing have been identified as the main factors promoting changes in the structural characteristics of the calden populations. The combined

effect of these two disturbing factors (varying in frequency and intensity) and the different ecological characteristics (edaphic, microclimate, hydrological, etc.), lead to a physiognomic heterogeneity of the Caldenales with different species composition, encroachment rates, mortality and growth rate dynamics that need to be managed accordingly to each woodland type (Peinetti et al., 1993; Dussart et al., 1998).

Nowadays, the use of prescribed burning is a common management practice for woody plant control in the Caldenal despite that some evidences indicate that fire can stimulate seed germination of several woody species (Dussart et al., 1998; Medina et al. 2000; Villalobos et al., 2002). The 70% of prescribed burning in Argentina are concentrated in the semiarid area (Amaya et al., 2002; Fischer et al., 2007), and thousands of hectares of natural grasslands are burnt by prescribed burning every year in the southern area of the Caldenal (Tizón et al., 2010).

Since the effect of fire on the woody plant populations dynamics is not fully understood (Dussart et al., 1998; Wilson, 2001; Villalobos et al., 2007; Midgley et al., 2010) and, moreover, can involve different harmful environmental issues like CO₂ liberation, wildlife habitat destruction (Smith et al., 2000), biodiversity loss (Myerscough, 2003), etc., its use as a management and/or an environmental control tool is limited and sometimes even forbidden by law (SAyDS, 2007a).

To completely remove *Prosopis sp.* or at least limit its spread in open rangeland using herbicides multiple treatments are required, roller chopping and shredding can reduce plant density, stature, and canopy cover immediately following treatment, but subsequent basal resprouting can create greater stem densities (Dodd and Holtz, 1971). Thus, alternative tools like thinning schedules are needed in order to make a rational utilization of the forest products, reduce the ecological impact and regulate the Caldenal tree density in a sustainable and cost-effective manner.

The benefits of silvicultural thinning on timber production are well known (Anon, 1930; Alam et al., 2008), setting an adequate thinning schedule is the first step to convert degraded secondary forest into "managed forest" with increased quality wood production (Atanasio, 2003). With thinning, changes in the physiognomy and species composition could be avoided and forest sustainability is better ensured (Edminster and Olsen, 1995; PUNCHES, 2004).

Controlled thinnings may increase the quality of *Prosopis* lumber. Most hardwoods are phototropic and develop misshapen boles when grown under the crowns of other trees. Thus, it is beneficial to establish hardwoods in dense and uniform stands (Smith, 1962). Although full-stand occupancy should be maintained to prevent seedling establishment, tree spacing in mechanical thinning operations should be based on desired tree-size. This size-density relationship should be a good management objective for both lumber and forage products (Felker et al., 1990). In other ecosystems reducing tree density increased herbaceous productivity (Knoop and Walker, 1985; Schacht et al., 1988, Scholes and Archer, 1997).

Stand Density Management Diagrams (SDMD) based on the self-thinning rule stand, are models that graphically represent the relationship between stand density, height, diameter and volume for even-aged stands (Newton, 1997; Álvarez-González et al., 2005). SDMD use highly functional significant variables that describe forest stand evolution (Jack and Long, 1996; Newton, 1997). These yield-density relationships describe, at the stand level, the accumulated effect of some underlying competition processes. Temporal dependency on these processes is controlled by competition and site quality, represented by Reineke stand density index (Reineke, 1933) and site index, respectively. In fact, these diagrams can be used to predict size-density trajectories depending on the different silvicultural strategy (Newton, 1997).

The diagrams are developed by describing the growth of the stand comparing tree size (volume, height and diameter), with stand density variables (trees per hectare). Both current and desired future stand structure can be plotted on the SDMD. Alternative management strategies to accomplish diverse objectives can therefore be devised and effectively considered at a glance (Shaw and Long, 2007).

The aims of this work are: i) to compare, analyze and characterize the different physiognomic woodland types in order to identify the *P. caldenia* woodland structures in its natural distribution area enabling the development of common management practices for each one, and ii) to develop a practical stand-level model presented as a SDMD for each physiognomic woodland type that allows to developed adequate thinning schedules according to the woodland structures. Finally, a practical case of the SDMD was also developed as an example.

2. Material and Methods

2.1 Study area

P. caldenia woodlands thrive at the edge of the Argentinean Pampas driest area, across 34-36°S and 64-66°W, covering approximately 40,000 km² (Fig. 1) (Anderson et al., 1970). Across its natural distribution area, total annual precipitation varies from 450 to 620 mm and it is concentrated during the spring and summer (78% from October to March). Temperatures range from annual isotherms of 16 to 18 °C. The area is a well- drained plain (from 50 to about 600 m.a.s.l), with moderate slopes produced by wind and fluvial actions (SAyDS, 2007a). Soils are mainly determined by semiarid climatic conditions, poorly developed with scarce horizon differentiation, well drained, with low water holding capacity and with 1.5 to 3% of organic matter. The area is severely affected by wind and water erosion due to the poor soil structure (Peña Zubiarte et al., 1998).

In the last 100 years the Caldenales has been strongly affected by anthropic activities, mainly agriculture, cattle introduction, fires, deforestation and urban development. This has led to a deep transformation of the natural environment, a reduction in the forested area as well as transformation of the forest's structure and specific composition. Throughout the whole Caldenal region important variations in terms of composition, physiognomy and conservation state of the different vegetation patches have been observed (SAyDS, 2007a).

According to the remote sensing, cartography analysis and pilot field sample phase of the First National Inventory of Argentinean Native Forests (IFN1) (SAyDS, 2007b), three different Caldenales physiognomic types could be identified based on the tree and shrub levels of coverage, tree density, tree height, understory composition, etc.; a) Low density forest (LDF), that showed; 5,6 m² ha⁻¹ mean basal area (MBA) and, approximately, 98 trees ha⁻¹ usually accompanied by other tree species with the understory frequently dominated by perennial grasses or shrub species; b) High density forest (HDF), 18 m² ha⁻¹ MBA and approximately 290 trees ha⁻¹, usually accompanied by other tree and shrub species and finally, c) other forest lands (SHB), characterized by a coverage of native tree species that varies between 5-20%, with trees that could reach 7 m high when fully mature *in situ*; or lands with a tree cover of over 20 % with trees unable to reach 7 m high when fully mature *in situ*; or lands where the shrub cover is over 20 %. In the development of the NFII, the

category of Other Forest Lands was considered as non-inventory forest, so no data was available for this category and they were not included in this study.

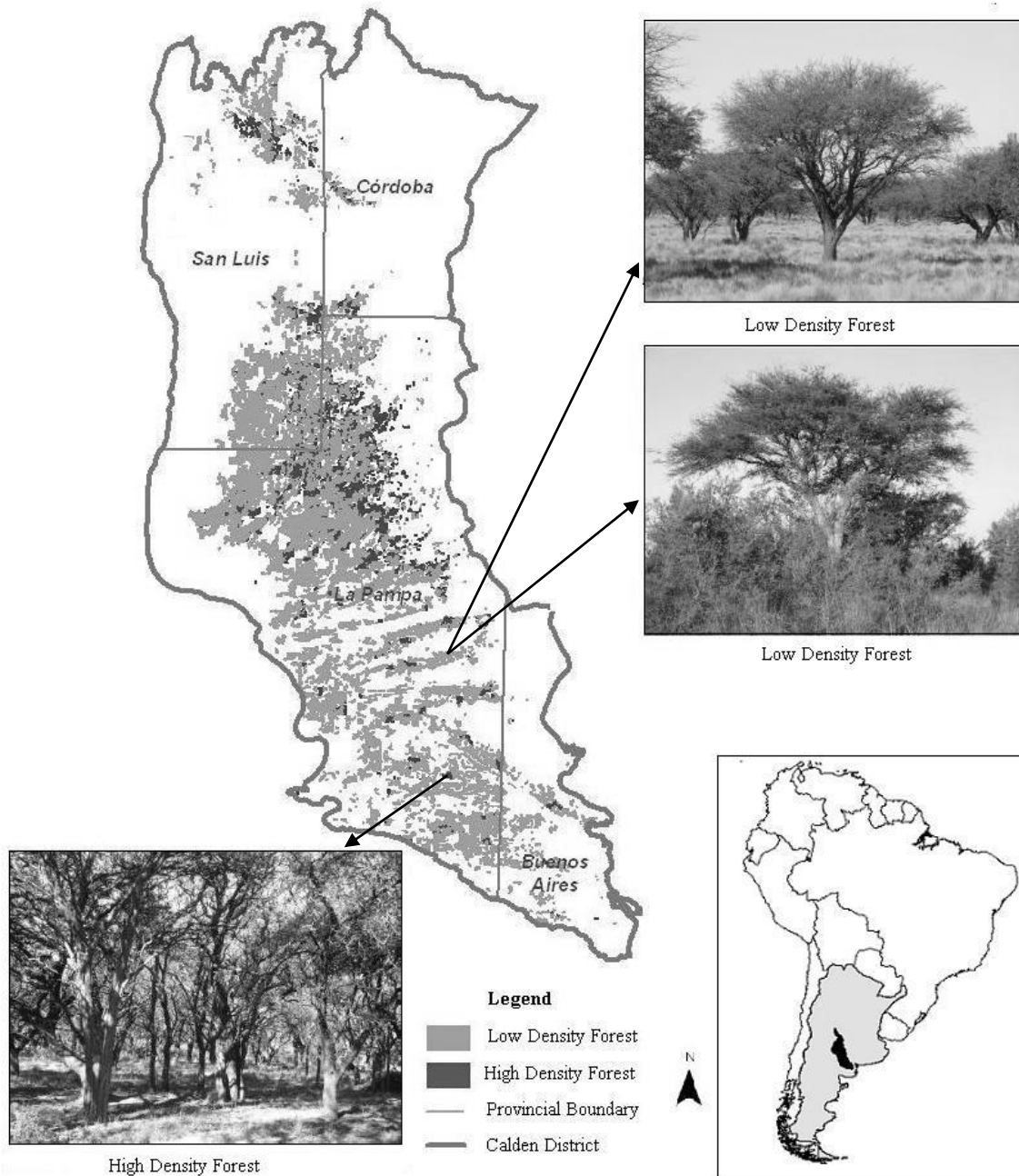


Figure 1. Natural distribution of the low and high density forest in the provinces of the calden district.

2.2 Data

The data used to develop the SDMD was taken from the NFI1. All the plots set in the NFI1 were used, a total of 97 sample units were analyzed, 22 were classified as HDF (with 857 trees measured) and 75 as LDF (with 1,001 trees measured) (Fig.2.) The sample units were distributed by a systematically stratified cluster located equidistantly, 18 in HDF and 10 km in LDF. Every sample unit was composed of three circular plots of 500 m² (12.62 m radius) located in the vertices of an isosceles triangle (located 100 m from each other).

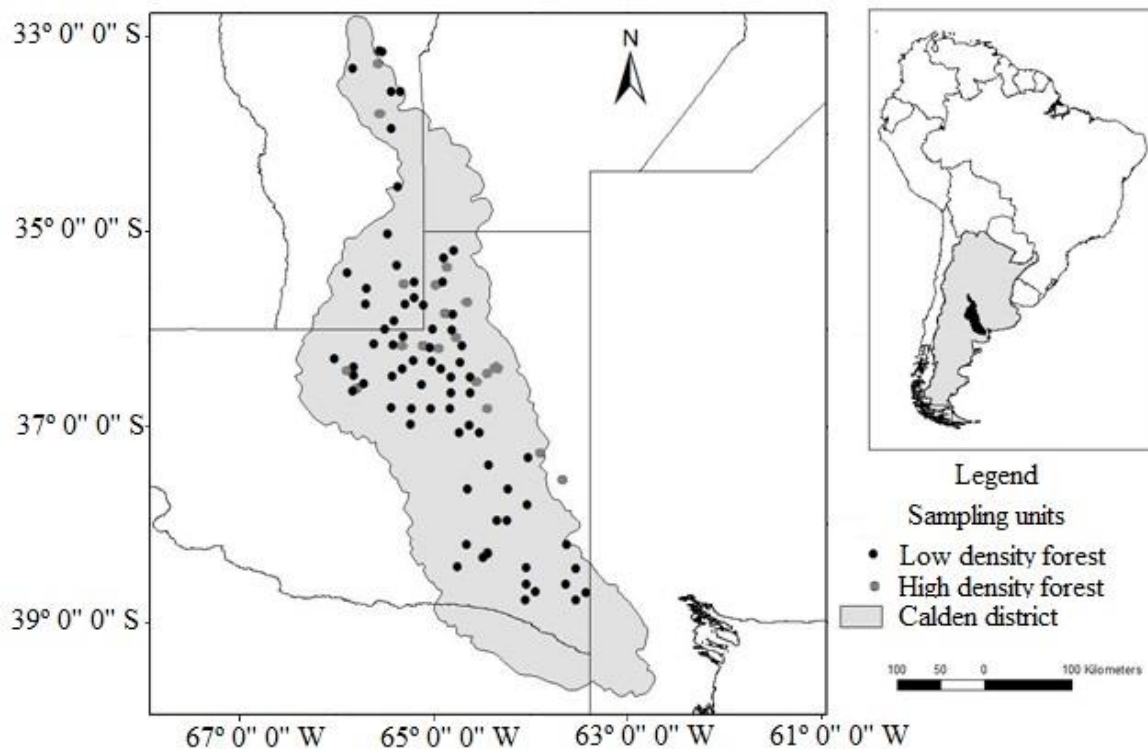


Figure 2. Location of the sampling units in the natural distribution area of *Prosopis caldenia* in the Argentinean Pampas.

In each plot, the following variables were recorded: number of trees of each species, diameter at 1.3 m high (DBH), dominant height (H0) (the distance from the ground to the highest terminal branch of the tree, of two trees of the first and third quadrant of the subplot), tree class (class 1: tree that bifurcates above 1.30 m; class 2: tree that bifurcates below 1.30 m; class 3: tree with more than one bifurcation below 1.3m), number of stems, regeneration, and landscape features like erosion, salinity, presence or not of grazing, and

evidence of fires or fuel-wood extraction. Trees with DBH equal or upper to 10 cm were tallied, and the dominant height (H0) was measured with a clinometer (to one tenth of a meter).

A visual assessment of the stand age structure, health condition and occurrence of fires following the established criteria in the NFII was performed. Two categories for evaluate the tree health were set; 1) Good (trees without evidence or symptoms of disease or insect attack) and 2) Bad (evidence of insect and/or fungus attacks, defoliation, and other signs of decay). In the case of the age structure evaluation four classes were established; 1) mature even-aged stands, 2) young even-aged stands, 3) old even-aged stands and 4) uneven-aged stands. Finally, four levels of fires occurrence were defined; 1) Null (without evidence of fires scars), 2) Weak fires (isolated fires scars in the plot, present only in a few individuals), 3) Medium-strength fires (frequent presence of fires scars covering numerous individuals in the plot) and 4) Strong fires (widespread fire scars present in all the plot individuals).

A subplot of 12.5 m² (2 m radius) located in the center of one circular plot from every sample unit was set up; all trees with a DBH less than 10 cm (here after saplings) were recorded. The saplings classification developed in the INF1 was used, they were classified according to their diameter and height (class 1: saplings with a tree height less than 1.3 m; class 2: saplings with a tree height more than 1.3 m and with a DBH less than 5 cm; class 3: saplings with a DHB between 5 and 9.99 cm). More information about the data collection and field work is available in NFII field manual (SAyDS, 2006).

The importance index value (IVI) for each woodland type was calculated. The IVI for a species is a composed by of three ecological parameters: density, frequency and basal area, which measure different features and characteristics of a species in its habitat. Ecologically, density and frequency of a species measure the distribution of a species within the population while basal area measures the area occupied by the trees stems.

From count data, density (D), frequency (F), abundance (A), relative density (RD), relative frequency (RF), relative abundance (RA) and importance value index (IVI) were calculated for each species by using the following formulas:

$$RD = \frac{\text{number of plants per sampling unit}}{\text{total number of plant in all units}} \times 100$$

$$RA = \frac{\text{number of plants per sampling unit}}{\text{total occurrence of all species in all sampling units}} \times 100$$

$$RF = \frac{\text{number of sampling units a species is present}}{\text{total occurrence of all species in all sampling units}} \times 100$$

$$IVI = RD + RA + RF$$

To develop SDMD the following data from each sample unit were used: species, quadratic mean diameter (QMD), H0, total stand volume (V) and number of trees ha⁻¹ (N). The total stand volume was estimated with an equation developed for *P. caldenia* (SAyDS 2007c). The stand density index (SDI) developed by Reineke (1933) and the original parameters of the equation were used (a 25 cm reference diameter and a slope of 1.605).

The upper growing stock limit was set as the 60% of the maximum SDI (Dean and Baldwin, 1993) in order to prevent the density-related mortality. The lower stock limit was established as the situation in which the adequate site occupancy was maintained; this value was set at 35% of the maximum SDI (Long, 1985).

2.3 Model structure and statistical methods

Two linear models that relate QMD and volume with tree.ha⁻¹ (N) and dominant height (H0) are the basic components of the SDMD. The first equation allows us to predict the QMD from the number of stems ha⁻¹ and the dominant height of the stand [1] and the second one predicts the stand productivity as the total volume [2].

$$QMD = \beta_0 * N^{\beta_1} * H0^{\beta_2} \quad [1]$$

$$V = \beta_3 * QMD^{\beta_4} * H0^{\beta_5} * N^{\beta_6} \quad [2]$$

Where: N, tree density ha⁻¹; QMD, quadratic mean diameter (cm); H0, dominant height (m); V, total stand volume (m³ ha⁻¹); β_i (i = 0-6), estimated coefficients.

The allometric equations [1] and [2] were not linear; for its adjustment an iterative procedure starting with initial parameter values was needed. The equations were linearized [3] and [4] with the logarithm and adjusted through a linear regression in order to determine the adequate initial values:

$$\ln QMD = \ln \beta_0 + \beta_1 * \ln N + \beta_2 * \ln H0 \quad [3]$$

$$\ln V = \ln \beta_3 + \beta_4 * \ln QMD + \beta_5 * \ln H0 + \beta_6 * \ln N \quad [4]$$

The estimated parameters obtained in the fitted linear regression model were used as seed parameters of the iterative processes of the corresponding non-linear fit regression model. Together, both equations (1 and 2) define a system where N and H0 are exogenous variables (independently defined by the system) while V and QMD are instrumental endogenous variables.

Combined equations [1] and [2] with different tree variables (BA, QMD, V and commercial volume) were evaluated for each forest type (data not showed). The HDF and LDF database was stratified considering all the species available in the forest inventory data set (*P. caldenia*, *Geofroea decorticans*, *Schinus fasciculatus*, *P. flexuosa*, *Prosopis alpataco*, *Celtis tala*, *Jodina rhombifolia*, *Prosopis nigra*) and also considering only *P. caldenia* in order to evaluate if the model behaviour improved when the secondary species were not included.

The equations system was simultaneously fitted using the SYSTEMFIT package (Henningsen and Hamann, 2007) and the SUR (Seemingly unrelated regression) methodology (Zellner, 1962). All the statistical analyses were carried out using the R Development Core Team 2012 (CRAN: <http://cran.r-project.org>). The adjusted coefficient of determination (Adjusted R²), the sum of total square error and the root mean square error (RMSE) were used to check the models accuracy.

A graph was constructed using the selected fitted model, where QMD was represented on the x-axis (logarithmic scale) and N (logarithmic scale) on the y-axis. Isolines representing H0, VT and SDI were superimposed on the bivariate graph described previously (Álvarez-González et al., 2005). One example showing the use of SDMD for a HDF is provided.

3. Results

3.1 Characterization of each physiognomic calden woodland type

Low Density Forest

P. caldenia is the dominant species with an IVI equal to 255, contributing with more than the 87% of the LDF total basal area. The calden frequency, abundance and dominance in the sampled plots were 93%, 79% and 83%, respectively. *Prosopis flexuosa* showed the second largest IVI value (39) almost duplicating the other secondary species, *Geofroea decorticans* (21), *Jodina rhombifolia* (23), *Schinus fasciculatus* (19), *Prosopis*

alpataco (11) and *Prosopis nigra* (3). The percentage of adult trees ha⁻¹ (greater than 10 cm DBH) of each species and the recruitment stand (less than 10 cm of DBH) were analyzed (Fig. 3).

The 36% of the LDF sample units showed evidence of erosion processes (26% wind, 10% water, and 6% wind and water). The 95% of the LDF sample units showed fire events scars (50% strong fires, 32% medium-strength fires, 13% weak fires and 5% no fires). The mean number of sampled trees per hectare was 87 (7 minimum and 313 maximum), the basal area ranged from 0.06 to 1.82 m² ha⁻¹ (MBA equal to 0.86), the height ranged from 3.2 to 7.1 m high (mean equal to 5.1). The 85% of the LDF sampled units showed a regeneration stratum, mainly dominated by *P. caldenia* (Fig. 3). The majority of the LDF saplings belonged to class 1 (Fig. 4).

The sampled units were classified according to the observed stand age structure: the 12 % of the sample units were mature even-aged stands, 37 % young even-aged stands, 49% uneven-aged stands, and 2% old even-aged stands (Fig. 5). The 52% of the sample units were healthy and 48% showed diverse disease symptoms.

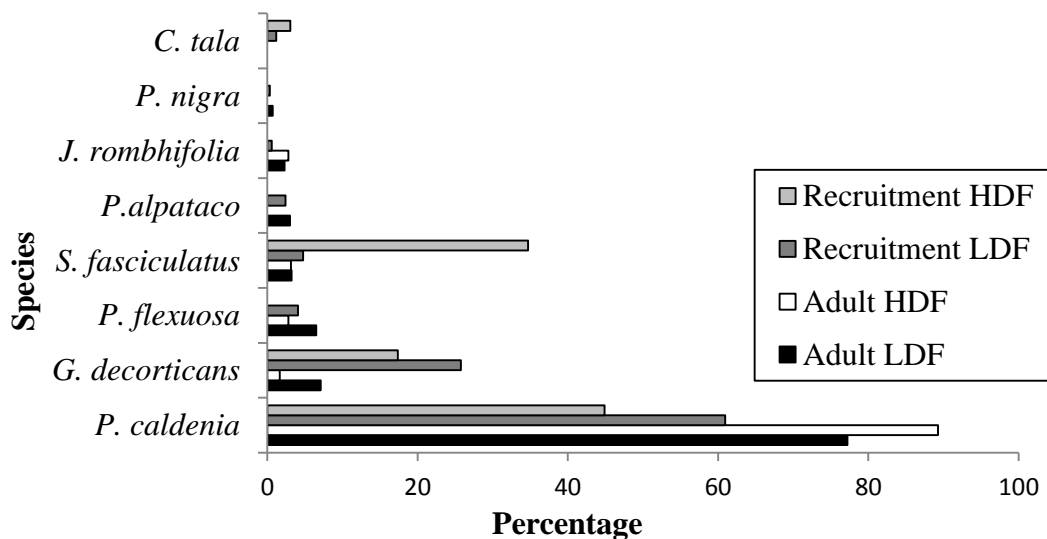


Figure 3. Adult and recruitment species composition of the Low and High-density forests of *Prosopis caldenia* in central Argentina.

High Density Forest

In these woodlands more than 94% of the BA belonged to *P. caldenia*, the dominant species with an IVI value equal to 282. The calden frequency, abundance and dominance in the sampled plots were 100%, 93% and 89%, respectively. Compared to the LDF the secondary species were almost the same, but *P. flexuosa* (47 IVI value) and *J. rhombifolia* (36) were more important. The 68% of the HDF sampled units showed a regeneration strata, the highest proportion of the saplings corresponded to *P. caldenia* (Fig. 3) and to class 2 (Fig. 4). The number of trees ha⁻¹ of each species present in the adult and in the recruitment stand was also analyzed (Fig. 5).

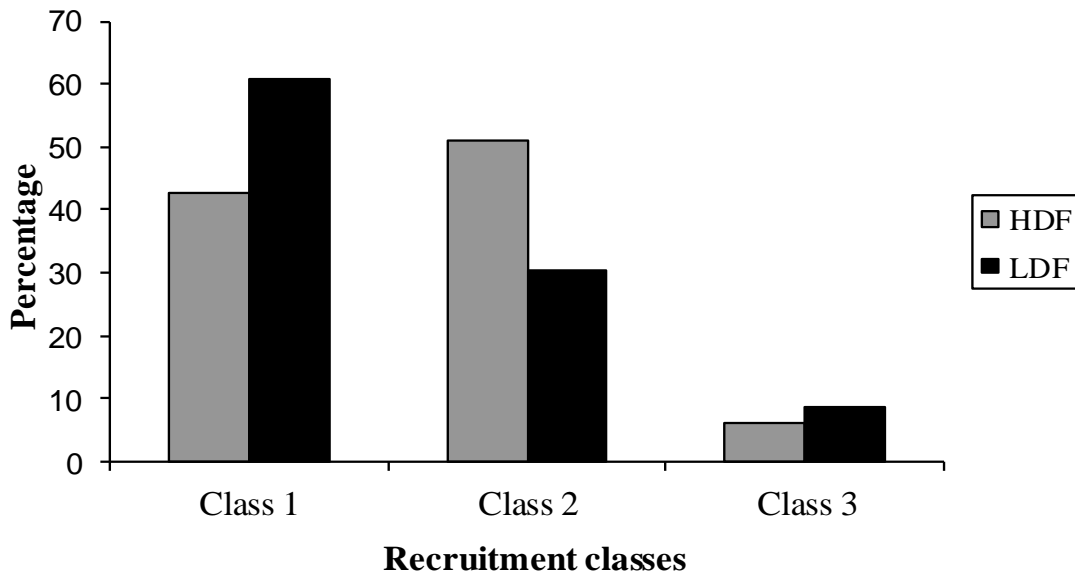


Figure 4. Recruitment classes in low (LDF) and high (HDF) density forests of *Prosopis caldenia*. (Class 1, seedlings with a tree height less than 1.3 m; Class 2, seedlings with a tree height more than 1.3 m and with DBH less than 5 cm; Class 3, seedlings with DHB between 5 and 9.99 cm).

The maximum number of trees per hectare in the HDF was 673, with a minimum equal to 87 and a mean of 260. The BA ranged from 5.7 to 0.86 m² ha⁻¹ (2.6 MBA), tree height varied between 4.1 and 7.7 m (mean equal to 5.6). The 25 % of the HDF sampled units showed evidence of erosion processes (wind 17%, water 8% and none showed both processes) and all the sampled units showed evidence of fire events (strong 33 %, medium

33 % and weak 34 %). The age structure was characterized by 25% of mature even-aged stands, 25% of young even-aged stands, 42% uneven-aged stands and 8% old even-aged stands (Fig. 5). The 83% of the sapling units were healthy and 17% showed disease symptoms.

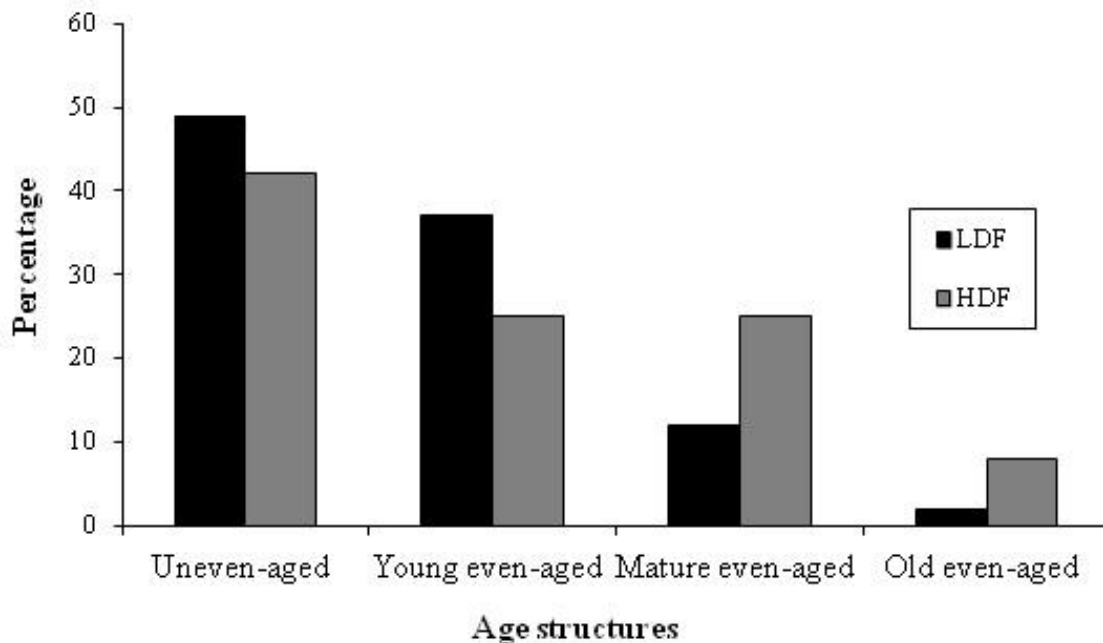


Figure 5. *Prosopis caldenia* age structure distribution in low and high-density forest.

3.2. Stand density management diagram.

The QMD, BA, HO, N, total and commercial volume, and SDI for each caldenal physiognomic type are presented in Table 1a and b. Including all the species the mean values for LDF were: commercial volume; 3.49 m³ ha⁻¹, total volume; 22.96 m³ ha⁻¹, BA; 5.6 m² ha⁻¹, QMD; 48.79 cm, N; 86.84 trees ha⁻¹, HO; 5.08 m and SDI; 1.83. In the case of HDF the mean values were: commercial volume; 14.64 m³ ha⁻¹, total volume; 77.26 m³ ha⁻¹, BA; 17.20 m² ha⁻¹, QMD; 47.23 cm, N; 260 trees ha⁻¹, HO; 5.64 m and SDI; 2.08.

Table 1a. Summary of the main tree and stand level variables from *Prosopis caldenia* low-density forest plot measurements. Including all the species available and considering only *P. caldenia* (n = 75).

	Low Density Forest			
	Maximum	Minimum	Mean	Standard Deviation
All the species				
Commercial Volume (m ³ ha ⁻¹)	30.25	0.00	3.49	4.10
Total Volume (m ³ ha ⁻¹)	149.88	2.59	22.96	19.14
Basal area (m ² ha ⁻¹)	12.15	0.93	5.6	3.13
QMD (cm)	123.49	17.57	48.79	19.11
N (trees ha ⁻¹)	313.33	6.67	86.84	60.25
H0 (m)	7.06	3.18	5.08	0.78
Stand Density Index	3.27	0.12	1.83	0.73
<i>Prosopis caldenia</i>				
Commercial Volume (m ³ ha ⁻¹)	15.57	0.00	2.67	2.83
Total Volume (m ³ ha ⁻¹)	60.07	0.00	17.73	12.64
Basal area (m ² ha ⁻¹)	11.89	0.00	5.21	3.03
QMD (cm)	123.49	0.00	48.92	23.55
N (trees ha ⁻¹)	300.00	0.00	68.00	57.00

Note: QMD, quadratic mean diameter; H0, dominant height; N, number of trees ha⁻¹.

Table 1b. Summary of the main tree and stand level variables from *Prosopis caldenia* high density forest plot measurements. Taking into account all the present species and considering only *P. caldenia* (n = 22).

High Density Forest				
	Maximum	Minimum	Mean	Standard Deviation
All the species				
Commercial Volume (m ³ ha ⁻¹)	37.37	1.50	14.64	9.07
Total Volume (m ³ ha ⁻¹)	169.09	18.06	77.26	37.11
Basal area (m ² ha ⁻¹)	37.91	5.76	17.20	7.21
QMD (cm)	81.55	21.27	47.23	14.51
N (trees ha ⁻¹)	673	87	260	134
H0 (m)	7.71	4.13	5.64	0.90
Stand Density Index	3.47	0.19	2.08	0.74
<i>Prosopis caldenia</i>				
Commercial Volume (m ³ ha ⁻¹)	36.32	1.02	13.77	9.37
Total Volume (m ³ ha ⁻¹)	169.09	15.63	69.57	35.83
Basal area (m ² ha ⁻¹)	37.91	1.28	15.86	8.35
QMD (cm)	81.55	21.14	48.86	14.71
N (trees ha ⁻¹)	653.00	87.00	232.00	133.00

Note: QMD, quadratic mean diameter; H0, dominant height; N, number of trees ha⁻¹.

The fit parameters were not statistically significant for the LDF proposed models. A clear relationship between the selected variables was not found (a matrix dispersion graphic was developed, data not showed), none of the estimated parameters of the different linear and non-linear models of all the cases were statistically different from zero (95 % confidence level). For HDF the model where all the estimated parameters were statistically different from zero for the linear and the non-linear equations are presented in Table 2. Only the models that showed the estimated coefficients significant at $p < 0.01$ are presented.

Table 2. Independent fit of the evaluated models with significant estimated parameters of the equation system to estimate quadratic mean diameter and total stand volume for *P. caldenia* high density forest.

Equations	R ²	SST	Estimated parameters			
ln	-	-	β ₀	5.34221	β ₁	-0.50112
QMD	-	-	β ₂	0.69515		
ln V	-	-	β ₃	-9.5079	β ₄	0.9964
			β ₅	1.5359	β ₆	0.9943
QMD	0.70	14420.905	β ₀	164.77244	β ₁	-0.46418
			β ₂	0.72524		
VT	0.81	650.6673	β ₃	0.0001012	β ₄	1.1072967
			β ₅	0.9969162	β ₆	1.0366114

Note: QMD, quadratic mean diameter; VT, total stand volume R², R² correlation coefficient; SST, sum of total square error.

The selected models were simultaneously fitted the estimated parameters, the Adj. R² and RMSE are summarized in Table 3.

Table 3. Simultaneously fit of the evaluated models with significant estimated parameters of the equation system to estimate quadratic mean diameter and total stand volume for *P. caldenia* high density forest.

Equations	Adj-R ²	RMSE	Estimated parameters			
			β ₀	163.9178399	β ₁	-0.464540
QMD	0.66	8.404987	β ₂	0.7293026		
		2.651069	β ₃	8.26533x 10 ⁻⁵	β ₄	1.1454605286
VT	0.77		β ₅	0.9663074174	β ₆	1.0566530241

Note: QMD, quadratic mean diameter; VT, total stand volume R², Adjusted R² correlation coefficient; RMSE root mean square error.

The final adjusted models for HDF were:

$$QMD = 163.9178399 * N^{-0.464540} * H0^{0.72993026}$$

$$VT = (8.26533 * 10^{-5}) * QMD^{1.1454605286} * H0^{0.9663074174} * N^{1.0566530241}$$

Where: QMD, quadratic mean diameter (cm); N, tree density ha⁻¹; H0, dominant height (m); V, total stand volume (m³ ha⁻¹).

The figure 6 represent the SDMD graph constructed for HDF and one example showing the use of SDMD to develop a particular management regime for HDF is provided (Fig. 7).

We hypothesize an initial situation in an unmanaged woodland with livestock production. The management regime target was to develop a silvopastoral production system. Three thinning consecutive interventions are proposed in order to; enhance grass accessibility and decrease tree-grass competition but preserving the facilitative mechanisms provided by trees, remove the sick, damage and/or multi-stemmed trees, reduce tree competition, increase the growth of the selected trees and finally obtain *P. caldenia* marketable timber forest products.

If we assume a mean radial growth of 3 mm yr⁻¹ (Dussart et al., 1997; Peinetti et al., 1994; Bogino and Villalba, 2008) intervals of 2, 3 and 6 years respectively will elapse between each intervention. The number of tree ha⁻¹ will be reduced in a 32% in the first thinning, 35% on the second and 71 % in the last one, the new recruitment saplings were not considered on these percentages (Table 4, Fig. 7).

Table 4. Thinning schedule of the silvicultural density management example for the *Prosopis caldenia* high density forest.

State	QMD (cm)		N (stems ha ⁻¹)		VT (m ³ ha ⁻¹)	
	Before	After	Before	After	Before	After
I-II	21,27	28,00	673	460	97,93	128,92
III-IV	28,00	38,00	460	300	128,92	174,97
IV-V	38,00	56,00	300	87	174,97	257,85

Note: QMD, quadratic mean diameter; VT, total volume; Before, before thinning; After, after thinning; I-IV, stand static states.

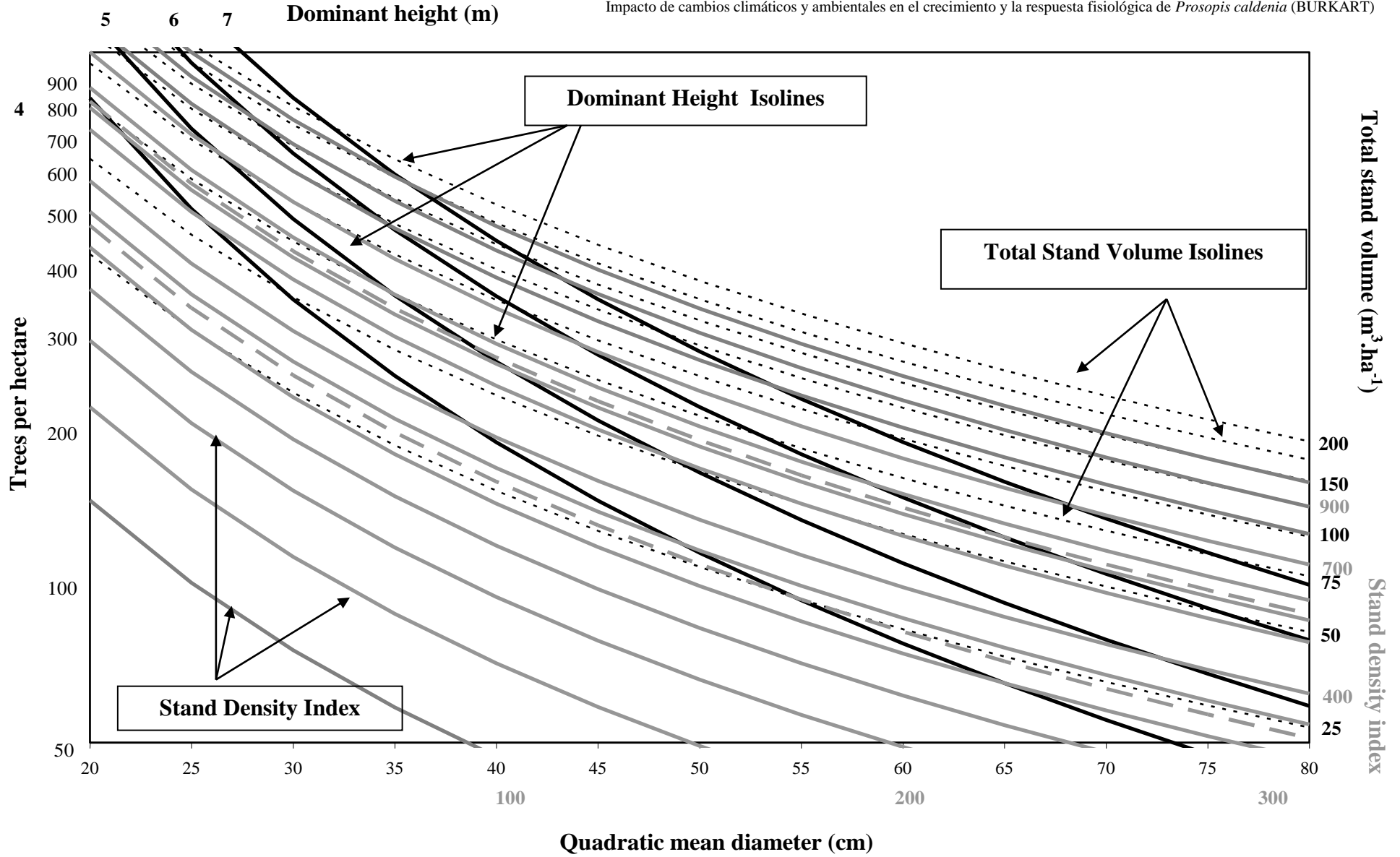


Figure 4. Stand density management diagram for *Prosopis caldenia* high density forest. Solid black lines correspond to dominant height; discontinuous black lines correspond to total stand volume and solid grey lines correspond to Reineke's stand density index.

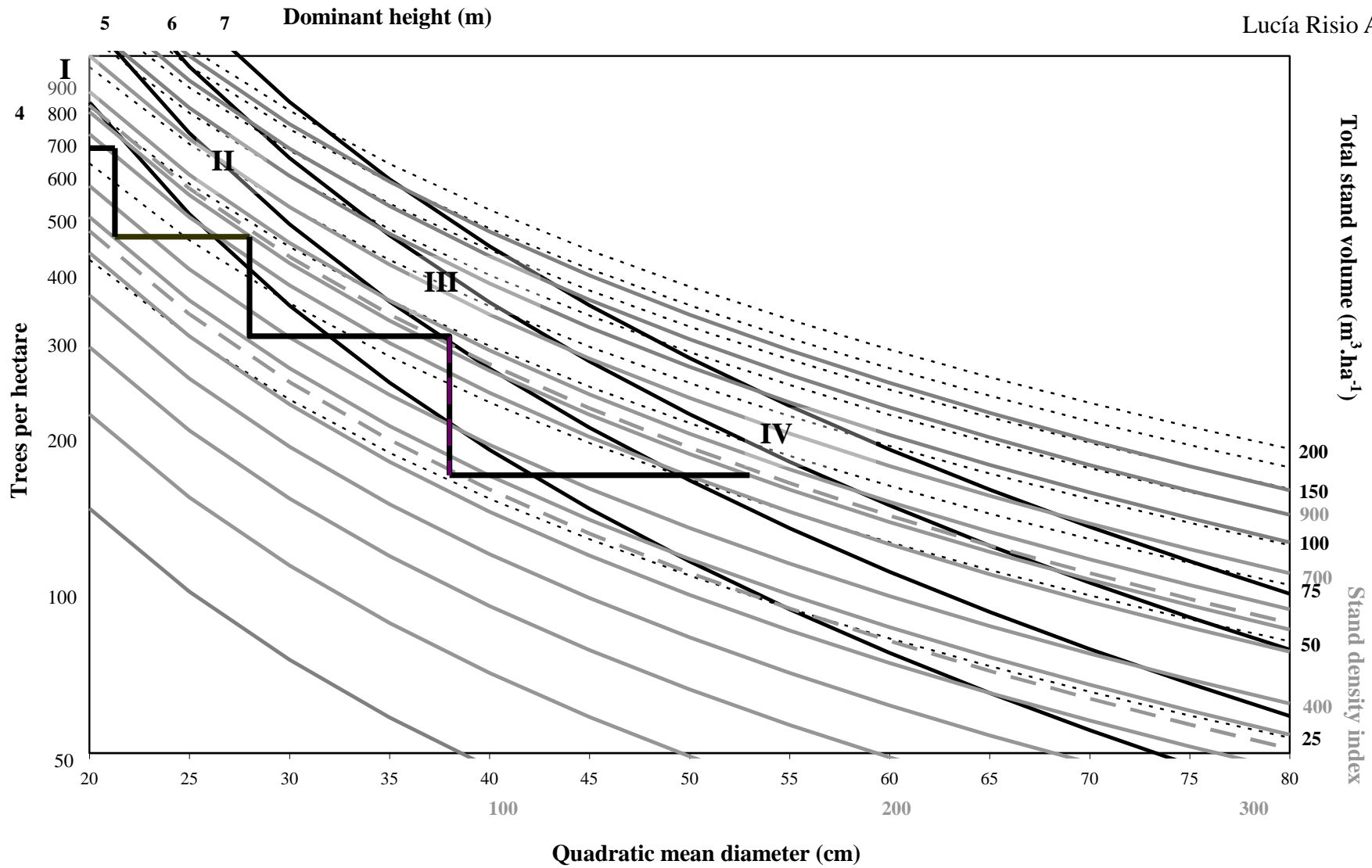


Figure 5. Thinning sequence for the proposed silvicultural schedule in the stand density management diagram for *Prosopis caldenia* high density forest. Solid black lines correspond to dominant height; discontinuous black lines correspond to total stand volume and solid grey lines correspond to Reineke's stand density index.

4. Discussion

Our results showed an increasing tree density process in the LDF, a decrease of calden in the HDF recruitment species composition, a higher proportion of mature and over mature HDF stands and a slowdown of the HDF recruitment rate, confirming the recruitment processes and the tree density increase in the Caldenales as reported by Dussart et al., (1998). As an alternative to the historical methods applied in the Caldenal to manage *Prosopis* tree density a stand density management diagram was developed for HDF. SDMD conversely to the methods applied nowadays in the Caldenal, allows a quick analysis of many silvicultural alternatives, a timber harvesting or a selective and rational tree extraction. A states-transition model has been proposed for the Caldenal (Peinetti, 2013) where the “reference state” or the initial state was the LDF, this situation was reported in several works as the “pristine situation” (Dussart et al., 1998, Koutché and Carmelich, 1938; SAyDS, 2007a). The process and factors that interact and modify these different states are not yet fully understood. According to Peinetti (2013) different forest disturbing factors cause an increase in the LDF tree and shrub densities, modifying the physiognomy and species composition, changing LDF into HDF or SHB. The tree and shrub encroachment may reduce the production of desirable grasses and adversely affect livestock management (Archer and Smeins, 1991), the main economic activity of the Caldenales.

Blazquez et al., (2014), analyzed the influence of woody species on aerial growth of perennial grasses in the Caldenal. They identify several factors as responsible for the differences found in the grass productivity. The competition for light, water and nutrients has been the major recognized factors (Walter, 1971; Walker and Noy-Meir, 1982; McMurtrie and Wolf, 1983; Scholes and Archer, 1997). Thereafter, the most common facilitative mechanisms identified in the Caldenal have been the (1) increase in soil nutrient content and structure beneath woody species canopy, accounted for by litter inputs from the woody species (Whitford et al., 1996; Weltzen and Coughenour, 1990), and (2) amelioration of grass water status, through a reduction of incident solar radiation which translates into lower temperatures and, ultimately, into reduced evapotranspiration beneath the woody species canopy (Ludwig et al., 2004).

Facilitative mechanisms would prevail over competitive ones in a semi-arid ecosystem like the Caldenal. (Blazquez et al., 2014). Woody species control and management strategies aimed to restore the grassland productivity of the Caldenales

have been elaborated. However, the extent to which woody species should be removed, in terms of rangeland sustainability, is yet unknown. Hence, studies attempting to elucidate the effect of woody species on growth of perennial grass species in this region are needed (Blazquez et al., 2014).

P. caldenia is an shade intolerant species, which in understory has low regeneration rates (SAGPyA, 2007a). Our results agree with this and indicate a slow HDF recruitment rate in the last years. Since, in HDF the number of sampled units with recruitment was 17% lower than in LDF (Fig.4). The class 3 mean number of saplings ha^{-1} was 40% superior in LDF and the biggest proportion of the HDF saplings belongs to class 2, not to class 1 as was expected (Fig.4).

This change in the calden seedling establishment and survival produces long term changes in the woodland species composition. The species composition in the “adult stand” and in the “recruitment stand” were also analyzed (Fig. 3). In the LDF the species composition and the relative proportion of each one was almost the same for adult and recruitment stands. Different behaviour was observed in the HDF where two secondary species, *S. fasciculatus* (3%) and *G. decorticans* (2%), with very little participation in the adult stand became significant in the recruitment stand, with *P. caldenia* overcoming them by only 10%. This situation was observed in many remnant woodlands, where the combination of fire and inadequate livestock management led to a substitution of the open woodlands for HDF stands with high young *P. caldenia* saplings and other species like *G. decorticans*, *S. fasciculatus* and *C. microphylla* leading to a very high density or approachless forests with low timber and fodder values (SAGPyA, 2007b).

The age structure of the HDF and LDF were also analyzed (Fig. 5), both showed similar proportions of uneven-aged stands (42 and 49% of the sampled units respectively) and old even-aged stands (8 and 2% respectively). Even-aged stands constituted almost half of the sampled units in both woodland conditions; however, differences between young even-aged stand proportions were observed (37 % for LDF and 25% for HDF), the fact of which confirms the LDF increasing tree density process (Fig. 5). 33% of the HDF sampled units were mature or old even-aged stands which, when added to the low calden regeneration rates, could become a threat to the HDF sustainability.

Different methods to manage *Prosopis* tree density around the world have been implemented: biological, mechanical, chemical, and/or control through utilisation

(Shackleton, 2014). In the Caldenal two methods have been historically applied, mechanical methods (bulldozer, roller, tractors with chains or still wires) and prescribed burning (Dussart et al., 1998; Villalobos, 2007). Conversely to thinning, none of them allow for timber harvesting or selective and rational tree extraction.

Besides, due to the calden resprout capacity, the effectiveness of these methodologies in the medium to long term is limited since they remove completely (or the most part) of the aboveground biomass stimulating the resprout of the remnant buds (Llorens, 1995; Dussart et al., 1998). Through a thinning schedule, the clear cutting could be regulated and the resprout intensity decreased.

For the above reasons, practical management tools and integrated methods must be applied in the Caldenal for tree density control. This would ensure its sustainability and maximum production. A SDMD was developed for HDF. Not significant statistical values for the estimated parameters of the LDF were obtained, so a SDMD for this woodland was not developed. This decision was also supported by the fact that the main objective of the SDMD for the Caldenales is to be a density management tool and in the LDF the thinning regimes will be less frequent and less necessary than in the HDF.

The use of SDMD in unmanaged woodlands is advantageous because these woodlands do not have the so-called “memory problem” (Drew and Flewelling 1979, Long 1985) which influences the allometric relationships on which the SDMD is based i.e. a stand which was strongly thinned will not have the same average size or the same allometric relationships as a similar un-thinned one (Jack and Long, 1996). Although Caldenal are unmanaged stands, the allometric relationships are due the different disturbing factors that act in these woodlands. Because of this we consider it important to know the stand history for the application and use of the SDMD developed.

Setting an appropriate density limit for a stand is a complex task. A proper silvicultural regime leading to wood production must keep forest density between 60 and 35 % of maximum SDI, but these values are specific and site dependent (Jack and Long, 1996). Our data set was flawed by episodic loss of trees (mainly due to cutting, fire or herbivory), making it difficult to ascertain if the stands actually achieved maximum size for the densities in the data set. This kind of situation generates a subjectivity problem because the modeller has to assume that the observation(s) with the largest size (or density) for a given density (or size) class represents the true maximum relationship across all of the density (size) classes in the data set, which cannot be verified (Hann, 2014).

According to Hann (2014) the only objective way to determine the species boundary line is to have a very large pooled data set that allows one to fit many population boundary lines, the upper of which estimates the species boundary line. Nevertheless, this is not our situation, (we have 22 HDF sampled units). Several authors set subjectively the maximum density-size line (Long, 1985; William, 1996; Wittwer et al., 1998; Lynch et al., 2004).

In our case, we also subjectively set the maximum density-size line due to the observed heterogeneity in the database, the limited number of sample plots and according to our knowledge, to the lack of maximum SDI values specific for the species or for other species of the genus. A homogeneous and clear criterion to establish the maximum density-size line was not found so, we decided to add 2 times the standard deviation (134.5) to the maximum observed density (673 trees ha⁻¹) and calculated the maximum SDI with this density (942 trees ha⁻¹). The used database has a wide heterogeneity due to a large spatial and temporal differences between plots. We produced a simple and basic tool that will allow applying basic, secure management practices. These diagrams are easy to understand and use, so users can get the maximum performance without a forest management tradition. By knowing only two pieces of data and locating the point on the diagram, it is possible to estimate the rest of variables, i.e. tree density (stems.ha⁻¹) and QMD allowed us to calculate dominant height, total stand volume and Reineke index.

SDMD are useful for the quick analysis of many silvicultural alternatives and are not intended to be a detailed growth and yield model. SDMD are useful tools with a sound conceptual base, but as any tool, users should recognize their limitations. When forest management is oriented to develop structurally complex stands or needs more detailed analyses, other tools are desirable like individual distance-independent models.

An example in order to illustrate the application of the SDMD was developed (Fig. 7). The management objective was to optimize volume tree growth, and the target harvested diameter was defined based on mean radial growth and biological rotation age for *P. caldenia* as estimated by Bogino and Villalba (2008). Dominant trees were removed by a low thinning regime. Between thinning, density trajectory was drawn parallel to an x-axis, since natural mortality was not considered, as it was previously adopted to develop SDMD for other species as well (i.e., Barrio-Anta et al., 2005). With the use of SDMD evaluation of the stand evolution is possible in order to achieve a desired stand scenario. This is impossible if we use fire as a density control tool, since

with it, it is impossible to select and regulate the percentage of trees that will be removed.

Finally, other actions besides thinning must be implemented in the Caldenales to reverse the current situation, like regulations on livestock and fodder transport which is currently implemented in Australia (Australian Weeds Committee, 2012). This could be useful especially if livestock is transported for grazing out of the calden natural distribution area. This is done by holding livestock in feed lots for a week before they are transported to ensure that all *Prosopis* seeds have been excreted.

5. Conclusions

The *P. caldenia* woodlands physiognomy is changing mainly due to anthropogenic disturbing factors like grazing and fire following the state-transition model proposed for this ecosystem. Although the current caldenal state is heterogeneous, two different physiognomic types with different characteristics can be identified, with significant differences in the regeneration processes (species proportion and composition) and in the stand age structures.

To correctly deal with this tendency an integrate management plan with different cultural, ranching and silvicultural actions targeted to prevent the Caldenales encroachment, species replacement and which allows wood extraction in a sustainable way is needed. We developed the first silvicultural tool for the *P. caldenia* high density forest that allows to developed these long term management plans.

These diagrams can be used as a first step to applying basic but effective silvicultural strategies. Using standard measurement, it is possible to determine total volume, dominant height, potential growth and the possible direction of forest evolution.

Further studies are needed to better understand these woodlands, to provide quantitative thresholds in stem density, basal area, canopy cover, etc., to generate specific management targets (wood extraction, key species conservation, etc) and more complex tools integrating the relationship between trees and grasses, trees and livestock, carbon pool estimations, efficiency in water use and different ecosystem services.

6. Acknowledgements

The authors would like to thank to the Secretaría de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, República Argentina for providing the database and to Juan Gabriel Álvarez for facilitating the templates to draw the diagrams. This project has been made possible by the interuniversity cooperation project, “Redes III: Manejo sostenible de bosques en el contexto del cambio global”, between National Universidad Nacional de San Lu s (Argentina) and University of Valladolid (Spain), funded by Ministerio de Educaci n of Argentina and by the European Union Mobility Programme ERASMUS MUNDUS ECW 2009- 1655/001-001 lot 16.

ESTUDIO II

Aboveground and belowground biomass allocation in native *Prosopis caldenia* Burkart secondaries woodlands in the semi-arid Argentinean pampas*

Resumen

Los bosques del Sur-Oeste de la Argentina están dominados por *Prosopis caldenia* Burkart (caldén). La actual tasa de deforestación de estos bosques es de 0.82% año⁻¹. Diferentes iniciativas de compensación económica que reconocen el rol de los bosques como proveedores de servicios ambientales han comenzado a desarrollarse a nivel mundial. Para acceder a estos incentivos es necesario cuantificar la cantidad de carbono almacenado en la biomasa del bosque. El objetivo de este estudio fue ajustar un sistema de ecuaciones que permita estimar la biomasa aérea y subterránea de *P. caldenia*. Se seleccionaron, cortaron y separaron en sus diferentes componentes un total de 38 árboles. El sistema de ecuaciones se ajustó utilizando regresiones generalizadas conjuntas las que aseguran la propiedad de aditividad del modelo. La heterocedasticidad se corrigió a través del uso de regresiones ponderadas. En estos bosques los incendios son el principal factor de disturbio que afectan las relaciones alométricas del árbol, es por esto que todos los modelos evaluados incluyen como variables independientes el área de la base del fuste y la altura del árbol, ya que estas variables permiten indirectamente recoger esta variabilidad. Los modelos de biomasa total y del fuste presentaron los mayores valores de R²_Adj. (0.75), mientras que las ramas con un diámetro menor a 7 cm, el menor (0.58). También se analizó la partición de la biomasa dentro del árbol en sus principales fracciones (fuste, copa y raíces) y el ratio biomasa subterránea/aérea (S/A). El caldén destina la mayor parte de su biomasa a la copa y el ratio S/A fue 0.58. El stock de carbono medio de los Caldenales considerando sólo la biomasa del caldén es igual a 9.6 Mg. ha⁻¹.

Palabras clave: caldén, biomasa subterránea, biomasa aérea, aditividad.

* Risio, Lucía; Herrero, Celia; Bogino, Stella and Bravo, Felipe. 2014. Aboveground and belowground biomass allocation in native *Prosopis caldenia* Burkart secondaries woodlands in the semi-arid Argentinean pampas. *Biomass and Bioenergy*. 66: 249-260.

Abstract

The woodlands in the south-west of the Argentinean pampas are dominated by *Prosopis Caldenia* Burkart (calden) and its current deforestation rate of these woodlands is 0.82% per year. Different compensation initiatives that recognize the role of forests as environmental service providers have begun. The financial incentives they offer make it necessary to quantify the amount of carbon stored in the forest biomass. A model for estimating calden biomass was developed. Thirty-eight trees were selected, felled and divided into sections. An equation system was fitted using joint generalized regression to ensure the additivity property. A weighted regression was used to avoid heteroscedasticity. In these woodlands fire is the main disturbance and it can modify tree allometry, due this all models included the area of the base of the stem and tree height as independent variables since it indirectly collects this variability. Total biomass and the stem fraction had the highest R^2_{Adj} values (0.75), while branches with a diameter less than 7 cm had the lowest (0.58). Tree biomass was also analyzed by partitioning into the basic fractions of stem, crown, roots, and the root/shoot ratio. Biomass allocation was greatest in the crown fraction and the mean root/shoot ratio was 0.58. The carbon stock of the Caldenales considering only calden tree biomass is 20.2 Mg. ha⁻¹. While the overall carbon balance of the region is negative (deforestation and biomass burning), the remnant forested area has increased their calden density and in an indirect way his carbon sequestration capacity could also be increased.

Key words: calden, aboveground biomass, belowground biomass, additivity, root/shoot ratio.

1. Introduction

Deforestation is the major global source of carbon emission into the atmosphere, representing 18-20% of total world emissions (Solomon et al., 2007). Argentina, in recent years, has experienced the 16th highest absolute deforestation rate in the world and the highest deforestation rate outside the tropics (FAO, 2007). Preliminary estimates of carbon emissions from deforestation in Argentina suggest this to be the country's major source of carbon release (Gasparri and Manghi, 2004). However, there is some evidence of forest area increase in Argentina, specifically in northern and central forest ecosystems that were historically used for extensive grazing and are unsuitable for modern agriculture.

Argentina is divided into seventeen ecoregions according to climate and vegetation characteristics (Sistema de información ambiental, 2013). The amount of carbon stored in plant biomass and the soil organic fraction varies among ecoregions. The Espinal ecoregion covers an area of 329,395 km² and is divided into three districts according to the dominant species: the Ñandubay district, dominated by *Prosopis affinis* Spreng; the Algarrobo district dominated by *P. flexuosa* D.C; and the southernmost Calden district dominated by *P. caldenia*. This district is distributed throughout central and south of San Luis province, southwest of Córdoba, central of La Pampa, south of Buenos Aires to the Colorado river valley and northeast of Río Negro (Lasalle, 1966; Anderson et al., 1970; Cabrera, 1976; Cabrera, and Willink, 1980; Cano, 1980; Lewis, and Collantes, 1975; Morello, 1975).

With the advance of the agricultural boundary and its ecological and environmental impact on fifteen Argentina ecoregions over 50 years, only the Espinal has experienced a relative increase in woody area. However, a high deforestation rate is also acting on it, which leads to this region to act like as a carbon source rather than a carbon sink, resulting in a positive greenhouse gas balance. (Viglizzo and Jobbagy, 2010).

The Calden district houses almost all the remaining forest area of the Espinal region (SAGPyA, 2007a). Major changes occurred in the area with the arrival of new settlers and the railway at the end of the 19th century, and have only intensified since then. The biggest historical threats to the region have included the replacement of natural systems with agriculture, overgrazing by livestock, changes in fire regimes, extractive logging and the introduction of non-native species (Amieva, 2007; Medina, 2007; SAGPyA, 2007b). Currently, cattle ranching are the main economic activity in the

region, followed by crop production (SAGPyA, 2007c).

Although approximately 47% of the earth's surface belongs to arid and semiarid ecosystems, to date only a few studies on biomass and carbon sequestration have been carried out in these ecosystems (Bonino, 2006). This is probably due to the fact that a significant amount of the biomass in these systems is underground, the most costly and difficult fraction to quantify (Lal, 2004). However, these ecosystems are too extensive to ignore; changes in vegetation and carbon sequestration in these areas must be included in discussions on global carbon balance. The carbon sequestration potential of a forest depends on factors such as species composition and growth rates, stand age, disturbances (i.e. herbivory, fires, harvesting), the inherent biological capacity of the site or the use of the products obtained from the site (Pardos, 2010).

Much of the calden woodland has been intensively degraded and fragmented (SAGPyA, 2007c), losing capacity to provide social, economic and environmental services: they support 931 species of plants, 59 of them with potential medical application, and 333 species of vertebrates live in the area, many of them endemic of central Argentina (SAGPyA, 2007b). For this to change, a solution could be that carbon sequestration becomes an objective in calden management plans. International initiatives such as REDD + projects (*Reducing Emission from Deforestation and Forest Degradation in Developing Countries*) offer a financial reward, or a kind of payment for this environmental service.

There are two broad categories of processes responsible for sources and sinks of carbon in forest regions. The first category includes natural physiological processes (photosynthesis, respiration, decomposition, evapotranspiration), plant and soil processes that respond to environmental drivers, such as radiation, precipitation, temperature and nutrients. The second broad category of processes falls under the heading of ecosystem disturbances, including both direct anthropogenic effects (e.g.: deforestation and conversion to pasture) and natural or indirect anthropogenic effects (e.g.: wildfire) (Potter et al., 2009).

The carbon balance in the caldenal is very complex to determine due to the heterogeneous disturbance history of this region which led to a fragmented patchwork of forest patches in different conservation states that coexist and can act like carbon sources (recently deforested areas, burned or overmature stands) or sinks (areas invaded by young second-growth formations, young stands, mature stands, etc), inside a matrix of agricultural lands in constant expansion, grasslands and abandoned fields) (SAGPyA,

2007b). This is a common situation in other forest ecosystems of the world subject to the same disturbing factors e.g.: central Canadian boreal forest (Bond-Lamberty et al., 2007), Brazilian amazon (Ciais et al., 2011), Sub-Saharan african forest (Nabuuret al., 2007).

To incorporate carbon sequestration as a forest management objective, it is essential to quantify as accurately as possible the carbon stored in the different forest pools. It is also imperative to improve on the estimations obtained from the use of general coefficients or mean values from surrounding regions, which is the current tool for estimating carbon content in calden woodlands. To our knowledge, there is no equation for quantifying biomass for *P. caldenia* or belowground biomass for any other *Prosopis* species. Viglizzo (2010) estimated the carbon stored in the Espinal soil and biomass based on IPCC inventories (Eggleston et al., 2006) for similar forest biomes and Chauchard (2009) developed a local and standard total volume equations for *P. caldenia*.

Given the importance of semiarid forest environments in Argentina, the high substitution rates of these forests for agriculture, and the opportunity to develop forest conservation strategies based on the provision of environmental services, useful silvicultural tools are needed at the operational level. The aims of this work were to develop a biomass quantification model for *P. caldenia*, determine its root/shoot ratio and analyze the biomass partitions of the trees.

2. Materials and methods

2.1 Study area

Calden forests are semiarid woodlands covering about 170,000 km² of central Argentina. This xerophytic open forest is a transitional ecosystem between the Pampas grasslands and the dry Monte shrublands. It is dominated by the calden tree (*Prosopis caldenia*) an endemic species in Argentina. These woodlands thrive on the edge of the driest area of the Argentinean Pampas, at 34-36°S and 64-66°W (Anderson et al., 1970). Caldén woodlands are also composed of *Prosopis nigra* Griseb (Algarrobo negro), *Prosopis flexuosa* (algarrobo dulce), *Celtis tala* Gillies ex. Planch (Tala) and *Geoffroea decorticans* Gill. ex. H. and A. Burkart (Chañar). The understory of perennial grasses is frequently interrupted by dunes, wetlands and lagoons (Cabrera, 1994). In its natural distribution area, the climate is temperate and semiarid (De Fina and Ravelo, 1975) with an important hidric deficit in at least 6 or 7 months of the year (Barbosa, 2005). Total

annual precipitation varies from 450 to 620 mm yr⁻¹ (the mean value for the 1903-2010 period was 605 mm yr⁻¹, data from the INTA- Villa Mercedes meteorological station) and is mainly concentrated in spring and summer (September-March). The annual isotherm range is 16 to 18 °C.

The area consists of a well-drained plain varying from 50 to about 600 meters above sea level, with moderate slopes produced by wind and fluvial action (SAGPyA, 2007). Soils are well drained, with low water holding capacity and 1.5 to 3% organic matter (Peña Zubiarte et al., 1998), but poorly developed, with scarce horizon differentiation. The area is severely affected by wind and water erosion due to poor soil structure (Peña Zubiarte et al., 1998; Cano et al., 1980).

In earlier times, the Caldenal had an open tree formation with scattered calden trees accompanied occasionally by *P. flexuosa*. Density of trees was small with no canopy closure and there was no shrub layer (Koutche and Carmelich, 1936). Instead, one encountered rich native grassland similar to the Spanish Dehesa. Currently, such landscapes are rare, except in over-mature stands with regeneration problems. The most prevalent situation in the remaining stands is one in which a combination of fire (used systematically to stimulate herbaceous regrowth) and inappropriate livestock management have altered forest appearance and structure by stimulating vegetative reproduction, increasing density, colonizing new areas and changing allometric tree relationships. All these factors increase heterogeneity in the Caldenal woodlands, making it more difficult to generalize hypothesis and results.

The study site was located on privately-owned property in the San Luis province (Fig. 1), near the northern edge of the natural distribution area for calden (33°30'31.47" S, 65°23'32.11" W). According to Contreras (2013) in the last fifty years this area lost around 30,000 ha of dry forest that were convert to dryland agriculture and the water table level rose on average at a rate of 0.15 m yr⁻¹, with total elevation increments reaching up to 10 m in 35 years. This led to an abrupt landscape dissection process accompanied by the appearance of deep canyons and perennial watercourses (Contreras et al., 2013) close to our sampling site (2 km aprox.).

On this secondary woodland, cattle ranching were the main activity for more than seventy years and there was not active silviculture actions on it. Fire was not used systematically as a management tool but it was present (accidentally and on purpose). Despite its proximity to the ecotone between calden and quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho- blanco* Griseb.) and algarrobo negro woodlands (Anderson

et al., 1970) the vegetation composition of the stand is similar to calden pure stands (more than 91.7 % of calden trees, data not shown). Besides calden, *P. flexuosa* (algarrobo) (3.2%), *C. tala* Gillies ex. Planch (Tala) (0.6), *G. decorticans* Gill. ex. H. and A. Burkart (Chañar) (3.2%), *J. rombifolia* Hook et Arn (0.7%) and *A. quebracho-blanco* Schlecthtendal (0.6%). The physiognomy of the stand can be define as a high density forest with grassland (SAGPyA, 2007c).

Although, it is very difficult find two calden woodlands alike (SAGPyA, 2007c) we consider that this is a representative stand of a secondary calden woodlands which today prevail.

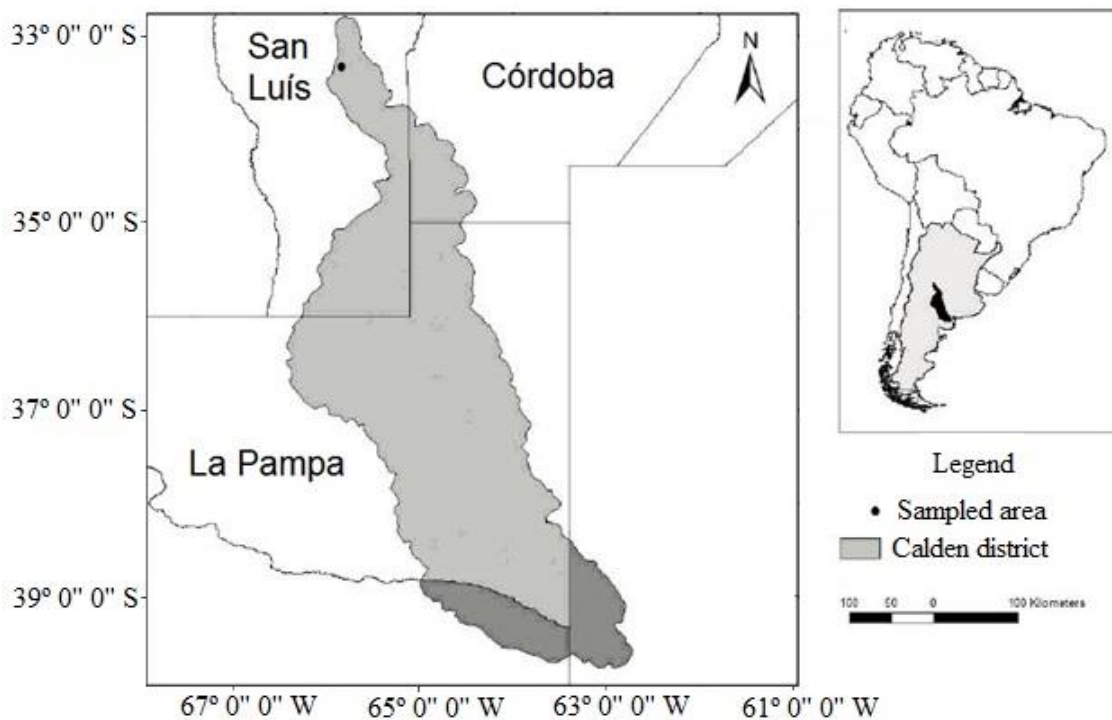


Figure 1. Location of the sampling site and natural distribution area of *Prosopis caldenia* in the Argentinean Pampas

2.2 Data sampling

Field work was carried out in the summer of 2011/2012 (November- December- January) when trees were in active growth and the leaves were complete developed. An inventory was carried out on 30 plots randomly distributed over a 92 ha area. Tree stand level variables are given in Table 1. Stand diameter and height structures are represented in Figures 2 and 3.

Plot dimensions were identical to those used in the First National Inventory of Argentinean Native Forest (NFI1) (500 m²). In each plot, every calden tree with a basal

diameter greater than 7.5 cm was recorded and the following dendrometric variables were measured: diameter at breast height (DBH = 1.3 meters above ground) in cm, diameter at tree base (BD) in cm, tree height in m, crown base height in m, point of maximum crown width in m, bifurcation height in cm and maximum and minimum crown width in cm. Diameters were measured with calipers, heights were measured with a VERTEX III digital hypsometer and crown width was measured with a tape measure.

Table 1. Summary of the main tree and stand level variables from *Prosopis caldenia* plots measurements (n=30).

	DBH	BD	Ht	Crown height	Crown area	Tree density. ha ⁻¹	% Single	% Multi
Mean	11.51	16.12	4.91	1.71	4.43	453	48	52
SD	6.51	8.71	1.32	0.62	5.01	195	12.92	12.91
Min.	3.52	7.51	1.42	0.23	0.02	180	22	31
Max.	54	57.61	11.41	5.72	54.43	960	69.52	78

Note: SD: Standard deviation, Min, minimum; Max, maximum; DBH: diameter at breast height (cm), BD: diameter at tree base (cm), Ht: tree height (m), Crown height: Crown base height (m), Crown area in m, % single: Percentage of single-stemmed trees, % multi.: Percentage of multi-stemmed trees (usually 2-3 stems per tree).

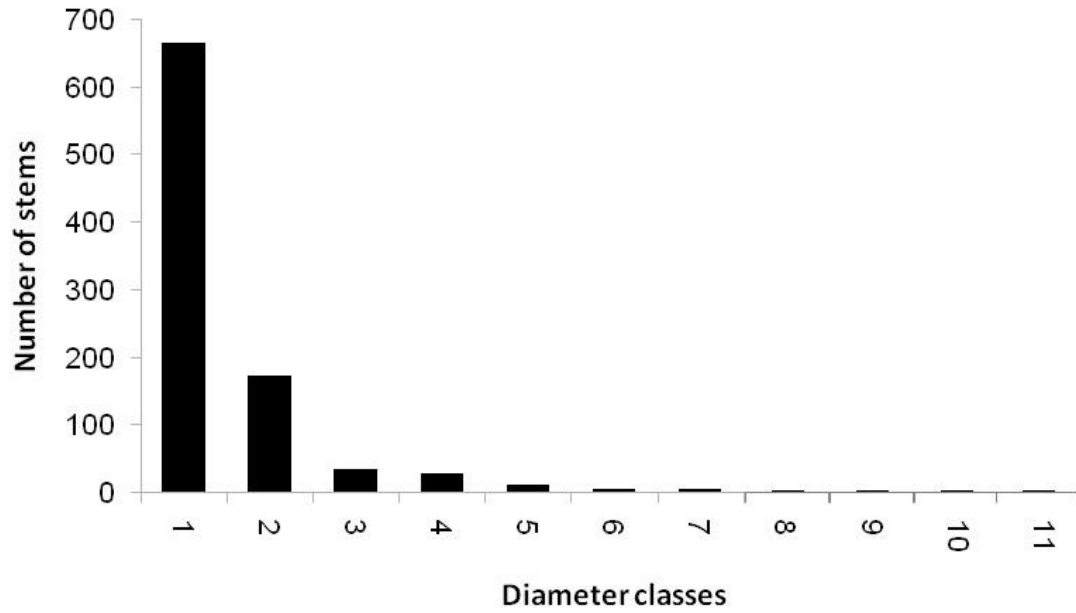


Figure 2. Number of stems for each diameter classes of the *Prosopis caldenia* plots (n=30). (Class 1: 7.5-11.49 cm; class 2: 11.5-16.49 cm; class 3: 16.5-21.49 cm; class 4: 21.5-26.49 cm; class 5: 26.5-31.49 cm; class 6: 31.5-36.49 cm; class 7: 36.5-41.49 cm; class 8: 41.5-46.49 cm; class 9: 46.5-51.49 cm; class 10: 51.5-56.49 cm; class 11: 56.5-61.49 cm.)

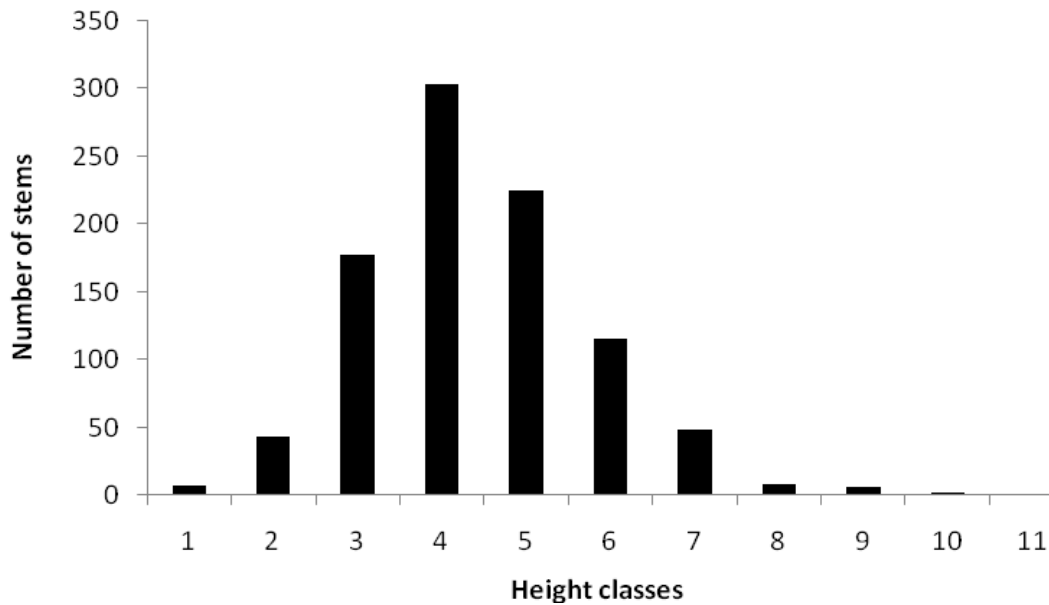


Figure 3. Number of stems for each height classes of the *Prosopis caldenia* plots (n=30). (Class 1: 1.4-1.99 m; class 2: 2-2.99 m; class 3: 3-3.99 m; class 4: 4-4.99 m; class 5: 5-5.99 m; class 6: 6-6.99m; class 7: 7-7.99 m; class 8: 8-8.99 m; class 9: 9-9.99 m; class 10: 10-10.99 m; class 11: 11-11.99 m).

Eleven diameter classes were established in 5 cm increments; with the first four (smallest) classes accounting for almost 92% of the stand population and the 73% of total basal area. The minimum recorded diameter at the base was 7.5 cm and the maximum 57.61 cm. Of a total of 629 inventoried trees, 580 showed a BD between 7.5 and 27.49 cm. Consequently, the 38 sample trees were randomly selected from among these four classes (Table 2).

Table 2. Standard deviation, maximum, minimum and mean values of tree level variables and the different tree biomass fractions (n=38) for *Prosopis caldenia*.

	Total height	DBH	BD	AB	Dry Biomass fractions						
					Branches			Leaves	Stem	Roots	Total
					< 2	2-7	>7				
Mean	5.21	11.03	14.31	181.38	7.22	8.01	10.93	1.41	11.82	20.31	59.52
SD	1.02	3.92	4.72	114.27	7.31	5.51	10.11	1.02	10.44	15.42	40.83
Min.	3.01	5.01	7.53	44.53	1.71	0.22	0.00	0.34	1.61	3.31	10.12
Max.	7.51	21.12	24.92	487.83	39.93	22.01	42.7	4.40	49.32	66.42	199.91

Note: SD: standard deviation, Min: minimum, Max: maximum, Total height in m, DBH: diameter at breast height (cm), BD: diameter at tree base (cm), AB: area of the base of the stem, < 2: branches less than 2 cm in diameter (kg), 2-7: branches 2 to 7 cm in diameter (kg), > 7: branches greater than 7 cm in diameter (kg), Total: total biomass (kg).

The selected trees were felled and divided into the following sections: leaves, roots, stem with bark, branches less than 2 cm in diameter, branches 2 to 7 cm in diameter and branches greater than 7 cm in diameter (Table 2). The complete root systems were extracted with a bulldozer (FIAT AD 18); except for the thinnest root

fractions, which could not be captured and were therefore not included in the analysis. The depth root extraction varies between 1-3.5 ms according to the tree size.

All biomass fractions were weighed in the field with a portable Wei Heng model A05L scale (10 g precision) to obtain fresh weight by fractions. Representative samples of each fraction (approximately 10%) of each tree were taken to the laboratory, where they were oven dried at 80° C until reaching a constant weight. From this we obtained estimates of moisture content and biomass dry weight. Cross sections of 5 cm of width at the base of the stem were cut for dendrochronological studies.

Cross-sections were polished and then dated under a microscope following the methodology described by Stokes and Smiley (Stokes and Smiley, 1968). Two radii were dated per cross-section. Tree rings were measured to 0.01 mm accuracy with a measurement system connected to a computer. Cross-dating and measuring qualities were checked with the program COFECHA (Holmes, R., 1983).

The biomass distribution within the tree and the root/shoot ratio were calculated and analyzed.

2.3 Data analysis

Data analysis consisted of four consecutive steps: a) correlation analysis b) individual fitting of the evaluated biomass equations; c) simultaneous fitting of all the biomass equations adjusted for each fraction; and d) partition and distribution analysis of the tree biomass.

First of all, a correlation analysis was carried out between all the tree variables and each biomass fraction in order to determine which independent variables were more correlated with each biomass component.

Secondly, different lineal and non-lineal equations (Table 3) were evaluated to relate dry biomass with different tree variables. Each equation was individually fitted and analyzed, based on the graphical analysis of residuals. The following statistics parameters were used to identify the most appropriate equation: root of the mean quadratic error (RMSE), sum of square of error (SSE), adjusted correlation coefficient R^2_{adj} and significance of the estimated parameter (p-value). Eleven models that used the area of the base and tree height as independent variables were evaluated for each biomass fraction.

The next step consisted of producing a simultaneous fitting of the equation system. The best models of each fraction were simultaneously fitted using joint

generalized regression (*Seemingly Unrelated Regressions*, SUR) (Zellner, 1962) to ensure the additivity property between biomass components (Parresol, 2001; Bi et al., 2004). This method includes cross-equation error correlations, in order to obtain the sum of total aerial biomass components. Weighted regression was used to avoid heteroscedasticity: each observation was weighted by the inverse of its variance to homogenize the variance of residuals. This weighting factor was estimated using a power function of an independent variable (Parresol, 2001; Balboa-Murias et al., 2006). Multicollinearity was tested using the condition number. The MODEL procedure in the SAS/ETS software was used to obtain model fits (SAS Institute, 2004).

Table 3. Biomass models evaluated for different tree components for *Prosopis caldenia*.

Model	Equation	Model	Equation
1	$W = \beta * (AB * Ht)$	7	$W = (\beta * AB^2) + (\lambda * Ht)$
2	$W = \beta * (AB^2 * Ht)$	8	$W = (\beta * AB^2) + (\lambda * Ht) + (\theta * AB^2 * Ht)$
3	$W = (\beta * AB) + (\lambda * AB^2) + (\theta * AB^2 * Ht)$	9	$W = (\beta * AB^2) + \lambda * (AB * Ht)$
4	$W = (\beta * AB) + (\lambda * Ht)$	10	$W = \beta * (AB^2 * Ht) + \lambda * (AB * Ht)$
5	$W = (\beta * AB^2) + \lambda * (AB^2 * Ht)$	11	$W = \beta * (AB^\lambda) * (Ht^\theta)$
6	$W = \alpha + \beta * (AB^2 * Ht)^\lambda$		

Note. W: dry Biomass (kg). AB: Area of the base (cm). Ht: tree height (m). α , β , θ , λ : parameters of the models.

The root/shoot ratio between total aboveground and underground biomass was calculated and biomass distribution within the tree was also analyzed. To simplify the analysis, trees were divided into three components: crown (formed by leaves and branches of all diameters), stem and root system.

With the fitted models and the inventory data, the partitioning of tree biomass into crown, stem and roots, total and belowground biomass and total and belowground carbon stock per ha were estimated and analyzed. The biomass values were converted to carbon stocks with a coefficient value equal to 0.48 which is the average value of the *P. affinis* and *P. nigra* coefficients (De Petre et al., 2013) since there is not a specie specific

value.

3. Results

The dendochronological analysis showed that the maximum age of the selected trees were 41, the minimum 14, the mean of 24 years and the standard deviation 4.93. Of the 38 analyzed trees 14 were discarded of the dendochronological analysis since they not showed adequate intercorrelations values within the dendrochronological series.

The area of the base of the stem (AB) showed the highest correlation value with dry biomass in all the fractions. BD and DBH also performed well. Only tree AB and BD were statistically significant. Crown height showed the lowest correlation values, while tree height and crown diameter ranked fourth or fifth, depending on the fraction considered (Table 4).

Table 4. Correlation coefficients between biomass component and dendrometric variables of *Prosopis caldenia*.

		Hc	Ht	DBH	BD	AB	Dc
< 2	Corr.	-0.09	0.11	0.48	0.64	0.67	0.17
	coeff.	(0.6213)	(0.5231)	(0.003)	(<.0001)	(<.0001)	(0.3333)
2-7	Corr.	0.01	0.34	0.63	0.77	0.77	0.06
	coeff.	(0.9711)	(0.0443)	(<.0001)	(<.0001)	(<.0001)	(0.7523)
>7	Corr.	-0.02	0.24	0.67	0.76	0.77	0.14
	coeff.	(0.9123)	(0.1542)	(<.0001)	(<.0001)	(<.0001)	(0.4111)
Leaves	Corr.	0.03	0.14	0.56	0.72	0.74	0.19
	coeff.	(0.8834)	(0.4014)	(0.0004)	(<.0001)	(<.0001)	(0.2514)
Roots	Corr.	0.01	0.29	0.66	0.87	0.89	0.13
	coeff.	(0.9612)	(0.0833)	(<.0001)	(<.0001)	(<.0001)	(0.4400)
Stem	Corr.	0.07	0.24	0.61	0.82	0.85	0.11
	coeff.	(0.7022)	(0.1522)	(<.0001)	(<.0001)	(<.0001)	(0.5323)
Total	Corr.	-0.02	0.33	0.56	0.83	0.86	0.09
	coeff.	(0.9032)	(0.0412)	(0.0004)	(<.0001)	(<.0001)	(0.6101)

Note: < 2: branches with a diameter minor to 2cm, 2-7: branches with a diameter between 2-7 cm, > 7: branches with a diameter over 7cm, Corr. Coeff., correlation coefficient, p-value between parentheses, Hc: crown height, Ht: tree total height, DBH: diameter at breast height, BD: tree basal diameter, AB: area of the base, Dc: tree crown diameter.

Model 7 showed the best independent fit statistics and all estimated parameters were significant for all three biomass fractions. All evaluated models presented a poor performance with the leaves fraction, so based on these results, this fraction was combined with that of branches less than 2 cm in diameter, resulting in a significant improvement in model behavior (Table 5).

The model that provided the best fit for each independent component was later included in the SUR fitting. All calculated model parameters were statistically significant at the 99% confidence level. Stem and total biomass showed the highest R^2_{Adj} value and branches over 7 cm in diameter the lowest (Table 6).

Table 5. Independent adjustments of the evaluated models with significant estimated parameters for each biomass fraction of *Prosopis caldenia*.

Fraction	Model	SSE	RMSE	R^2_{Adj}	Model	SSE	RMSE	R^2_{Adj}
< 2 + leaves	1	1410.12	6.17	0.05	7	302.11	3.03	0.71
	2	1668.41	6.72	-0.13				
2-7	1	764.01	4.54	0.30	6	480.14	3.65	0.55
	2	1178.92	5.65	-0.08	7	304.74	3.09	0.66
> 7	1	1962.12	7.28	0.34	6	1421.93	6.29	0.51
	2	2509.72	8.24	0.16	7	476.91	4.06	0.76
Stem	1	2421.91	8.09	0.40	7	625.61	4.42	0.82
	2	2580.72	8.35	0.36	8	971.32	5.27	0.75
	6	1600.52	6.67	0.59	9	2264.21	7.93	0.43
Roots	1	5706.91	12.42	0.36	7	2341.52	8.84	0.70
	2	7137.12	13.89	0.20	9	5594.01	12.47	0.36
	6	3533.43	9.36	0.59				
Total biomass	1	41001.61	33.29	0.38	7	13465.53	21.19	0.78
	2	54132.21	38.25	0.19	9	40412.21	33.51	0.38
	6	22836.31	25.19	0.65				

Note: < 2 + leaves: branches less than 2 cm in diameter plus leaves fraction, 2-7: branches 2 to 7 cm in diameter, >7: branches greater than 7 cm in diameter, SSE: sum of square error, RMSE: root of the mean quadratic error, R^2_{Adj} : r^2 adjusted correlation coefficient. All estimated parameters were significant at 0.0001.

Total and aboveground biomass in each plot were calculated using the inventory data and the adjusted models. For total biomass the mean value was 20.2, the maximum 69.8 and the minimum 4.1 Mg. ha⁻¹ of dry matter. Mean aboveground biomass was 11.5, maximum 31.5 and minimum 2.6 Mg. ha⁻¹ of dry matter. The mean total carbon stock per ha was 9.6, the maximum 33.3 and the minimum 1.9 Mg. ha⁻¹. In the case of aboveground carbon stock the mean value was 5.5, the maximum 15.0 and the minimum of 1.3.

Table 6. Simultaneous fit of biomass equations for *Prosopis caldenia*.

Biomass fraction	SSE	RMSE	R ² _Adj.	Power values	Selected model	Estimated parameters
Branches < 2 + leaves	310.83	9.14	0.71	-1.22988*10 ⁻⁷	W = (β * AB ²) + (λ * h)	0.000054
						0.784828
Branches 2-7	333.82	9.82	0.64	1.71880	W = (β * AB ²) + (λ * h)	0.000045
						0.948952
Branches > 7	1049.72	30.87	0.58	2.39614	W = (β * AB ²) + (λ * h)	0.00007
						1.108615
Stem	957.14	28.15	0.75	-2.16213	W = (β * AB ²) + (λ * h)	0.00009
						1.123
Roots	2891.51	85.04	0.65	-6.78854	W = (β * AB ²) + (λ * h)	0.000142
						2.171142
Total biomass	16982.71	566.12	0.75	1.66889	W = (β * AB ²) + (λ * h)	0.000401
						6.136537

Note: SSE: sum of error square, RMSE: root of the mean quadratic error, R²_Adj.: r² adjusted correlation coefficient, Power values: factor used in the power function to correct heteroscedasticity.

The partitioning of tree biomass into basic fractions such as the stem with bark, crown (foliage + all branches) and root system is shown in figure 4. The *P. caldenia* tree allocates more biomass to the crown than to the stem or root system, with a mean value of 46 % of total tree biomass, a minimum of 22 % and a maximum of 82%.

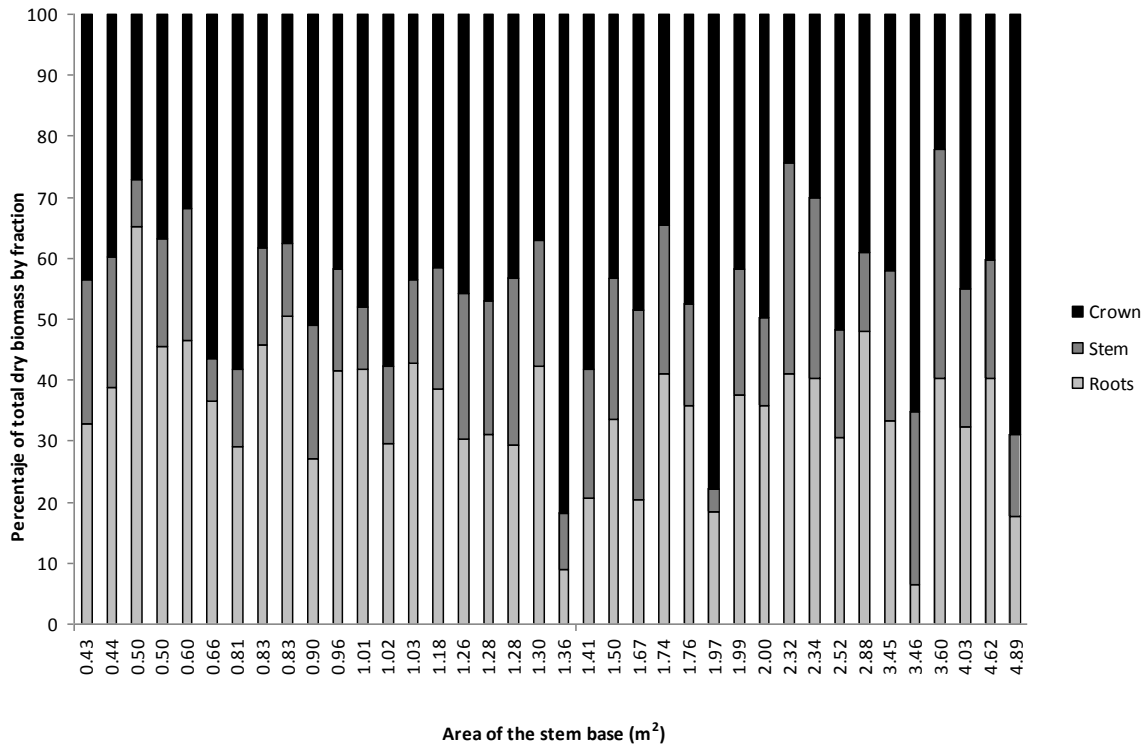


Figure 4. Real total dry biomass partitioning of *Prosopis caldenia* felled trees (n=38): crown (all branches plus foliage), stem and roots.

The root system receives the second largest biomass allocation, with a mean value of 35 %, a maximum of 65 % and a minimum of 6%. The smallest biomass allocation for *P. caldenia* corresponds to the stem fraction, with a mean value of 19 %, a maximum of 38 % and a minimum of 4% of the total tree dry biomass. The *P. caldenia* root/shoot ratio presented a mean value of 0.58, with a maximum of 1.88 and a minimum of 0.07.

The relations between the root/shoot ratio and the tree age (Fig. 5) and between root/shoot ratio and tree stand density (Fig. 6) were also analyzed.

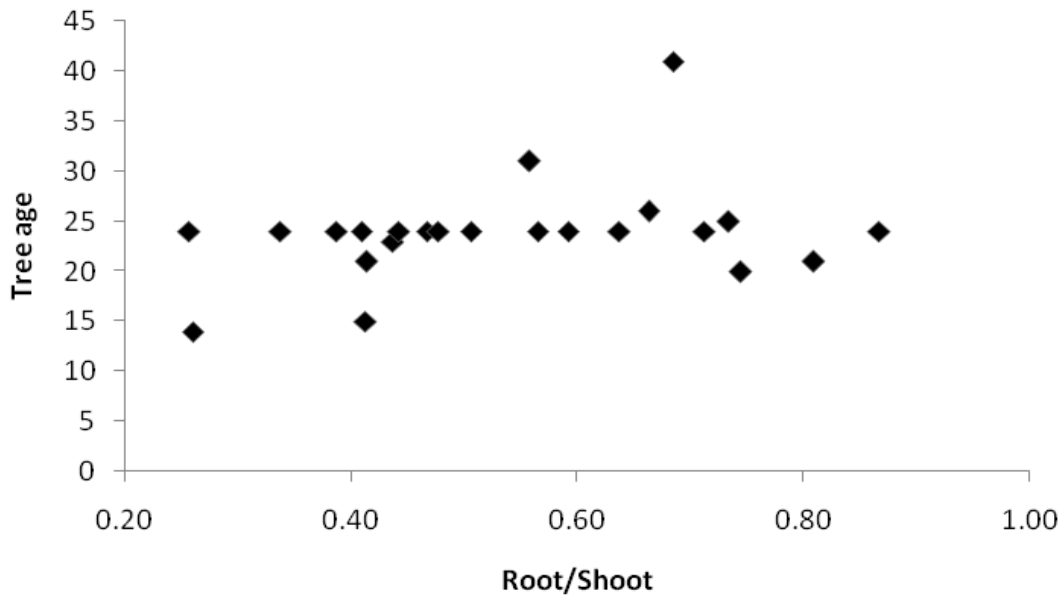


Figure 5. Variation of the Root/Shoot ratio versus tree age of *Prosopis caldenia* trees (n=24).

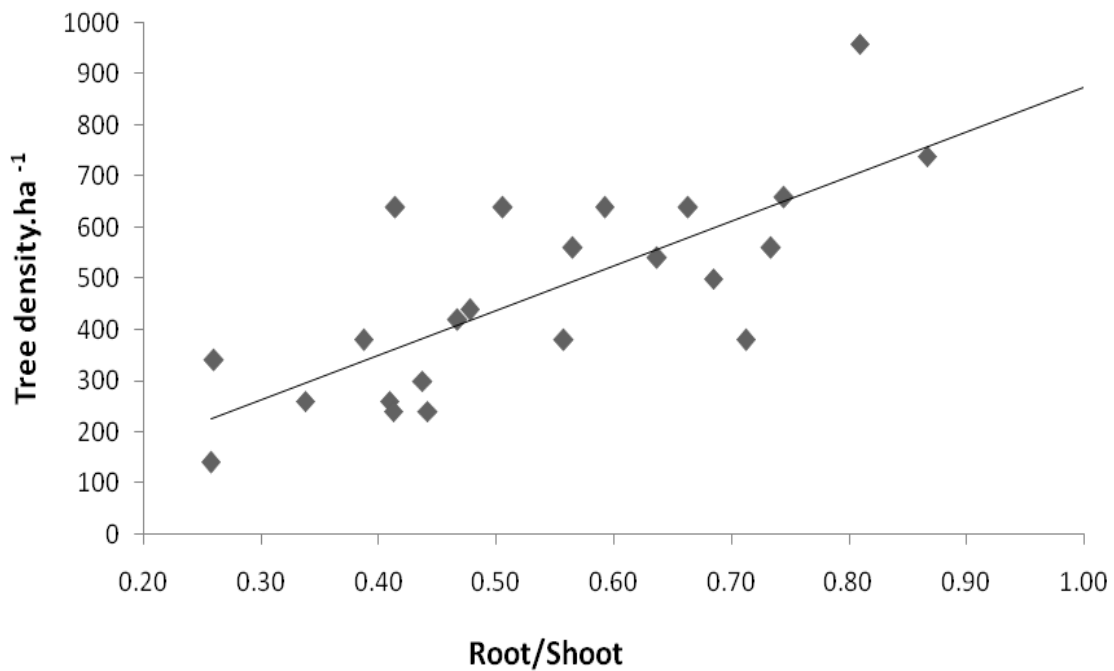


Figure 6. Variation of the Root/Shoot ratio versus tree stand density of *Prosopis caldenia* (n=24).

The inventory data and the fitted models were used to estimate the partitioning of tree biomass along an AB gradient (Fig 7). Only the data between the diameter range used to fit the equation system (DBH between 7.5- 24.9) were used. The AB varies from 0.2 to 3.4 $\text{m}^2\cdot\text{ha}^{-1}$, the crown fraction had a mean percentage of 45.40, a maximum of 46.28 and a minimum of 42.82, the stem mean value was 19.21, the maximum 21.77 and the minimum 18.34 and finally the roots fraction showed a mean value of 35.39, a maximum of 35.41 and a minimum of 35.38.

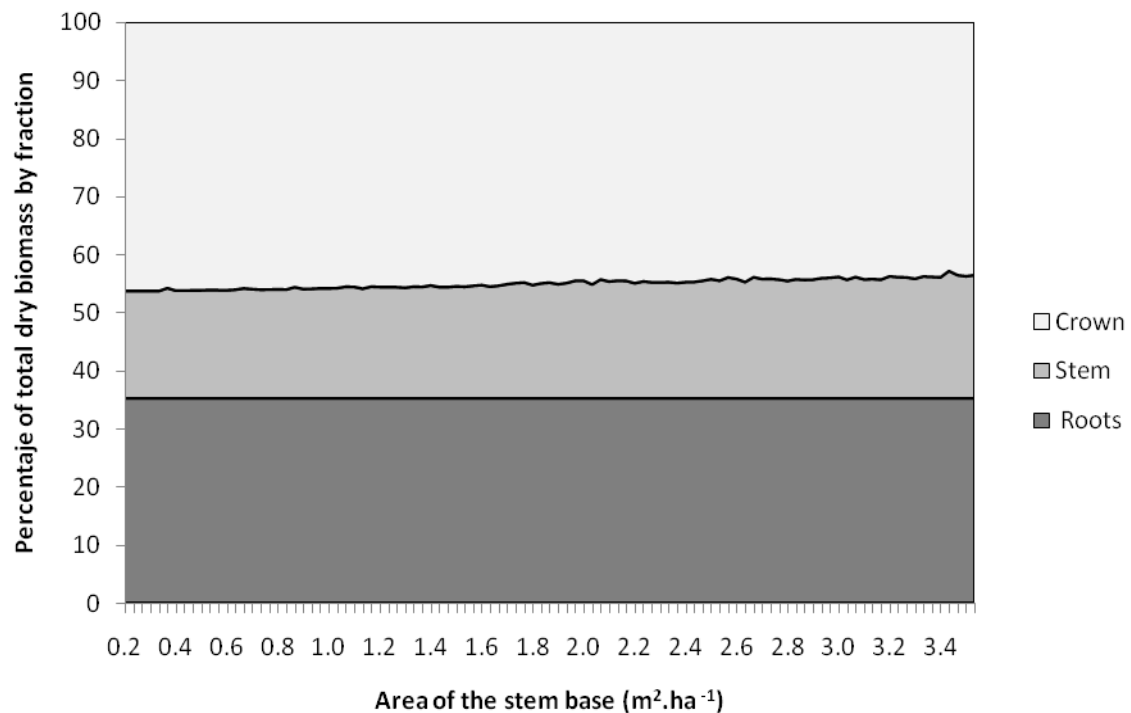


Figure 7. Estimated total dry biomass partitioning of *Prosopis caldenia* trees (n= 520): crown (all branches plus foliage), stem and root system.

4. Discussion

Estimation of forest carbon stocks from forest inventories requires accurate biomass models that are simple enough to provide policy-makers and stakeholders with comparable and verifiable information for different areas. This article describes the results of a study to test a method developed for quantifying above and below-ground biomass allocation in native *P. caldenia* woodlands of the semi-arid Argentinean pampas. The applied methodology allowed us to quantify total dry biomass with available data in an operational process.

Allometric equations for *P. flexuosa* showed differing annual radial increments between single and multi-stemmed individuals, possibly due to differences in the

photosynthetic capacity of growth patterns (Álvarez et al., 2011). Beyond a certain stem diameter, crown area decreased in multi-stemmed trees due to competition between stems of the same tree, reversing the initial growth trend. According to our inventory data (Table 1), for calden almost the half of the trees is single and the other half multi-stemmed trees. These percentages could vary according to the stand management history.

In the stand where samples were taken the three main disturbing factors that modify the growth patterns identified for the caldenal acted: herbivory, logging and fire. Cows grazed on this stand, they are associated with increases in calden densities, high recruitment of calden occurred following the cattle introduction (cows eat the fruit and break the seed dormance) (Dussart et al., 1998). Firewood extraction for subsistence was also practice in this stand, quantify the amounts or percentage of the basal area extracted is impossible to estimate. Finally, anthropogenic and wild fires were present; forest fires are a recurrent and important part of the disturbing factors that affect the calden woodlands (Cano et al., 1985; Boó et al., 1997; Gorondi, A., 1995; Sipowicz, 1994). Several authors pointed it as the leading factor to the high tree density increment in the Caldenales (Llell, 1990; Steibel and Troinani, 1999; Llorens, 2000; Medina, 2007). Calden have the capacity of resprout after been affected for a fire (Medina, 2007) and favored the implantation by triggering dormant seed germination (Dussart et al., 1998). The effect of fire on *Prosopis* tree growth varies according to the percentage of cambial perimeter damaged, (Ryan, 1990; Bravo et al., 2003).

Two fires were necessary to alter the vegetation structure and modify the cover-biomass ratio from a linear relationship in control areas (no fire) to a nonlinear relationship in burned areas (Huang et al., 2007). Morphological characteristics of plant regeneration after a fire include lower total height and a greater below/aboveground biomass ratio than unburned trees (Midgley, 1996).

Since almost all the Caldenal had suffered different levels of disturbance (SAGPyA, 2007c) that modifies the allometric relationships and the number of stems, as model input variables the stem base area area of and tree high were selected. The area of the base was calculated from the basal diameter of the stump, regardless of the number of aerial stems. Tree height was included as an explanatory variable in all models, though in some fractions its inclusion did not significantly improve the fitted model. Tree height was included because it is present in forest inventories and indirectly

facilitates information about the competitive environment in which the tree was developed: such as stand age, density or site quality (Wirth and Schumacher, 2004). This makes the model less specific and more adaptable for use at different sites (Ketterings et al., 2001).

In foliar biomass estimates for *P. flexuosa* based on allometric relations (Ledesma et al., 2010), estimations using tree level variables measured in the crown and at the base of the live crown showed a better fit than those based on stem measurements. Foliar biomass estimations for *P. flexuosa* using basal diameter as a predictor gave the worst results, followed by estimations based on measurements at the stem apex.

Similar behavior was observed in *P. caldenia*: foliar biomass predictions based on tree basal area, basal diameter or diameter at breast height were inadequate and were not improved by incorporating other variables such as tree height. To solve this problem, the foliar fraction was combined with the fraction for branches less than 2 cm in diameter. These two fractions are closely linked and would have the same use in a harvesting plan; therefore their homogenization presents no major practical problems. All models of the equation system presented a similar independent setting, with a minimum $R^2_{adj.}$ of 0.66 for branches 2-7 cm in diameter and a maximum of 0.82 for stem with bark (Table 5).

The partitioning of biomass within the tree indicates that calden allocates the greatest part of its resources to crown development (leaves plus branches of all diameters), then to the root system and finally to the stem (Fig. 4). Similar biomass partitioning proportions have been described for *Quercus ilex* L. and *Quercus suber* L. and other hardwood species in the Iberian peninsula (Ruiz-Peinado et al., 2012). *P. caldenia* tends to ramify and bifurcate to low high (SAGPyA, 2007c), these stem bifurcations may have been considered as branches of more than 7 cm of diameter, which may have led to this biomass partitioning values. The biomass partitioning within the tree obtained from the inventory data and the estimated models do not reflect the real variability of the biomass partitioning within the tree (Fig. 7). The obtained values are almost equal to the real mean values: 19% for the stem, 35% for the root system and 46% for the crown. This issue has to be considered since these three basic components of the tree led to different uses and products and their proportions can vary according to the management history of the stand (fire, herbivory, wood extraction, pruning).

According to the IPCC biome classification (Eggleston et al., 2006), the calden woodlands are temperate continental forest, and the total aboveground biomass

estimated (included woody and herbaceous species) for these woodlands are equal to 60 Mg.ha⁻¹ (10-130) for 20 years old forest or 130 Mg. ha⁻¹ (50-200) for forest older than 20 years, the values between parentheses are the intervals. We estimated the dry matter per hectare for a calden woodland with an average age of 24 years (we not consider other tree, brushes or herbaceous species) and our mean value estimated is equal to 11.5 Mg. ha⁻¹ (2.6- 31.5). Our value is lower than that of IPCC, but part of this variability could be due for the unanalyzed compartments. However this probes the importance of determinate specific coefficient for each ecosystem to reduce the global uncertainties in the global carbon balance. Viglizzo and Jobágyy (2010) analyzed the balance and the carbon stock in the Espinal for the period of 1956-2005 and they found a slight increase of the woody area which agree with data from Dussart (1998) mainly due to the fire and cattle breeding. Nevertheless, they concluded that this region has been acting like a source and not a like a pool of carbon due to the high deforestation rate and the subsequent biomass burning.

The calden root/shoot ratio varies from 1.88 to 0.07. Mokany (2006) observed that for forest and woodlands, root/shoot ratios were related to several factors associated with stand development. They decreased significantly with increases in shoot biomass, stand age, stand height, and mean DBH, and increased with tree density. For *P. caldenia* we do not observe a clear trend for root/shoot ratios as a function of tree age (Fig. 5), but there is one between the root/shoot ratio and tree density (Fig. 6). This could be associated to the fire history of the stand, since fire may stimulate calden implantation rates and change the structural pattern of growth when only kills the aboveground part of the tree, stimulating the regrowth of stem bases (Dussart et al., 1998).

Other abiotics factors that could affect the root/shoot ratio are: soil characteristics, as nutrient availability (Cavelier, 1992; Gower, 1987) and texture (Gerhardt and Fredriksson, 1995; Keyes and Grier, 1981) or the water table level, since decreasing soil moisture produces higher root/shoot ratios (Litton et al., 2003) and *P. caldenia* can have a groundwater consumption with shallow water table levels (Bogino and Jobbagy, 2011). Although soil types, water table level and fire scarce in tree rings were not checked in this work.

Channel (1982) and Cairns (1997) found no significant differences in the below/aboveground biomass ratio between different groups of species and established a general ratio of 0.25 for deciduous species, regardless of latitude or soil texture.

However, we found a root/shoot mean ratio for *P. caldenia* equal to 0.58. This value coincides with the results of Ruiz-Peinado for Spanish hardwood species (Ruiz-Peinado et al., 2012), who calculated the root/shoot ratios for the main species of the Iberian Peninsula and found that their mean values did not coincide with that of Cairns (Cairns et al., 1997) either. Several species showed similar or even higher mean ratios (in parentheses) than that of calden: such as *Quercus canariensis* Willd (0.49), *Quercus faginea* Lamb (0.36), *Castanea sativa* Miller (0.77), *Ceratonia siliqua* L. (0.81) or *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn (0.81).

The differences between Iberian or calden tree values and that established by Cairns (1997) can partly be explained by management practices (harvesting of aerial parts for firewood or charcoal extraction and burning to stimulate herbaceous regrowth), but are mainly due to the arid/semi-arid climate, in which deep and extensive root systems are better suited for water and nutrient uptake. Gaston (1998) determined an average ratio of 0.47 for forests and savannas in arid and semi-arid climate, which is closer to our results.

The natural heterogeneity of the caldenal is heightened for some disturbance factors and this is a disadvantage for the model behavior. However, a great part of this created variability is indirectly collected by the selected input variables: fire and cattle breeding are related with an increased in calden tree disperse, recruitment, survive and resprout which determinate the stand density (Cavelier, 1992) and this one, modifies the tree growth in height and the root/shoot ratio. Fire also modifies tree growth in height and the resprouting capacity stimulating the regrowth from stem base leading to multi-stemmed trees. Thought the use of the area of the base the number of stems is not necessary to consider. In the volume equations developed for calden (Chauchard et al., 2005) a close relationship between volume and basal area regardless in the number of aerial stems was found.

Finally, it is important to note that accurate estimation of woody biomass requires knowledge of the stand evolution, the land tenure regime and the history of disturbances (Herrero and Bravo, 2012). These can be critical factors, since they modify allometric tree relationships. Reducing data variability could significantly improve the equation systems developed for *P. caldenia*. An example of this would be to incorporate stratified sampling based on stand disturbance into the models as an explanatory variables.

5. Conclusions

The equation systems presented here made it possible to more precisely and accurately estimate the biomass stored in calden woodlands. Wood production is not the main function in these forests, so biomass estimations by fractions are highly useful for identifying the best forest management practices and understanding the role of the forest as a carbon sink.

The selected input variables indirectly collected the caldenal heterogeneity and the effects of different disturbance factors that modify the tree allometric relationships, this make the model less specific and more adaptable for use at different sites.

The models fitted could be applied to NFII data, which records the diameter and height of all sample trees per plot. This would facilitate carbon counts at the ecosystem, regional and national levels.

6. Acknowledgements

Comments raised by two anonymous referees have greatly improved the presentation and accuracy of this paper. We would like to thank all those who participated in the laborious field work, especially L. Garay, M. Nievas, P. Rossi, E. Orquín, M. Zavala, O. Allione and C. Bintana. Thanks also to M. Marchissio and to M. Chaparro for allowing us to participate in his work. To Catalina Roa for the dendrochronological analysis. Finally, we gratefully acknowledge funding from the ERASMUS MUNDUS ECW 2009 1655/001-001 European Union mobility programme fellowship awarded to the corresponding author and PICT2011 0745 MinCyT for economical support in the sampling activities.

ESTUDIO III

Aridity variations in the semiarid Argentinean Pampas over the the second part of the last century: How they affect diameter growth of *Prosopis caldenia* at the edge of the world distribution area*

Resumen

En la parte central de Argentina conocida como las Pampas semiáridas, cambios climáticos significativos que involucran períodos húmedos y secos se han registrado en el último siglo. Éstas pampas estaban completamente ocupadas por bosques de caldén (*Prosopis caldenia* Burkart) llamados comúnmente Caldenales, en la actualidad los Caldenales abarcan una superficie aproximada de 17 millones de hectáreas y su estado es crítico. El caldén tiene un importante potencial dendrocronológico ya que produce anillos anuales de crecimiento en respuesta a las oscilaciones climáticas y a otras alteraciones ecológicas producidas por incendios, competencias y/o condiciones edáficas. Los métodos convencionales de análisis dendrocronológicos pueden ser mejorados con la incorporación de técnicas de modelización serial y ordenación multivariante. En este estudio hemos aplicado un algoritmo multinivel llamado BIODry, el cual integra procedimientos convencionales para modelizar e identificar patrones entre incrementos diámétricos anuales y sequías, usando datos dendrocronológicos de *P. caldenia*, incorporando múltiples fuentes de variación del diseño experimental y comparando patrones de situaciones climáticas contrastantes del sitio de estudio durante los últimos 53 años.

Con el objetivo de entender las respuesta en el incremento diamétrico anual del caldén ante fluctuaciones en las temperaturas y precipitaciones durante la segunda mitad del último siglo se seleccionó una población de *P. caldenia* ubicada en el límite norte de su distribución natural. Se calcularon índices anuales de aridez (IAA) como indicadores de la influencia estacional de la aridez, ya que las temperaturas y precipitaciones mensuales son evaluadas simultáneamente con el objetivo de identificar periodos relativos de excesos y déficits hídricos. Los objetivos del presente estudio fueron

* Risio, Lucía; Lara, Wilson; Bogino, Stella and Bravo, Felipe. Aridity variations in the semiarid Argentinean Pampas over the the second part of the last century: How they affect diameter growth of *Prosopis caldenia* at the edge of the world distribution area. Target Journal: Dendrochronologia

analizar, describir y modelizar patrones de respuesta entre el incremento diamétrico de *P. caldenia* y los IAA en rodales ubicados en el límite norte del área de distribución natural de la especie durante los últimos 53 años; detectar e identificar si existe un patrón de respuesta común a nivel poblacional y evaluar si existe una respuesta diferencial a nivel de árbol frente a factores ambientales comunes. El algoritmo BIODry aplicado a los datos de *P. caldenia* mostró un buen ajuste de acuerdo con los parámetros estadísticos considerados. Problemas comunes asociados con la naturaleza de los datos dendrocronológicos (pseudorreplicación, autocorrelación y efectos aleatorios anidados) son abordados eficientemente. El uso de índices anuales de aridez permite resumir en una sola variable dos de las variables climáticas más influyentes para el crecimiento de *P. caldenia* considerando sus oscilaciones estacionales. Nuestros resultados sugieren que existe una influencia significativa de los cambios de IAA en el crecimiento diamétrico de *P. caldenia* a nivel de árbol durante los últimos 53 años. El crecimiento diamétrico de *P. caldenia* a nivel de árbol responde significativamente a diferentes intensidades de variación en los índices anuales de aridez durante el periodo analizado. No se identificó una respuesta poblacional común. Varios factores pueden estar enmascarando la respuesta poblacional (edad, variabilidad genética, consumo de agua subterránea, historia de manejo, entre otras) que deberán ser incluidas en futuros análisis multinivel.

Palabras clave: *Prosopis caldenia*, dendrocronología, índices de aridez, BIODry.

Abstract

In the central part of Argentina known as the semiarid Pampas, several significant climate changes involving wet and dry periods have been observed in the last century. They were completely occupied by calden (*Prosopis caldenia* Burkart) woodlands (Caldenales). Nowadays the Caldenales cover about 17 million hectares of central Argentina and their current state is critical. Calden has an important dendrochronological potential since it produces sensitive tree rings linked to climate oscillations and to other ecological alterations produced by fires, competence, and/or soil conditions, between others. The conventional dendrochronological analysis can be improve with new advances in serial modeling and multivariate ordination techniques for handling problems related to the comparison of dendrochronological samples. We applied a statistical algorithm, BIODry, wich integrates conventional procedures for modeling patterns between annual diameter increments and drought, using *P. caldenia* dendrochronological data, accounting for multiple sources of variation from sample design, and comparing patterns from contrasting climatic portions of study site during the last 53 years. In order to understand calden diameter growth increments responses to temperature and precipitation fluctuations in the Argentinean semiarid Pampas during the second half of the last century a *P. caldenia* population located in the Northern limit of its natural distribution area was selected. An annual aridity index (AAI) was calculate as an indicator of the seasonal influence of the aridity on the available moisture, since monthly temperature and precipitation were evaluated concurrently in order to identify relative water surplus and deficit study periods. The objectives of the present were: to analyze, describe and modelling responses patterns between the *P. caldenia* diameter growth increment and the AAIs in woodlands located in the northern limit of the species natural distribution area during the last 53 years; to detect and identify a common growth response patter at population level and to evaluate if a differential growth responses against common environmental factors at tree level exists. Our results suggest a significative influence of the AAIs changes on the *P. caldenia* diametric growth at tree level over the last 53 years. The algorithm BIODry applied to *P. caldenia* data showed a good behavior, according to the considered statistical parameters. Several and common problems associated with the nature of the tree-ring data in modeling (pseudoreplication, autocorrelation, and nested random effects) were efficiently addressed. The use of annual aridity index allows including in only one variable the two most influential climatic variables for *P. caldenia* growth. *P. caldenia* diameter growth,

at tree level significantly responds to different intensities of variation in the annual aridity index over the studied period. A common population response was not detected. Several factors could be masking the population response (age, genetic variability, ground-water consumption, management history, among others) that must be included in the multilevel normalization approach.

Key words: *P. caldenia*, BIODry, dendrochronology, aridity index.

1. Introduction

Changes in the precipitation and temperature seasonal regimes during the 20th century have affected ecosystem productivity across the world (Spiecker et al., 1996; Zhou et al., 2001; Leal et al., 2008). Nevertheless, complete understanding about long-term effects of such changes on diverse terrestrial ecosystems remains to be established. Some ecoregions might have been more affected by climate change than others, and complexities of terrestrial ecosystems suggest focusing researching on the more vulnerable ecoregions. Such are the cases of diverse transitional forests: forests growing on the borders of their geographical distributions, where the tree species are more affected by limiting factors (Hampe and Petit, 2005; Rozas et al., 2009). Understanding alterations of these ecosystems is critically important to determine the responses of vegetation communities to the expected climate change (Thomas et al 2001; Iverson et al, 2004; Travis and Dytham, 2004). These changes would be altering the ecophysiological activity in such ecosystems, and a better understanding of these alterations is mandatory to properly establish policies of management (Hampe and Petit, 2005).

Argentinean semiarid Pampas, located in the central portion of the country, are covered by extensive transitional forests which have suffered irregular alterations in water availability and other ecological changes during the last century (Viglizzo and Frank, 2006). Climatic alterations in these ecosystems have been accomplished by dramatical changes in the human activities. Western portion of the region has changed from dry periods with active wind erosion processes to wet periods with severe floods events (Minetti and Vargas, 1997; Contreras et al., 2013). Mean temperatures have increased by about 0.3 to 0.6 °C from the late 19th century, while thermic trends were constantly zero prior to 1910 (Trenberth et al., 2007). More evident warmings in the region occurred during two periods: 1910 - 1940 and 1970 onward (Villalba, 2003).

Starting 1930, the average rainfall in the whole area diminished by 200 mm, with isohyets showing eastward displacements; at the same time, both frequency and speed of the wind increased, and other episodes of soil erosion were triggered (Bernardos et al., 2001). A couple of decades later, rainfall conditions improved with a westward displacement of the isohyets (Minetti and Vargas, 1983a; Minetti and Vargas, 1983b; Minetti and Poblete, 1989; Minetti, 1991; Minetti and Vargas, 1996). And at the same time, diverse abandoned areas were converted into grazing lands or croplands. After the dust-bowl, a long stagnation period that lasted until 1960s was

followed by a quick agro-ecological recovery (Viglizzo and Frank, 2006).

An important transitional forest in the Argentinean Pampas are the locally known as *Caldenales*, which are the forest ecosystem dominated by calden tree (*Prosopis caldenia* Burkart); the *Caldenales* grow up between the Pampas grasslands and the *Monte* shrublands region covering approximately 1.7×10^5 km². The *Caldenales* conservation is very important because such ecosystems houses the most part of the *Espinal* remaining forest area, supporting 931 plants species (59 of them have great potential in medical applications), and 333 vertebrates species, many of them endemic of the central Argentina (SAyDS, 2007). Nevertheless, the high deforestation rate on the region, has produced the removal of the 82% of the original cover (SAyDS, 2007). As areas occupied by the *Caldenales* have shrunken, the adjacent grasslands not yet used in cropping have been encroached by secondary forests (Distel et al., 1995, Dussart et al., 1998).

Understanding the effects of the mentioned irregular alterations of climate and land use changes on the *Caldenales* dynamics would require considering not only the water availability spatial variations but also special adaptations of individual trees. Several studies developed in the Northern limit of the *Caldenales* report a high intra-population genetic variability (Pérez Díaz and Verdes, 2014); allogamous behavior of the species could make that individual trees in the same populations respond to limiting factors in a very different ways (Saidman, 1985, 1986, 1990, 1993; Saidman and Vilardi, 1987; Vega and Hernández, 2005; Verga, 1995).

On the other hand, the calden trees can act like recorders of past ecological conditions since this species produces annual growth rings (Villalba et al., 2000). Such anatomical feature has been traditionally used in dendrochronology analysis to reconstruct past climatic variations, evaluate tendencies in radial growth, biomass production, net primary productivity, etc. (Graumlich et al., 1989; Acker et al, 2002; Bond-Lamberty et al, 2002; Fritts, 1976; Schweingruber, 1996). Calden tissues have proved to be sensitive not only to climate (Villalba et al., 2000; Bogino and Jobbágy, 2011) but also to fires, competence, and soil conditions (Krebs and Fisher, 1931; Dussart et al., 1998; Medina et al., 2000; Bogino and Villalba, 2008). Consequently, the *Caldenales* constitute important recorders not only of historical climatic alterations but also of the long-term behaviors in the individual trees growth.

The objective of this study was to understand the growth responses of the *Caldenales* transitional forests to the registered variations in the climatic conditions over

the last 53 years. The analyzed forest have different levels of human intervention across a latitudinal gradient from South to North on the semiarid Argentinean pampas. We aim to study calden growth alterations not only among populations but also between individual trees. Considering the possible tree calden growth individual variations, we expect asynchronous responses in forest growth: different responses of individual growth to observed historical changes in water availability. To achieve this objective, the following tasks were developed: *i*) to analyze, describe and model the response patterns between diameter growth of the *Caldenales* at tree and population level, *ii*) to compute historic annual aridity indexes representing the water availability conditions across the study site during the last 53 years; and *iii*) to identify common patterns in growth at population/individual levels. We applied BIODry to calden dendrochronological data, a multilevel algorithm which accounts for different sources of variation (year, core, tree and sampling site), and compares levels of growth with the aridity indexes during the last 53 years.

2. Material and Methods

2.1 Study area

Prosopis caldenia woodlands thrive at the edge of the Argentinean Pampas driest area, across 34-36°S and 64-66°W, covering approximately 17 million hectares (Fig. 1) (Anderson et al., 1970). Across its natural distribution area, total annual precipitation varies from 450 to 620 mm year⁻¹; they concentrated during spring and summer (78%, from October to March) and declines from NE to SW. Temperature ranges from the annual isotherms of 16 to 18 °C. The area is a well- drained plain, with moderate slopes produced by wind and fluvial actions (SAyDS, 2007). Soils are mainly determined by semiarid climatic conditions, poorly developed with scarce horizon differentiation, well drained, with low water holding capacity and with 1.5 to 3% of organic matter. The area is severely affected by wind and water erosion due to poor soil structure (Peña Zubiarte et al., 1998).

Three sampling sites were located on privately-owned property and used for cattle breeding without any silvicultural practice. Sampling sites were located no more than 20 km to the bio-geographical limit between: the *Prosopis caldenia* woodlands and the Ecotone of quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco* (Schltr.) Lyons and algarrobo dulce (*Prosopis flexuosa* D.C.) – *P. caldenia* woodlands (Anderson et al., 1970). Sampling was conducted in areas recently deforested for agricultural use or

firewall construction conditioning the number of tree sampled at each sampling site. In these areas, trees were randomly selected.

2.2 Climate data

Due to the proximity of the samples sites to the EEA INTA Villa Mercedes (20 km from the farthest site), the climate data of the EEA INTA Villa Mercedes meteorological station was used. Climate data from the period 1959-2011 was used and organized according to the southern hemisphere vegetative cycle, from May to April. Climate data sets were homogenized by filling in missing data and detecting outliers of climatological data series with the R package: *Climatol* (Guijarro, 2011). Climate data is available at: <http://siga2.inta.gov.ar/en/datoshistoricos/>

2.3 Dendrochronological data

A total of 65 dominant and co-dominant calden trees were sampled, 7 in Site 1, 11 in Site 2 and 47 in Site 3. Cross sections of 5 cm of width were cut at the base of the stem and then dried and polished. Tree rings were dated with a microscope following the standard dendrochronological methodology (Stokes and Smiley, 1996). Two radii were dated per cross-section, tree ring were measured to 0.01 mm accuracy.

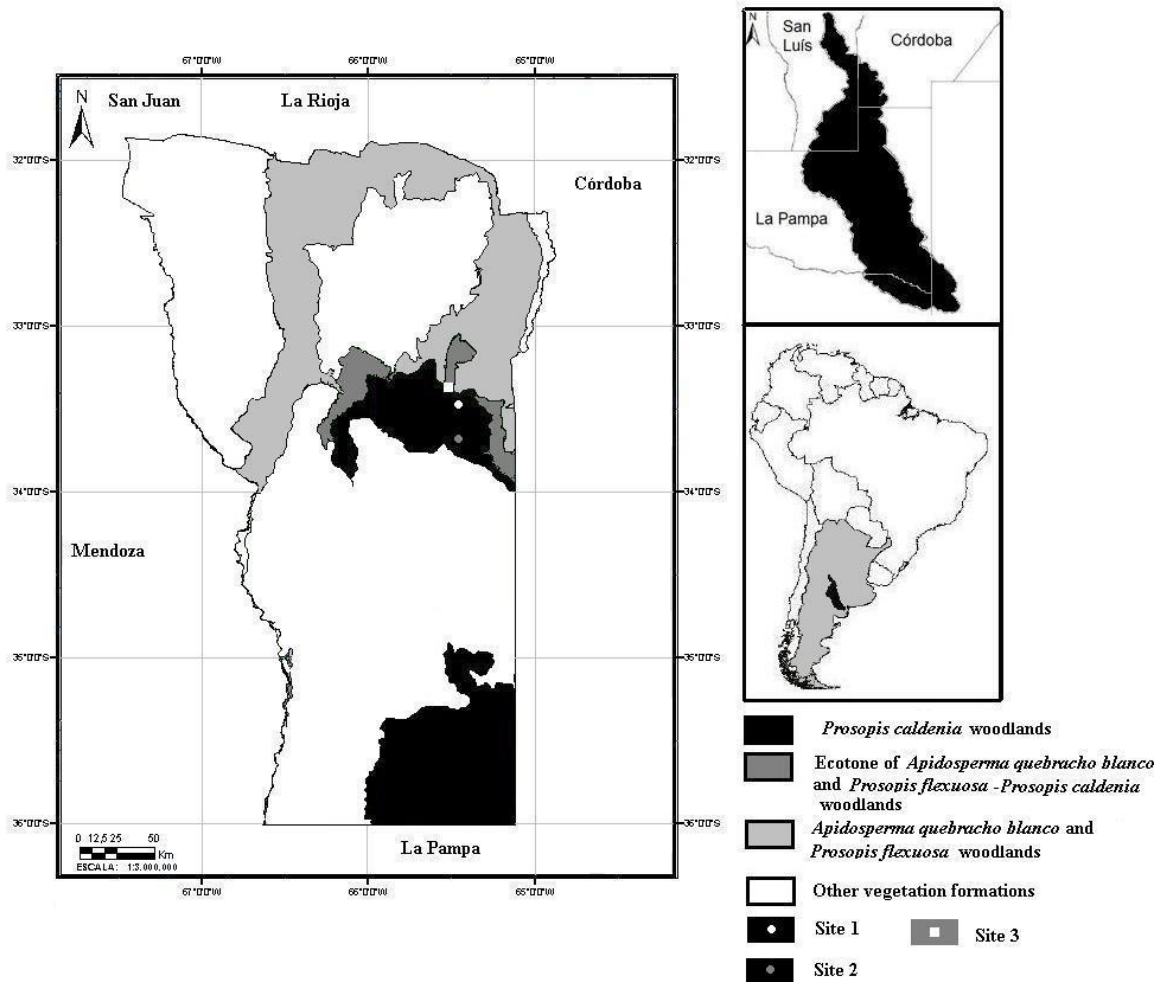


Figure 1. Location of the sampling sites and *Prosopis caldenia* woodlands, *Aspidosperma quebracho blanco* and *Prosopis flexuosa* woodlands and *Prosopis caldenia*- *Aspidosperma quebracho blanco* and *Prosopis flexuosa* Ecotone in the San Luis province and in the Argentinean Pampas.

2.4. Multilevel modeling of relationships between drought and tree-growth

We used a multilevel algorithm, named BIODry, to compare individual and populational responses to drought variations in the calden growth dynamics (Lara et al., 2013). Such algorithm model the tree growth responses patterns to extremes values of water availability considering the hierarchical levels of variance, defined by sample design and ecological species conditions (sample replicate, individual adaptations, stand, ecorregion, etc). This multilevel model tests the importance of such variance levels in the normalization of compared variables (tree growth and drought) and depicts patterns between residual variances with multivariate plots of magnitudes and significances of the relationships. BIODry has three major stages: i) derived inputs estimation; ii) multilevel normalization and iii) multivariate comparison, which are

explained below.

During the first stage, BIODry estimates over-bark annual diameter increments (ADIs, mm year⁻¹) from the tree-ring widths and computes annual aridity indexes (AAIs) from monthly records of precipitation and temperature. Over-bark diameters were obtained by doubling the cumulative radial increments and predicting bark dimensions with a simple allometric model:

$$\text{over-bark diameter} = a (\text{cumulative inside-bark diameter})^b,$$

Where a and b are regression parameters for the species in the study site. ADIs were computed by consecutive subtraction of the predicted over-bark diameters on time. On the other hand, BIODry computes AAIs from annual Walter-Lieth diagrams (WLDs; Ripley, 1987) (Fig. 2) as the ratios between water surplus and water deficit surfaces in WLDs (Manrique and Fernandez-Cancio, 2000). Due to the proximity between sampling sites (25 km in straight line between the most distant sites) and the landscape characteristics (sedimentary plain without topography accidents in the study area) we assume that the climatic conditions across all the study sites were represented by the same climate variables.

During the second stage, BIODry normalizes ADIs and AAIs by progressively enhancing residual variances of tree growth and drought with extraction of fixed-effect trends, and modeling the random-effect levels, serial patterns and variance in homogeneity (Pinheiro and Bates, 2000). Significances of fixed effects were tested with t -tests; and improvements of residual variance by including random effects, serial models and variance structures were tested with likelihood ratio tests.

Algorithm fits fixed effect of ADI with a theoretical linear model and fixed effect of AAI with a simple linear function. The fixed-effect ADI was a growth equation which explains logarithm of ADIs as a function of logarithm of over-bark diameters and the time in accordance to theoretical simplifications developed by Zeide (1993). Parameters of such a growth equation were improved by progressive nesting of random effects in tree population. For the case of calden we accounted four levels of random effects: year, time in sample replicate (core/), time in core nested in tree (tree/) and time in core in tree nested in site (site/).

On the other hand, AAIs were smoothed with square-root transformation to control spurious trends from leverages produced by extremes (Guijarro, 2011). Fixed effects of transformed AAIs were modeled with a linear equation in function of time. Significances of intercept and slope of this linear model tests increases in drought

during span of analysis. Algorithm also tests importance of a random effect on climatic site to control effects from localization of meteorological station on residual variance. After applying normalization process, algorithm produce residuals of ADIs (RADIs) and residuals of AAI (RAAIs), containing valid fluctuations of tree-growth and drought.

In the third and last stage, BIODry computes similarities (euclidean distances) between pairs of ordered series of RADIs and RAAIs. Such similarities were compared with Mantel Correlograms: plots of the Mantel statistic against distance classes where correlations between similarities were tested for significance with the Bonferroni method (Legendre and Legendre, 2003; Goslee and Urban, 2007).

2.5 Statistical software.

BIODry was programmed in R language using default libraries (R Development Core Team, 2012) and six R packages: climatol (Guijarro, 2011) to homogenize the climatological series, ecodist (Goslee and Urban, 2012) to develop Mantel correlograms, foreign (R Core Team et al., 2012) for reading and writing the dendrocronological data, lattice (Sarkar, 2008) and mapdata (Becker et al., 2012) to generate graphics, nlme (Pinheiro et al., 2012; Pinheiro and Bates, 2000) to fit and compare linear mixed-effects models; more information about these libraries and dependences can be obtained in CRAN: .

3. Results

3.1 Derived inputs

Differences in tree growth between sites were detected (Table 1). Tree rings increments (TRIs) oscillated from 0.01 to 12.93 mm (sd = 1.65). Age ranged from 14 to 93 years, and over-bark diameters ranged from 4.47 to 52.63 cm (sd = 5.49). Walter-Lieth diagrams (WLDs) depicted semiarid climatic conditions with seasonal rainfall, water deficits during summer and evapotranspiration during summers exceeding precipitations (eg.: 1979-1981; 1986-1988; 2003; 2009, Fig. 2). Patterns in the timing and magnitude in the moist and dry conditions varied between years (Figure 2). Inspection of seasonal extremes in WLDs illustrated seasonal trends, indicating that the pattern in seasonal mean temperature was constant while precipitation exhibited large variations with low frequencies of 15 years over the span of analysis. The annual aridity index (AAI) over the period 1959-2011 ranged from 0.0.3 to 1.03 (sd = 0.17) (Figure 2)

with notorious variations in extremes between decades. Both maximum and minimum AAIs occurred during the decade starting at 1960, and during beginnings and endings of decades starting at 1980 or 2000. Higher values of AAI correspond to years where the water deficit was stronger and consequently they were more “arid years”.

Table 1. *Prosopis caldenia* maximum, minimum, mean and standard deviation of age (years), over-bark diameter (cm) and annual tree ring increment (mm) for the three sampling sites.

Site	Age				Over-bark diameter				Annual tree ring increments			
	mx	mn	me	sd	mx	mn	me	sd	mx	mn	me	sd
1	74	24	53	17.1	52.8	20.8	37.5	11.4	12.9	3.0	3.6	2.0
2	93	59	80	12.6	60.8	33.0	43.9	8.7	10.5	1.0	2.9	1.5
3	41	14	24	4.2	18.5	5.6	11.1	3.1	8.8	0.0	2.7	1.5

Where: mx; maximum, mn; minimum; me, mean; sd; standard deviation

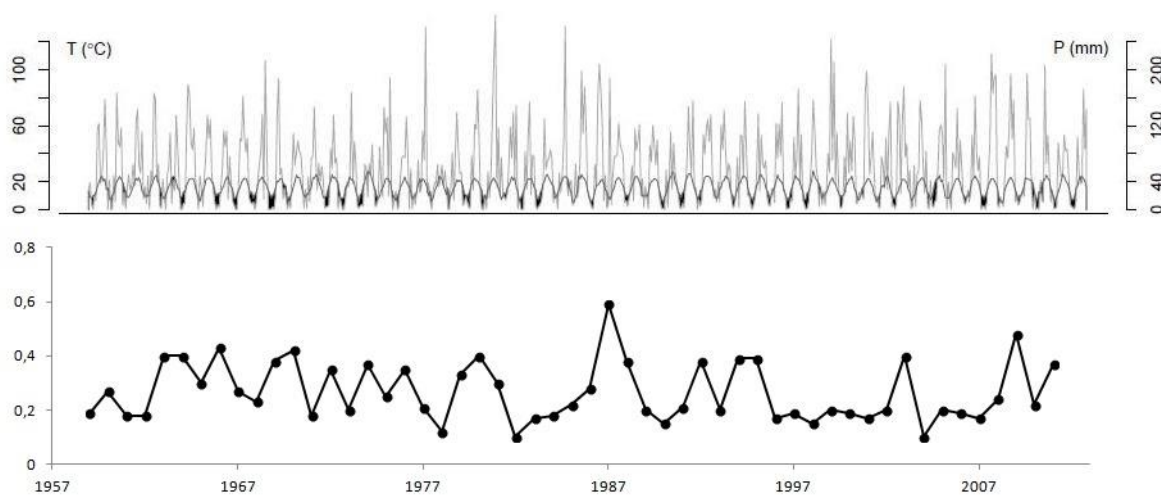


Figure 2. Walter-Lieth climatic diagrams and Annual aridity index (AAI) for the 1959-2011 period (Villa Mercedes, San Luis, Argentina). Mean monthly precipitation (grey lines) and mean monthly temperature (black lines). White areas under the temperature curve correspond to periods with an humidity excess; meanwhile black ones correspond to periods with humidity deficits. Higher values of AAI correspond to years where evapotranspiration exceeded precipitation.

3.2 Multilevel normalization

Mixed effects models fitted better than the model with fixed effects only (Table 2), accounting for random effects. Best model included random effects at year level

(model 2, Table 2). All the fixed effects of the over-bark annual diameter increments (ADIs) were significant ($p < 0.05$), suggesting that stand growth derived from tree rings during the last 53 years of *P. caldenia* conformed in agreement to the theoretical log-linear patterns of growth implied in BIODry (Table 3). Significant fixed effects in the AAI model suggested that increased across the study area during the last 53 years ($p < 0.05$) although the slope was very low (-8.64×10^{-4})

Table 2. Likelihood ratio test comparing different structures of the mixed model. Structure with only fixed effects (fe) is progressively expanded by considering nested random effects: year, year in sample replicate (core/), year in core within tree (tree/) and year in sample replicate within tree nested in site (site/).

Structure	Model	BIC	AIC	df	test	L. Ratio
fe site/	5	9730.78	9626.79	16	5 vs 4	49.34 *
fe tree/	4	9754.63	9670.13	13	4 vs 3	148.41 *
fe core/	3	9580.72	9515.72	10	3 vs 2	263.24 *
fe, year	2	9291.97	9246.48	7	2 vs 1	1349.22 *
fe	1	10615.70	10589.70	4	-	-

Where: BIC; Bayesian Information Criterion, AIC; Akaike Information Criterion, df; degree of freedom; L-ratio; Likelihood ratio test (*); significant differences between models ($p < .0001$).

Table 3. Coefficients of fixed effects (fe) and standard deviations of random effects (sd) of best fitted models to detrend climate and diameter increment datasets. Responses are transformed with square root (sqrt) and natural logarithm (ln).

Dataset	Response	fe		sd
		parameter	value	Year
Climate	sqrt (AAI)	intercept	0.44*	
		time	-8.64×10^{-4} *	
		intercept	-0.97 *	1.96×10^{-4}
<i>P. caldenia</i>	ln (ADI)	ln (dib)	0.21 *	2.27×10^{-3}
		time	-4.43×10^{-3} *	6.34×10^{-3}

Where: DBH; diameter at breast height, AAI; annual aridity index, dib; diameter inside bark, (*); significant parameters ($p < 0.05$).

3.3 Multivariate comparison

Mantel correlograms to evaluate the responses to AAIs variations at population and tree levels were developed (Figures 3 and 4). Multivariate cross-correlations between residual fluctuations of tree-growth and the corresponding residual oscillations of aridity illustrated that this relationships were depend on tree and sites. A significantly response to AAIs variations at population level was not detected (Fig.3), but irregular magnitudes in response at tree level and site were observed (Fig. 4). A total of 65 trees were analyzed, 23 of them showed significant responses to different intensities in AAIs changes; 8 respond to small variations (0.01-0.2), 5 to intermediate variations (0.21-0.4) and finally 10 to strong variations (0.41-0.8) (Fig. 3).

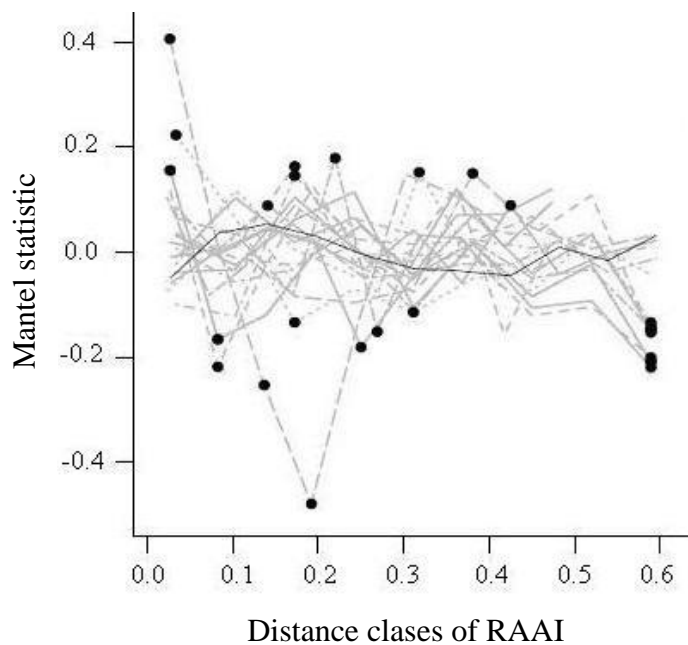


Figure 3. Mantel correlograms evaluating similarities between distance classes of RAAI and RTRI at population (black line) and tree level (grey lines). Only trees that significantly responded to changes in the IAA are represented. Filled points indicate significant Mantel statistic ($p \leq 0.05$).

Since differences between samples sites were found, in order to identify if a common response patter could be found at sampling site level, Mantel correlograms by each sampling site were also plotted (Fig. 4) like in Figure 3; only trees that significantly responded to changes in the IAA were represented. In agreement with the result at population level none common patter was identify at site level, confirming that

each tree showed an independent response (significantly or not) to changes in the AAIs.

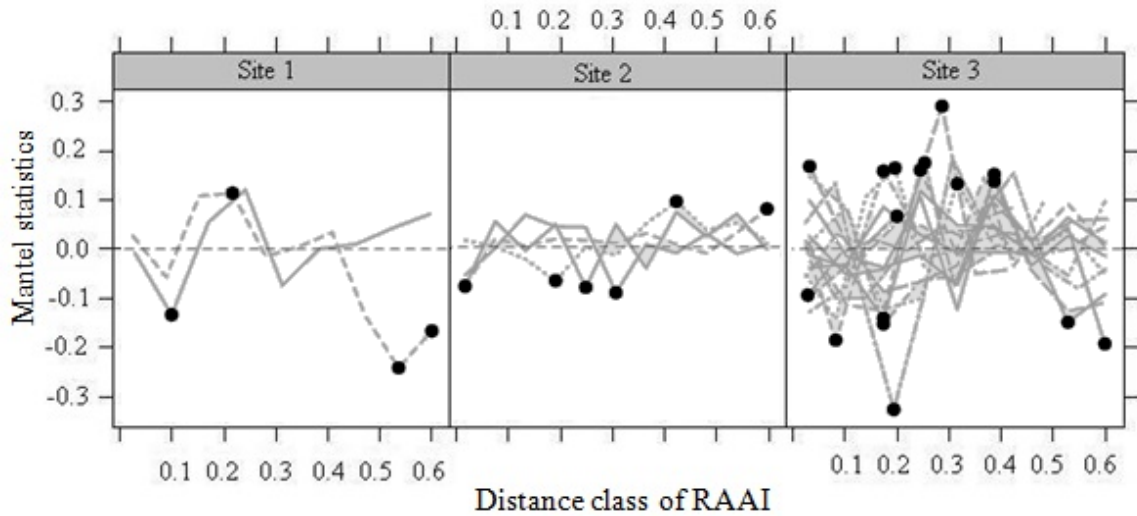


Figure 4. Mantel correlograms for each sampling site evaluating similarities between distance classes of RAAI and RTRI at tree level (grey lines). Only trees that significantly responded to changes in the IAA are represented. Filled points indicate significant Mantel statistic ($p \leq 0.05$).

4. Discussion

Our results suggest a significant influence of the annual aridity indexes changes on the *P. caldenia* diametric growth at tree level over the last 53 years. The analyzed population showed a high variability in the response to annual aridity indexes changes, in 23 of the 65 analyzed trees the diametric growth was statistically significant influenced by different annual aridity indexes intensities of changes (small, intermediate and strong) (Fig. 3). A common pattern response at population level was not detected. The effect of the precipitations and temperatures in the *P. caldenia* growth was already established in previous studies (Krebs, 1931; Bogino and Villalba, 2008; Bogino and Jobbágy, 2011). Our results complement these studies by comparing calden growth with an aridity index that measures the interaction between the two climatic variables including the effect of water deficit periods.

The Walter-Lieth climatic diagrams illustrated annual aridity index trends over time and depicted intra-annual fluctuations of moisture and occurrences of seasonal extremes. Temperatures and precipitations are the common meteorological variables recorded in climatological stations and their relative magnitude indicates two of the most important environmental conditions for plant growth; potential evapotranspiration

and annual water availability. The obtained annual aridity indexes did not show a clear decreasing tendency, in general lower values were observed after 1980s but with higher extreme values (1983, 1988, 1991, 2003, 2009), the decade between 1997-2007 was the more humid and stable over the studied period (with exception of year 2003) (Fig. 2).

Mantel correlograms illustrated that clear patterns between both the residuals of annual aridity indexes and the residuals of tree ring increments (Fig. 3 y 4) did not exist. Lara et al., (2013) analyzed the relationship between the residuals of annual aridity indexes and the residuals of annual biomass increments for *Pinus pinaster* and *Pinus halepensis* in two contrasting situations (Mediterranean and Atlantic climatic conditions). Their results showed no patterns between both the residuals of annual biomass increments and the residuals of annual aridity indexes in the Atlantic region, but significant relationships were observed in the Mediterranean region with clear patterns in mantel statistic, and their significances changing over the distance classes of residuals of annual aridity indexes. Trees in the Atlantic region were not as sensitive to annual droughts as trees in the Mediterranean region because the droughts duration may have not altered long-term soil storage, there by preserved a buffer against adverse effects on trees and that was the reason for the lack of a clear response factor at population level in this region. A similar behavior to the observed in the Atlantic region could be acting in our study sites.

The calden response at tree level and the lack of population sensitivity to changes in the annual aridity indexes could be tackled through different explanatory hypothesis that must be studied in the future and could be included in the multilevel approach. A possible explanation to the observed great variability in the calden response could be the groundwater consumption by trees that has been acting like a buffer when annual droughts occur. Several studies have demonstrated a facultative prheathopyc behavior of *Prosopis* species (Snyer and Williams, 2003; Jobbágy et al., 2008a; Bogino and Jobbágy, 2011). Bogino and Jobbágy (2011), found in another population with a different hydrologic condition that *P. caldenia* climate-growth association depends on groundwater depth and when trees had access to it, growth becomes increasingly decoupled by rainfall and more responsive to other growth controls such as temperature.

Shifts in the water balance in our study area were reported, it probably were brought by the land use and/or climate change that has been acting in the last 50 years were reported (Viglizzo and Frank, 2006; Contreras et al., 2013). Abrupt landscape

dissection process accompanied by the appearance of deep canyons and perennial watercourses has been taking place in it. The water table level rose over the last 40 year, the average rise rate was 0.15m yr^{-1} , with total elevation increments reaching up to 10 m in 35 years (Contreras, et al 2013). As groundwater level shift (in time or space) from deep to shallow it progressively had a neutral (no access), positive (supply) and negative (water-logging) effects on calden trees growth (Bogino and Jobbágy, 2011).

This interaction groundwater-growth could explain the significance (or not) in the response of our trees to annual aridity indexeschanges, trees that have groundwater consumption not showed a significant response since diameter growth was decouple by rainfall, the trees in which the water availability depends only of the precipitations could showed a significance response to annual aridity indexeschanges. Considering the number of trees analyzed per site and the number of trees that showed a significative response we cannot discard the groundwater influence in none of our sampling sites.

Other factors could be masking the common population response and/or the differential response observed between sites such as the high genetic variability in calden natural stands (Peinetti, et al., 1991; Cony, 1996; Pérez Díaz and Verdes, 2014) added to the *Prosopis* capacity to produce inter-specific hybrids. Sampling site 3 was located in the limit between the Caldenales and the Ecotone woodlands, where two *Prosopis* species coexist *P. caldenia* and *P. flexuosa*, and natural interspecific hybrids that create intermediate phenotypes could be produced (Vega and Hernández, 2005) with different responses capacities to AAIs changes. However, Pérez Díaz and Verdes (2014) analyzed the genetic variability in two *P. caldenia* populations located nearby to site 3 (11 km) and site 2 (6 km). They found a very low interpopulation genetic variability but high intrapopulation variability was detected (suggesting that both populations were part of a unique population).

Since differences between sites were observed (Table 1), Mantel correlograms for each site were developed in order to identify if a clear pattern within sites could be detected (Fig. 4). The tree growth was scarcely sensitive to aridity in the southern locations (sites 1 and 2, Figure 4) and highly responsive to the same aridity conditions in the northern location (site 3). A possible explanation for this behavior could be associate with the tree size and age. In site 3, trees were younger that in the other sites (mean age 24 vs 53 and 80 year, Table 1) and the mean diameter over-bark was also lower (11 vs 38 and 43 cm, Table 1), this suggest that tree size at site 3 was smaller, and

despite the shallow groundwater levels reported for this area (Contreras et al., 2013) it may be still too deep for this size of tree (smaller tree-smaller root systems) and at this site the analyzed trees did not have access to groundwater yet. Even so, is important to consider that the sample size in each site was not the same, 7 trees in site 1, 11 in site 2 and 47 in site 3 and maybe the greater number of trees that significantly responded to changes in the annual aridity indexes at site 3 are simply due because the initial number of sampled trees was also greater.

The environmental signal in a radial growth time series (e.g., ring width, wood density, and stable isotope concentration) is the result of a complex interaction between environmental inputs and the physiological outputs (response) of the organism (Carrer and Urbinati, 2004). In dendroclimatological studies it is generally assumed that climate–growth relationships are age independent, once the biological growth trends and the influence of disturbance pulses have been removed. Actually, this assumption is valid only if the biological trends are due to the geometrical constraint of adding a wood volume to a stem of increasing radius and/or to competition and other disturbances effects (Cook et al., 1990). In other cases, especially in multi-aged forest stands, climate–growth relationships may be biased, because at any given time different trees of the chronology are responding differently to climate depending on their age or size (Szeicz and McDonald 1994, 1995). Relatively few studies have tested whether climate–growth response is stable across different age classes, and conclusions vary among those that do exist.

Gray (1982) discovered discrepancies in response functions computed for stands of different ages at one site in France. In North America, Ettl and Peterson (1995), observed that in younger trees of *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt., growth is relatively less influenced by climate than in older trees. Szeicz and MacDonald (1994) detected different responses of *Picea glauca* Voss to climate in trees younger and older than 200 years. In contrast, Fritts (1976) obtained no significant differences in growth-climate relationships between chronologies of young and old *Pinus aristata* Engelm. Similarly, Colenutt and Luckman (1991) found no differences in old and young trees of *Larix lyalii* Parl. Comparing trees of the stand initiation cohort (older than 250 years) and others regenerated after a disturbance event (younger than 150 years), Parish et al. (1999) observed no differences in the response function profiles of *Abies lasiocarpa* (Hook.) Nutt. and *Picea engelmannii* Parry. Deeper studies are needed in order to understand the age-dependent climate sensitivity of calden.

BIOdry applied to *P. caldenia* data showed that a multilevel analysis addressed several problems associated with the modeling random effects nested in stand and normalization in diameter growth. These problems have relevance to the validity of statistical test on the relationship between growth and climate because a mixed modeling approach ensured unbiased estimation of standard errors associated with the estimated parameters. BIOdry detected and corrected the serial correlation observed in the residuals and ensure normalization in the resulting series for the model. Besides, the algorithm efficiently addressed the pseudoreplication in tree-ring data, the standard type of dendrochronological sampling procedure introduced dependencies among model residuals that needed to be removed to compute valid variance estimates and to extract stationary series (Lara et al., 2013).

5. Conclusions

The algorithm BIOdry applied to *Prosopis caldenia* data showed a good behavior, according to the considered statistical parameters. Several and common problems associated with the nature of tree-ring data in modeling (pseudorreplication, autocorrelation, and nested random effects) were efficiently addressed. The use of annual aridity index allows to including in only one variable the two most influential climatic variables for *P. caldenia* growth, (temperature and precipitations) considering its seasonal behavior.

P. caldenia diameter growth, at tree level significantly responds to different variation intensities in the annual aridity index over the studied period. A common population response was not detected. Several factors could be masking the population response (age, genetic variability, ground-water consumption, management history, among others) that must be included in the multilevel normalization approach.

6. Acknowledgements

We would like to thank Catalina S. Roa for allowing us to use part of his dendrochronological data base. Also we gratefully acknowledge funding from the ERASMUS MUNDUS ECW 2009 1655/001-001 European Union mobility programme fellowship awarded to the corresponding author.

ESTUDIO IV

Inter-annual variability in *Prosopis caldenia* pod production in the Argentinean semiarid Pampas: A modelling approach*

Resumen

La parte más seca de las pampas argentinas está ocupada por bosques semiáridos dominados por *Prosopis caldenia* Burkart (caldén). Las vainas de caldén son un valioso recurso forrajero para el ganado bovino pero su producción anual es altamente variable. El objetivo de este estudio fue analizar y modelizar los patrones temporales en la variabilidad interanual de la producción de vainas de caldén. La hipótesis de partida fue que las condiciones climáticas gobiernan los procesos de floración y fructificación de caldén. Se evaluó la relación entre la producción anual de frutos y variables climáticas y de tamaño del árbol. Considerando la naturaleza de los datos (truncamiento, sesgo, autocorrelación) se ajustó inflado en ceros con una distribución mixta Log-Normal. La estructura final del modelo propuesto incorpora 25 parámetros; cuatro componentes de la varianza, dos interceptos para cada componente del modelo (la parte logística y la log-normal) y diecinueve parámetros asociados con efectos fijos. De acuerdo con nuestros resultados se concluye que el clima ejerce una fuerte influencia en el proceso de floración-fructificación y en la variabilidad interanual de la producción final de fruto a nivel de árbol en caldén. Las temperaturas durante la hinchazón de yemas, floración y maduración de fruto, junto con la precipitación total del ciclo vegetativo anterior son las principales variables climáticas que afectan la producción de fruto de *P. caldenia*.

* Risio, Lucía; Calama, Rafael; Bogino, Stella and Bravo, Felipe. *Inter-annual variability in Prosopis caldenia pod production in the Argentinean semiarid Pampas: A modelling approach*. 2014. Journal of Arid Environments (under revision).

Palabras clave: Modelos cero-inflados, producción de vainas, productos forestales no maderables, *Prosopis caldenia*.

Abstract

The driest part of the Argentinean pampas is occupied by semiarid woodlands dominated by (calden) *Prosopis caldenia* Burkart. Calden pods are a highly valuable fodder supplement for livestock but its production is highly variable. Our objective was to analyze and model the temporal pattern in inter-annual variability of calden pod production. Our key hypothesis was that weather conditions were the main determinant of the pod masting behaviour. The tree size and climatic variables were evaluated as explanatory covariates. Given the data structure, a Zero-Inflated Log- Normal mixture distribution was evaluated and fitted incorporating random components to carry out with the observed lack of independence. The proposed final model structure incorporated 25 parameters, including four variance components, two intercepts for both the logistic and the log-normal parts of the model and nineteen parameters associated with fixed effects. Climate has strong influence on the flowering-fruiting calden process and on the inter-annual variability of the final pod production at tree level. Temperatures during bud breaking, flowering and fruit shedding, together with the precipitation from the final month of fruit shedding and the total amount of the prior vegetative cycle, are the main weather covariates that affect the processes.

Keywords: Zero-inflated, pod production, non-wood forest product, *Prosopis caldenia*.

1. Introduction

Calden forests (Caldenales) are semiarid woodlands covering about 170,000 km² of central Argentina. This xerophytic open forest is a transitional ecosystem between the Pampas grasslands and the dry Monte shrublands, dominated by calden trees (*Prosopis caldenia* Burkart) an endemic species of Argentina. Several factors led to the current critical state of the Caldenal, the high deforestation rate (0.86% per year), actually only 18% of their original area is left (SAyDS, 2007). Secondly, as the original area shrinks, adjacent grasslands not occupied by crops are encroached upon by calden more and more leading to a very high density secondary forest (Distel et al., 1995; Dussart et al., 1998).

The invasion of pristine grasslands by calden and the increased densities of this species in savannas are well-known vegetation changes in the semiarid region of central Argentina (Dussart et al., 1998). Woody-plant encroachment has long been of concern to a broad range of stakeholders, from pastoral farmers to ranchers, because of the subsequent negative impact on livestock production (Anadon et al., 2014), the main economic activity in these woodlands followed by beekeeping. The non-wood forest products are a major source of income for the Caldenales forest owners since wood extraction, mostly firewood production, is only a marginal activity (SAyDS, 2007).

Fruits of *Prosopis* spp. have served as a food source for humans and domestic cattle in rural communities of arid and semiarid environments around the world since ancient times (Burkart, 1952). Calden pods are a highly valuable fodder supplement for livestock due to the pod's ripening period (June-July) and its nutritional characteristics: 15% raw protein, 2.2 Mcal of metabolizable energy per kg of dry matter and a 52% of dry matter *in situ* digestibility (Privitello et al., 2001, Menvielle, 1985). Due to its availability period, the pods can almost be the only source of food at certain times of the year or partially they substitute grass in the cattle winter diet (Bontti et al., 1999, Privitello and Gabutti, 1988). Calden flowers are also recognised as a relevant source of nectar (Genise et al., 1990) and pollen for honey bees (Andrada et al., 2005). Also, the spatial and temporal dynamics of flowering, fruiting and seeding can be considered as a key to controlling plant populations natural recruitment rates (Calama et al., 2011).

Most *Prosopis* species produce abundant flowers at a predictable time of the year (spring and/or summer depending on the species) (Simpson et al., 1977). Despite the predictability of the *Prosopis* blooming, high variability in fruit production has been

observed (Filliot and Thames, 1983, Salvo et al. 1988). Calden pod production is highly variable from year to year and from tree to tree, even with trees from the same stand (Peinetti et al., 1991). In years of high fruit production, it is common to find trees that allocate a high proportion of photoassimilates into pod production growing close to neighboring trees of a similar size that do not bear fruits (Peinetti et al., 1991; 1993). Many long-lived plant species exhibit strong synchronized annual variability in fruit production, this phenomenon is known as masting or mast fruiting (Ostfel and Keesing, 2000). The interval between consecutive masting and the degree of periodicity is species specific and varies depending on endogenous control factors, weather conditions and resource availability (Kozlowski and Pallardy, 1997; Selas et al., 2002; Hilton and Packham, 2003; Thomas and Packham, 2007; Han et al., 2008).

The mast seeding has important ecological consequences not only on the recruitment of the species that exhibit this reproductive behaviour (e.g. seedling establishment may be limited to mast years, (Negi et al., 1996)) but also on a myriad of organisms in other trophic levels, whether directly or indirectly related to seed availability: e.g. direct consumers of seeds (insects, birds, small and large mammals), and predators of seed consumers and parasites (McShea, 2000; Cahill and Llimona, 2004; Espelta et al., 2008; Kelly et al., 2008). Edible fruits and seeds from some forest species can represent an important non-timber forest product (Scarascia-Mugnozza et al., 2000). Additionally, when fruit production is one of the main objectives in forest management planning, adequate estimates of fruit production on spatial and temporal scales are often required.

Our objective was to describe, analyze and model the temporal pattern in inter-annual variability of *P. caldenia* pod production in woodlands located in the northern limit of its natural distribution area. We shall identify the controlling factors of the temporal variability in order to develop models that allow us to predict the annual pod production at tree level. Our main hypothesis was that weather conditions are the main determinant of the masting behaviour. Given the data structure, a Zero-Inflated Log-Normal mixture distribution will be evaluated and fitted as the modelling approach for our data.

2. Material and Methods

2.1.1 Study area

Prosopis caldenia woodlands thrive at the edge of the driest area of the Argentinean Pampas, across 34-36°S and 64-66°W, covering approximately 40,000 km² (Fig. 1) (Anderson et al., 1970). Across its natural distribution area, the total annual precipitation varies from 450 to 620 mm, and it are concentrated during the spring and summer months (78%, from October to March). Temperature ranges from the annual isotherms of 16 to 18 °C. The area is a well-drained plain with moderate slopes produced by wind and fluvial processes (SAyDS, 2007). Soil types are mainly poorly developed well drained, with scarce horizon differentiation, low water holding capacity and with 1.5 to 3% of organic matter. The area is severely affected by wind and water erosion processes due to its poor soil structure (Cano, 1980; Peña Zubiarte et al., 1998).

Five sampling sites were located on privately-owned properties in the San Luis province, near the northern edge of the natural distribution area of calden woodlands. These lands are used for cattle ranching, and there is no active silvicultural management practices on them.

2.1.2 *Prosopis* phenology, flowering and fruiting.

Prosopis species sprout at the beginning of spring (average temperature around 16°C) and stay in leaf until autumn. The initiation of leaf production and cambium activity appears to be rather independent of rainfall (Mooney et al., 1977; Villalba, 1985). The flowers are hermaphrodite, entomophilous and they depend on pollinating insects for seed setting (Fig. 2).

Most *Prosopis* species produce abundant flowers at a predictable time of the year, since they bloom regardless on the yearly rainfall fluctuation (Simpson et al., 1977), responding rather to photoperiod as well as the length of the growing season (Solbrig and Cantino, 1975). High variability in *Prosopis* fruit production has been observed (Ffolliot and Thames, 1983; Salvo et al., 1988); close observation of native stands of *Prosopis* indicated that only between 0.05 and 0.25% of the flowers buds initiated fruits, and only 20–45% of the initiated fruits reached full size (Cariaga et al., 2005). Similar patterns have been observed in *P. flexuosa* and *P. chilensis* (Mooney et al., 1977). Flower mortality takes into account either inflorescence abortion and/or intra-inflorescence flower abortion (Cariaga et al., 2005). Peinetti (1991) reported that for *P.*

caldenia only 5×10^{-4} % of the flowers reached fruit maturity, following the genus flower and fruit abortion patterns.

2.1.3 Data

Tree data

During the months of June and July (when ripe pods fall down) of seven non-consecutive years (1982, 2000, 2004, 2011, 2012, 2013, 2014) the *P. caldenia* pod production per tree was sampled in five different sites. A total of 400 trees were sampled. The number of sampled trees was different year to year and in each site (Table 1). Only the trees of site 1 (64) were measured twice (1982 and 2000), meanwhile different trees were measured in the rest of the sampling sites every year. In each tree, diameter at breast height (at 1.3 m) in cm, diameter in the base of the stem (at 0.3 m) in cm, tree height (m), and crown area (m) were recorded (Table 2) (crown area was obtained through the crown maximum and minimum diameter). Once a year when annual pod production was completely fallen, pod production samples of each tree were taken. The total pod production per tree was not collected, 4 subsamples of the fruit production were taken per tree. A framework of 1 m² oriented to each cardinal point below the tree crown (in the middle of their projection above the ground), was placed in every sampled tree and all the pod inside it were collected, and taken to the laboratory where they were oven dried at 80° C until they reached a constant weight. A random pods sub-sample of the 2014 production (n=50) were weighed and had their length measured.

Climate data

Due to the proximity of the samples sites to the EEA INTA Villa Mercedes (40 kilometers from the farthest site), the climate data of the EEA INTA Villa Mercedes meteorological station was used. The climate data of the years 1982; 2000; 2004; 2011; 2012; 2013 and 2014 was used and organized according to the southern hemisphere vegetative cycle, from May to April. Climate data is available at: <http://siga2.inta.gov.ar/en/datoshistoricos/>

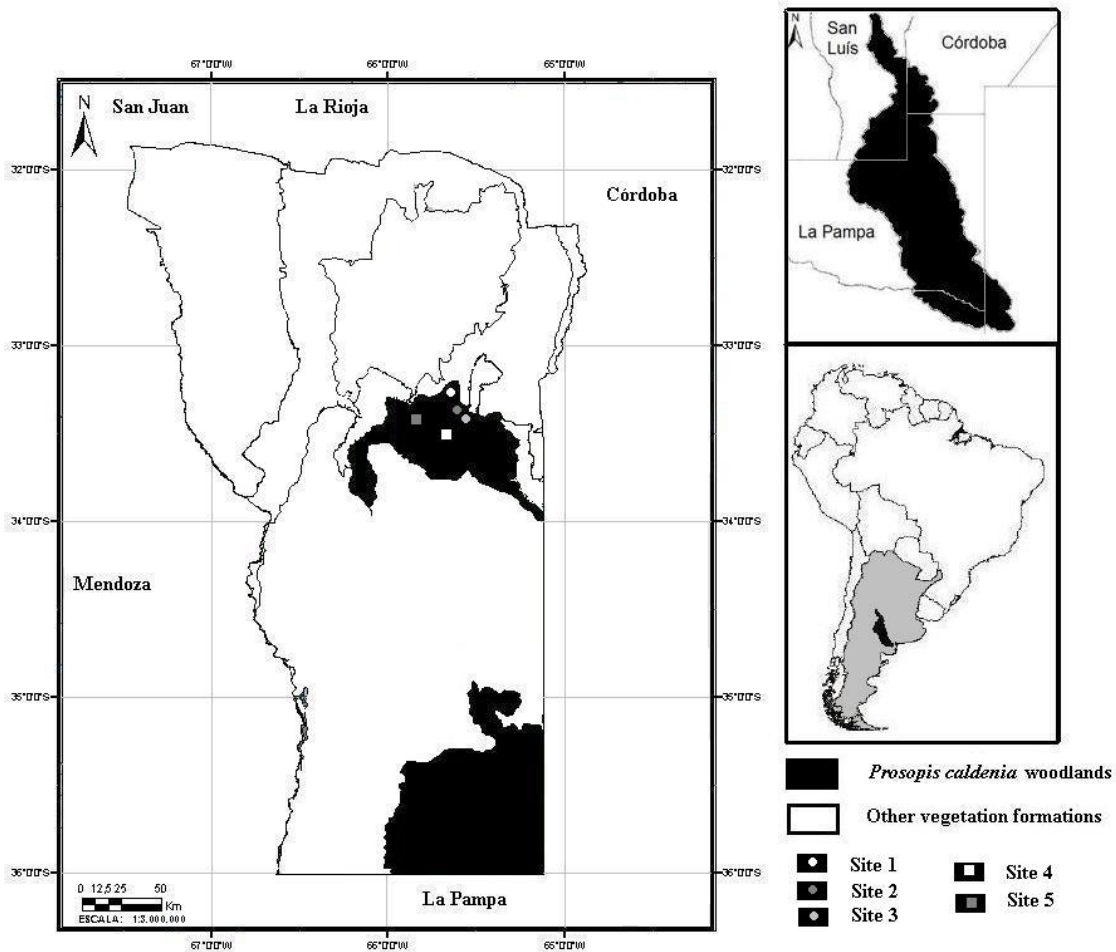


Figure 1. Location of the sampling sites and natural distribution area of *Prosopis caldenia* in the San Luis province and in the Argentinean Pampas (based on Anderson, 1970).

2.2 Methods

2.2.1 Response and explanatory variables

Annual pod-yield per tree can be expressed either by the number of pods or by their dry weight. Both variables are closely related (Calama et al., 2011; Chopra, 2001), therefore only the weight was used as a response variable since it takes into account both the phenomena related to the initial processes of floral induction and pollination (determining pod numbers) and the pod growth. Furthermore, weight is a better indicator of the total amount of resources allocated to the reproductive effort than the number of pods, since it reflects the observed variability in pod length and weight. Tree pod productivity was expressed in grams per square meter of crown area (gr CA^{-1}), since production per crown unit area is the most objective way to measure productivity and compare between different stands and locations (Gea-Izquierdo et al., 2006).

The pod weight distribution of frequencies did not fulfill the standard normality assumption, displaying:

- Asymmetry: empirical distribution is significantly skewed towards the higher values of the variable, with a massive number of observations showing smaller values of pod production, and only a small number of trees in a few years giving very large crops and forming a long tail to the right (Fig. 2).
- Zero inflation: the distribution displays a strong mode at zero (corresponding to null production by sampled trees), comprising 45% of the observations in the fitting data set (Table 1).
- Truncation: given the nature of the response variable, negative values are not possible.

Furthermore, the hierarchical structure of the data (repeated observations from trees nested in sample plots within natural units) implies a lack of independence among observations, which prevented us from using estimation methods based on ordinary least squares minimization.

The tree size group variables; diameter at breast height, crown radio, basal area at breast height and crown width were analyzed in order to evaluated the spatial variability in pod production. The temporal variability in pod production was adressed by evaluating different characteristics of the weather over the course of the study period: monthly rainfall (mm), mean, maximum and minimum temperatures (°C), monthly sum of chill hours, monthly sum of effective sunlight hours, frost free period (days), monthly sum of the days with precipitation and with a mean wind velocity over 18 km.h⁻¹. The last two variables were included due to the possible effect they can have on insect pollination activity. Due to the calden flower bud induction is produced the year prior to the flowering-fruited year, weather variables from the induction year were also evaluated.

2.2.2 Modeling approach

Zero-inflated log-normal distribution (ZILN)

The zero inflated model (ZI) (Lambert, 1992) were normally used for the zero observations, the skewed distribution and the positive outcomes with no transformation of the data, including a small constant to replace the zero data (Masaka and Sato, 2002; Ihalainen et al., 2003; Mutke et al., 2005) or using some Poisson mixture distribution that generally tends to underestimate the number of zeros (Affleck, 2006).

In the zero-inflated models, distributional particularities are dealt with by combining a distribution which explains the binary nature of the absence or occurrence of zeros, with a second distribution which models the response variable conditioned by its occurrence, with a non-null value. The binary part is commonly modeled using a logistic function with a binomial distribution. For modelling the intensity of the event, the log-normal distribution is widely used with continuous data, since it avoids zero-truncation and offers greater potential for modelling highly skewed distribution (Tu, 2002).

The so-called Zero-Inflated Log-Normal mixture distribution (ZILN eq.(1)) was first introduced by Aitchinson (1955), and it has been applied to modelling phenomena such as fishery catch rates (Mayer et al., 2005), cattle production (Belasco and Ghosh, 2008), air contaminant levels (Tu, 2002) or stone pine cone production (Calama et al., 2011).

$$P(Y = y | \mathbf{x}, \mathbf{z}) \begin{cases} \theta & \text{if } y = 0 \\ (1 - \theta)f(y) = (1 - \theta) \frac{1}{y\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-(\ln y - \mu)^2 / 2\sigma^2} & \text{if } y > 0 \end{cases} \quad (1)$$

Where θ represents the probability of the occurrence of a non-event (zero fruiting) and $f(y)$ indicates the probability density function of a log-normal distribution with expected value μ and variance σ^2 ; \mathbf{x} and \mathbf{z} represent vectors of known possible explanatory covariates for modeling θ and μ , respectively; \ln represents the natural logarithm.

The regression models can be parameterized as:

$$\text{logit } \theta = \ln \left(\frac{\theta}{1 - \theta} \right) = \mathbf{x}\boldsymbol{\alpha} \quad (2a)$$

$$\mu = E\{\ln(y) | y > 0\} = \mathbf{z}\boldsymbol{\beta} \quad (2b)$$

Where $\boldsymbol{\alpha}$ and $\boldsymbol{\beta}$ represent vectors of unknown but estimable parameters.

Simultaneous estimation of both models is attained by maximizing the overall likelihood function L , a more detailed explanation of this methodology can be found at

(Welsh et al., 1996, Li et al., 2008 and Calama et al., 2011). Different data correlation levels were taken into account by introducing correlated random effects into the intercepts of the linear predictors for both the binary and positive outcomes of the zero-inflated model (Hall, 2000; Tooze et al., 2002) assuming these Eqs. (2a) and (2b) should be re-expressed as:

$$\text{logit } \theta = \ln\left(\frac{\theta}{1-\theta}\right) = \mathbf{x}\alpha + \mu \quad (3a)$$

$$\mu = E\{\ln(y)|y > 0\} = \mathbf{z}\beta + \nu \quad (3b)$$

Where μ and ν denote the random components acting at the proposed level of variability (tree, site and year) for the logistic and the log-normal parts of the ZILN model. Random intercepts for the logistic and the log-normal part of the model were assumed to follow a bivariate normal distribution (more information about the likelihood function under a ZILN mixed model with different levels of random variability can be found at Calama et al., 2011). The objective of the maximization is to obtain simultaneous estimates for the vectors of parameters α and β , associated with explanatory covariates for both logistic and log-normal linear predictors, and for the variance components $\sigma_{\mu}^2, \sigma_{\nu}^2, \rho$ and $\sigma^2, \sigma_u^2, \sigma_v^2$ (random variability at year, site and/or tree level), ρ (correlation term between the two parts of the model) and σ^2 (the variance for the error in the log-normal part).

The explanatory covariates selection was carried out by first independently fitting a binomial regression model for the dichotomized data for fruiting occurrence and, after, fitting a log-normal model using only the non-null intensity data (weight of pods), as proposed by Heilbron (1994) and Woollons (1998). The independent fitting of these generalized linear models can be accomplished using maximum likelihood estimation methods. Information criteria such as minus two likelihood ($-2LL$) and Akaike's information criterion (AIC) were used to define the best independent model for each component. In a subsequent step, simultaneous fitting using ZILN was carried out with these pre-selected covariates, testing the significance level of the parameters and removing those that were non-significant. The explanatory covariates may or may not be common to both the occurrence and intensity models.

We compared the three possible alternatives of additional level of random variability (site, year and tree), and then selected the best according to AIC, Bayesian Information Criterion (BIC), and -2LL. Site x year, site x tree and tree x year interaction terms were also evaluated as random sources of variability, but problems in the model convergence were detected and, thus, it was discarded.

The accuracy of the selected model was checked using the fitting data set, since not more data was available. Two alternatives were evaluated to predict the pod production from a tree using the fitted model: a) a cut-off value of 0.55 was set (proportion of fruiting trees in the data set). If the predicted value by the occurrence part of the model was greater than the cut-off value, the pod production was predicted using the intensity part of the model, otherwise the predicted production was zero; b) The pod production from a tree was equal to the product of the expected probability of occurrence, as estimated using the logistic part, and the expected value of pod production estimated by the log-normal part. In this case, no zero values are predicted.

Approaches “a” and “b” were compared using the fitting data set, considering the mean error (E), root mean squared error (RMSE) and modelling efficiency (EF).

$$E = \frac{\sum_{ij}(y_{ij} - \hat{y}_{ij})}{n} \quad (4)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{ij}(y_{ij} - \hat{y}_{ij})^2}{n - 1}} \quad (5)$$

$$EF = 1 - \left[\frac{\sum_{ij}(y_{ij} - \hat{y}_{ij})^2}{\sum_{ij}(y_{ij} - \bar{y}_{ij})^2} \right] \quad (6)$$

Where n represents the total number of observations, y_{ij} and \hat{y}_{ij} are the observed and predicted values of pod production for observation j of unit i, and \bar{y} is the mean value for the response variable. The evaluations were done using the estimated marginal mean as the predicted values for the estimated nonzero intensities, assuming $v_i = E(v_i)=0$ and the following antilogarithmic transformation:

$$E(Y_{ij}|y_{ij} > 0) = \exp \left[z_{ij}\beta + \frac{\sigma_v^2}{2} + \frac{\sigma^2}{2} \right] \quad (7)$$

In the case of approach “a”, specificity (rate of correctly classified non-events) and sensitivity (rate of correctly classified events) were also evaluated.

All the statistical analyses were carried out with SAS/ETS 9.2 software. The independent fitting of the binomial regression model was implemented in the

NLMIXED procedure, the independent fitting of log-normal model in the MIXED procedure and the simultaneously fitting of the ZILN model in the NLMIXED procedure.

3. Results

3.1. Pod production

During the study period, the annual mean tree pod yield varied from 0 to 124.18 gr m²CA⁻¹ and 45.3% of the observations were null. The difference in the fruit production can be even bigger at the individual tree level; the maximum registered value for a tree in a single year was 1730 gr m²CA⁻¹. The percentage of null yields per year per site varied from 0 to 100%. Table 1 shows the main fruit production statistics for all sites and years. Regarding the distribution of frequencies for the observed annual values of pod production at the tree level (Fig. 3), it was possible to detect a clear pattern of zero abundance and asymmetry, with pronounced right-tail behavior indicating that the main part of the production was limited, even in good years, to a few trees. A subsample of the 2014 fruit production was taken and the pod length and size were analyzed, differences in both variables were observed (Fig. 2). The weight values (gr) ranged from 6.6 to 1.6, with a mean of 3.3 and standard deviation equal to 1.0. As for length values (cm), the maximum was 24, minimum 9.5, mean 16.5 and the standard deviation 3.4.



Figure 2. *Prosopis caldenia* tree with a high pod production growing along side trees without production. Flower and pod details on calden branches and pods morphological variability measured in laboratory.

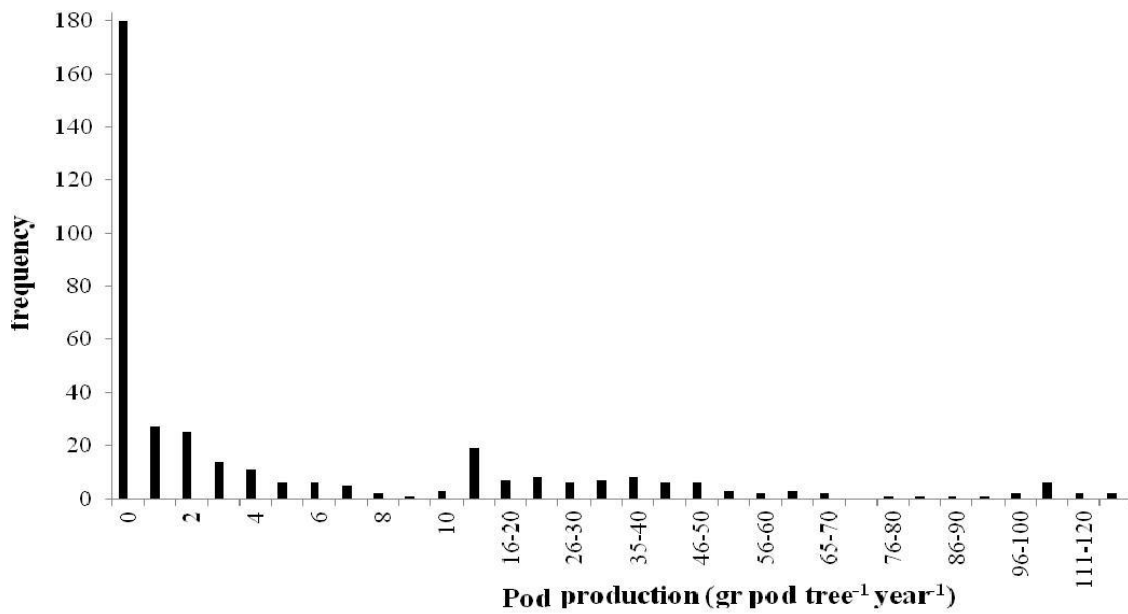


Figure 3. Annual pod production frequency of single trees (gr tree⁻¹ year⁻¹) of *Prosopis caldenia* at the five sampling sites.

Table 1. *P. caldenia* pod production at each sampling site and year (n=400).

Site	Year	n	% n pp 0	pp m ² CA ⁻¹	Max pp m ² CA ⁻¹	SD pp m ² CA ⁻¹
1	1982	64	35.91	76.34	908.67	148.08
	2000	64	100	0.00	0.00	0.00
2	2004	49	67.4	47.67	490.75	114.22
	2011	31	33.3	9.51	222.21	40.14
3	2011	26	0.00	3.21	3.20	6.23
	2012	26	16.67	10.49	137.15	26.93
	2013	25	8.34	21.85	115.63	28.59
4	2011	25	0.00	9.00	53.85	12.12
	2012	25	95.33	0.47	10.88	2.18
	2013	22	100	0.00	0.00	0.00
5	2012	25	16	29.00	104.5	32.81
	2014	18	0.00	124.18	1726.59	400.08

Where: n; number of sampled trees, % n pp 0, percentage of trees with null pod production; pp CA⁻¹, mean weight of pod production per m² of crown area (gr); Max pp CA⁻¹, maximum value of pod production per m² of crown area (gr), SD pp CA⁻¹; standard deviation of pod production per m² of crown area.

Table 2. Main tree level variables of the sampled trees of *Prosopis caldenia* (n=400)

	DAB	DBH	H	MCD	CA	pp m ² CA ⁻¹
Maximum	133.71	96.25	14.50	18.52	265.03	1726.61
Minimum	8.28	3.23	2.64	1.23	1.22	0.00
Mean	38.92	28.94	6.72	7.95	52.01	30.22
Standard deviation	21.94	17.01	2.64	3.37	47.04	115.11

Note: DAB, diameter at the base of the stem (cm); DBH, diameter at the breast height (cm); BA, total tree basal area (cm); H, tree height (m); MCD, mean crown diameter (m); CA, crown area (m²); pp.CA m², pod production per m² of crown area (gr).

3.2 Selection of covariates and random effects

After separately fitting the logistic and the log-normal models, the following covariates were selected:

Logistic equation:

- DBH breast height diameter (cm)
- Pp⁻¹: total precipitation during the previous flowering-fruiting cycle (mm)
- mTO: mean temperature of October (°C)
- mMinTS: minimum- minima temperature of September (°C)
- mMinTN: minimum- minima temperature of November (°C)
- mMaxTD: mean- maxima temperature of December (°C)
- mMinTD: minimum -minima temperature of December (°C)
- maxMaxTJ: maximum -maxima temperature of January (°C)
- mTA: mean temperature of April (°C)

Log-normal equation:

- DBH: breast height diameter (cm)
- CA: Crown area (m²)
- PpApr: total precipitation of April (mm)
- mTO: mean temperature of October (°C)
- mMinTS: minimum- minima temperature of September (°C)
- mMinTO: minimum -minima temperature of October (°C)
- mTD: mean temperature of December (°C)
- maxMaxTJ: maximum -maxima temperature of January (°C)
- mTF: mean temperature of February (°C)
- mTM: mean temperature of March (°C)

Most of the covariates are related to temperature and are common to both parts of the model, indicating that the fruiting occurrence and abundance were mainly governed by the same factors. The selected covariates were then used to fit the different alternative of the ZILN mixed model. Different alternatives of random structures (year, tree and site) were considered (Table 3).

Table 3. Fitting statistics and information criteria to the different alternatives of random structures (random site, tree and year) for the ZILN mixed model.

Random level	No	Tree	Site	Year
-2LL	17281	18813	17701	16996
AIC	18342	18547	16904	16403
BIC	18221	17947	17041	16637
p<LRT	-	0.0524	0.0229	0.0004

Note:-2LL: minus 2 logarithm of likelihood function; AIC: Akaike's Information Criterion; BIC: Bayesian Information Criterion; R²-adj: adjusted R square coefficient; p<LRT: indicates the probability for a likelihood ratio test among evaluated alternatives with the alternative not including random components.

The results showed that the best alternative was to consider random intercepts at year level for both the logistic and the log-normal component of the model. The random intercepts at tree and site levels were not statistically significantly different than the model without random intercepts. The model does not improve its behavior by partitioning the data according to the tree or site. This suggests that the effect of the tree and site on the annual variability of *P. caldenia* pod production was not significant and that the variability of the event was mainly governed by the year.

In table 4 the estimates for the vectors components of α and β parameters together with the variance components σ^2_u , σ^2_v , ρ (indicating random variability at year level) and σ^2 (variance for the error in the log-normal part) were included. The common covariate parameters in both parts of the model have the same sign, indicating that the effect of the selected variables on the analyzed processes of occurrence and abundance was similar. Temperature was the dominant factor that influences both processes. Total precipitation of the prior cycle influences the occurrence and April precipitation only affects the total final pod weight. The correlation coefficient between random effects in the two parts of the model was also analyzed; it was highly significant (Wald test, p-value <0.0001) and positive (0.5612). This indicates that the unobserved factors acting at year level are also the same for both processes.

Table 4. Fixed parameters and variance component estimates for the selected ZILN mixed model including correlated random parameters at plot level.

	Covariate	Logistic part (α)	Log normal part (β)
	Intercept	-1.5123	-1.9832
Tree covariates	DBH	1.9401	0.9524
	CA	-	0.0897
Climate covariates	mTO	0.0021	0.0073
	mMinTS	-0.0725	-0.1876
	mMinTN	-1.1045	-
	mMaxTD	0.3875	-
	maxMaxTJ	-0.0540	-0.7854
	mMinTD	-0.4532	-
	mTA	1.1201	-
	mMinTO	-	-0.4875
	mTD	-	0.7589
	mTF	-	-0.0037
	mTM	-	0.8751
	Pp ⁻¹	0.1701	-
	PpApr	-	0.7986
	Random components	σ^2_u (year)	0.5107
σ^2_v (year)		-	0.3574
σ^2 (residual)		-	1.5019
ρ (correlation term)		0.5612	

Where: CA; Crown area (m²); DBH breast height diameter (cm); mTO: mean temperature of October (°C); mMinTS: minimum minima temperature of September (°C); mMinTN: minimum minima temperature of November (°C); mMaxTD: mean-maxima temperature of December (°C); maxMaxTJ: maximum maxima temperature of January (°C); mMinTD: minimum -minima temperature of December (°C); mTA: mean temperature of April (°C); mMinTO: minimum -minima temperature of October (°C); mTD: mean temperature of December (°C); mTF: mean temperature of February (°C); mTM: mean temperature of March (°C); PpApr: total precipitation of April (mm); Pp⁻¹: total precipitation during the previous flowering-fruitletting cycle (mm).

3.3 Model evaluation

Table 5 presents the values of the statistics evaluating the predictive ability of the model for predicting annual tree pod production per m² of crown area (gr), using the fitting data set. Approach “a” with a fixed cut-off, tended to underestimate the average value, leading to biased estimates, approach “b” instead showed better statistical parameters, leading to unbiased estimates with smaller RMSE and larger EF, but also underestimate the average value. The capacity for correctly classifying the observations as events or non-events approach “a” correctly classifies 67.5% of the non-events (trees with null production), in the case of the sensitivity (percentage of events correctly classified) approach “a” correctly classified the 59% of the data set. As approach “b” is not capable of estimating a null production, no values were obtained for specificity or sensitivity.

Table 5. Ability of the model for predicting annual production of *Prosopis caldenia* pod at tree level over fitting data set. The ZILN approaches used were “a” (fixed cut-off=0.55 for defining fruiting-non fruiting) and “b” (the pod production equals to the product of the expected probability of occurrence and the expected value of pod production).

Approach	“a”	“b”
E (pp.CA m ² year ⁻¹)	9.52	1.67
p-value (t-test)	0.0006	0.0012
pw_pred (pp.CA m ² year ⁻¹)	51.02	58.87
pw_obs (pp.CA m ² year ⁻¹)	60.54	-
RMSE	6.987	6.782
EF (%)	29.84%	31.02%
Sensitivity (%)	59.32%	-
Specificity (%)	67.54%	-
Events/no events obs	220/180	-
Events/no events pred	130/270	-

Where E: mean error; pw_pred and pw_obs: predicted and observed mean pod production (pp.CA m², pod production per m² of crown area (gr)); RMSE: root mean squared error; EF: model efficiency; sensitivity: rate of correctly classified events; specificity: rate of correctly classified non-events.

4. Discussion

The annual *Prosopis caldenia* pod production at the tree level showed a skewed and zero inflated distribution, together with a large inter-annual variability. The use of Zero-inflated log-normal mixed models allows us to avoid the violation of basic statistical assumptions derived from zero abundance, non-normality and inherent correlation among observations, factors which have been identified as the main impediments to modelling annual fruit production (Ihalainen et al., 2003; Calama et al., 2008).

Most *Prosopis* species produce an abundance of flowers at a predictable time of the year, since they bloom regardless of yearly rainfall fluctuation (Simpson et al., 1977), responding, on the other hand, to photoperiod and to the length of the growing season (Solbrig and Cantino, 1975). Despite the predictability of blooming, high variability in fruit production of *P. caldenia* and other *Prosopis* has been observed (Ffolliot and Thames, 1983; Salvo et al., 1988; Peinetti, 1991; Privitello et al., 2001; Cariaga, 2005).

Resource limitation, the rainfall seasonality, frost and wind occurrence, and soil water content have been suggested as physical causes of different *Prosopis* pod abortion rates (Cariaga et al., 2005; Solbrig and Cantino, 1975; Villagra, 2000). The absence of an adequate pollinator system, and predation by bruchids (*Bruchidae*) might be among the ecological causes (Simpson et al., 1977; Smith and Ueckert, 1974; Toro et al., 1993).

According to our data, climatic factors are the main determinants of the calden masting behavior on the northern limit of its natural distribution. Evidence of weather control over fruit production has mainly been identified in less productive and limiting environments (Despland and Houle, 1997; Koenig et al., 1996; Sarker et al., 2003; Kelly and Sork, 2002; Abrahamson and Layne, 2003), such as those associated with Mediterranean forests, indicating that a lack of water, light or adequate temperatures at crucial stages influences the reproductive success (Calama et al., 2011)

The 45% of the observations in our data set were zeros, is possible that a percentage of these non productive trees were due because they were too young and the absence of fruits was due to physiological causes (reproductive immaturity). In this case the zero values has to be considered as "structural zeros ", that have a limiting cause that will be unfailingly disappear, in this case with the age. Dendrochronological data was not available so we used the dbh as a age proxy in order to consider the influence of

structural zeros in the analysis. The *Prosopis* peak pod production occurs at 15-20 years of age (Sawal et al., 2004), according to Privitello (2001) a 13 cm dbh (in our sampling site area) corresponds to a calden tree of approximately 20-25 years old. Considering this, in our data set only the 17% of the sampled trees had a dbh less than 13 cm, suggesting that in this case; the presence or absence of pods is more dependent on other factors, such as climate, than on “switching on/off” processes like tree maturity.

The proposed final model structure incorporates 25 parameters, including four variance components, two intercepts for both the logistic and the log-normal parts of the model and nineteen parameters associated with fixed effects (nine in the logistic part and ten in the log-normal part). Diameter at breast height was only included in the logistic part of the model, since data about the tree age was not available, the diameter could be used as a proxy for age, a factor which determines the absence of pod formation in reproductively immature young trees.

The weather covariates included in the model are in close concordance with the main phenological stages of the flowering-fruiting processes described for the species by Peinetti (1991), such as bud break (temperatures in September, October and November), flowering (temperatures in November and December) fruiting (temperatures in December and January) and fruit shedding (temperatures in March as well as April precipitation). Even though calden fruits always come from flower buds formed during the previous season (Peinetti, et al. 1991), only the total precipitation of the prior vegetative cycle showed significant statistical parameters and was included in the model. The amount of precipitation in the last month of fruit shedding (April) was also included but it only affects the final weight of pod production.

Eleven of the fifteen selected covariates were temperature variables. Our results suggest that calden fruit occurrence and production are mainly governed by temperature and not by precipitation (even it does affect) as could be expected in a semiarid environment and has been suggested for other *Prosopis* (Cariaga et al., 2005). The independence of the flowering-fruiting process observed in our data could be explained by the trees access in the sampling sites to the underground water table.

Prosopis trees and shrubs typically develop an extensive dimorphic root system with a vertical tap root several meters long which facilitates access to deep soil water (Gile et al., 1997; Philips, 1963; Snyder and Williams, 2003; Jobbágy et al., 2011). This led to a relatively high and seasonally stable predawn water potentials (Nilsen et al., 1983, 1984; Snyder and Williams, 2003), higher transpiration and photosynthesis rates

than shallow-rooted associated species (Nilsen et al., 1984), and higher net primary productivity than that which was predicted by precipitation (Sharifi et al., 1982). In the five sampling sites, the ground water table was not deeper than 15 meters (data not showed). Along all the sampling area the water table level rose over the last 40 years with an average rate of increase of 0.15m yr^{-1} and a total elevation increments reaching up to 10 m in 35 years (Contreras et al, 2013). In one of the sampling site stable oxygen isotopes (O_{18}) in ring wood and in under-ground water were analyzed and the use of this source of water by the trees was proved (data not showed).

Felker et al. (1984) suggested that for *Prosopis* species a sustained temperature threshold requirement exists to generate the pollen shed necessary to attract bees. They observed that if the hot weather ceased before the flowers were in full blossom, little bee activity was observed on the flowers, and few pods were observed in the *P. vetulina* trees. This phenomenon is well documented for pines (Boyer, 1978). Without pollen shed and bees, insect-pollinated, self-incompatible plants such as *Prosopis* cannot produce fruit, (Felker, et al., 1984).

According to our data, climate has a strong influence on the flowering-fruiting *P. caldenia* process and on the inter-annual variability of the final pod production at tree level. However, we must also take into account that our data set has limitations: the moderate length of data series (7 years), the lack of continuity (only the last four years were consecutive), the fact that our sampled trees have had access to the groundwater table (which could mask the climate signal), and we only have one set of production data from each tree (only the 16% of our trees were sampled twice). Thus, evaluating the existence of a fixed cyclic pattern of annual pod production was not possible.

Nevertheless, our results are a significant improvement on those reported in Privitello et al., (2001), in which a correlation analysis and multiple regression model were fitted and only were analyzed the cycles in which fruit production was not-null, not considering the structure of the data (asymmetry, zero inflation, truncation and correlation.) The zero-inflated distributions allow a more accurate estimation of the zero events (Welsh et al., 1996) and the consideration of fruiting as two different processes (presence/abundance), even assuming different distributional assumptions for the zero events and the non-zero events (Fortin and Deblois, 2007). Finally, zero-inflated modeling allows a simultaneous and correlated estimation for the parameters that explain both processes (Calama et al., 2011).

The ability of the model for predicting annual pod production at tree level was evaluated; two approaches for model application were set with similar goodness of fit. Both approaches showed an underestimation of the mean pod production. Approach “a” as a fixed value of 0.55 as the threshold probability, this could be an advantage, since it allows estimate the percentage of non-pod bearing trees, providing useful information for managing. Approach “b”, where expected yield equals the product of the expected probability for non-zero process and the expected pod weight, showed less biased estimations (Table 5). However, both of the abovementioned approaches allow us to accurately predict the pod production at tree level.

Weather is not the only controlling factor over the masting behavior of *P. caldenia*. A deeper analysis must include; a) physiological factors (e.g., hormonal inhibitions caused by the ripening seeds, (Lee, 1979)), b) intraspecific genetic variability (extrapolation of *Prosopis* pod production data from one “natural stand” to another “natural stand” would be extremely difficult even under identical climatic and moisture conditions because of the genetic variability in *Prosopis*, (Felker et al., 1984)), c) dendrochronological analysis for evaluating the resource depletion theory (in which the demands on resources in a bumper crop leave the tree with insufficient resources to support a normal crop the following year), d) the incorporation of stand attributes to take into account spatial variability (such as number of stems per ha, stand density index, stand age, site index, etc.) and e) includes predation by bruchid beetles (the main pest of fresh and stored leguminous seeds (Miller, 1996; Vir, 1996)).

5. Conclusions

Climate has strong influence on the *P. caldenia* flowering-fruiting processes and on the inter-annual variability of the final pod production at tree level on the northern limit of its natural distribution area. Temperatures in the months of bud break, flowering and fruit shedding, together with the precipitation from the final month of fruit shedding and the total amount of the prior vegetative cycle, were the main weather covariates that affect the processes.

The Zero-Inflated Log-Normal mixture distribution was able to take into consideration the particularities of the data structure (asymmetry, zero inflation, truncation and correlation) without violating the standard normality assumptions or calling for data transformation. The above mentioned approach allows an accurate prediction of the *P. caldenia* annual pod production, which will enable forest managers

to carry out annual planning activities such as predicting the pods production to include in their livestock management plan or estimating the crops which can be expected under different climatic scenarios.

6. Acknowledgments

We would like to thank Liliana Privitello, Elba Gabutti and Guillermo Cozzarin for allowing us to use part of their data base. Thanks to Elena Scapinni, Silvina Mercado and Sergio Chiofalo who participated in the lab work. Finally, we gratefully acknowledge the funding from the ERASMUS MUNDUS ECW 2009 1655/001-001 European Union mobility program, a fellowship awarded to the corresponding author.

ESTUDIO V

Physiological responses of *Prosopis caldenia* to environmental changes in the semiarid Argentinean Pampas: stable isotopes, water use efficiency, and growth*

Resumen

En la parte central de Argentina, las pampas semiáridas estaban completamente ocupadas por bosques de *Prosopis caldenia* Burkart (caldén). En esta región durante el último siglo se han detectado varios cambios climáticos significativos, que involucran períodos húmedos y secos con procesos activos de degradación hídrica y eólica hasta períodos con severas inundaciones e incrementos del nivel freático. Estudios dendrocronológicos sugieren que el crecimiento del caldén es principalmente gobernado por variables ambientales como el clima, competencia, fuego, y/o condiciones edáficas. A pesar de que las cronologías de anchos de anillos de crecimiento proveen algunas de las mejores base de datos climáticas disponibles existen algunas limitaciones que restringen su potencial. La concentración de isótopos estables de carbono en los anillos de crecimiento son una herramienta útil para complementar los datos dendrocronológicos. Con el objetivo de entender la respuesta fisiológica de *P. caldenia* a fluctuaciones en las precipitaciones y temperaturas observadas en las Pampas semiáridas Argentinas durante la segunda mitad del último siglo, tres poblaciones de caldén con diferentes condiciones hidrológicas y de rodal ubicadas a lo largo de su área de distribución natural fueron seleccionadas. Los objetivos del presente estudio fueron: analizar, describir y modelizar patrones de respuesta del incremento diamétrico de *P. caldenia* en función al ratio C^{12}/C^{13} ($\delta^{13}C$) e índices anuales de aridez; detectar e identificar un patrón de respuesta común en la respuesta fisiológica a nivel de población; y evaluar posibles relaciones entre las variaciones de la eficiencia intrínseca en el uso del agua y $\delta^{13}C$ en función de cambios ambientales a nivel poblacional. De acuerdo con nuestros resultados, la respuesta fisiológica de *P. caldenia* es sensible a cambios ambientales locales y globales. La eficiencia intrínseca del uso del agua en caldén se ha incrementado durante la segunda mitad del último siglo acompañando el incremento global en la concentración de CO_2 pero se ve limitada por fuertes déficits

* Risio, Lucía; Sierra, Carlos; Lara, W., Bogino, Stella and Bravo, Felipe. *Physiological responses of Prosopis caldenia to environmental changes in the semiarid Argentinean Pampas: stable isotopes, water use efficiency, and growth*. Target Journal: Tree physiology.

hídricos. La variación en el ancho del anillo y el ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ están relacionados y ambos influenciados por el acceso del árbol al manto freático. Este debe ser incluido al analizar las respuestas fisiológicas y/o de crecimiento en los Caldenales.

Palabras clave: Caldén, isótopos, eficiencia del uso del agua, crecimiento

Abstract

In central Argentina, the semiarid Pampas were completely occupied by *Prosopis caldenia* Burkart (calden) woodlands. Several significant climate changes involving wet and dry periods have been observed in this area during the last century, it changed from a very dry period with active soil degradation by wind erosion to a period of hydrological excess with severe floods and groundwater level increments. Several dendrochronological studies, based on tree-ring analysis, indicate that calden growth is mainly governed by environmental variables such as climate, tree competition, fire and/or soil conditions. Although ring-width chronologies provide some of the best high-resolution climate data sets available, some limitations restrict their potential. Stable carbon isotopes in tree rings are a useful tool to extend this approach. In order to understand *P. caldenia* physiological responses to the temperatures and precipitation fluctuations observed in the Argentinean semiarid Pampas during the second half of the last century, three calden populations with different hydrological and stand characteristics located along its natural distribution area were selected. The objectives of the present study were: to analyze, describe and model the response patterns of *P. caldenia* diameter growth increment, with respect to records of $\delta^{13}\text{C}$ and annual aridity index in woodlands located in three contrasting sites; to detect and identify a common response pattern in the physiological response at the population level; and to evaluate possible relations between iWUE and $\delta^{13}\text{C}$ responses with respect to changes in the environment at the population level over the second half of the last century. According to our results; the *P. caldenia* physiological response was sensitive to global and local environmental changes. The intrinsic water use efficiency has been increasing over the second half of the last century accompanying an overall increase in the CO_2 concentration but was limited to strong water deficit. The tree ring variation in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio and ring width were correlated and both influenced by the tree access to a groundwater. The groundwater level must be included when the *P. caldenia* physiological or growth responses and/or the Caldenales growths dynamics are analyzed. Standard dendrochronological techniques and stable isotopes analysis are complementary techniques that together can help to fully understand this ecosystem.

Keywords: Carbon isotopes, calden, water use efficiency, growth.

1. Introduction

Changes in the gas exchange and growth rates are among the primary responses of trees to environmental variations such as current changes in the atmospheric CO₂ concentration and climate change (Hughes, 2000; Körner, 2000; Poorter & Navas, 2003; Nowak et al., 2004). Increased atmospheric CO₂ concentration may stimulate plant growth, indirectly through reduced plant water consumption and hence slower soil moisture depletion, and directly through enhanced photosynthesis (Morgan et al., 2004). Experimental results show that plants are able to increase their water-use efficiency (WUE) as CO₂ levels rise (Morison, 1993; Overdieck and Forstreuter, 1994; Picon et al., 1996; Morgan et al., 2004).

In arid and semiarid regions where water is the main limiting resource for vegetation development, ecosystems tend to maximize net productivity and plant water use, reducing liquid water outputs (Specht, 1972; Hatton et al., 1997; Eagleson, 2002). Vegetation changes can have a strong effect on groundwater resources through their impact on recharge rates and vertical solute transport, affecting both the quantity and quality of water resources (Seyfried et al., 2005).

Agricultural production is currently expanding at very rapid rates in South America, as a result of strong global commodity markets, technological changes, land use policies, and rising precipitation levels (Santoni et al., 2010). Dry forests are one of the most important biomes hosting this expansion (Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, 2003; Grau et al., 2005) and central Argentina is a clear example of that, where semiarid woody ecosystems are increasingly replaced by nonirrigated annual crops (Solbrig, 1999; Zak et al., 2004; Paruelo et al., 2005; Grau et al., 2008).

In central Argentina, the semiarid or Western Pampas were completely occupied by *Prosopis caldenia* Burkart (calden) woodlands (Caldenales). These woodlands are usually almost pure stands of calden, usually accompanied by other tree species, such as *Prosopis flexuosa* DC. (Algarrobo), *Schinus fasciculatus* (Griseb.) I.M., Johnst (Molle), *Celtis tala* Gillies ex Planch. (Tala), *Jodina rhombifolia* Hook et Arn. (Sombra de toro) and *Geoffroea decorticans* Gillies ex Hook. & Arn. (Chañar). These ecosystems support a rich wildlife, including more than 930 species of native plants as well as 333 vertebrates (SAyDS 2007).

In the semiarid Pampas, several significant climate changes involving wet and dry periods have been observed in the last century (Viglizzo and Frank, 2006). Around

the 1930s and the 1940s, mean annual precipitation in the whole area diminished by 200 mm, and isohyets showed an eastward displacement. At the same time, wind speed and frequency increased, triggering severe episodes of soil erosion (Bernardos et al., 2001). During the second half of the past century, the rainfall conditions improved (westward displacement of isohyets), the mean annual precipitation had a sudden increase in the 1950s onwards, which might be the result of an important decrease in mean and average-maximum temperatures as well as an increase in cloudiness (Minetti and Vargas, 1983a; 1983b; 1996; Minetti and Poblete, 1989; Minetti, 1991).

Over a century, the Western Argentinean Pampas changed from a very dry period with active soil degradation by wind erosion to a period of hydrological excess with severe floods and groundwater level increments (Minetti and Vargas, 1997; Contreras et al., 2013). Besides precipitation changes in the semiarid Pampas, the mean hemispheric temperature has increased by about 0.3 to 0.6 °C since the late 19th century, and by about 0.2 to 0.3 °C since the mid-1970s, which contrasts with the lack of significant trends in temperature prior to 1910. The warming occurred largely during two periods, between 1910 and 1940 and since the mid-1970s onwards (Villalba et al., 2003).

Several dendrochronological studies, based on tree-ring analysis, indicate that calden growth is mainly governed by environmental variables such as climate, tree competition, fire and/or soil conditions (Krebs and Fisher, 1931; Dussart et al., 1998; Medina et al., 2000; Bogino and Villalba, 2008; Bogino and Jobbágy, 2011). Although ring-width chronologies provide some of the best high-resolution climate proxies available (Hughes and Graumlich, 1996; Briffa, 2000; Jones and Mann, 2004), some limitations restrict their potential (autocorrelation and pseudoreplication in the data, detrending, CO₂ fertilization, between others) (Cook et al., 1995; Martinelli, 2004; Lara et al., 2013). Changes in environmental conditions can also be inferred by other wood characteristics such as the composition of stable isotopes, density, or by micro-anatomy (Giantomasi et al., 2009). Tree-ring width and late wood density have been widely used for climate reconstructions, but their application appears to be mainly restricted to sites where a single factor dominates tree growth (Schweingruber, 1988).

Stable carbon isotopes in tree rings are a useful tool to extend this approach. It may provide valuable information about both, climate variables that affect growth variability and how they are correlated with tree-ring growth and climate (Andreu et al.,

2008; Candel-Perez et al., 2012). In C_3 plant tissues, $^{13}C/^{12}C$ variations ($\delta^{13}C$) constitutes an integrated record of the intercellular to atmospheric CO_2 ratio during the period in which the carbon was fixed, and thus reflects the balance between assimilation rate and stomatal conductance (intrinsic water use efficiency, iWUE) (Ferrio et al., 2008). It is expected that with higher concentrations of atmospheric CO_2 , stomatal opening is reduced to maintain similar photosynthetic rates. Therefore, an increase in iWUE is expected which may imply a larger amount of CO_2 captured per unit of transpired water (Srur et al., 2008). This behavior was already reported in different species around the world (Morgan et al., 2004, Srur et al., 2008, Peñuelas et al., 2011, Bogino and Bravo, 2014).

In order to understand *P. caldenia* physiological responses to the fluctuations in temperatures and precipitation observed in the Argentinean semiarid Pampas during the second half of the last century, three calden populations with different hydrological and stand characteristics located along its natural distribution area were selected. We hypothesized that *P. caldenia* growth patterns, intrinsic water use efficiency and tissue isotopes concentration varies according to tree groundwater access. We expect a highly different isotopic composition in tree tissues of sites with access and without access to groundwater. The objectives of the present work were: i) to analyze, describe and model patterns of *P. caldenia* diameter growth increment, with respect to $\delta^{13}C$ records and annual aridity index in woodlands located in three contrasting sites; ii) to analyze the physiological response at the population level; and iii) to evaluate possible relations between iWUE and $\delta^{13}C$ responses with respect to changes in the environment at the population level over the second half of the last century.

2. Material and methods

2.1. Study area

Calden forests are semiarid woodlands covering about 170,000 km² of central Argentina. These woodlands thrive on the edge of the driest area of the Argentinean Pampas, at 34-36°S and 64-66°W (Anderson et al., 1970) (Figure 1). They are also composed by *P. flexuosa*, *C. tala* Tala, and *G. decorticans*. The understory of perennial grasses is frequently interrupted by dunes, wetlands, and lagoons (Cabrera, 1994).

The climate is temperate and semiarid (De Fina and Ravelo, 1975) with an important water deficit for at least 6 to 7 months of the year (Barbosa, 2005). Mean total

annual precipitation varies from 450 to 620 mm and is mainly concentrated in spring and summer (September-March). The annual isotherm range is 16-18°C. Soils are well drained, with low water holding capacity and 1.5-3% organic matter content but poorly developed, with scarce horizon differentiation (Peña Zubiarte et al., 1998). The area is severely affected by wind and water erosion (Cano and Fernández, 1980; Peña Zubiarte et al., 1998).

The Caldenal pristine situation is still in discussion, but the most common theory establishes that in earlier times, the Caldenal had an open tree formation with scattered calden trees accompanied occasionally by *P. flexuosa*. Density of trees was small with no canopy closure and there was no shrub layer (Koutche and Carmelich, 1936). Currently, such landscapes are rare, except in over-mature stands with regeneration problems. The most prevalent situation in the remaining stands is one in which a combination of fire (used systematically to stimulate herbaceous re-growth) and inappropriate livestock management have altered forest appearance and structure by stimulating vegetative reproduction, increasing density, colonizing new areas and changing allometric tree relationships (Dussart et al., 1998; Medina et al., 2000; Risio et al., 2014).

2.2. Sampling area

Three sampling sites along calden natural distribution area were set (Figure 1). Samples of Site 2 and 3 were analyzed in previous studies (Bogino and Jobbágy, 2011; Vivalda, et al. 2013, respectively). All sites showed contrasting hydrologic and climate conditions. Sites 1 and 2 are private properties where the main activity for more than seventy years has been cattle breeding while not silvicultural management practices were applied. Site 3 is part of the experimental field of the National University of La Pampa. Fire has not been used systematically as a management tool, but some fire events took place in all sampling sites at different time over the study period.

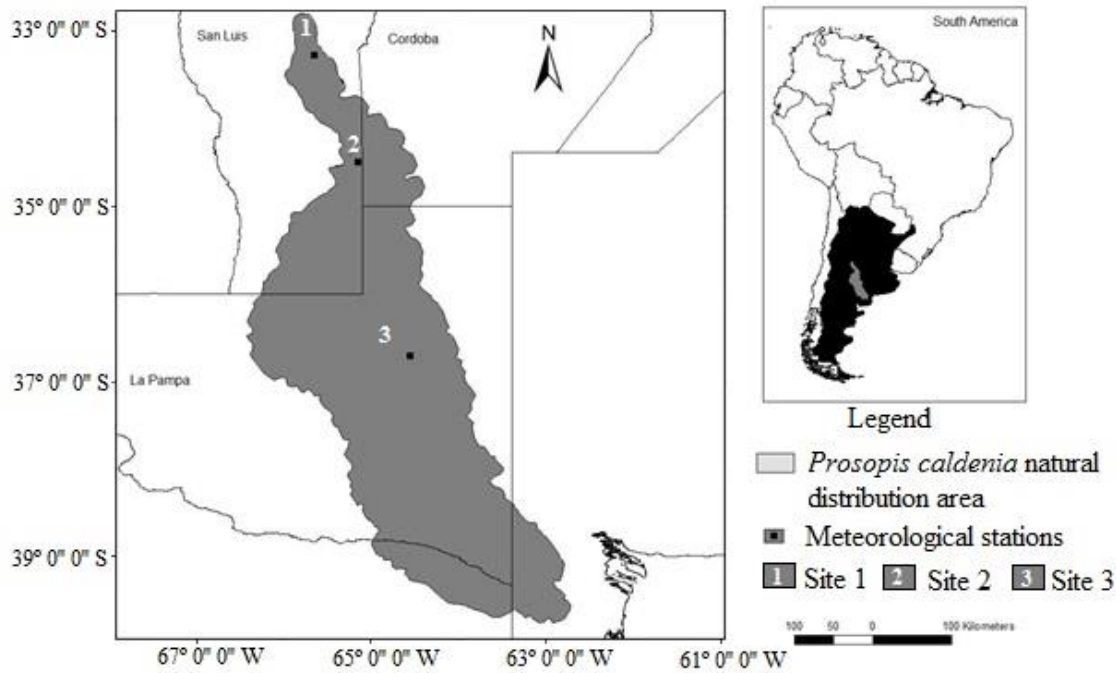


Figure 1. Location of the sampling sites and meteorological station used within the natural distribution area of *Prosopis caldenia* in the Argentinean pampas (based on SAGPyA, 2007a).

Site 1

This sampling site is located in the Northern limit of the Caldenales natural distribution area (Anderson, 1970). Two adjacent calden stands with identical physiognomic, topographic and management history were sampled at this site. In this area land use change and an upward trend in the annual precipitation have taken place during the last 50 years (Viglizzo and Frank, 2006; Contreras et al., 2013), with abrupt landscape dissection process accompanied by the appearance of deep canyons and perennial watercourses. In the last 25 years, this flat landscape without river networks became deeply incised (up to 15 m depth) by streams with moderate, but permanent discharges. Water table level rose over the last 40 year, the average rise rate was 0.15m yr⁻¹, with total elevation increments reaching up to 10 m in the last 35 years (Contreras et al, 2013).

Site 2

Site 2 is located at the edge between Caldenales and wind-shaped dunes with grasslands and *G. decorticans* islets region. This site was originally occupied by native grasslands but an encroachment process by *P. caldenia* has been acting in the last 50 years (Fig. 2) (Bogino and Jobbágy, 2011). An upward trend in the annual precipitation and increasing water table level over the last 40 year was also registered. Since the sixties groundwater has risen approximately 4 m increasing the level and the area of the lagoons (Fig. 2) (Collado et al., 2002). Two calden stands located in contrasting topographic positions were selected. The first one (lowland), close to a lagoon that experienced total tree die-off and was flooded or had the water table at less than 0.5 m of depth at the time of sampling . The second one, located on the dune slope and crest (upland) was selected in this, no dead trees were observed and water table depth was greater than 8 m at the time of sampling

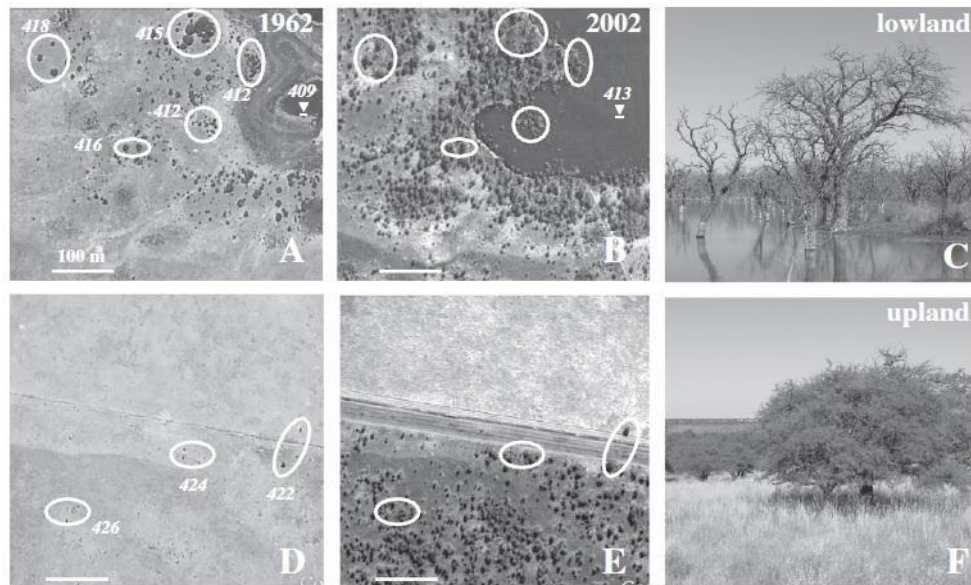


Figure 2. Lowland and upland sampling sites (site 2) in 2011 (C and F). Aerial photographs of a lowland and upland section in 1962 (A and D) and high resolution image (from Google Earth) in 2002 (B and E). Group of trees present in both images are circled and their topographic position (elevation meters above sea level) are indicated. In this time lapse of 40 years the level of the lagoon raised approximately 4 meters. (Image and photo caption taken from Bogino and Jobbágy, 2011).

Site 3

This is the southernmost site; located in the midst of the Caldenales (no other ecorregion is bordering the sampling site). At this site water table depth was greater than 140 m (Dussart, 2013, per. comm.) so rainfall is the only water source available for tree growth. Two contrasting physiognomic situations were sampled at this site (Fig. 3). In the first one (young stand), the area was originally covered by Caldenales, cleared for agriculture and then again naturally forested leading to the establishment of a young secondary calden forest (Fig. 3). The second sampled situation (mature stand) corresponds to a mature stand where no clearing and encroachment processes occurred. Differences in the stand physiognomy were observed (Fig. 3, C and D) and registered by Vivalda et al. (2013). In the young stand the mean calden trees per ha were 90, mean tree height was 5 m, all sampled trees showed fire scars, the mean tree age was 33 (max.:49, min.:13) tree mortality induced by competition was not detected and *P. caldenia* seedlings in the recruitment strata were present in all the sampling units. On the other hand, in the mature stand the mean number of calden trees per ha was 466, mean tree height was 7 m, mean tree age was 86 (max.:179, min.:8), the 80% of the trees showed fire scars, tree mortality induced by competition was detected and *P. caldenia* seedlings were absent.

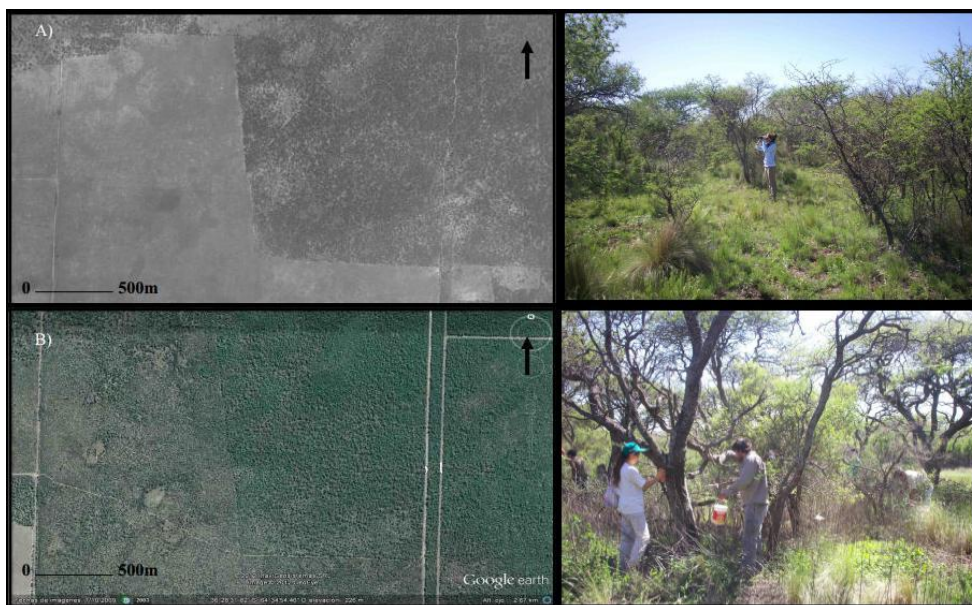


Figure 3. Sampling site 3 aerial photographs of young and mature sections in 1961 (A) and high resolution image (from Google Earth) in 2009 (B). Young and mature *P. caldenia* stands in 2012 (C y D) (Image and photo caption taken from Vivalda et al., 2013).

2.3 Sample collection and analysis

2.3.1 Dendrochronological analysis

Ten dominant trees per site were selected and cross sections at 1.3 m (in site 1 and 3) and at 0.2 m (site 2) were taken. In Site 2 and 3, we also sampled five trees from upland-lowland and young-mature stands, respectively. Cross sections were polished and then dated under a microscope Olympus SZ61 (0.9–4X) and with the Windendro® software, following standard dendrochronological methodology (Stokes and Smiley, 1968). Two radii per cross section were dated.

In order to ensure dendrochronological data quality, the COFECHA (Grisino-Mayer, 2001) and the ARSTAN software were used. COFECHA calculates correlation coefficients between individual series of dated ring widths to identify the location of absent or false rings, more information can be found in Grisino-Mayer (2001). The ARSTAN software (ARSTAN v6.05P, Cook and Holmes, 1984; Holmes 2001, available at www.ltrr.arizona.edu) was applied in order to standardize growth series and calculate chronologies. Low frequency variability was captured by filtering out the inter-annual fluctuations in the mean radial growth series with a cubic spline function with a nine-year periodicity. High frequency variability was captured by standardization of the original series removing low frequency variability related to age and other long-term variables (Speer, 2010). The Pearson's correlation coefficients of the ARSTAN residual chronologies with the AI and with the total precipitation were also calculated.

Twenty four out of 30 sampled trees were used for the isotopes analysis, 7 from site 1, 8 from site 2 (5 from the upland and 3 from lowland) and 9 from site 3 (4 from the mature and 5 from the young stand). The other 6 trees were discarded since they not showed adequate intercorrelations values within each dendrochronological series.

2.3.2 Wood Isotopes Analysis

Ring sampling

The previously cross-dated and measured cross sections were further reduced in size. From each cross section a sample of each annual ring were carefully separated with a hand drill (DREMEL 300) with the help of a binocular microscope (MZ 125; Leica, Wetzlar, Germany). Drill bits with a diameter between 0.4 and 1.2 mm were used according to ring widths. Rings with width less than 0.5 mm were not sampled. As

isotopes ratios along the circumference of a single ring vary (Tans and Mook, 1980; Leavitt and Long, 1986), samples were taken along the circumference and pooled.

Each sample was homogenized in a centrifugal mill (MM 400; Resch, Hann, Germany) and dried at 70°C for 8 days. The isotope ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ was determined on the whole wood. Cellulose was not extracted from the wood since previous studies have shown similar correlations between climatic variables and $\delta^{13}\text{C}$ in cellulose and wood (Borella et al., 1998), or even higher climatic information content in the untreated material (Loader et al., 2003).

Carbon isotopes analysis

A total of 1329 wood samples were analyzed. An aliquot of the samples was weighed into tin capsules (0.75-0.95 mg), combusted in an Elemental Analyser (EA 1100, Finnigan, Bremen, Germany) and the evolved CO_2 passed in continuous-flow mode to the isotope ratio mass spectrometer (Delta S, Finnigan), where the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of the sample was determined relative to the international PDB reference according to the equation:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{Sample}} = \left[\left(\frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{sample}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{PDB}}} - 1 \right) \right] \cdot 1000 \quad (1)$$

The $\delta^{13}\text{C}$ values are expressed in per mil versus the Vienna Pee Dee Belemite (PDB) standard. All isotopes analysis took place at the Stable Isotopes Laboratory (IsoLab) of the Max Planck Institute for Biogeochemistry in Jena, Germany.

Isotope discrimination theory: intrinsic water use efficiency calculation (iWUE)

The magnitude of carbon discrimination $\Delta^{13}\text{C}$, by plants can be calculated from stable carbon isotopes in tree ring $\delta^{13}\text{C}$ as

$$\Delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = (\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_w) / (1 + \delta^{13}\text{C}_w / 1000) \quad (2)$$

Where $\delta^{13}\text{C}_a$ is the isotopic value of atmospheric CO_2 , the input signal for the plant. Variation in $\delta^{13}\text{C}_a$ needs to be taken into account, as the atmosphere has become depleted in heavier $^{13}\text{CO}_2$ over the last two centuries due to combustion of isotopically light fossil fuels. Published values of $\delta^{13}\text{C}_a$ for the period 1938-2003 (McCarroll and Loader, 2004) were used for the correction of the laboratory results.

Following Farquhar et al. (1982), carbon discrimination during CO₂ fixation of C₃ plants is linearly related to the ratio intercellular to atmospheric [CO₂] (C_i/C_a) by the equation:

$$\Delta^{13}C(\text{‰}) = a + (b - a) \cdot c_i/c_a \quad (3)$$

Where; a (4.4 ‰) refers to the slower diffusion of ¹³CO₂ relative to ¹²CO₂, and b (27 ‰) is the fractionation by Rubisco against ¹³CO₂. By combining equations 2 and 3, c_i can be calculated using c_a , obtained from direct measurements of atmospheric [CO₂] from Keeling et al. (2009).

Intrinsic water use efficiency (iWUE), is defined as the ratio of assimilation rate (A) to stomatal conductance for water vapour (g_w) (Ehleringer et al., 1993; Osmond et al., 1980),

$$iWUE = A/g_w \quad (4)$$

Since $g_w = 1.6 g_c$ (g_c is the conductance for CO₂), and given that the net carbon uptake by diffusion through the stomata (A) follows Fick's law,

$$A = g_c (c_a - c_i) \quad (5)$$

We can calculate iWUE using equations 3, 4 and 5,

$$\begin{aligned} iWUE &= A/(g_c 1.6) = (c_a - c_i)/1.6 \\ &= \frac{c_a (b - \Delta^{13}C)}{1.6} (b - a) \end{aligned} \quad (6)$$

2.4 Climate data

We obtained monthly precipitation and temperature data (maximum, mean and minimum) from the EEA INTA Villa Mercedes (-33° 72'; -65° 48') and Santa Rosa (-36° 54'; 63° 99') meteorological stations, which are representative for sites 1 and 3, respectively (Fig. 1) (between parenthesis the geographic location). To facilitate the analysis, data were organized according to the southern hemisphere vegetative cycle, i.e. from July to June. Climate data sets were homogenized by filling in missing data and detecting outliers of climatological data series. These climate data is publicly available at: <http://siga2.inta.gov.ar/en/datoshistoricos/>

No meteorological station was available near site 2. The annual precipitation data used was registered at "El Aguila" ranch (-34° 43'; -65° 37'), a private property located in the proximity of this sampling site (Fig. 1). Considering the distances (80 km in a straight line) and the landscape topography (sedimentary plains without major topographic features) we assume a small temperature variability between site 1 and 2 and the temperature data of EEA INTA Villa Mercedes meteorological station were also

used for site 2. The analyzed climate data period (T and precipitations) were; 1956-1993 for site 1, 1956-2001 for site 2 and 1938-2011 for site 3.

Drought intensity was estimated with Annual Aridity Indexes (AAIs) from Walter-Lieth Diagrams (WLDs). These diagrams were derived from the assumption that 1 °C of monthly temperature amounts to 2 mm month⁻¹ of evaporation. The areas between the temperature and precipitation lines when precipitation exceeded temperature were calculated as indicators of moist seasons, and the areas where temperature exceeded precipitation were calculated as indicators of dry seasons. AAIs were defined as the quotient between the area of dry and wet season during a given year (Manrique and Fernandez-Cancio, 2000). The period in which the WLDs and AAIs were calculated varies according to the availability of temperature data, and the last year of the dendrochronological data in each sampling site.

2.5 Statistical software and analysis

Statistical model fitting and the AAIs calculations were made using R default libraries (R Development Core Team, 2012) and three additional R packages: *climatol* (Guijarro, 2011), *lattice* (Sarkar, 2008) and *nlme* (Pinheiro et al., 2012; Pinheiro and Bates, 2000); more information about these libraries and dependences can be obtained in CRAN: <http://cran.r-project.org/>.

Climate data was homogenized and analyzed with the *climatol* package (Guijarro, 2011). Variation in $\delta^{13}\text{C}$, tree-ring increment (TRIs) and W_i between sites, trees and years were evaluated with linear and mixed models. In order to include hierarchical sources of variability, different fixed and random structures were evaluated. Significances of fixed effects were tested with conditional *t*-test from the outputs of *lme* functions of the *nlme* package (Pinheiro and Bates, 2000). Improvements in the models after accounting for random effects were tested with the Bayesian Information Criterion (BIC), the Akaike Information Criterion (AIC) and with the log-likelihood ratio test (Log-Lik) implemented in *lme*.

3. Results

3.1. Dendrochronological results

The inter-correlation values between series were: 0.37 for site 1; 0.36 for site 2 and 0.40 for site 3.

Mixed effect models with the ARSTAN residual chronologies as a fixed effect and the AAI or the total precipitation as random effects were fitted, in both cases the results were not statistically significant; the coefficient was equal to 0.08 and 0.09 respectively, suggesting that a direct correlation between these variables not exist.

Table 1. Water table depth and summary statistics for the age and annual tree-ring increment measured in *Prosopis caldenia* trees for the Site 1 (period 1956-2003), Site 2 (period 1956-1997) and Site 3 (period 1938-2003). In site 1(n=7), 2 (upland (n=5) and lowland (n=3)) and 3 (young (n=5) and mature stand(n=4)).

Site		Age				Annual tree-ring increments				Water table depth
		Max	Min	Mean	sd	Max	Min	Mean	sd	
1	All trees	78	23	47	21.31	1.86	0.24	0.99	0.31	15
2	All trees	57	47	51	4.26	1.80	0.14	0.99	0.26	-
	Upland	57	47	49	4.28	1.80	0.14	0.99	0.29	> 8
	Lowland	57	52	54	2.65	1.64	0.32	0.99	0.23	0.5
3	All trees	103	72	45	21.66	2.02	0.28	0.99	0.23	-
	Young	86	45	57	16.58	1.50	0.28	0.98	0.19	>140
	Mature	103	82	90	9.45	2.02	0.33	1.0	0.26	>140

Note: Age in years; Annual tree-ring increments in mm; Max; maximum, Min; minimum; sd; standard deviation, All trees; include all the trees of the site, Upland; include only the trees of the upland condition of site 2, Lowland; include only the trees of the lowland condition of site 2, Young; include only the trees of the young stand of site 3, Mature; include only the trees of the mature stand of site 3. Water table depth in meters.

3.2 Carbon stable isotopes

The differences in the average $\delta^{13}\text{C}$ values between sites and within sites were analyzed, significant differences were found. The highest values were observed at site 3 (-23.00, Table 2) and not significant differences between young and mature stands were detected (data not showed). Site 1 and site 2 upland, showed intermediate values (Fig. 4B) and the lower values were found at site 2 lowland (Table 2). A clear temporal pattern in the mean annual values was identified, with $\delta^{13}\text{C}$ values consistently higher at site 3 compared to the other sites (Figure 4A), and a clear separation in site 2 according to water table depth (Fig. 4B). The variability in $\delta^{13}\text{C}$ values within trees at each

sampling site was also analyzed, with the highest variability observed in the upland of site 2, followed by site 3 (Table 2).

Table 2. Statistics summary of *Prosopis caldenia* stable carbon isotope ratios for the periods 1956-2003 (site 1), 1956-1997 (site 2) and 1938-2003 (site 3). For sites 2 and 3, trees were separated between upland and lowland, and young and mature stands, respectively.

Site		Stable carbon isotope ratio				Period
		Max	Min	Mean	sd	
1	All trees	-24.30	-28.21	-26.12	0.68	1956-2003
2	All trees	-23.53	-28.41	-26.17	0.94	1956-1997
	Upland	-23.53	-28.41	-25.84	0.94	
	Lowland	-25.00	-28.16	-26.80	0.57	
3	All trees	-23.00	-26.96	-24.89	0.80	1938-2003
	Young	-23.08	-26.96	-25.04	0.81	
	Mature	-23.00	-26.20	-24.70	0.77	

Note: Max; maximum, Min; minimum; sd; standard deviation, All trees; include all the trees of the site, Upland; include only the trees of the upland condition of site 2, Lowland; include only the trees of the lowland condition of site 2, Young; include only the trees of the young stand of site 3, Mature; include only the trees of the mature stand of site 3.

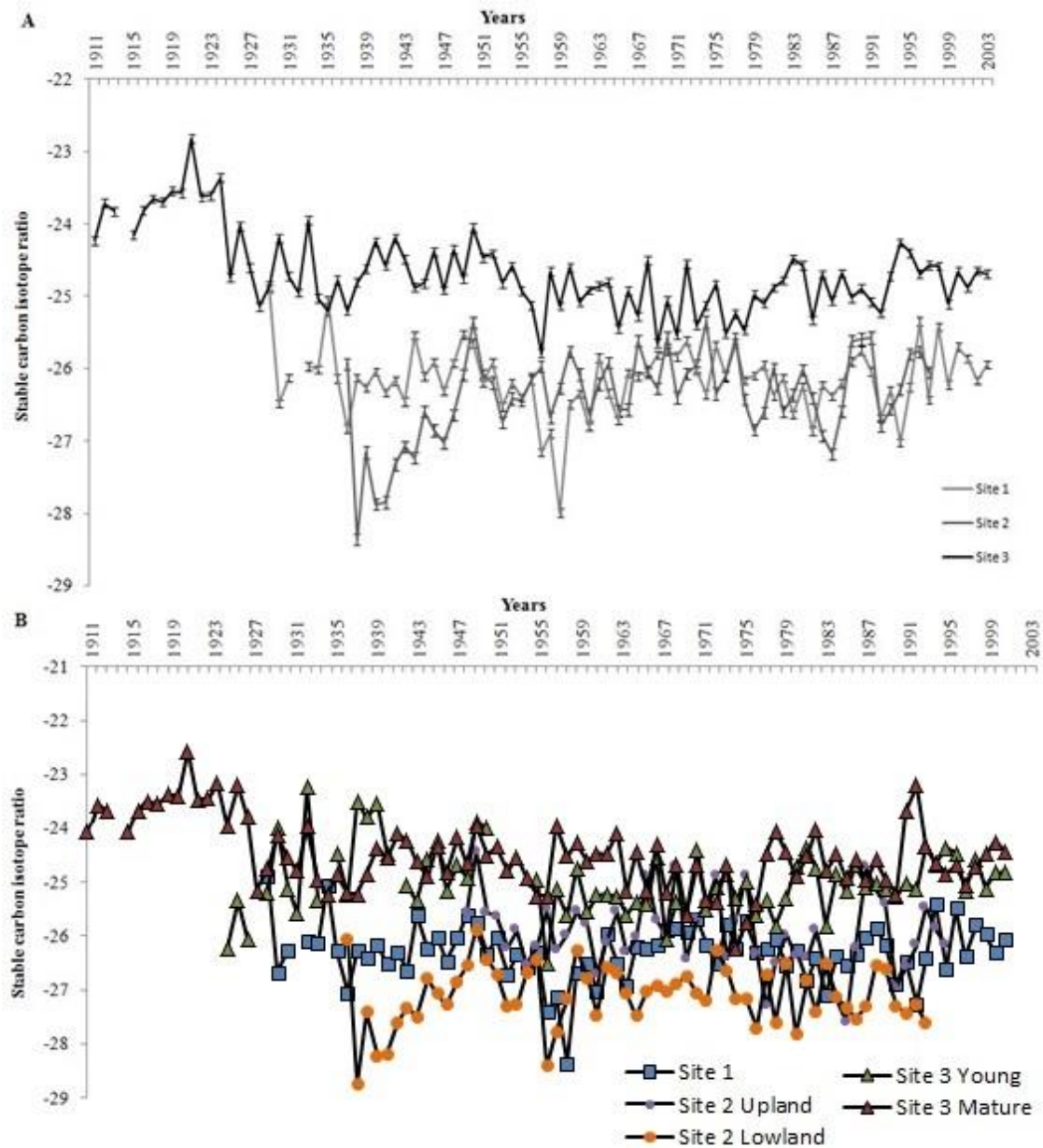


Figure 4. Time series for the annual mean carbon isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$) in *Prosopis caldenia* annual growth rings per sampling site (A), and separated by landscape position and age (B). Site 1 Squares, Site 2 circles (purple upland; orange lowland) and Site 3 triangles (green young and red mature stand). The $\delta^{13}\text{C}$ values were calculated as annual mean values for all the trees in each sampling site.

3.3 Intrinsic water use efficiency

iWUE showed a marked increasing pattern over time with a differentiation among sites (Fig. 5). Site 3 showed the highest iWUE values and the largest variability within site (site mean 80.87 and $sd=8.99$), followed by Site 2 upland (mean site 73.05, $sd=7.73$) and Site 1 (63.51, $sd=6.44$). The lowest values was showed by Site 2 lowland (61.01, $sd=7.48$).

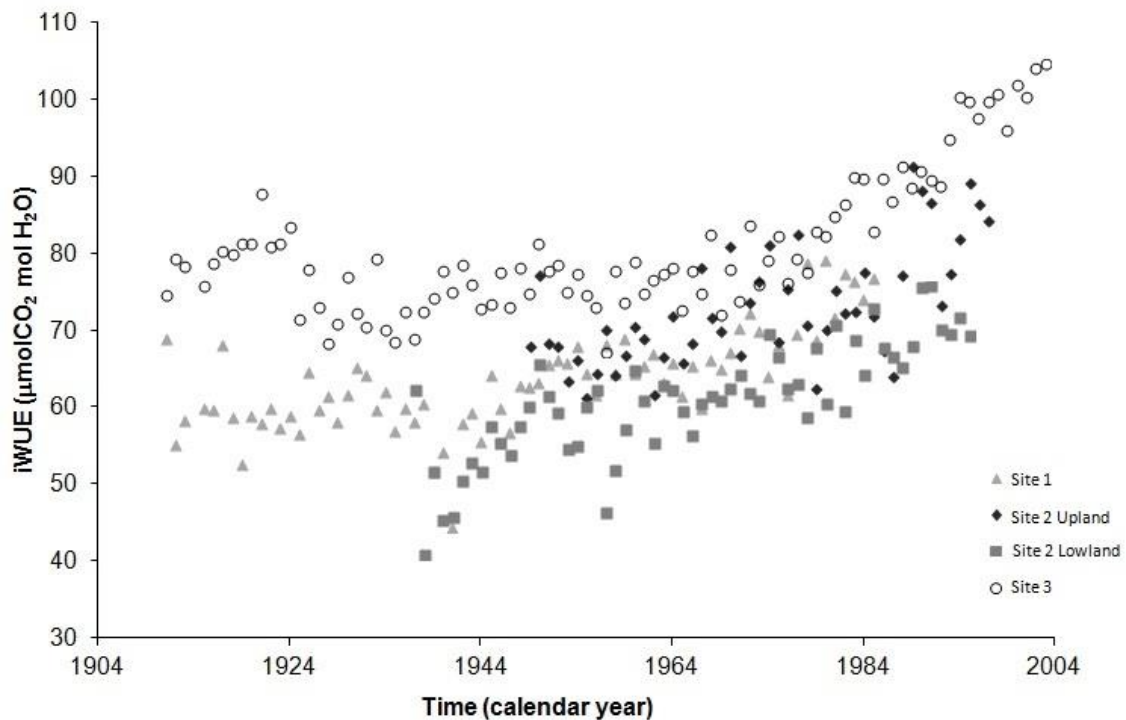


Figure 5. *Prosopis caldenia* intrinsic water use efficiency (iWUE) time series in the annual growth rings at site 1 (triangles), site 2 Upland (rhombus), Site 2 lowland (squares) and site 3 (circles). iWUE ($n=24$) were calculated as the annual mean values for all the trees in each sampling site.

3.4 Climate results

WLDs depicted semiarid climatic conditions with seasonal rainfall, water deficits during summer. Patterns in the timing and magnitude of moist and dry conditions varied between years. An assessment of theseasonal extremes in WLDs illustrated seasonal trends, indicating that the pattern in seasonal mean temperature was constant while precipitation exhibited large variations in the three sampling sites over the analyzed period (Table 7). With de WLDs data, the AAI for each year at each sampling site were calculated (Fig. 6). In sites 1 and 2, temperature data was available starting from 1956 and from 1938 for site 3.

Variations in AAI between sites were detected, higher values of AAI corresponded to years where the water deficit was higher and consequently there were more “arid years” (Fig. 6). The AAI over the analyzed periods ranged from 1.03-0.03 (site 1), 2.67- 0.01 (site 2) and 6.91-0.01 (site 3) with a decreasing tendency detected in all the sampled sites over the studied periods. In site 1 both maximum and minimum AAIs occurred during the decade starting at 1960, and during beginnings and endings of decades starting at 1980 or 2000, with notorious variations in extremes among decades. Site 2 showed the higher value in 1970 (2.67), and a high variability between years and decades was observed. In site 3, 1972 can be established as the inflection point between an arid and high variable period (1938-1971) with the maximum registered values of the series and of all sites (6.9; 3.3). Finally, it could be identified a stable and humid period (1972-2011) where the minimum value was registered (0.01). This site showed the highest variability between years ($sd = 0.88$).

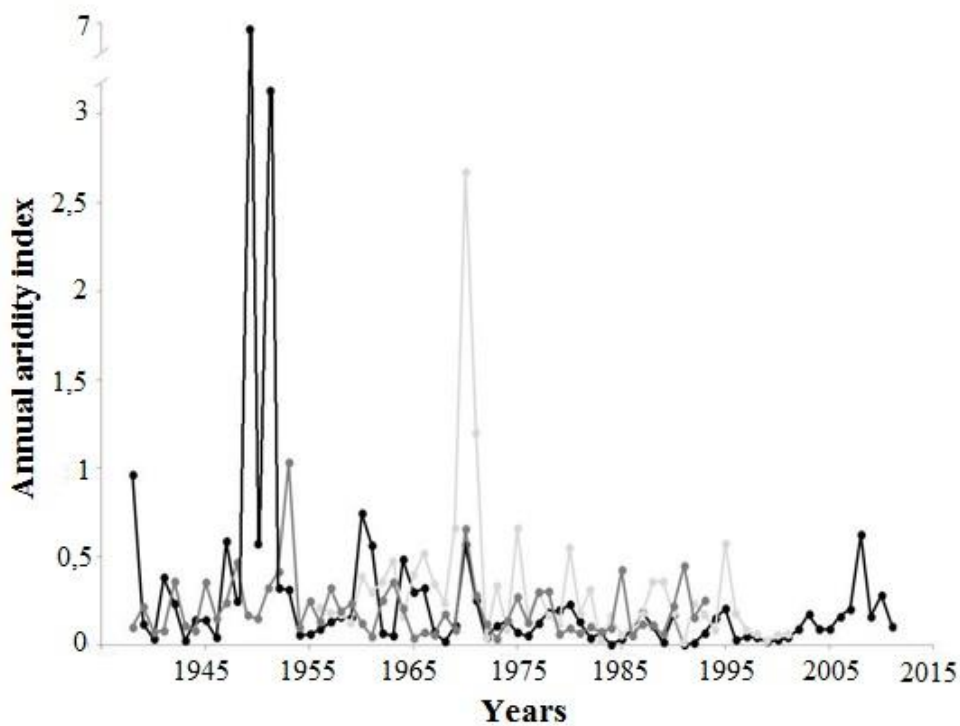


Figure 6. Annual aridity indexes for Site 1 (solid dark grey line), Site 2 (solid grey line) and Site 3 (solid black line). Higher values of correspond to years where evapotranspiration exceeded precipitation.

3.5 Modeling results

Mixed effect models with different fixed and random effects were fitted. The $\delta^{13}\text{C}$ was modeled with the $\delta^{13}\text{C}$ mean value and AAIs as fixed effects. The iWUE with AAIs as fixed effects. And finally the TRIs with $\delta^{13}\text{C}$ as fixed effects. The random effects were common for all the modelling approaches. The mixed effect models fitted for $\delta^{13}\text{C}$ with AAIs as random effects did not show statistically significant values for the estimated parameters in any of the different evaluated model structures.

The modelling approach in which $\delta^{13}\text{C}$ mean value was set as fixed effect showed statistically significant values ($p \leq 0.05$) for all the model parameters. The model behavior was improved (highly significantly) when the site was included as random effect. Suggesting a significant variation in the $\delta^{13}\text{C}$ values between sites. The inclusion of condition within site and tree as random effects also significantly improved the model behaviour (Table 3, model 4).

Table 3. Likelihood ratio test comparing different structures of the $\delta^{13}\text{C}$ mixed model with the mean $\delta^{13}\text{C}$ as fixed effect. Structure with only fixed effects (fe) is progressively expanded by considering random effects on sampling site (site), site situation within sites (inside/), tree within site situation (tree/), and year within tree/ (year/).

Structure	Model	BIC	AIC	df	Test	L. Ratio
fe year/	5	1759.42	1731.10	6	5 vs 4	0.00
fe tree/	4	1752.70	1729.10	5	4 vs 3	235.70*
fe inside/	3	1981.69	1962.81	4	3 vs 2	92.98*
fe, site	2	2053.78	2053.78	3	2 vs 1	367.63**
Fe	1	2419.42	2419.42	2	-	-

Note: BIC; Bayesian Information Criterion, AIC; Akaike Information Criterion, df; degree of freedom; L-ratio; Likelihood ratio test (*); significant differences between models ($p \leq 0.001$); (**)($p \leq 0.0001$).

We followed the same modelling approach with iWUE, in which the model behavior significantly improved by including sampling site as a random effect, indicating that significant differences in the iWUE between them exist, but not within sites (Table 4). Besides, if the tree was included in the model as a random effect, the model behavior improves, suggesting that the tree effect on the iWUE was significant (Table 4, Model 4).

Table 4. Likelihood ratio test comparing different structures of the iWUE mixed model with AIs as fixed effects. Structure with only fixed effects (fe) is progressively expanded by considering random effects on sampling site (site), site situation within sites (inside/), tree within site situation (tree/), and year within tree/ (year/).

Structure	Model	BIC	AIC	df	Test	L. Ratio
fe year/	5	5523.585	5472.971	11	5 vs 4	0.000
fe tree/	4	5510.382	5468.971	9	4 vs 3	98.817**
fe inside/	3	5595.997	5563.788	7	3 vs 2	0.000
fe, site	2	5582.794	5559.788	5	2 vs 1	246.822**
Fe	1	5816.414	5802.611	3	-	-

Note: BIC; Bayesian Information Criterion, AIC; Akaike Information Criterion, df; degree of freedom; L-ratio; Likelihood ratio test (*); significant differences between models ($p \leq 0.001$); (**)($p \leq 0.0001$).

Finally, mixed models for TRIs with $\delta^{13}\text{C}$ as fixed effect and different random structures were fitted. The site, topographic position, and age within sampling site included as random effects improved model behavior (Table 5, Model 3). These results indicate that a significant correlation exists in *P. caldenia* between TRIs and $\delta^{13}\text{C}$, and the variability of the TRIs as a function of the $\delta^{13}\text{C}$ is significantly better represented when topographic position and age are included in the model.

Table 5. Likelihood ratio test comparing different structures of the TRIs mixed model with $\delta^{13}\text{C}$ as fixed effects. Structure with only fixed effects (fe) is progressively expanded by considering random effects on sampling site (site), site situation within sites (inside/), tree within site situation (tree/), and year within tree/ (year/).

Structure	Model	BIC	AIC	df	Test	L. Ratio
fe year/	5	12971.49	12922.78	11	-	-
fe tree/	4	12963.61	12923.75	9	5 vs 4	4.97
fe inside/	3	12958.81	12927.82	7	4 vs 3	8.06*
fe, site	2	12975.41	12953.27	5	3 vs 2	29.45*
Fe	1	12963.46	12950.18	3	2 vs 1	0.91

Note: BIC; Bayesian Information Criterion, AIC; Akaike Information Criterion, df; degree of freedom; L-ratio; Likelihood ratio test (*); significant differences between models ($p \leq 0.001$).

4. Discussion

The *P. caldenia* $\delta^{13}\text{C}$ annual mean values differs between the three sites. Along this North-South transect, a decrease in the iWUE (Fig.5), an increase in the $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 4a) and differences in the occurrence of extreme values and inter-annual variability in the AAI (Fig. 6) were detected. Significant differences in the mean annual TRIs values between sites were found (Table 3) and strong correlations between TRIs and AAI or total precipitation were not found.

Mixed models with an expanding random structure, that include the effect of site, conditions within site, tree and year were fitted in order to understand the $\delta^{13}\text{C}$, TRIs and iWUE variations over the study period. Highly significant differences at site level were found (Table 3), the $\delta^{13}\text{C}$ series reveal a strong spatial coherence, indicating the presence of a common mechanism controlling the ^{13}C -content at each sampling site. Even though, the model behavior improve if the condition within site and tree were included as random effects (Table 3, Model 4). Small variations in the $\delta^{13}\text{C}$ series between trees in each sampling site condition were observed (Table 2). Suggesting that in this case, an external cause such as clima or groundwater table access exerts a greater influence in the observed isotope variations that tree level factors (e.g.: tree age, height, etc) or microsite local disturbances (e.g.: fertility, light, tree density, etc). Allowing to assume appropriate homogeneous site conditions for the proposed analysis.

The $\delta^{13}\text{C}$ calden tree ring varies regarding to the $\delta^{13}\text{C}$ mean value, and the model highly improved when site, condition within site and tree were included as random effects (Table 3, Model 4). Our results showed that highly significant differences in the $\delta^{13}\text{C}$ calden tree ring between sites exist and the detected differences within sites (upland/lowland and young /mature) and trees (Table 3) were significant. The Calden $\delta^{13}\text{C}$ response at site level showed a clear pattern (Fig. 4 A), conversely different trees for the same calendar year showed a high variability of $\delta^{13}\text{C}$ according to the sampling site. The highest values were found at Site 3, it ranged from -23.00 to -26.96, followed by Site 2 upland (-23.53/-28.41), Site 1 (-24.30/-28.21) and finally site 2 lowland (-25.00/-28.16) (Table 2).

The Walter-Lieth Diagrams (WLDs) illustrated the annual aridity indexes (AAIs) trends over time and depicted intra-annual fluctuations of moisture and seasonal extremes occurrences. Temperatures and precipitations are the most common meteorological variables recorded in climatological stations and their relative magnitude indicates two of the most important environmental conditions for plant

growth; potential evapotranspiration and annual water availability. The obtained AAI's not showed a clear decreasing tendency over the study period. But in general, lower values were observed after 1980s (Fig.6). Significant differences in the mean precipitation values during the calden vegetative cycle (June-July) between sites over the studied period were not found (the values ranged from 608 to 658, data not showed). However, an increased in the occurrence of precipitation and AAI's extreme values along the North-South transect was observed.

In order to identify if the detected differences in $\delta^{13}\text{C}$ between sites, sites condition and trees were a consequence of the AAI's variations mixed models where AAI was included as fixed effect and an expanding random structure that included site, conditions within site, tree and year were fitted. In the different random structures evaluated the estimated parameter for the AAI's was not statistically significant, suggesting that the significant observed variations in the $\delta^{13}\text{C}$ between sites were not primarily governed by climate variables.

The low $\delta^{13}\text{C}$ values found at site 1 and site 2 lowland (Table 2, Fig 4 B) could be explained if we assume that these trees hardly suffer drought stress in years of low precipitation since it has an extra water source available. In consequence these trees could maintain the normal photosynthetic rate despite the low precipitations and the climatic signal will not be reflected through the tree ring $\delta^{13}\text{C}$. *Prosopis* are a deep rooted species that depends not only on rainfall supplies but also on groundwater subsidies (Jobbágy et al., 2008a), leading to maintain a relatively high stomatal conductance even during drought periods.

Groundwater table was located between 10-12 m depth at site 1, 0.5 m in site 2 Lowland, greater than 8 m in site 2 Upland and deeper than 140 m at site 3. Several studies have demonstrated the facultative phreatophyte behavior of *Prosopis* species (Snyer and Williams, 2003; Jobbágy et al., 2008a; Bogino and Jobbágy, 2011). Bogino and Jobbágy (2011) found that *P. caldenia* climate-growth association depends on groundwater depth and when trees had access to it, growth becomes increasingly decoupled by rainfall and more responsive to other growth controls such as temperature.

When groundwater level shifts from deep to shallow occurs, it has a progressively positive effect on calden growth (since acts like a supplementary source of water) until a threshold depth where water-logging and negative effects on growth starts reaching even the tree death (Bogino and Jobbágy, 2011). The common idea that

warm and dry years are the cause of narrow tree rings and high $\delta^{13}\text{C}$ values probably due to drought stress in this kind of ecosystems could not be true. In figures 4 A and B a general stratification pattern of the $\delta^{13}\text{C}$ mean values per sampling site following a groundwater access gradient can be identify. This suggest that groundwater conditions could be more important that AAIs when the carbon isotope variation in *P. caldenia* tree rings has to be explained.

In site 3 two stands with different age conditions were sampled. In the young one the stand mean age was 45 and in the mature 82 years (Table 1). Several studies have report an increase in the $\delta^{13}\text{C}$ values of young trees and this has become known as the “juvenile effect”. The causes of this, could be the use of respired air by sapling (Scheleser and Jayasekera, 1985) or the height increase, since leaf water potential declines with height, this would cause a reduction in the stomatal conductance and hence an increase in the tree rings $\delta^{13}\text{C}$ values (Ryan and Yoder, 1997; McDowell et al., 2002).

The juvenile effect in the tree ring $\delta^{13}\text{C}$ value is a serious limitation for environmental reconstructions since it could reflecting changes in tree development or height rather than an environmental signal. In our case, significant differences in the $\delta^{13}\text{C}$ values for the same year in young and mature stands at site 3 were not found (Figure 4B). The absence of the “juvenile effect” in *P. caldenia* data could be explained in part, by the initial situation in which these young calden seedlings were established. It was an agricultural land without trees, in which the process of recycling respired air did not occur (Fig. 3A). In addition the *P. caldenia* increase in height is not as important as in other species in which the stomatal conductance declines with the height (McDowell et al., 2002) (e.g.: *Pinus* sp., *Pseudotsuga* sp, between others). At this site the calden dominant height in the mature stand was 7 and 5 m in the young one.

The most common tree response to rising CO_2 atmospheric concentration is an increase in the iWUE. Since with more CO_2 available in the atmosphere the stomata is able to limit the water loss without adversely affecting the assimilation rate (Gagen et al., 2011b). Saurer et al. (1997) found that 125 of 126 sampled trees for $\delta^{13}\text{C}$ across Europe showed improvements in the iWUE over the recent past. The same trend was detected in *P. caldenia* iWUE over the studied period (Fig.5).

Differences in the iWUE between sites and site condition were detected. A possible explanation for this could be the access to groundwater; if this is assume a response pattern to groundwater level could be identified. While deeper the groundwater

level more efficiency in the iWUE was identified (Fig. 5). The observed tendencies (decreasing for $\delta^{13}\text{C}$ and increasing for iWUE) could be associated with variations in the water availability at each sampling site (precipitations and groundwater access). Positive tendencies in $\delta^{13}\text{C}$ have been reported in sites where soil moisture was decreasing, since this factor leads to a reduction in the stomatal conductance (Leavitt and Long 1989; Saurer et al., 1995, 1997; Treydte et al., 2001). However, this is a possible explanation for the iWUE observed tendency and specific studies are needed to confirm this hypothesis.

Differences in the iWUE between different site conditions at site 3 (young and mature) were not observed (data not showed), so all trees of this site were plotted together. The highest iWUE values were found at site 3, followed by site 2 Upland, site 1 and finally site 2 Lowland (Fig. 5). It should be noted that when samples from different geographic points are comparing differences in the $\delta^{13}\text{C}$ and iWUE values among populations might be partly due to species adaptative strategies (Anderson et al., 1996; Schulze et al., 1998). This issue can bring about an additional noise to the climatic signal present in $\delta^{13}\text{C}$, which can be either enhanced or decreased (Schulze et al., 1998). Nevertheless, environment is by far the main factor responsible for $\delta^{13}\text{C}$ variation in C_3 plants (Ferrio et al., 2003).

In sites where the water deficit ranged from mild to very strong, the iWUE is mainly governed by the soil water availability. However, the relations between iWUE and the climatic variables (temperatures and precipitations) are stronger and clear in sites with reduced water stress. At this sites the water shortage affects the stomatal conductance but not seriously the photosynthetic rate. Trees will showed different physiological responses to variations in the atmospheric CO_2 concentration according to the site and/or stand environmental characteristics (Srur et al., 2008). As iWUE changes, it is possible that the $\delta^{13}\text{C}$ -climate relationship and the tree-ring width/density and climate will alter too. As trees become less sensitive to moistures stress, they may not respond as strongly to other climatic limiting factors (Gagen et al., 2011b). The different $\delta^{13}\text{C}$ values found reflect the extent to which the soil moisture content along the North-South gradient differentially regulates the *P. caldenia* stomatal conductance and the photosynthetic rate processes (Fig 4 A and B).

Finally, a mixed model with TRIs as response variable, $\delta^{13}\text{C}$ as fixed effect and the same random structure as explained before was fitted, in order to indentify if a

relation between these two variables exist. In this case all the model parameters were statistically significant, and the model behavior highly improves if site and condition within site were included as random effects (Table 5). These results suggest, that calden physiological responses to variations in the hydrological site condition were related with the tree-ring width. These two different analytical approaches can be used as complementary techniques to understand the growth dynamics of the species under changing climatic conditions. In some cases isotopes may have a better correlation with climatic variables than it has with tree-ring width (Andreu et al., 2008), although one proxy does not limit the use of others.

5. Conclusions

The *Prosopis caldenia* physiological respond is sensitive to global and local environmental changes. The intrinsic water use efficiency has been increasing over the second half of the last century accompanying an overall increase in the CO₂ concentration but is limited to strong water deficit. The tree ring variation in the ¹³C/¹²C ratio and ring width are correlated and both influenced by the tree access to a groundwater. The groundwater level must be included when the *P. caldenia* physiological or growth responses and/or the Caldenales growths dynamics are analyzed. Standard dendrochronological techniques and stable isotopes analysis are complementary techniques that together can help to fully understand this ecosystem.

6. Acknowledgements

We would like to thank Florencia Vivalda and Esteban Dussart for allowing us to use part of his dendrochronological data base. Also we gratefully acknowledge funding from the ERASMUS MUNDUS ECW 2009 1655/001-001 European Union mobility programme fellowship awarded to the corresponding author. We also would like to thank Iris Kuhlmann and Heike Geilmann for her support with the isotope measurements.

BIBLIOGRAFÍA

Abrahamson, W., Layne, J. 2003. Long term patterns of acorn production for five oak species in xeric Florida uplands. *Ecology* 84 (9): 2476-2492.

Acker, S., Halpern, C., Harmon, M., Dyrness, C. 2002. Trends in bole biomass accumulation, net primary production and tree mortality in *Pseudotsuga menziesii* forest of contrasting age. *Tree Physiology*, 22: 213-217.

Affleck, D. 2006. Poisson mixture models for regression analysis of stand level mortality. *Canadian Journal of Forest Research*. 36: 2994–3006.

Aitchinson, J. 1955. On the distribution of a positive random variable having a discrete probability mass at the origin. *Journal of the American Statistical Association* 50: 901–908.

Álvarez-González, J., Ruiz González, A., Rodríguez-Soalleiro, R., Barrio-Anta, M. 2005. Ecoregional-based stand density management diagrams for *Pinus pinaster* L. in Galicia (northwest Spain). *Annals of Forest Sciences*. 62: 115-127.

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. *Journal of Arid Environments* 75:7–13

Amaya, J., Merenson, C., Esper, J., Chiavassa, S., Calisalla, J., Rubieti, C. 2002. Estadística de incendios forestales. Edit. Sec. De Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ministerio de Desarrollo Social. [online 20 april 2006] URL: www.medioambiente.gov.ar

Amieva, E. 2007. El Parque Luro. Santa Rosa: Fondo Editorial Pampeano. APN. Las aéreas protegidas de la Argentina, herramienta superior para la conservación de nuestro patrimonio natural y cultural. Buenos Aires: Administración de Parque Nacionales.

Anadón, J., Sala, O., Turner, B., Bennett, E. 2014. Effect of woody-plant encroachment on livestock production in North and South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111 (33): 11907-11908

Anderson, D., Aguila, J. Bernardón, A. 1970. Las formaciones vegetales de la provincia de San Luis. RIA (INTA). Vol. VII (3): 153-183. Buenos Aires.

Anderson, J., Williams, J., Kriedemann, P., Austin, M., Farquhar, G. 1996. Correlations between carbon isotope discrimination and climate of native habitats for diverse eucalypt taxa growing in a common garden. *Australian Journal of Plant Physiology* 23:311–320.

Andrada, A., Tellería, M. 2005. Pollen collected by honey bees (*Apis mellifera* L.) from south of Calden district (Argentina): botanical origin and protein content. *Grana* 44 (2): 115-122.

Andreu, L., Plaells, O., Gutiérrez, E., Helle, G., Schleser, G. 2008. Climatic significance of tree-ring width and $\delta^{13}\text{C}$ in a Spanish pine forest network. *Tellus* 60: 771-781.

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.

Atanasio, M. 2014. Influencia de raleos selectivos sobre el crecimiento de *Prosopis alba* Griseb. XXVIII Jornadas Forestales de Entre Ríos. Entre Ríos, Argentina. [online 9 february 2014] URL: <http://inta.gob.ar/documentos/influencia-de-raleos-selectivos-sobre-el-crecimiento-de-prosopis-alba-griseb/>

Australian Weeds Committee. 2012. Mesquite (*Prosopis* spp.) strategic plan 2012–17. Canberra: Weeds of National Significance, Australian Governmental Department of Agriculture, Fisheries and Forestry.

Bahre, C., Shelton, M. 1993. Historic vegetation change, mesquite increases, and climate in southeastern Arizona. *Journal Biogeography* 20: 489-504.

Balboa-Murias, M., Rodríguez-Soallero, R., Merino, A., Álvarez-González, 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.

Barbeito, O., Beltramone, C., Ambrosino, S., Contreras, P., Quintana, F., Barrera, F. 2008. Estudio geomorfológico de la cuenca del Morro departamento Pedernera. San Luis. Ministerio del Campo, Gobierno de la provincia de San Luis.

Barber, V., Juday, G., and Finney, B. 2000. Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature* 405: 668-673.

Barbosa O. Descripción del ecosistema. In: Barbosa O. and Privitello, L., editors, *Caracterización Ecológica y utilización del caldenal de San Luis (Argentina)*. San Luis (Argentina): FICES, 2005.

Barrio-Anta M, Álvarez-González, 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.

Becker, R., Wilks, A., Brownrigg, R. 2012. mapdata: Extra map databases. R package version 2.2-1. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/mapdata/index.html>

Belasco, E., Ghosh, S. 2008. Modeling censored data using zero-inflated regressions with an application to cattle production yields. American Agricultural Economics Association Annual Meeting, Florida, July 2008. Available on line at <http://ageconsearch.umn.edu/bitstream/6341/2/456273.pdf>.

Bernardos, J., Viglizzo, E., Jouvét, V., Lertora, F., Pordomingo, A., Cid, F., 2001. The use of EPIC model to study the agroecological change during 93 years of farming transformation in the Argentine Pampas. *Agricultural Systems* 69: 215-234.

Bert, D., Leavitt, S., Dupouey, J. 1997. Variations of wood $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology* 78: 1588- 1596.

von Bertalanffy, L., 1956. General system theory. *General Systems* 1: 1-17.

Blazquez, F., Pelaez D., Andrioli, R., Elia, O. 2014. Influence of woody species on aerial growth of perennial grasses in semi-arid rangelands of central Argentina *PHYTON* 83: 397- 405.

Blöshl, G., Ardoin-Bardin, S., Bonell, M., Dorninger, M., Goodrich, D., Gutknecht, D., Matamoros, D., Merz, B., Shand, P., Szolgay, J. 2007. At what scales do

climate variability and land cover change impact flooding and low flows? Hydrological processes 21: 1241-1247.

Bi, H., Turner J., Lambert M. 2004. Additive biomass equations for native eucalypt forest trees of temperate Australia. *Trees* 18 (4): 467-79.

Bogino, S., Villalba, R. 2008. Radial growth and biological rotation age of *Prosopis caldenia* BURKART in Central Argentina. *Journal of Arid environments* 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 Ecology and Management* 262: 1766-1774.

Bogino, S. and Bravo, F. 2014. Carbon stable isotope-climate association in tree rings of *Pinus pinaster* and *Pinus sylvestris* in Mediterranean environments. *Bosque (Valdivia)*, 35(2): 175-184.

Bond-Lamberty, B., Wang, C. Gower, S., Norman, J. 2002. Leaf area dynamics of a boreal black spruce fire chronosequence. *Tree Physiology* 22: 993-1001.

Bond-Lamberty, B., Peckham ,S., Ahl, D., Gower, S. 2007. Fire as the dominant driver of central Canadian boreal forest carbon balance. *Nature* 450 (7166): 89-3.

Bonino, E. 2006. Changes in carbon pools associated with a land use gradient in the Dry Chaco, Argentina. *Forest Ecology and Management* 223 (1-3): 183-189.

Bontti, E., Boó, R., Lindstrom, L. Elía, O. 1999. Botanical composition of cattle and vizcacha diets in central Argentina. *Journal of Range Management* 53 (4): 370-377.

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.

Borella, S., Leuenberger, M. 1998. Reducing uncertainties in $\delta^{13}\text{C}$ analysis of tree rings: Pooling, milling and cellulose extraction. *Journal of Geophysical Research* 103 (16): 19519-536.

Bowman, D., Brienen, R., Gloor, E., Phillips, O., Prior, L., 2013. Detecting trends in tree growth: not so simple. *Trend plant Science* 18: 1-17.

Boyer, W. 1978. Heat accumulation: An easy way to anticipate the flowering of southern pines. *Journal of Forestry* 76: 20-23.

Boyero, M. 1985. "*Prosopis caldenia* Burk., en Argentina". Segundo Encuentro Regional CIID América Latina y el Caribe. Forestación en zonas áridas y semiáridas, pag.: 270-323. Santiago de Chile.

Burkart, A. 1939. El nombre científico del caldén en La Pampa. *Darwiniana* 3: 111-115.

Burkart, A. 1952. Las leguminosas Argentinas silvestres y cultivadas. Acme Agency.

Burkart, A. 1967. Leguminosas. Flora de la Provincia de Buenos Aires. Vol. IV. Parte III: 394-467. INTA Buenos Aires.

Bucher, E. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista chilena de Historia Natural* 60: 265-273.

Braswell, B., Schimel, D., Linder, E., Moore, B. 1997. The response of global terrestrial ecosystems to interannual temperature variability. *Science* 278: 870-872.

Bravo, S., Gimenez, A., Moglia, J. 2001. Efectos del fuego en la madera de *Prosopis alba* Griseb. y *Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron, Mimosaceae. *Bosque* 22 (1): 51-63.

Briffa, K., Schweingruber, F., Jones, P., Osborn, T. 1998a. Reduced sensitivity of recent tree growth to temperature at high northern latitudes. *Nature* 391: 678-682.

Briffa, K., Schweingruber, F., Jones, P., Osborn, T., Harris, I., Shiyatov, S., Vaganov, A., Grudd, H. 1998b. Trees tell of past climates: but are they speaking less clearly today? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biology Sciences*, 353: 65-73.

Briffa, K., 2000. Annual climate variability in the Holocene –interpreting the message from ancient trees. *Quaternary Science Reviews* 19: 87-105.

Briffa, K., Osborn, T., Schweingruber, F., Harris, I., Jones, P., Shiyatov, S., Vaganov, E. 2001. Low frequency temperature variations from a northern tree-ring density network. *Journal of Geophysiological Research* 106: 2929–2941.

Briffa, K., Osborn, T., Schweingruber, F. 2004. Large-scale temperature inferences from tree rings: a review. *Global and Planetary Change* 40: 11–26.

Brown, L., Boudjelas, S., De Poorter, M. 2004. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global Invasive Species Database. Auckland, New Zealand: The Invasive Species Specialist Group (ISSG), Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN).

Büntgen, U., Frank, D., Schmidhalter, M., Neuwirth, B., Seifert, M., Esper, J., 2006. Growth/climate response shift in a long subalpine spruce chronology. *Trees* 20: 99–110.

Cabrera, A., Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. ed. Organization of American States, Washington.

Cabrera, A. 1976. *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería. Tomo II, Fascículo 1. 2º Edición, Editorial ACME, 85 pp.

Cabrera, A., Willink, A. 1980. *Biogeografía de América Latina*. O.E.A. Serie Monográfica N°4. Washington DC.

Cabrera, A. *Regiones fitogeográficas Argentinas*. 1994. 2nd Ed. Tome II, Fascicle 1, Buenos Aires (Argentina): ACME.

Cahill, S., Llimona, F., 2004 Demographics of a wild boar *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 population in a metropolitan park in Barcelona. *Galemys* 16, 37-52.

Cairns, M., Brown, S., Helmer, E., Baumgardner, G. 1997. Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia* 111(1): 1-11.

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 Ecology and Management* 255 (3-4): 660-673

Calama, R., Mutke, S., Tomé, J., Gordo, J., Montero, G. and Tomé, M. 2011. Modelling spatial and temporal variability in a zero-inflated variables: The case of stone pine (*Pinus pinea*) cone production. *Ecological modelling* 222: 606-618.

Candel-Pérez, D., Linares, J., Viñepla, B., Lucas-Borja, M. 2012. Assessing climate growth relationships under contrasting stands of co-occurring Iberian pines along an altitudinal gradient. *Forest Ecology and Management* 274: 48-57

Cariaga, R., Agüero, P., Ravett, D., Vilela, A. 2005. Differences in production and mortality of reproductive structures in two *Prosopis* L. (Mimosaceae) shrub species from Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 63: 696–705.

Carrer, M., Urbinati, C. 2004. Age-dependent tree-ring growth responses to climate in *Larix decidua* and *Pinus cembra*. *Ecology*, 85(3): 730–740

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

Cano, E., Fernández, B., Montes, D. 1980. Vegetación. Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de La Pampa. Buenos Aires (Argentina): INTA, Provincia de la Pampa and Universidad Nacional de La Pampa. Buenos Aires.

Cano, E., Estelrich, H., Holgado, H. 1985. Acción del fuego en los estratos gramínicos y arbustivos de un bosque de caldén. *Revista de la facultad de Agronomía* 1: 81-96.

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

Cavelier J. 1992. Fine-root biomass and soil properties in a semi-deciduous tropical forest in Mexico. *Plant Soil* 142 (2): 187-01.

Chauchard, C., Sbrancia, L., Medina, A., Rabino, A. 2009. *Prosopis caldenia* [Burk] total volume functions, Argentina. *Quebracho* 17 (1-2): 41-51.

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

Chopra, D. 2001. Studies on genetic diversity and reproductive biology of *Prosopis juliflora* (SWARTZ) DC. Doctoral thesis. Chaudhary Charan Singh Haryana Agricultural University.

Ciais, P., Bombelli, A., Williams, M., Piao, S., Chave, J., Ryan, C. et al. 2011. The carbon balance of Africa: synthesis of recent research Studies. *Philosophical Transactions of the Royal Society A:Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 369 (1943): 2038–57.

Clarke, C., George, R., Bell, R., Hatton, T. 2002. Dryland salinity in south-western Australia: its origin, remedies, and future research directions. *Australian Journal of Soil Research* 40: 93-113. DOI: 10.1071/SR01028.

Colenutt, M., Luckman, B. 1991. The dendrochronological characteristics of alpine larch. *Canadian Journal of Forest Research* 25: 777–789.

Collado, A., Chuvieco, E., Camarasa, A. 2002. Satellite remote sensing analysis to monitor desertification processes in the crop-rangeland boundary of Argentina. *Journal of Arid Environments* 52: 121-133.

Cook, E., Holmes, R. 1984. Program ARSTAN user manual. Lab. Tree Ring. Res. Univ. Of Arizona, Tucson, Arizona, UEA.

Cook, E., Briffa, K., Shiyatov, S., Mazepa, V. 1990. Tree ring standardization and growth-trend estimation. Pages 104–123 in E. R. Cook and L. A. Kairiukstis, editors. *Methods of dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

Cook, E., Briffa, K., Meko, D., Graybill, A., Funkhouser, G. 1995. The 'segment length curse' in long tree-ring chronology development for palaeoclimatic studies. *The Holocene* 5 (2): 229-237.

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.

Cony, M. 1996. Genetic variability in *Prosopis flexuosa* D.C., a native tree of the Monte phytogeographic province, Argentina. *Forest Ecology and Management* 87: 41-49.

D'Arrigo, R., Kaufmann, R., Davi, N., Jacoby, G., Laskowski, C., Myneni, R., Cherubini, P. 2004. Thresholds for warming-induced growth decline at elevational tree line in the Yukon Territory. *Glob. Biogeochem. Cycles* 18. doi:10.1029/2004GBO02249.

D'Arrigo, R., Wilson, R., Liepert, B., Cherubini, P. 2007. On the "Divergence problem" in Northern Forest: a review of tree-ring evidence and possible causes. *Global Planet. Change* 60 (3-4): 289-305. doi: 10.1016/j.gloplacha.2007.03.04

Davi, H., Dufrière, E., Francois, C., Le Marie, G., Lousteau, D., Bosc, A., Rambal, S., Granier, A., Moors, E. 2006. Sensitivity of water and carbon fluxes to climate changes from 1960-2000 in European forest ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology* 141: 35-56.

Dean, T., Baldwin, V. 1993. Using a density–management diagram to develop thinning schedules for Loblolly pine plantations. Research paper SO-275. USDA, Forest services, Southern forest experiment station.

De Fina, A., Ravelo, A. 1975. *Climatología y Fenología Agrícolas*. EUDEBA. 59-80 pp.

De Petre, A., Karlin, U., Ali S., Reynero, N. 2013. *Proyectos de Investigación Aplicada a los Recursos Forestales Nativos. Alternativas de sustentabilidad del bosque nativo del Espinal. Área Captura de Carbono*. [Project final report on the Internet] Buenos Aires (Argentina): Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la nación Argentina. [updated 2013 July 29; cited 2013 February 14] Available from: <http://www.ambiente.gov.ar/archivos/web/PBVyAP/File/A3/PIARFON%20MyE/Captura%20de%20carbono.pdf>

Despland, E., Houle, G. 1997. Climate influences on growth and reproduction of *Pinus banksiana* (Pinaceae) at the limit of species distribution in eastern North America. *American Journal of Botany* 84: 928-937.

De Villalobos, A., Peláez, D., Bóo, R., Mayor, M., Elía, O. 2007. Effect of a post fire environment on the establishment of *Prosopis caldenia* seedlings in central semiarid Argentina. *Austral Ecology* 32. 581–591.

Distel, R., Bóo, R. 1995. Vegetation states and transitions in temperate semiarid rangelands of Argentina, Vol 1: 117. Proc. 5th International Rangelands Congress. Salt Lake City, Utah, USA.

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*. *Journal of Arid Environments* 32: 251-257.

Dodd, J., Holtz, S. 1971. Integration of burning with mechanical manipulation of south Texas grassland. *Journal of Range Management*. 24: 130–136

Drew, T., Flewelling, J. 1979. Stand density management: an alternative approach and its application to Douglas-fir plantations. *Forest Science* 25: 518-532.

Driscoll, W., Wiles, G., D'Arrigo, R., Wilmking, M., 2005. Divergent tree growth response to recent climatic warming, Lake Clark National Park and Preserve, Alaska. *Geophysiological Research Letters* 32, L20703. doi:10.1029/2005GL024258.

Dussart, E., Peinetti, R., Boninsegna, J. 1997. Análisis del crecimiento de *Prosopis caldenia* Burkart en relación con parámetros ambientales y fuego. XVIII Reunión argentina de Ecología, Buenos Aires, p.21.

Dussart, E., Lerner, P., Peinetti, R. 1998. Long-term dynamics of two populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *Journal of Range Management* 51: 685-691.

Dussart, E., Chirino, C, Morici, E., Peinetti, R. 2011. Reconstrucción del paisaje del caldenal pampeano en los últimos 250 años. *Quebracho* 19 (1-2): 54-65.

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 Luis, Argentina.

Edminster, C., Olsen, W. 1995. Thinning as a tool in restoring and maintaining diverse structure in stands of southwestern ponderosa pine. In: Conference on Adaptive

Ecosystem Restoration and Management: Restoration of Cordilleran Conifer Landscapes of North America. Flagstaff, Arizona. Gen. Tech. Rep. RM-GTR-278. Fort Collins , CO: U.S. Department of Agriculture , Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range experiment station. 91 pp.

Eagleson, P. 2002. Ecohydrology: Darwinian Expression of Vegetation Form and Function, doi:10.1017/CBO9780511535680, Cambridge Univ. Press, Cambridge, U. K.

Eggleston, H., Buendia, L., Miwa, K., Ngara, N., Tanabe, K. 2006. Revised 2006 IPCC Guidelines for National Greenhouse Gas Inventories Programme. Hayama (Japan): IGES.

Ehleringer, J., Hall, A., Farquhar, G. 1993. Stable isotopes and plant carbon/water relations. Academic Press, San Diego.

Espelta, J., Cortés, P., Molowny-Horas, R., Sánchez-Humanes, B., Retana, J. 2008. Masting mediated by summer drought reduces acorn predation in mediterranean oak forest. Ecology 89: 805-817.

FAO. 2006. Problems posed by the introduction of *Prosopis* spp. in selected countries. Rome: Plant Production and Protection Division, Food and Agricultural Organization of the United Nations.

FAO. 2007. State of world's forest. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the united nations.141 pp.

FAO. 2010. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2010: Informe principal. Estudio FAO Montes n.º 163. Roma. www.fao.org/docrep/013/i1757s/i1757s00.htm.

FAO. 2012. El estado de los bosques del mundo. Rome (Italy): Food and Agriculture Organization of the united nations.

Farquhar ,G., O'Leary, M., Berry, J. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. Australian Journal of Plant Physiology 9: 121-37.

Favreau, G., Cappelaere, B., Massuel, S., Leblanc, M., Boucher, M., Boulain, N., Leduc, C. 2009. Land clearing, climate variability and water resources increase in semiarid southwest Niger: a review. *Water resource research* 45: 1-16.

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.

Ferrio, J., Florit, A., Vega, A., Serrano, L., Voltas, J. 2003 $\Delta^{13}\text{C}$ and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia* 137: 512-518.

Ffolliot, P., Thames, J. 1983. Recolección, manipuleo, almacenaje y pretratamiento de la semillas de *Prosopis* en América Latina. FAO, Tucson, Arizona

Fischer, M., Di Bella, C., Jobbágy, E. 2007. Factores que controlan la distribución espacio-temporal de los incendios en la región semiárida argentina. In: Teledetección- Hacia un mejor entendimiento de la dinámica global y regional Ed. Martin, 2007, ISBN: 978-987-543-126-3.

Fortin, M., De Blois, J., 2007. Modelling tree recruitment with zero-inflated models: the example of hardwood stands in Southern Québec. *Canadian Forest Sciences* 53 (4): 529-539.

Francey, R., Farquhar, G. 1982. An explanation of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in tree rings. *Nature* 297: 28-31.

Fritts, H. 1976. *Tree rings and Climate*. Academic Press, New York 567 pp.

Gabutti, E. 2002. El Caldenal en el centro de la provincia de San Luis. Actas 1ª Reunión Nacional para la conservación de la Caldenia Argentina. Agencia Córdoba D.A.C. y T.S.E.M. Dirección de ambiente pp.: 23-24.

Gagen, M., McCarroll, D., Loader, N., Robertson, I. 2011a. Stable Isotopes in Dendroclimatology: Moving Beyond 'Potential'. In: *Dendroclimatology Progress and Prospects*. Hughes, M., Swetman, T., Diaz, H. Springer, Netherlands

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 Biology* 17, (2): 1064–1072.

Gasparri, N., Manghi, E. 2004. Estimación de volumen, biomasa y contenido de carbono en las regiones forestales Argentinas. Informe final. Buenos Aires: Dirección de bosques. Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable.

Gaston, G., Brown, S., Lorenzini, M., Singhi, K. 1998. State and change in carbon pools in the forest of tropical Africa. *Global Change Biology* 4(1): 97-114

George, R., McFarlane, D., Nulsen, R. 1997. Salinity threatens the viability of agriculture and ecosystems in Western Australia. *Hydrogeology Journal* 5: 6-21.

Gea-Izquierdo, G., Cañellas, I., Montero, G. 2006. Acorn production in Spanish holm oak woodlands. *Investigaciones Agrarias: Sistemas y Recursos Forestales*: 15(3): 339-354.

Genise, J., Palacios, R., Hoc, P., Carrizo, R., Moffat, L., Mom, M., Agullo, M., Picca, P., Torregrosa, S. 1990. Observaciones sobre la biología floral de *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoidae) II. Fases florales y visitantes en el Distrito Chaqueño Serrano. *Darwiniana* 30: 71-85

Gerhardt, K., Fredriksson, D. 1995. Biomass allocation by broadleaf mahogany seedlings, *Swietenia microphylla* (King), in abandoned pastures and secondary dry forest in Guanacaste, Costa Rica. *Biotropica* 27 (2): 171-5.

Giantomasi, M., Roig Juñent, F., Villagra, P., Srur, A. 2009. Annual variation and influence of climate on the ring width and wood hydrosistem of *Prosopis flexuosa* DC trees using image analysis. *Trees* 23: 117-126.

Gile, L., Gibbens, R., Lenz, J. 1997. The near-biquoteous pedogenic world of mesquite roots in an arid basin floor. *Journal of Arid Environments* 35:39-58.

Gómez Hermida, V., Demaría, M., Maceira, N. 2002. Estado de conservación del bosque de caldén en la Provincia de San Luis. Evaluación preliminar basada en el empleo de imágenes satelitales. Primera Reunión para la Conservación de la Caldenia Argentina, Córdoba, Noviembre de 2002. pp .: 23-24.

Gorondi, A. 1995. La reintroducción del fuego en el ecosistema bosque de caldén. *Revista de la Facultad de Agronomía* 5: 149-54.

Goslee, S., Urban, D. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *Journal of statistical software* 22: 1-19.

Goslee, S., Urban, D. 2012. Ecodist: Dissimilarity-based functions for ecological analysis. R package version 1.2.7. URL <http://CRAN.R-project.org/package=ecodist>

Gordon, L., Peterson, G., Bennett, E. 2008. Agricultural modifications of hydrological flows create ecological surprises. *Trends in ecology & Evolution* 23: 211-219.

Gower S. 1987. Relations between mineral nutrient availability and fine root biomass in two Costa Rica tropical forest wet forests: a hypothesis. *Biotropica* 19 (2):171-5.

Grau, H., Aide, T., Gasparri, N. 2005. Globalization and soybean expansion into semiarid ecosystems of Argentina, *Ambio* 34: 265–266.

Grau, H., Gasparri, N., Aide, T. 2008. Balancing food production and nature conservation in the neotropical dry forests of northern Argentina, *Global Change Biology* 14: 985–997, doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01554.x.

Graumlich, L., Brubaker, L., Grier, C. 1989. Long term trend in forest net primary productivity: Cascade Mountains, Washington. *Ecology* 70: 405-410.

Gray, B. 1982. Comment on transfer functions. Pages 56– 58 in M. K. Hughes, P. M. Kelly, J. R. Pilcher, and V. C. LaMarche, editors. *Climate from tree rings*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Grisino-Mayer, H. 2001. Evaluating cross-dating accuracy: a manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research* 57: 205-211.

Groethendieck, G. 2014. Perform SQL Selects on R Data Frames. Versión 0.4-9 distributed under GPL-2 licence, URL <http://cran.r-project.org/web/packages/sqldf/index.html>

Guijarro, J., 2011. User's guide to climatol. An r contributed package for homogenization of climatological series (and functions for drawing wind-rose and Watted & Lieth diagrams) Version 2.1, distributed under GPL licence, version 2 or newer. Guide version 1.0 URL <http://webs.ono.com/climatol/climatol.html>

Hall, D., 2000. Zero inflated, Poisson and binomial regression with random effects: a case study. *Biometrics* 56: 1030-1039.

Han, Q., Kabeya, D., Iio, A., Kakubari, Y. 2008. Masting in *Fagus crenata* and its influence on the nitrogen content and dry mass of Winter buds. *Tree Physiology* 28: 1269-1276.

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.

Hamilton, J., Delucia, E., George, K., Naidu, S., Finzi, A., Schlesinger, W. 2002. Forest carbon balance under elevated CO₂. *Oecologia* 131: 567-578.

Hampe, A., Petit, R. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecological Letters* 8: 461-467.

Hatton, T., Salvucci, G., Wu, H. 1997. Eagleson's optimality theory of an ecohydrological equilibrium: Quo vadis?, *Functional Ecology* 11: 665-674, doi:10.1046/j.1365-2435.1997.00159.x.

Herrero, C., Bravo, F. 2012. Can we get an operational indicator of forest carbon sequestration? A case study from two forest regions in Spain. *Ecological Indicators* 17: 120-6.

Heilbron, D., 1994. Zero-altered and other regression models for count data with added zeros. *Biometrical Journal* 36: 531-547.

Henningsen, A., Hamann, J. 2007. Systemfit: a package for estimating systems of simultaneous equations in R. *Journal of statistical software* 23 (4).

Hilton, G., Packham, J. 2003. Variation in the masting of common beech (*Fagus sylvatica* L.) in northern Europe over two centuries (1800-2001). *Forestry* 76: 319-328.

Holmes, R. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin* 43, pp. 69–75.

Holmes, R. 2001. Dendrochronology program library. Available from the laboratory of Tree Ring Research, University of Arizona, Tucson, Ar, USA. <http://www.ltrr.arizona.edu/software.html>

Huang, C., Marsh, S., McClaran, M., Archer, S. 2007. Postfire stand structure in a semiarid savanna: cross-scale challenges estimating biomass. *Ecological Applications* 17 (7): 1899–10.

Hughes, M., Graumlich, L. 1996. Multimillennial dendroclimatic studies from the western United States. *Climatic Variations and Forcing Mechanisms of the Last 2000 Years*. NATO ASI Series Volume 41: 109-124.

Hughes, L. 2000. Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 56–61.

Hughes, M., 2002. Dendrochronology in climatology-the state of the art. *Dendrochronologia* 20: 95-116.

Ihalainen, M., Salo, K., Pukkala, T. 2003. Empirical prediction models for *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* berry yields in North Karelia, Finland. *Silva Fennica* 37 (1): 95–108.

Iverson, L., Schwartz, M., Prasad, A. 2004. How fast and far might tree species migrate in the eastern United States due to climate change? *Global Ecology Biogeography* 13: 209-219.

Jack, S., Long, J. 1996. Linkages between silviculture and ecology: an analysis of density management diagrams. *Forest Ecology and Management* 86: 205-220.

Jacoby, G., Lovelius, N., Shumilov, O., Raspopov, O., Kurbainov, J., Frank, D., 2000. Long-term temperature trends and tree growth in the Taymir region of northern Siberia. *Quaternary Research* 53: 312–318.

Jayawickreme, D. Santoni, C., Kim, J., Jobbágy, E., Jackson, R. 2011. Changes in hydrology and salinity accompanying a century of agricultural conversion in Argentina. *Ecological Applications* 21: 2367-2379. DOI: 10.1890/10-2086.1

Jobbágy, E. Noretto, M. Santoni, C. Baldi, G. 2008a. El desafío ecohidrológico de las transiciones entre sistemas leñosos y herbáceos en la llanura Chaco-Pampeana. *Ecología Austral* 18: 305-322.

Jobbágy, E. Noretto, M., Villagra, P., Jackson, R. 2008b. Isotopos estables como trazadores de las Fuentes de agua de bosques de algarrobo en un desierto arenoso. XXI Congreso Argentino de Ciencias del Suelo, Potrero de los Funes, San Luis Argentina.

Jobbágy, E., Noretto, 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.

Jones, P., Mann, M. 2004. Climate over past millennia. *Reviews of Geophysics* Volume 42 (2): 1-42. doi:10.1029/2003RG000143.

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.

Karlin, U., Díaz, R. 1984. Potencialidad y Manejo de Algarrobos del Árido Subtropical Argentino. SECYT. Programa Nacional de Recursos Renovables. Pp: 50.

Keeling, C., Piper S., Bollenbacher, A., Walker J. 2009. Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. Available on line at: <http://cdiac.ornl.gov/trends/co2/sio-mlo.html>.

Kelly, D., Sork, V. 2002. Mast seeding in perennial plants: why, how, where? *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 427-447.

Kelly, D., Koenig, W., Liebhold, A. 2008. An intercontinental comparison of the dynamic behavior of mast seeding communities. *Population Ecology* 50: 329-342.

Ketterings, Q., Coe, R., van Noordwijk, M., Ambagau, Y., Palm, C. 2001. Reducing uncertainty in the use of allometric biomass equations for predicting above-ground tree biomass in mixed secondary forests. *Forest Ecology and Management* 146 (1-3): 199-209

Keyes M., Grier, C. 1981. Above and belowground net production in 40- year-old Douglas-fir stands on low and high productivity sites. *Canadian Journal of Forest Research* 11 (3): 599-5.

Knoop, W., Walker, B. 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology* 73: 235-253.

Koening, W., Mumme, R., Carmen, W., Stanback, M., 1994. Acorn production by oaks in central California: influence of weather at three levels. *Canadian Journal of Forest Research* 26: 1677-1683.

Körner, C. 2000. Biosphere responses to CO₂ enrichment. *Ecological Applications* 10. 1590–1619.

Körner, C., Asshoff, R., Bignucolo, O., Hattenschwil, S., Keel, S., Pelaezriedl, S., Pepin, S., Siegwolf, R., Zotz, G. 2005. Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science* 309: 1360-1362.

Koutche, V., Carmelich, J. 1936. Contribución al conocimiento de los bosques de la República Argentina: Estudio Forestal del caldén. *Boletín del Ministerio Agricultura Nacional XXXVII* (1-4): 1-22.

Kozlowski, T., Pallardy, S. 1997. *Physiology of woody plants*. Academic Press, San Diego, 641 p.

Kraus, T., Bianco, C. Nuñez, C. 1999. Los ambientes naturales del sur de la provincia de Córdoba. Ed. De la Fundación Universitaria de Río Cuarto, Río Cuarto (Córdoba), 112 pp.

Krebs, C., Fisher, C. 1931. El pluviómetro secular. Circular de la secretaría de propaganda e Información del ministerio de agricultura de Buenos Aires.

Kumar, B., Long, J., Kumar, P. 1995. A density management diagram for teak plantations of Kerala in peninsular india. *Forest Ecology and Management*. 74 (1–3): 125–131.

Lal, R. 2004. Carbon sequestration in dryland ecosystems. *Environmental Management* 33(4): 528-544.

Lambert, D. 1992. Zero-inflated Poisson regression, with an application to defects in manufacturing. *Technometrics* 34: 1–14.

Lara, W., Bravo, F., Maguire, D. 2013. Modeling patterns between drought and tree biomass growth from dendrochronological data: A multilevel approach. *Agricultural and forest meteorology*. 178: 140-151.

Lasalle, J. 1957. Política forestal y métodos de aprovechamiento con relación al bosque pampeano de caldén. *Ingeniería Agronómica*. 15 (4): 4-15.

Lasalle JC. Informaciones descriptivas de los “Caldenales”. 1966. *Revista Forestal Argentina* 10 (1): 15-9.

Leal, S., Melvin, T., Grabner, M., Wimmer, R., Briffa, R. 2007. Tree ring-growth variability in the Austrian Alps: the influence of site altitude, tree species and climate. *Boreas* 36: 426-440.

Leal, S., Eamus, D., Grabner, M., Wimmer, R., Cherubini, P. 2008. Tree rings of *Pinus nigra* from the Vienna basin region (Austria) show evidence of change in climatic sensitivity in the late 20th century. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 744-759.

Leavitt, S., Long, A. 1986. Stable-carbon isotopes variability in tree foliage and wood. *Ecology* 67:1002-1010.

Leavitt, S., Long, A. 1989. Drought indicated in ¹³C/¹²C ratios of southwestern tree rings. *Water Resources Bulletin* 25: 341-347.

Ledesma, M., Carranza, C., Balzarini, M. 2010. Estimación de la biomasa foliar de *Prosopis flexuosa* mediante relaciones alométricas. *AgriScientia* 27 (2): 87-96.

Leduc, C., Favreau, G., Schroeter, P. 2001. Long-term rise in a Shelian water table. The continental terminal in south-west Niger. *Journal of Hydrology* 243: 43-54. DOI: 10.1016/S0022-1694 (00) 00403-0.

Lee, K. 1979. Factors affecting cone initiation in pines: a review. Research Report 15. Institute of Forest Genetics, Soweon (Korea).

Legendre, P., Legendre, L., 2003. *Numerical Ecology*, second ed. Elsevier, Amsterdam.

Lell, J. 2004. El Caldenal: una visión panorámica del mismo enfatizando en su uso. En: Arturi, M., Frangi, J., Goya, J., Ecología y manejo de los bosques de Argentina, UNLP, CD-Room.

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.

Leroy, S. 2006. From natural hazard to environmental catastrophe: past and present. *Quaternary International* 158: 4-12.

Lewis, J., Collantes, M. 1973. El espinal periestépico. *Ciencia e Investigación* 29: 360-377.

Li, N., Elashoff, D.A., Robbins, W.A., Xun, L., 2008. A hierarchical zeroinflated log-normal model for skewed responses. *Statistical Methods for Medical Research*. doi:10.1177/0962280208097372.

Litton, C., Ryan, M., Tinker, D., Knight, D. 2003. Belowground and aboveground biomass in young postfire lodgepole pine forest of contrasting tree density. *Canadian Journal of Forest Research*. 33 (2): 351-63.

Lloll, J. 1990 Incendios de bosques en La Pampa. *Revista de la Facultad de Agronomía* 5 (1): 29-33.

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. 2000. Estrategias de manejo del caldenal para lograr una máxima producción sustentable. *Nuestro Campo*, pp.: 13-17.

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.

Loader, N., Robertson, I., Mc Carroll, D. 2003. Comparison of stable carbon isotope ratios in the whole wood, cellulose and lignin of oak tree-rings. *Palaeogeography* 196 (3-4): 395-407.

Long, J. 1985. A practical approach to density management. *Forest Chronicle* 61: 23-27.

Low, T. 2012. In denial about dangerous aid. *Biological Invasions* 14: 2235 – 2236.

Lynch, T., Wittwer, 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.

Maceira, N. 2002. Estado de conservación del bosque de caldén en la provincia de San Luis. Evaluación preliminar basada en el empleo de imágenes satelitales. *Actas 1^a Reunión Nacional para la Conservación de la Caldenia Argentina*. Agencia Córdoba D.A.C. y T. S.E.M.. Dirección de Ambiente, pp.: 22.

Magrin, G., Travasso, M., Rodríguez, G. 2005. Changes in climate and crop production during the 20th century in Argentina. *Climatic Change* 72: 229–49.

Manrique, E., Fernandez-Cancio, A. 2000. Extreme climatic events in dendroclimatic reconstructions from Spain. *Climate change* 44: 123-138.

Martinelli, N. 2004. Climate from dendrochronology: latest developments and results. *Global and Planetary Change* 40:129 –139.

Martínez-Carretero, E. 1995. Los incendios forestales en la Argentina. *Multiequina* 4: 105-114.

Masaka, K., Sato, H. 2002. Acorn production by Kashiwa oak in a coastal forest under fluctuating weather conditions. *Can. J. Forest Res.* 32: 9–15.

Matula, R., Svátek, R., Repka, R. 2014. The effect of fire exclusion on the structure and tree mortality patterns of a caldén (*Prosopis caldenia* BURKART) woodland in semi-arid Central Argentina. *Journal of Arid Environments* 100-101:72-77

Mayer, D., Roy, D., Robins, J., Halliday, I., Sellin, M. 2005. Modelling zero-inflated fish counts in estuaries – a comparison of alternate statistical distributions. In: Zenger, A., Argent, R.M. (Eds.), *MODSIM 2005 International Congress on Modelling and Simulation*. Modelling and Simulation Society of Australia and New Zealand,

December 2005, pp. 2581–2587, ISBN: 05-9758400-2-9.
<http://www.mssanz.org.au/modsim05/papers/mayer.pdf>.

McCarroll, D., Loader, N. 2004. Stable carbon isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews* 23: 771-801.

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.

McMurtrie, R., Wolf, L. 1983. A model of competition between trees and grasses for radiation, water and nutrients. *Annals of Botany* 52: 449-458

McShea, W. 2000. The influence of acorn crops on annual variation in rodent and bird populations. *Ecology* 1: 228-238.

Medina, A., Dussart, E. Estelrich, D., Morici, E. 2000. Reconstrucción de la historia del fuego en un bosque de *Prosopis caldenia* (Burk) de Arizona, Sur de la Provincia de San Luis. *Multiequina* 9: 91-98.

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.

Menvielle, E., Hernández, O. 1985. El valor nutritivo de las vainas de caldén (*Prosopis caldenia* Burkart). *Revista Argentina de Producción animal* 5: 435-439.

Midgley, J. 1996. Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants; because resprouters are shorter than reseeders. *Ecography* 19(1): 92-6.

Midgley, J., Lawes, M., Chamailé-Jammes, S. 2007. Savanna woody plant dynamics: the role of fire and herbivory, separately and synergistically. *Australian Journal of Botany* 58 (1): 1–11.

Millenium Ecosystem Assesment. 2005. Current States and Trends Assesment: Dryland Systems. World Resources Institute: Washington.

Miller, M. 1996. Acacia seed predation by bruchids in an African savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology* 33: 1137-1144.

Minetti, J., Vargas, M. 1983a. El enfriamiento de la década de 1950 en la República Argentina. *Meteorológica* 14: 175-188.

Minetti, J., Vargas, M. 1983b. Fluctuaciones de la temperatura media en Sudamérica y Hemisferio Sur en el período 1941-1960. *Meteorológica* 14: 225-235.

Minetti, J., Poblete, A. 1989. El salto climático de la década de 1950 en Tucumán. Análisis de diagnóstico y consecuencias. *RIAT* 66: 119-136.

Minetti, J. 1991. Estudio de las singularidades climáticas en series de temperaturas del Noroeste Argentino. Disertación, Universidad de Buenos Aires.

Minetti, J., Vargas, M. 1996. Régimen de variabilidad de la precipitación anual en dos transectas en Argentina. *Avances en Geofísica y Geodesia* 1: 207-214.

Minetti, J., Vargas, W. 1997. Trends and jumps in the annual precipitation in South America, south of 15°S. *Atmósfera* 11: 205-221.

Mokany, K., Raison, J. 2006. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomass. *Global Change Biology* 12 (1): 84-96.

Monticelli, J. 1938. Anotaciones fitogeográficas de la Pampa central. *Lilloa* 3: 251-382.

Mooney, H., Simpson, B., Solbrig, O. 1977. Phenology, morphology, physiology. In: Simpson BB (ed) *Mesquite. Its biology in two desert scrub ecosystems*. U.S./ibp synthesis series 4. Hutchinson & Ross, Dowden, pp 26-43

Morello, J. 1975. El punto de vista ecológico y la expansión pecuaria. *Ciencia e Investigación* 31 (7-9): 168-178.

Morgan, J., Pataki, D., Körner, C., Clark, H., Del Grosso, S., Grünzweig, J., Knapp, A., Mosier, A., Newton, P., Niklaus, P., Nippert, J., Nowak, R., Parton, W.J., Polley, H., Shaw, M. 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia*, 140: 11-25.

Morgan, J., Milchunas, D., Lcain, D., West, M., Mosier, A. 2007. Carbon dioxide enrichment alters plant community structure and accelerates shrub growth in the

shortgrass steppe. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 104: 14724–14729.

Morison, J. 1993. Response of plants to CO₂ under water limited conditions. *Vegetation* 104: 193–209.

Mund, M., Kummetz, E., Hein, M., Bauer, G., Schulze, E. 2002. Growth and carbon stocks of a spruce forest chronology in central Europe. *Forest Ecology and Management* 171: 275-296.

Mutke, S., Gordo, J., Gil, L. 2005 Variability of Mediterranean Stone pine cone production: yield loss as response to climatic change. *Agricultural Forest Meteorology* 132: 263-272.

Mwangi, E., Swallow, B. 2005. Invasion of *Prosopis juliflora* and local livelihoods: Case study from the lake Baringo area of Kenya. ICRAF Working Paper N° 3. Nairobi: World Agroforestry Centre.

Myers, R. 1990. Classical and modern regression with applications. Duxbury Press Belmont , Calif., pp.: 488.

Myerscough, P. 2003. Flammable Australia: The fire regimes and biodiversity of a continent. *Austral Ecology* 28, (5): 587.

Nabuurs, G., Masera, O., Andrasko, P., Benitez-Ponce, R., Boer, M., Dutschke, E., Elsiddig, J., Ford-Robertson, P., Frumhoff, T., Karjalainen, O., Krankina, W., Kurz, M., Matsumoto, W., Oyhantcabal, N., Ravindranath, M., Sanz Sanchez, L., Zhang, X. 2007: Forestry. In *Climate Change 2007: Mitigation. Contribution of Working Group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [B. Metz, O.R. Davidson, P.R. Bosch, R. Dave, L.A. Meyer (eds)], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Newton, P. 1997. Stand density management diagrams: review of their development and utility in stand-level management planning. *Forest Ecology and Management* 98: 251-265.

Nowak, R., Ellsworth, D., Smith, S. 2004. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO₂—do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist* 162: 253–280.

Osmond, C., Bjorkman, O., Anderson, D. 1980. Physiological processes in plant ecology: Toward and synthesis with *Atriplex*. Springer-Verlag, Berlin, FRG.

Overdieck, D., Forstreuter, M. 1994. Evapotranspiration of beech stands and transpiration of beech leaves subject to atmospheric CO₂ enrichment. *Tree Physiology* 14: 997–1003.

Parresol, B. 2001. Additivity of non linear biomass equations. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 865-878.

Pardos, J. 2010. Los ecosistemas forestales y el secuestro de carbono ante el calentamiento global. Madrid (España): Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria Ministerio de Ciencia e Innovación.

Parish, R., Antos, J. Hebda, R., 1999. Tree-ring patterns in an old-growth, subalpine forest in southern interior British Columbia. Pages 213–248 in R. Wimmer and R. E. Vetter, editors. *Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects*. CABI, Wallingford, UK.

Paruelo, J., Guerschman, J., Verón, S. 2005. Expansión agrícola y cambios en el uso del suelo, *Ciencia Hoy* 15: 14–23.

Pasiecznik, N. 2002. *Prosopis* (mesquite, algarrobo): invasive weed or valuable forest resource? Policy brief. Coventry, UK: HDRA

Peinetti, R., Martinez, O., Balboa, O. 1991. Intraespecific variability in vegetative and reproductive growth of a *Prosopis caldenia* Burkart population in Argentina. *Journal of Arid Environment* 21: 37-44.

Peinetti, R., Pereyra, M., Kin, A., Sosa, A. 1993. Effects of cattle ingestión on viability and germination earte of calden (*Prosopis caldenia*) seed. *Journal of Range Management* 46 (6): 483-486.

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.

Peinetti, R. 2013. Desarrollo de modelos conceptuales de manejo de ambientes en la región del caldenal. Jornadas y taller post-congreso argentino/mercosur de pastizales CAP 2013.[online 3 april 2014] URL:http://bariloche.inta.gov.ar/wp-content/uploads/2013/05/6-Peinetti-R._MET-Caldenal.pdf

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.

Peña-zubiate, C., Anderson, D., Demmi, A., Saenz, J., D'Hiriart, A. 1998. Carta de suelos y vegetación de la provincia de San Luis. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación, INTA y Gobierno de la Provincia de San Luis. pp.: 115.

Peñuelas, J., Canadell, J., Ogaya1, R. 2011. Increased water-use efficiency during the 20th century did not translate into enhanced tree growth. *Global Ecology and Biogeography* 20: 597–608.

Pérez, E., Benítez, O. 1972. La explotación del bosque de caldén en la provincia de La Pampa. *Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geográficos*, Tomo XV. pp.: 290-320.

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.

Peterson, D., Peterson, D. 1994. Effects of climate on radial growth of subalpine conifers in the North Cascade Mountains. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1921–1932.

Philips, W. 1963. Depth of roots in soil. *Ecology* 44.

Picon, C., Guehl, J.M. and Aussenac, G. 1996. Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO₂ and drought. *Annales des Sciences Forestières*, 53: 431–446.

Pinheiro, J., Bates, D. 2000. *Mixed models in S and S-PLUS*. Springer, New York.

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team. 2012. *Nlme: Linear and nonlinear mixed effects models*. R packages version 3.1-104. URL <http://cran.r-project.org/web/package/nlme/index.html>

Polley, H., Johnson, H., Marino, B., Mayeux, H., 1993. Increase in C₃ plant water – use efficiency and biomass over glacial to present CO₂ concentrations. *Nature* 361: 61-64.

Poorter, H., Navas, M. 2003. Plant growth and competition at elevated CO₂: on winners, losers and functional groups. *New Phytologist* 157: 175–198.

Potter, C., Klooster, S., Genovese, V. 2009. Carbon emissions from deforestation in the Brazilian Amazon Region. *Biogeosciences*, 6 (11). 2369-81.

Privitello, M., Gabutti, E. 1988. “Producción de vainas de caldén (*Prosopis caldenia* Burk.) y análisis de la calidad forrajera”. *Actas VI Congreso Forestal Argentino*.

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.

Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. 2003. *GEO América Latina y el Caribe. Perspectivas del medio ambiente*, Of. Reg. para Am. Lat. y el Caribe, Mexico City.

Punches, J. 2004. *Thinning: An Important Forest Management Tool*. Oregon State University Extension service. [online 9 february 2015]URL:

<https://docs.google.com/viewer?url=http://extension.oregonstate.edu/douglas/sites/default/files/documents/forestry/ThinFact04.pdf>

R Core Team R. Carey, V., Deb Roy, S., Eglén, S., Guha, R., Lewin-Koh, N., Myatt, M., Ptáff, B., Warmerdam, F., Weigand, S. 2012. Free Software Foundation, Inc 2012. Foreign: Read data stored by Minitab, S, SAS, SPSS, Stata, Systat, dBase, R package version 0.8-50. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/foreign/index/html>

R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R foundation for statistical Computing. Vienna URL <http://www.R-project.org>

Ravi, S., Breshears, D. Huxman, T., Dólorico, P. 2010. Land degradation in dryland: interactions among hydrologic-aeolian erosion and vegetation dynamics. *Geomorphology* 116: 236-245. DOI: 10.1016/j.geomorph.2009.11.023

Regent Instruments Canada Inc., 2009. WINDENDRO for Tree-ring Analysis. Rinn Tech, 2010. TSAP-WIN: Time Series Analysis and Presentation Dendrochronology and Related Applications.

Reineke, L. 1933. Perfecting a stand-density index for even-aged forests. *Journal of Agricultural Research* 46 (7): 627-638.

Risio, L., Herrero, C., Bogino, S., Bravo, F. 2014. Aboveground and belowground biomass allocation in native *Prosopis caldenia* Burkart secondaries woodlands in the semi-arid Argentinean pampas. *Biomass and Bioenergy* 66: 249-260.

Roberto, Z., Casagrande, G., Viglizzo, E. 1994. Lluvias en la Pampa Central. Tendencias y variaciones del siglo. Centro Regional La Pampa-San Luis, INTA, pp.: 25.

Rothkugel, M. 1938. Industrialización del caldén en La Pampa. Informe Técnico IFONA. pp.: 54.

Rosacher, J. 2002. Creación del corredor Biogeográfico del Caldén. Actas 1ª Reunión Nacional para la Conservación de la Caldenia Argentina. Agencia Córdoba D.A.C. y T. S.E.M.. Dirección de Ambiente. pp.:13-17.

Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Carrer, M. 2008. Age-dependent xylogenesis in timberline conifers. *New Phytology* 177:199–208.

Rozas, V., Lamas, S. 2009. Differential tree-growth responses to local and large-scale climatic variation in two *Pinus* and two *Quercus* in northwest Spain. *Ecoscience* 16: 299-310.

Ruiz-Peinado, R., Montero, G., del Río, M. 2012. Biomass models to estimate carbon stocks for hardwood tree species. *Forest System* 21(1): 42-52.

Ryan, K. 1990. Predicting prescribed fire effects on trees in the interior west. In: Alexander, M., Bisgrove, G., editors; *The art and Science of fire management*, Alberta (Canada): Forestry Canada Northwest region-Northern forestry centre.

Ryan, M., Yoder, B., 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience* 47: 235–242.

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

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

Saidman, B., Vilardi, J. 1987. Analysis of the genetic similarities among seven species of *Prosopis* (Leguminosae: Mimosoideae). *Theoretical and Applied Genetics* 75: 109-116.

Saidman, B. 1990. Isozyme studies on hybrid swarms of *Prosopis caldenia* and sympatric species. *Silvae Genetica* 39: 5-8.

Saidman, B. 1993. Las isoenzimas en el estudio de la variación genética y las afinidades entre especies de *Prosopis*. *Boletín Genético Instituto Fitotécnico Castelar* 16: 25-37.

Salvo, B., Botti, C., Pinto, M. 1988 Flower induction and differentiation in *Prosopis chilensis* (Mol.) Stuntz and their relationship with alternate fruit bearing. In: Habitat MA (ed) *The current state of knowledge of Prosopis juliflora*. FAO, Rome, pp 269–275

Sarkar, D., 2008. *Lattice: Multivariate Data Visualization with R (Use R)* Springer, New York.

SAS Institute INC. SAS 9.1 ETL studio: User's guide. Cary, NC: SAS Institute Inc; 2004.

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., Siegenthaler, U., Schweingruber, F. 1995. The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus* 47: 320-330.

Saurer, M., Borella, S., Schweingruber, F. 1997. Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences. *Trees* 11: 291-297.

Saurer, M., Rolft, T., Siegwolf, W., Schweingruber, F. 2004. Carbon isotope discrimination indicates improving water-use efficiency of trees in northern Eurasia over the last 100 years. *Global Change Biology*, 2004. 10: 2109-2120.

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.

Scanlon, B., Jolly, I., Sophocleous, M., Zhang, L. 2007. Global impacts of conversion from natural to agricultural ecosystems on water resources: quantity versus quality. *Water resources Research* 43: W03437. DOI:10.1029/2006WR005486

Scarascia-Mugnozza, G., Oswald, H., Piussi, P., Radoglou, K., 2000. Forests of the Mediterranean region: gaps in knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management* 132: 97-109.

Schacht, W., Long, J., Malecheck, J. 1988. Above-ground production in cleared and thinned stands of semiarid tropical woodland. Brazil. *Forest Ecology and Management* 23: 201-214.

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.

Scholes, R., Archer, S. 1997. Tree-grass interaction in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 517-544.

Schulman, E. 1956. Dendroclimatic change in semiarid America. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.

Schulze, E., Williams, R., Farquhar, G., Schulze, W., Langridge, J., Miller, J., Walker, B. 1998. Carbon and nitrogen isotope discrimination and nitrogen nutrition of trees along a rainfall gradient in northern Australia. *Australian Journal of Plant Physiology* 25:413–425.

Schweingruber, F. 1988. Tree rings. In: Basics and applications of dendrochronology. Reidel, A., Dordrecht. B., Seyfried, M., Schwinning, M., Walvoord, W., Pockman, R., Newman, B., Jackson, R., Phillips, F.. 2005. Ecohydrological control of deep drainage in arid and semiarid regions, *Ecology*, 86: 277–287. doi:10.1890/03-0568.

Schweingruber, F. 1996. Tree rings and environment: dendroecology. 609 pp. Switzerland.

Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la Nación Argentina. 2003. Atlas de los Bosques Nativos Argentinos. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Dirección de Bosques, pp.: 243.

Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la Nación. 2007a. Informe Regional Espinal. Segunda Etapa. ANEXO I. Estado de Conservación del Distrito Caldén.

Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la Nación Argentina. 2007b. Primer inventario nacional de bosques nativos. Segunda etapa, inventario de campo de la región del Espinal: Distritos del Caldén y Ñandubay. Buenos Aires, Argentina.

Secretaría de medio ambiente y desarrollo sustentable de la Nación. 2006. Primer inventario Nacional de Bosques nativos. Manual de campo, Distrito del Caldén y Ñandubay.

Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la Nación SAyDS 2006b. Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la Nación. Manual de cartografía digital y SIG. Proyecto bosques nativos y áreas protegidas.

Selas, V., Piovesan, G., Adams, J., Bernabei, M. 2002. Climatic factors controlling reproduction and growth of Norway spruce in southern Norway. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 217-225.

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

Shackleton, C., Mc Garry, D., Fourie, S., Gambiza, J., Shackleton, S., Fabricius, C. 2014. Assessing the effects of invasive alien species on rural livelihoods: case examples and a framework from South Africa. *Human Ecology* 35: 113-127.

Shackleton, R., Le Maitre, D., Pasiecznik, N., Richardson, D. 2014. *Prosopis*: A global assessment of the biogeography, benefits, impacts and management of one of the world's worst woody invasive plant taxa. *AoB PLANTS* 6: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/24899150>

Sharifi, M., Nilsen, E., Rundel, P., 1982. Biomass and net primary production of *Prosopis glandulosa* (Fabaceae) in the Sonoran Desert of California. *American Journal of Botany* 69: 760-767.

Shaw, J., Long, J. 2007. A density management diagram for longleaf pine stands with application to red-cockaded woodpecker habitat. *Southern Journal of Applied Forestry* 31(1): 28-38.

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

Sistema de Información Nacional Ambiental. Mapas temáticos nacionales, Ecorregiones [Map on the internet]. Buenos Aires (Argentina): Secretaría de ambiente y desarrollo sustentable de la nación Argentina. [cited 2013 August 15]. Available from <http://www.ambiente.gov.ar/?aplicacion=mapoteca&idseccion=76&IdApli=2>

Sipowicz, A. 1994. Ecología y manejo del fuego en el ecosistema del caldenal. *INTA Boletín de divulgación Técnica*: 51.

Smith, D. 1962. *The Practice of Silviculture*. Wiley, New York, pp. 29-63.

Smith, L., Ueckert, D. 1974. Influence of insects on mesquite seed production. *Journal of Range Management* 27: 61–65

Smith, J., Lyon, L., Huff, M., Hooper, R., Telfer, E., Schreiner, D., Smith, J. 2000. Wildland fire in ecosystems. Effects of fire on fauna. General Technical Report Rocky Mountain Research Station, USDA Forest Service N° RMRS-GTR-42: 83 pp.

Snyder, K., Williams, D. 2003. Defoliation alters water uptake by deep and shallow roots of *Prosopis vetulina* (Velvet Mesquite). *Functional Ecology* 17: 363-374.

Solbrig, O., Cantino, P. 1975. Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal Arnold Arboretum* 56: 185–210.

Spiecker, H., Mielikaeinen, K., Koehl, M. 1996. Growth trends in European forest: studies from 12 countries. Springer Berlin, 372 pp.

Steiben, E. 1958. Manual de geografía de La Pampa. Santa Rosa, Edit. Movero.

Steibel, P., Troinani, O. 1999. El género *Prosopis* (Leguminosae) en la Provincia de La Pampa. *Revista de la Facultad de Agronomía* 10 (2): 24-48.

Steibel, P. 2003. Flora y vegetación de la Provincia de La Pampa. UNLP.

Stokes, M., Smiley, T. 1968. An Introduction to Tree-Ring Dating. Chicago, IL, University Chicago Press.

Stokes, M.A., Smiley, T.L., 1996. An Introduction to Tree-Ring Dating. University of Arizona Press.

Solbrig, O. T. 1999. Observaciones sobre biodiversidad y desarrollo agrícola, in *Biodiversidad y Uso de la Tierra. Conceptos y Ejemplos de Latinoamérica*, edited by S. D. Mateucci et al., pp. 29–40, Cen. de Estud. Avanzados, Univ. de Buenos Aires, Buenos Aires.

Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K., et al. 2007. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change 2007. Cambridge (UK); Cambridge University Press.

Specht, R. 1972. Water use by perennial evergreen plant communities in Australia and Papua New Guinea, *Australian Journal of Botany* 20: 273–299. doi:10.1071/BT9720273.

Speer, J. 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. The university of Arizona Press, Tucson, UEA.

Srur, A., Villalba, R., Villagra, P., Dietrich, H. 2008. Influences of climatic and CO₂ concentration changes on radial growth of *Nothofagus pumilio* in Patagonia. *Revista chilena de historia natural* 81: 239-256.

Szeicz, J., MacDonald, G. 1994. Age-dependent tree-ring growth responses of subarctic white spruce to climate. *Canadian Journal of Forest Research* 23:120–132.

Szeicz, J., MacDonald, G. 1995. Dendroclimatic reconstruction of summer temperatures in northwestern Canada since A.D. 1638 based on age-dependent modeling. *Quaternary Research* 44: 257–266.

Tans, P. Mook, W. 1980. Past atmospheric CO₂ levels and the ¹³C/¹²C ratios in tree rings. *Tellus* 32: 268-283.

Temme, A., Cornwell, W., Cornelissen, J., Aerts, R. 2013. Meta-analysis reveals profound responses of plant traits to glacial CO₂ levels. *Ecology and Evolution* 3 (13): 4525–4535.

Thomas, C., Bodsworth, E., Wilson, R., Simmons, A., Davies, Z., Musche, M., et al. 2001. Ecological and evolutionary processes at expanding range margins. *Nature* 411: 577-581.

Thomas, P., Packham, J., 2007. *Ecology of woodlands and forest*. Cambridge University Press, Cambridge

Thomas, E., Jalonen, R., Loo, J., Boshier, D., Gallo, L., Cavers, S., Bordács, S., Smith, P., Bozzano, M. 2014. Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species *Forest ecology and management*. *Forest Ecology and Management*. In press

Tizón, F., Peláez, D., Elía, O. 2010. The influence of controlled fires on a plant community in the south of the Caldenal and its relationship with a regional state and transition model. *PHYTON* 79: 141-146.

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.

Travis, J., Dytham, C. 2004. A method for simulating patterns of habitat availability at static and dynamic range margins. *Oikos* 104: 410-416.

Trenberth, K., Jones, P., Ambenje, P., Bojariu, R., Easterling, D., Klein Tank, A., Parker, D., Rahimzadeh, F, Renwick, J., Rusticucci, M., Soden, B., Zhai, P. 2007. Observations: Surface and Atmospheric Climate Change. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Treydte, K., Schleser, G., Schweingruber, F. 2001 $\Delta^{13}\text{C}$ in subalpine spruce (Lotschental, Swiss Alps). *Tellus* 53: 593-611.

Tu, W., 2002. Zero-inflated data. In: El-Shaarawi, A., Piegorsch, W. (Eds.), *Encyclopedia of Environmetrics*. John Wiley and Sons, Chichester, pp. 2387–2391.

Vaganov, E., Hughes, M., Kirilyanov, A., Schweingruber, F., Silkin, P., 1999. Influence of snowfall and melt timing on tree growth in Subarctic Eurasia. *Nature* 400: 149–151.

Valbuena, P., del Peso, C., Bravo, F. 2008. Stand Density Management Diagrams for two Mediterranean pine species in Eastern Spain. *Forest System*. 17 (2). DOI: 10.5424/srf/2008172-01026

Valentín, C., Poesen, J., Li, Y. 2005. Gully erosion: Impacts, factors and control. *Catena* 63: 132-153. DOI: 10.1016/j.catena.2005.06.001.

van der Molen, M., Dolman, A., Ciais, P., Eglin, T., Gobron, N., Law, B., Meir, P., Peters, W., Phillips, O., Reichstein, M., Chen, T., Dekker, S., Doubkova, M., Friedl, M., Jung, M., van den Hurk, B., de Jeu, R., Kruijt, B., Ohta, T., Rebel, K., Plummer, S., Seneviratne, S., Sitch, S., Teuling, A., van der Werf, G. and Wang, G. 2011. Drought and ecosystem carbon cycling. *Agricultural and Forest Meteorology* 151: 765–773.

van Wilgen, B., Forsyth, G., Le Maitre, D., Wannenburg, A., Kotze, D., van den Berg, E., Henderson, L. 2012. An assessment of the effectiveness of a large, national-scale invasive alien plant control strategy in South Africa. *Biological Conservation* 148: 28–38.

Vega, M., Hernández, P. 2005. Molecular evidence for natural interspecific hybridization in *Prosopis*. *Agroforestry Systems* 64: 197–202.

Verga, A. 1995. Genetische Untersuchungen an *Prosopis chilensis* und *Prosopis flexuosa* (Mimosaceae) im trockenen Chaco Argentinien. PhD thesis, in Göttingen Research Notes in Forest Genetics, Göttinger Fortgenetische Berichte. Abteilung für Forstgenetik und Forstpflanzenzüchtung der Universität Göttingen, ISSN 0940-7103.

Vieira, J., Campelo, F., Nabais, C. 2009. Age-dependent responses of tree-ring growth and intra-annual density fluctuations of *Pinus pinaster* to Mediterranean climate. *Trees* 23(2):257-265.

Viglizzo, E., Frank, F. 2006. Ecological interactions, feedbacks, thresholds and collapses in the Argentine Pampas in response to climate and farming during the last century. *Quaternary International* 158: 122-126.

Viglizzo, E., Jobbágy, E. 2010. Expansión de la frontera agropecuaria en Argentina y su impacto ecológico-ambiental. Buenos Aires, Argentina INTA.

Villalba, R. 1985. Xylem structure and cambial activity in *Prosopis flexuosa* D.C. *IAWA Bulletin n.s.* 6: 119–130.

Villalba, R., Veblen, T. 1994. A tree-ring record of dry spring wet summer events in the forest-steppe ecotone northern Patagonia, Argentina. In: Dean JS, Meko DM, Swetnam TW (eds) *Tree rings environment and humanity*. Radiocarbon, Spec. issue, pp 107–116.

Villalba, R., Veblen, T. 1998. Influences of large scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624 – 2640.

Villalba, R., Villagra, P., Boninsegna, J. Morales, M., Moyano, V. 2000. Dendroecología y dendroclimatología con especies del género *Prosopis*. *Multiequina* 9 (2): 1-18.

Villalba, R., Masiokas, M., Kitzberger, T., Boninsegna, J. 2005. Biogeographical consequences of recent climate changes in the southern Andes of Argentina. En: Huber U & M. Reasoner (eds) *Global changes and mountain regions*: 157-168. Springer, Switzerland.

Villalba, R., Lara, A., Boninsegna, J., Masiokas, M., Delgado, S., Aravena, J., Roig, F., Schmelter, A., Wolodarsky, A., Ripalta, A. 2003 Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20TH century variations in the context of the past 400 years. *Climatic change* 59: 177-232.

Villalba, R., Lara, A., Boninsegna, J., Masiokas, M., Delgado, S., Aravena, J., Roig, F., Schmelter, A., Wilcox, B., Sorice, M., Young, M. 2011. Dryland ecohydrology in the Anthropocene: taking stock of human-ecological interactions. *Geography Compass* 5: 112-127.

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 semi-arid Argentina. *Austral Ecology* 32(5): 581-591.

Villagra, P., Cavagnaro, J. 2000. Effects of clayish and sandy soils on the growth of *Prosopis argentina* and *P. alpataco* seedlings. *Austral Ecology* 10: 111–119.

Villagra, P., Villalba, R., Boninsegna, J. 2005. Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments* 60: 187–199

Vir, S. 1996. Bruchid infestation of leguminous trees in the Thar desert. *Tropical Science* 36: 11-13.

Vivalda, F., Dussart, E. 2013. Impacto del fuego en la fisonomía de los rodales de *Prosopis caldenia* en la provincia de La Pampa. Tesina presentada para obtener el

grado académico de Ingeniera en recursos naturales y Medio ambiente. Universidad Nacional de La Pampa.

Walter, H. 1971. Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.

Walker, B., Noy-Meir, I. 1982. Aspects of the stability and resilience of savanna ecosystems In: BJ Huntley and BH Walker (Eds.), Ecology of tropical savannas, pp. 556-590. Springer-Verlag, New York, USA.

Weltzen, J., Coughenour, B. 1990. Savanna tree influence on understory vegetation and soil nutrients in northwestern Kenya. Journal of Vegetation Science 1: 325-334.

Welsh, A., Cunningham, R., Donnelly, C., Lindenmayer, D. 1996. Modelling the abundance of rare species: statistical models for counts with extra zeros. Ecol. Model. 88: 297–308.

Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, Y. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. Journal of Range Management 42: 266-274.

Whitford, W., Martinez-Meza, E. de Soyza, A. 1996. Morphological variation in creosotebush *Larrea tridentata* affects ecosystem properties. In: JR Barrow, ED McArthur, RE Sosebee and RJ Tausch (Eds.). Proceedings: Shrubland Ecosystem Dynamics in a Changing Environment. pp. 195-198. Ogden, USA.

Williams, R. 1996. Stand density index for loblolly pine plantations in north Louisiana. Southern Journal of Applied Forestry 20(2): 110-113.

Wilmking, M., Juday, G., Barber, V., Zald, H. 2004. Recent climate warming forces contrasting growth responses of white spruce at tree line in Alaska through temperature thresholds. Global Change Biology 10: 1724–1736. doi:10.1111/j.1365-2486.2004.00826.

Wilson, R., Luckman, B. 2003. Dendroclimatic reconstruction of maximum summer temperatures from upper tree-line sites in interior British Columbia. The Holocene 13: 853–863.

Wilson, T. 2001. Nutrient dynamics and fire history in mesquite (*Prosopis* spp.) dominated desert grasslands of the southwestern united states. Doctoral thesis University of Arizona.

Wirth, C., Schumacher, J. 2004. Generic biomass functions for Norway spruce in Central Europe a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiology* 24 (2): 121-39.

Wittwer, R., Lynch, T., Huebschmann, M. 1998. Stand density index for shortleaf pine (*Pinus echinata* MILL.) natural stands. In: T.A. Waldrop (ed.), Proceedings of the ninth biennial southern silvicultural research conference. Southern Research Station, Asheville, North Carolina. General Technical Report SRS-20. pp.: 590-596.

Wolodarsky, A., Ripalta, A. 2003. Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change* 59: 177–232.

Woollons, R. 1998. Even-aged stand mortality estimation through a two-step regression process. *Forest Ecology and Management* 105: 189–195.

Xhou, L., Tucker, C., Kaufmann, R., Slayback, D., Shabanov, N., Myneni, R. 2001. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres* 106: 20069-20083.

Zak, M., Cabido, M., Hodgson, J. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future?. *Biological Conservation* 120: 589–598, doi:10.1016/j.biocon.2004.03.034.

Zeide, B. 1993. Analysis of growth equations. *Forest Sciences* 39: 594-616.

Zeller, A., 1962. An efficient method of estimating seemingly unrelated regression and test for aggregation bias. *Journal of American Statistical Association* 57: 348-368.

Zinda, R., Adema, E., Rucci, T. 2005. Relevamiento fisonómico de la vegetación el área del Caldenal. Publicación Técnica N°60, INTA Angüil. 391 pp.

ANEXO FOTOGRAFICO

Foto 1. Fotografías tomadas inmediatamente después de un incendio en la provincia de La Pampa, Argentina (otoño 2006). La parte aérea de *P. caldenia* muere producto del fuego y rebrotan las pasturas (Tomado de Estado de Conservación del Caldenal SAYDS, 2007).



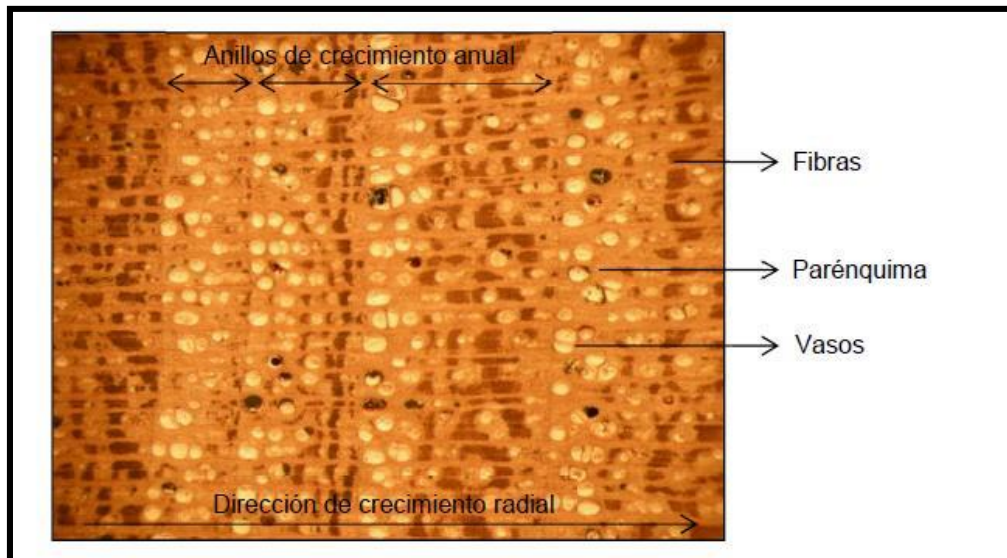
Foto 2. Aspecto general del árbol de *P. caldenia*.



Foto 3. Hojas (a), inflorescencias (b) y fruto (c) de *P. caldenia*



Foto 4. Descripción de la estructura leñosa de *P. caldenia*. Se aprecian los anillos de crecimiento y los elementos constitutivos mayores. En la parte inferior se indica la dirección del crecimiento radial (de izquierda a derecha) (Fotografía tomada de Jové, 2014)



Fotos 5. Explotación de los bosques de caldén en la Provincia de la Pampa durante la década de 1930 a) Rollizos de calden destinados a la industrialización; b) Desmote intensivo de grandes superficies; c) El tren era principal vía de transporte de los productos forestales; d) Hacheros alrededor de un árbol antes de su corte definitivo (Fotos tomadas de Rothkugel, 1938).



Fotos 6. Ganadería extensiva (a) y apicultura (b) en bosques de *P. caldenia* en la provincia de San Luis, Argentina.

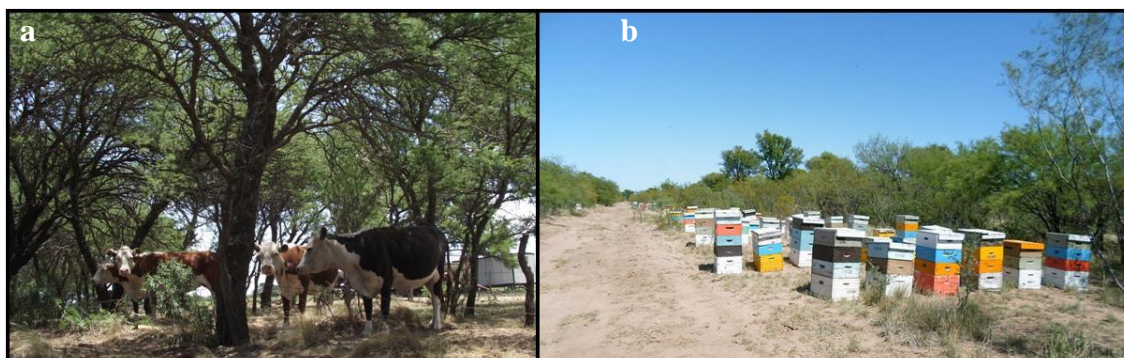


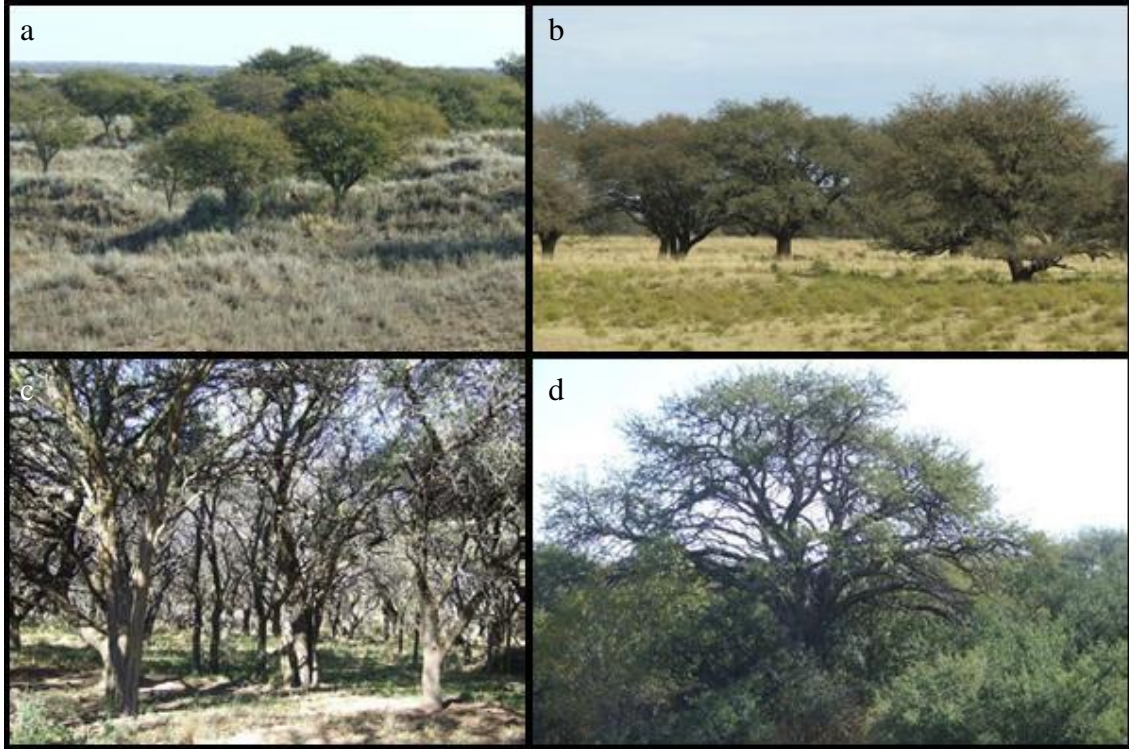
Foto 7. Efectos del sobrepastoreo en Caldenal es de la provincia de San Luis. La ganadería extensiva con altas densidades de animales produce un rápida disminución de la cobertura del suelo (primer plano) y un aumento en la dominancia de las leñosas (segundo plano) (Tomado de Estado de Conservación del Caldenal SAyDS, 2007).



Foto 8. Mosaicos de tierras agrícolas de secano, bajo irrigación bosques y tierras desmontadas. En la provincia de San Luis, Argentina (Imagen LANDSAT). Derecha y arriba: bosques jóvenes de caldén y pastizales. Derecha y abajo: las líneas paralelas son acumulación de material vegetal muerto y apilado, fruto del desmonte de bosques de caldén para ser destinados a cultivos. Izquierda; cultivos bajo riego en tierras ya desmontadas. (Tomado de Estado de Conservación del Caldenal SAyDS, 2007).



Fotografías 9. Variación fisonómica de los bosques de *P. caldenia*. **A)** Bosque abierto en zona medanosa, **B)** Bosque abierto con pastizal, **C)** Bosque denso con pastizal, **D)** Bosque abierto con arbustos (Tomado de Estado de Conservación del Caldenal SAyDS, 2007)



Fotos 10 Sitios de muestreos de los Estudios II , III, IV y V. Los sitios 1 (a), 2 (b), 4 (c), 5 (d), 6 (e) y 7 (f) se encuentran en la Provincia de San Luis y el sitio 8 (g) en la provincia de La Pampa, Argentina.



Foto 11. Fracciones de biomasa de *Prosopis caldenia*, a) ramas entre 2 y 7 cm y de más de 7 cm de diámetro, b) sistema radical, c) separación de biomasa foliar y d) pesado de ramas de menos de 2 cm de diámetro.



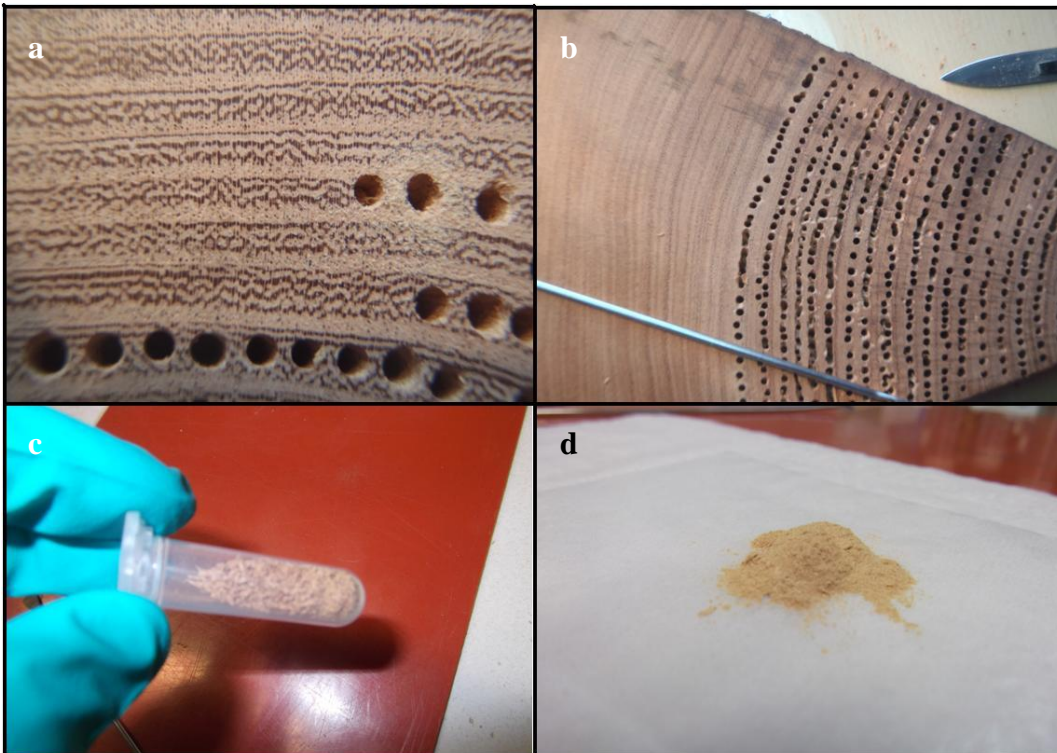
Fotos 12. Muestras dendrocronológicas de *Prosopis caldenia* tomadas en Sitio de muestreo 1, en la base del fuste y a 1.3 m.



Fotos 13. Recolección de los frutos de *Prosopis caldenia*, en el Sitio 3 durante el mes de Mayo.



Fotos 14. Toma de muestras para el análisis isotópico en los anillos de crecimiento de *Prosopis caldenia* a y b) muestreo por anillo de crecimiento con taladro, c) muestra del anillo anual homogeneizada y d) muestra anual homogeneizada y reducida en tamaño para el posterior análisis.



Fotos 15. Erosión hídrica originada por nuevos cursos superficiales de agua en la Cuenca de El Morro, provincia de San Luis, Argentina. 2009.



Referencias

Jové Alcalde, G. 2014. Respuesta individual de *Prosopis caldenia* a las variables climáticas en los bosques de la región semiárida de Argentina. Tesis de Máster.

Universidad de Valladolid. Disponible on line en:

<https://uvadoc.uva.es/bitstream/10324/6581/1/TFM-L162.pdf>

Rothkugel, M. 1938. Industrialización del caldén en La Pampa. Informe Técnico IFONA, 54pp.

ANEXO CLIMÁTICO

Tabla 1a. Datos climáticos de la ciudad de Villa Mercedes, San Luis, Argentina para los años 1981, 1982, 1999, 2000, 2003, 2004, 2010, 2011, 2012, 2013 y 2014. Registrados en la estación meteorológica de la Estación experimental del INTA Villa Mercedes.

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Días con velocidades de viento > 18 km/h Agosto	7,0	4,0	5,5	1,22
Días con velocidades de viento > 18 km/h Septiembre	7,0	4,0	5,5	1,30
Días con velocidades de viento > 18 km/h Octubre	15,0	7,0	11,0	2,97
Días con velocidades de viento > 18 km/h Noviembre	17,0	7,0	12,0	3,77
Días con velocidades de viento > 18 km/h Diciembre	17,0	6,0	11,5	4,18
Periodo libre de heladas (días)	24,0	17,0	20,0	24,6
Días con precipitaciones Agosto	5,0	1,0	3,0	1,4
Días con precipitaciones Septiembre	7,0	2,0	3,0	1,9
Días con precipitaciones Octubre	16,0	2,0	9,0	4,7
Días con precipitaciones Noviembre	28,0	7,0	12,0	7,3
Días con precipitaciones Diciembre	25,0	3,0	10,0	6,9
Horas de frío Mayo	196,0	70,2	132,2	53,2
Horas de frío Junio	338,0	203,1	288,1	56,1
Horas de frío Julio	416,3	305,3	374,3	42,2
Horas de frío Agosto	341,2	233,2	294,0	43,3
Horas de frío Septiembre	194,4	97,2	141,1	36,1
Horas de frío Octubre	70,1	36,1	53,2	16,0
Horas de frío Noviembre	30,1	3,6,3	15,1	10,3
Horas de frío Diciembre	10,2	0,5	4,2	4,4
Horas de frío Enero	1,2	0,0	0,0	1,2
Horas de frío Febrero	5,1	0,0	2,3	2,3
Horas de frío Marzo	29,2	1,5,	17,3	11,1
Horas de frío Abril	68,1	12,7,	41,1	27,0
Horas de heliofanía efectiva Mayo	311,3	123,	223,4	102,2
Horas de heliofanía efectiva Junio	289,2	124,	210,3	91,2
Horas de heliofanía efectiva Julio	307,0	184,	249,3	65,1
Horas de heliofanía efectiva Agosto	327,1	199,	257,3	60,2
Horas de heliofanía efectiva Septiembre	344,0	205,	271,0	61,4

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Horas de heliofanía efectiva Noviembre	335,2	187,	272,2	65,2
Horas de heliofanía efectiva Diciembre	379,2	258,	319,1	60,0
Horas de heliofanía efectiva Enero	354,0	275,	306,2	33,1
Horas de heliofanía efectiva Febrero	360,0	214,	280,1	65,1
Horas de heliofanía efectiva Marzo	372,3	207,	278,4	76,4
Horas de heliofanía efectiva Abril	327,1	148,	222,2	79,3

Tabla 1b. Datos climáticos de la ciudad de Villa Mercedes, San Luis, Argentina para los años 1981, 1982, 1999, 2000, 2003, 2004, 2010, 2011, 2012, 2013 y 2014. Registrados en la estación meteorológica de la Estación experimental del INTA Villa Mercedes.

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Máxima T máxima Mayo	30,7	26,1	28,1	1,7
Mínima T máxima Mayo	13,2	8,3	11,1	1,7
Media T máxima Mayo	22,2	18,6	20,8	1,2
Máxima T máxima Agosto	27,3	23,5	25,8	1,5
Mínima T máxima Junio	13,9	5,6	9,3	2,9
Media T máxima Junio	20,5	14,8	17,9	1,8
Máxima T máxima Julio	28,1	25,0	26,7	1,2
Mínima T máxima Julio	9,0	4,3	6,3	2,0
Media T máxima Julio	18,0	15,6	17,0	0,9
Máxima T máxima Agosto	33,2	26,3	30,2	2,4
Mínima T máxima Agosto	10,7	5,0	7,7	2,4
Media T máxima Agosto	20,0	17,5	18,9	0,8
Máxima T máxima Septiembre	38,0	28,9	33,4	3,1
Mínima T máxima Septiembre	15,4	5,3	10,1	3,9
Media T máxima Septiembre	25,1	20,1	22,3	1,9
Máxima T máxima Octubre	36,2	31,2	34,0	2,1
Mínima T máxima Octubre	18,0	9,2	12,8	3,2
Media T máxima Octubre	27,9	23,2	24,8	1,9
Máxima T máxima Noviembre	39,2	33,9	36,5	2,0
Mínima T máxima Noviembre	22,7	8,5	16,7	4,7
Media T máxima Noviembre	30,3	25,1	27,8	1,8
Máxima T máxima Diciembre	41,6	35,4	38,6	2,2
Mínima T máxima Diciembre	28,3	18,0	21,8	3,5
Media T máxima Diciembre	33,0	27,2	30,4	2,0
Máxima T máxima Enero	40,5	34,5	38,1	2,0
Mínima T máxima Enero	25,1	17,4	21,7	2,5
Media T máxima Enero	33,3	29,2	31,8	1,4
Máxima T máxima Febrero	37,4	33,8	35,1	1,5
Mínima T máxima Febrero	23,2	16,7	20,1	2,4
Media T máxima Febrero	31,0	26,8	28,3	1,5
Máxima T máxima Marzo	37,4	31,2	33,9	2,5
Mínima T máxima Marzo	20,3	10,6	15,9	4,1
Media T máxima Marzo	28,8	26,4	27,4	1,0
Máxima T máxima Abril	33,6	28,7	31,5	1,6
Mínima T máxima Abril	14,8	7,8	11,9	2,8
Media T máxima Abril	26,3	22,2	24,1	1,7
Máxima T mínima Mayo	16,2	11,1	13,8	1,9
Mínima T mínima Mayo	0,1	-7,0	-3,8	2,4
Media T mínima Mayo	7,0	2,1	4,8	1,9
Máxima T mínima Junio	10,7	5,3	8,3	2,0

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Mínima T mínima Junio	-4,0	-11,3	-7,6	2,6
Media T mínima Junio	2,2	-1,6	0,2	1,4
Máxima T mínima Julio	12,5	6,0	8,3	2,5
Mínima T mínima Julio	-6,5	-13,6	-9,6	2,7
Media T mínima Julio	0,4	-4,1	-1,9	1,4
Máxima T mínima Agosto	13,1	6,1	9,1	2,2
Mínima T mínima Agosto	-3,5	-14,8	-8,4	3,7
Media T mínima Agosto	3,4	-1,3	0,5	1,7
Máxima T mínima Septiembre	16,8	8,7	13,0	2,7
Mínima T mínima Septiembre	-1,3	-8,9	-4,7	2,5
Media T mínima Septiembre	7,1	2,5	4,3	1,6
Máxima T mínima Octubre	20,9	12,7	16,1	2,9
Mínima T mínima Octubre	1,3	-14,1	-2,9	5,4
Media T mínima Octubre	9,0	6,9	8,3	0,8
Máxima T mínima Noviembre	23,3	15,4	18,6	2,5
Mínima T mínima Noviembre	6,2	0,0	2,8	2,3
Media T mínima Noviembre	12,9	10,0	11,6	1,2
Máxima T mínima Diciembre	24,1	20,2	21,5	1,7
Mínima T mínima Diciembre	9,4	2,8	5,5	2,2
Media T mínima Diciembre	16,8	13,0	14,1	1,3
Máxima T mínima Enero	23,8	19,1	21,0	1,5
Mínima T mínima Enero	12,8	-3,0	7,1	4,9
Media T mínima Enero	16,4	14,6	15,5	0,7
Máxima T mínima Febrero	20,9	18,0	19,2	0,9
Mínima T mínima Febrero	9,9	3,8	6,4	2,2
Media T mínima Febrero	15,6	12,9	14,0	0,9
Máxima T mínima Marzo	19,2	16,0	17,5	1,0
Mínima T mínima Marzo	6,3	-2,2	2,1	2,7
Media T mínima Marzo	12,9	10,5	11,4	0,9
Máxima T mínima Abril	19,7	12,9	16,3	2,6
Mínima T mínima Abril	2,5	-3,5	-0,6	2,2
Media T mínima Abril	10,5	6,7	9,0	1,3
Máxima T media Mayo	21,0	17,2	19,2	1,2
Mínima T media Mayo	8,1	4,3	6,3	1,4
Media T media Mayo	14,6	11,3	12,7	1,2
Máxima T media Junio	18,8	11,5	15,1	2,3
Mínima T media Junio	5,3	0,2	2,4	1,8
Media T media Junio	10,6	7,7	9,0	1,3
Máxima T media Julio	17,5	12,9	15,1	1,9
Mínima T media Julio	2,2	-3,6	0,3	2,2
Media T media Julio	9,0	5,8	7,5	1,1
Máxima T media Agosto	23,1	16,8	18,9	2,0
Mínima T media Agosto	5,1	-2,0	1,8	2,8
Media T media Agosto	10,9	8,5	9,7	1,0

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Máxima T media Septiembre	28,0	17,5	22,9	3,1
Mínima T media Septiembre	8,1	2,8	5,2	2,4
Media T media Septiembre	14,7	12,1	13,4	1,2
Máxima T media Octubre	28,5	20,9	23,8	2,9
Mínima T media Octubre	11,4	5,7	8,8	2,4
Media T media Octubre	18,4	15,4	16,6	1,3
Máxima T media Noviembre	30,9	22,9	26,7	2,8
Mínima T media Noviembre	14,9	8,1	12,2	2,7
Media T media Noviembre	21,1	17,9	19,7	1,4
Máxima T media Diciembre	31,2	26,4	29,0	1,9
Mínima T media Diciembre	19,8	12,1	1,0	2,1
Media T media Diciembre	25,0	20,4	22,3	1,6
Máxima T media Enero	32,8	2,3	28,8	2,3
Mínima T media Enero	19,7	16,3	17,6	1,2
Media T media Enero	25,4	22,1	23,9	1,1
Máxima T media Mayo	29,1	2,0	26,7	1,2
Mínima T media Mayo	16,4	14,0	1,4	0,9
Media T media Mayo	22,9	19,9	21,1	1,0
Máxima T media Mayo	27,3	22,5	24,5	1,6
Mínima T media Mayo	15,6	9,3	11,1	2,2
Media T media Mayo	20,8	18,5	19,3	1,0
Máxima T media Mayo	24,9	21,3	22,8	1,3
Mínima T media Mayo	12,7	5,9	9,0	2,6
Media T media Mayo	17,7	15,2	16,4	0,9

Nota: Las temperaturas están expresadas en grados Celsius.

Tabla 2. Temperaturas medias mensuales máximas, mínimas y medias de la ciudad de Villa Mercedes, San Luis, Argentina para el periodo 1956-2002. Registrados en la estación meteorológica de la Estación experimental del INTA Villa Mercedes.

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
T media Enero	27,0	19,9	23,0	1,5
T media Febrero	26,3	19,0	22,0	1,4
T media Marzo	22,7	16,8	19,7	1,3
T media Abril	19,2	12,6	15,8	1,6
T media Mayo	17,2	9,1	12,3	1,8
T media Junio	15,4	4,8	8,6	2,0
T media Julio	11,0	5,1	8,1	1,6
T media Agosto	13,6	7,4	10,2	1,3
T media Septiembre	17,4	10,8	13,2	1,4
T media Octubre	23,8	14,9	16,9	1,6
T media Noviembre	24,3	16,5	19,7	1,7
T media Diciembre	27,7	16,0	22,3	2,2

Nota: Las temperaturas están expresadas en grados Celsius.

Tabla 3. Temperaturas medias mensuales máximas, mínimas y medias de la ciudad de Santa Rosa, La Pampa, Argentina para el periodo 1956-2002. Registrados en la estación meteorológica de la Estación experimental del INTA Santa Rosa.

VARIABLES	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
T media Enero	25,9	20,7	23,5	1,0
T media Febrero	24,7	18,9	22,2	1,2
T media Marzo	23,6	16,1	19,3	1,3
T media Abril	17,5	12	14,9	1,2
T media Mayo	14,6	7,5	11,2	1,4
T media Junio	11,6	4,1	7,8	1,4
T media Julio	10,8	4,7	7,4	1,5
T media Agosto	12	7,2	9,3	1,1
T media Septiembre	14,7	10	12,1	1,0
T media Octubre	17,4	13,5	15,6	0,9
T media Noviembre	22,4	15,2	19,2	1,4
T media Diciembre	25,6	19,9	22,4	1,4

Nota: Las temperaturas están expresadas en grados Celsius.

Tabla 4. Precipitaciones mensuales medias de la ciudad de Santa Rosa, La Pampa, Argentina para el periodo 1956-2002. Registrados en la estación meteorológica de la Estación experimental del INTA Santa Rosa.

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Precipitación total Enero	202,0	26,2	88,1	44,1
Precipitación total Febrero	216,1	7,3	73,2	54,2
Precipitación total Marzo	270,0	9,1	97,0	63,0
Precipitación total Abril	203,3	0,1	59,2	48,3
Precipitación total Mayo	107,2	0,2	31,2	29,2
Precipitación total Junio	113,3	0,3	21,3	23,2
Precipitación total Julio	176,4	0,2	20,3	32,1
Precipitación total Agosto	112,3	0,0	25,1	30,4
Precipitación total Septiembre	149,4	0,2	46,3	39,0
Precipitación total Octubre	209,2	4,1	74,3	56,0
Precipitación total Noviembre	285,2	7,4	92,3	56,3
Precipitación total Diciembre	378,1	10,2	97,2	72,2

Nota: Precipitaciones expresadas en mm.

Tabla 5. Precipitaciones mensuales medias del establecimiento El Águila, en la San Luis, Argentina para el periodo 1956-2002. Registrados en la estación meteorológica del mismo establecimiento.

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Precipitación total Enero	337,0	18,1	107,1	66,0
Precipitación total Febrero	253,3	8,2	78,3	50,3
Precipitación total Marzo	342,4	12,3	93,3	74,2
Precipitación total Abril	175,2	0,0	54,1	46,1
Precipitación total Mayo	87,1	0,1	18,1	22,3
Precipitación total Junio	55,0	0,4	12,2	14,2
Precipitación total Julio	204,0	0,3	14,2	33,4
Precipitación total Agosto	119,3	0,0	17,2	25,4
Precipitación total Septiembre	180,2	0,1	32,2	36,2
Precipitación total Octubre	215,1	0,2	57,2	49,3
Precipitación total Noviembre	195,4	2,3	84,3	48,0
Precipitación total Diciembre	240,3	11,4	90,4	57,1

Nota: Precipitaciones expresadas en mm.

Tabla 6. Precipitaciones mensuales medias de la ciudad de Villa Mercedes, San Luis, Argentina para el periodo 1956-2002. Registrados en la estación meteorológica de la Estación experimental del INTA Villa Mercedes.

Variable	Máxima	Mínima	Media	Desviación estándar
Precipitación total Enero	262,1	29,3	107,0	47,0
Precipitación total Febrero	278,2	19,4	85,4	56,0
Precipitación total Marzo	261,3	12,5	88,4	49,2
Precipitación total Abril	154,2	0,0	54,2	39,3
Precipitación total Mayo	90,2	0,3	21,2	20,4
Precipitación total Junio	74,0	0,4	13,1	16,1
Precipitación total Julio	188,3	0,0	14,2	29,2
Precipitación total Agosto	89,2	0,01	13,4	19,2
Precipitación total Septiembre	81,0	0,2	25,3	23,4
Precipitación total Octubre	121,2	2,3	48,3	34,3
Precipitación total Noviembre	167,0	13,4	80,4	40,4
Precipitación total Diciembre	244,1	18,3	109,2	57,1

Nota: Precipitaciones expresadas en mm.

ANEXO ESTADÍSTICO

- **Estudio I-** Desarrollado en el ambiente de R

Ajuste de modelos lineales y no lineales. Ajuste simultáneo del sistema de ecuaciones

```
#####
f00<- data
f00$logDCM<-log(f00$DCM)
f00$logN<-log(f00$N)
f00$logHo<-log(f00$Ho)
f00$logVT<-log(f00$VT)
# Gráfico de dispersión matricial
pairs(~logDCM+logN+logHo+logVT,data=f00,main="Gráfico de dispersión matricial")
#Ajuste de los modelos linearizados
modlm1<-lm(logDCM~logN+logHo, f00)
summary(modlm1)
modlm2<-lm(logVT~logDCM+logHo+logN, f00)
summary(modlm2)
#Ajuste de os modelos no lineales
modnls1 <- nls(DCM~b0*N^b1*Ho^b2, data=f00, start=list(b0=5.342211, b1= -0.50112,
                                                    b2=0.69515))
summary(modnls1)
modnls2<-nls(VT~b3*DCM^b4*Ho^b5*N^b6,data=f00,start=list(b3=(-9.5079),b4=0.9964,
b5=1.5359,b6=0.9943))
summary(modnls2)
#Calcula los valores de r2 y desviacion estandard
deviance(modnls1)
deviance(modnls2)
require(sqldf)
f01<-sqldf ("select Avg(DCM) as AvgOfDCM, Avg(VT) as AvgOfVT from f00")
f02<-sqldf ("select Sum(power(DCM-AvgOfDCM, 2)) as SCTDCM, Sum(power(VT-AvgOfVT,2)) as
SCTVT from f00, f01")
f02$R2DCM <-1-deviance(modnls1)/f02$SCTDCM
f02$R2VT<-1-deviance(modnls2)/f02$SCTVT
f02
#Ajuste simultaneo del sistema de ecuaciones con el script de Jose
library( systemfit )
datos<-read.csv2("C:\\Users\\Lu\\Desktop\\SDMD con R\\SDMD con R\\data.csv",
                sep=";",dec=".",header=T,na.string="NA")
qmd <- DCM~ h0*N^h1*Ho^h2
vol <- VT~ h3*DCM^h4*Ho^h5*N^h6
labels<- list("Dg","Volume") #etiquetas de cada modelo
start.values <- c(h0=164.77244, h1=-0.46418, h2=0.72524, h3=0.0001017, h4=1.1068552,
```

```

h5=0.9968826, h6=1.0361329)
system.SDMD<-list(qmd,vol) #sistema de ecuaciones- modelos
modelSDMD<-nlsystemfit("SUR", system.SDMD, start.values,data=datos,
                        eqnlabels=labels, maxiter=1000)

#resumen
print(modelSDMD)
#mostrar los coeficientes
modelSDMD$b
#mostrar los p-valor de coeff
modelSDMD$p

```

- **Estudio II-** Desarrollado en el ambiente de SAS

Ajustes de ecuaciones para las diferentes fracciones de biomasa de *P. caldenia*- Ajuste simultaneo (SUR).

```

libname bio 'D:\Documents and Settings\lucia\Escritorio';
run;
PROC IMPORT OUT= BIO.ajuste
DATAFILE= "H:\Tesis\Biomasa\SAS biomasa calden\AreaBasimetrica.xls"
DEMS=EXCEL REPLACE;
RANGE="Hojas1$";
GETNAMES=YES;
MIXED=NO;
SCANTEXT=YES;
USEDATE=YES;
SCANTIME=YES;
RUN;
data ajuste; set bio.ajuste;
run;
data uno; set ajuste;
d=dbh_cm_;
h=ht_m;
da=DAB;
AB=Area Basimétrica;
bhyr2=(hojas+Ramas2);
d2h=dbh_cm_*dbh_cm_*ht_m;
da2h=DAB*DAB*ht_m;
d2=dbh_cm_*dbh_cm_;
dh=dbh_cm_*ht_m;
dah=DAB*ht_m;
bf=BIOMMgfuste*1000;
b7=PsMgramas*1000;
br27=(PsMgramillas27*1000);
bh=(PsMghojas)*1000;
br=(PsMgraiz)*1000;
bt=biomasatotal*1000;
br2=PsMgramillas2*1000;
run;
/*Evaluacion de los modelos para las fracciones de hojas + ramas de <
2cm*/
*modelo 1;
proc model data=uno;
parms a1;
bhyr2=a1*(ABh);
fit bhyr2 start=(a1=-2.50275)/out=residuosbhyr2;
run;

```



```

*modelo 2;
proc model data=uno;
parms a1;
  bhyr2=a1*(AB2h);
fit bhyr2 start=(a1=-2.50275)/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 3;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
  bhyr2=a1*AB+a2*AB2+a3*(AB2h);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115
)/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 4;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*AB+a2*h;
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuos bhyr2;
run;
*modelo 5;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*AB2+a2*(AB2h);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 6;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*AB2+a2*h;
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 7;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*AB2+a2*h+a3*(AB2h);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 8;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*(AB2h)+a2*(ABh);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 9;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*(AB2)+a2*(ABh)+a3*(AB2h);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 10;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2 =a1*(AB**a2)*(h**a3);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )

```

```

/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 11;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*(AB**a2);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo 12;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*((AB2h)**a2);
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )
/out=residuosbhyr2;
run;
*modelo6;
Data dos; set uno;
if Arbol= 34 or Arbol= 22 or Arbol=33 then delete;
run;
proc model data=dos;
parms a1 a2 a3;
bhyr2=a1*AB2+a2*h;
fit bhyr2 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115
)/out=residuosbhyr2;
run;
proc gplot data=dos;
plot br2*d;
run;
/*Evaluacion de los modelos para la fracción Fuste*/
*modelo 1;
proc model data=uno;
parms a1;
bf=a1*(ABh);
fit bf start=(a1=-2.50275)/out=residuosbf;
run;
*modelo 2;
proc model data=uno;
parms a1;
bf=a1*(AB2h);
fit bf start=(a1=-2.50275)/out=residuosbf;
run;
*modelo 3;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*AB+a2*AB2+a3*(AB2h);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 4;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*AB+a2*h;
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 5;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*AB2+a2*(AB2h);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 6;

```

```

proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*AB2+a2*h;
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 7;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*AB2+a2*h+a3*(AB2h);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 8;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*(AB2h)+a2*(ABh);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 9;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*(AB2)+a2*(ABh)+a3*(AB2h);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 10;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*(AB**a2)*(h**a3);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 11;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*(AB**a2);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 12;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*((AB2h)**a2);
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
*modelo 6 ;
data fuste; set uno;
if arbol= 2 or Arbol= 22 or Arbol= 33 then delete;
run;
proc model data=fuste;
parms a1 a2 a3;
bf=a1*AB2+a2*h;
fit bf start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbf;
run;
proc gplot data= uno;
plot bf*AB;
run;
/*Evaluación de los modelos para la fracción de ramas >7cm*/
*modelo 1;
proc model data=uno;
parms a1;
b7=a1*(ABh);
fit b7 start=(a1=-2.50275)/out=residuosb7;
run;
*modelo 2;

```

```

proc model data=uno;
parms a1;
  b7=a1*(AB2h);
fit b7 start=(a1=-2.50275)/out=residuosb7;
run;
*modelo 3;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
  b7=a1*AB+a2*AB2+a3*(AB2h);
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 4;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*AB+a2*h;
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 5;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*AB2+a2*(AB2h);
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 6;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*AB2+a2*h;
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 7;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*AB2+a2*h+a3*(AB2h);
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 8;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*(AB2h)+a2*(ABh);
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 9;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*(AB2)+a2*(ABh)+a3*(AB2h);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 10;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*(AB**a2)*(h**a3);
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 11;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*(AB**a2);
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo 12;
proc model data=uno;

```

```

parms a1 a2 a3;
b7=a1*((AB2h)**a2);
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
*modelo6;
data br7; set uno;
if arbol= 33 or Arbol= 11 or Arbol =25 or Arbol= 31 or Arbol=6 then
delete;
run;
proc model data=br7;
parms a1 a2 a3;
b7=a1*AB2+a2*h;
fit b7 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosb7;
run;
proc gplot data= uno;
plot b7*d;
run;
/*evaluación de los modelos para las ramas de 2-7 cm */
*modelo 1;
proc model data=uno;
parms a1;
br27=a1*(ABh);
fit br27 start=(a1=-2.50275)/out=residuosbr27;
run;
*modelo 2;
proc model data=uno;
parms a1;
br27=a1*(AB2h);
fit br27 start=(a1=-2.50275)/out=residuosbr27;
run;
*modelo 3;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*AB+a2*AB2+a3*(AB2h);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 4;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*AB+a2*h;
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 5;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*AB2+a2*(AB2h);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 6;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*AB2+a2*h;
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 7;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*AB2+a2*h+a3*(AB2h);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 8;

```

```

proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*(AB2h)+a2*(ABh);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 9;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*(AB2)+a2*(ABh)+a3*(AB2h);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 10;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*(AB**a2)*(h**a3);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 11;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*(AB**a2);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 12;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*((AB2h)**a2);
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;
*modelo 6;
data br27; set uno;
if Arbol=11 or Arbol=22 then delete;
run;
proc model data=br27;
parms a1 a2 a3;
br27=a1*AB2+a2*h;
fit br27 start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr27;
run;

proc gplot data=uno;
plot br27*da;
run;
/*Evaluacion de los modelos para la Biomasa Total */
*modelo 1;
proc model data=uno;
parms a1;
bt=a1*(ABh);
fit bt start=(a1=-2.50275)/out=residuosbt;
run;
*modelo 2;
proc model data=uno;
parms a1;
bt=a1*(AB2h);
fit bt start=(a1=-2.50275)/out=residuosbt;
run;
*modelo 3;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*AB+a2*AB2+a3*(AB2h);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;

```

```

*modelo 4;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*AB+a2*h;
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 5;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*AB2+a2*(AB2h);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 6;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*AB2+a2*h;
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 7;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*AB2+a2*h+a3*(AB2h);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 8;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*(AB2h)+a2*(ABh);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 9;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*(AB2)+a2*(ABh)+a3*(AB2h);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 10;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*(AB**a2)*(h**a3);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 11;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*(AB**a2);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 12;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*((AB2h)**a2);
fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
*modelo 1;
data bt; set uno;
if Arbol=11 or Arbol=24 or Arbol= 27 then delete;
run;
proc model data=bt;
parms a1 a2 a3;
bt=a1*AB2+a2*h;

```

```

fit bt start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbt;
run;
proc gplot data=uno;
plot bt*da;
run;
/*Evaluacion de los modelos para la fracción del sistema radical */
*modelo 1;
proc model data=uno;
parms a1;
br=a1*(ABh);
fit br start=(a1=-2.50275)/out=residuosbr;
run;
*modelo2;
proc model data=uno;
parms a1;
br=a1*(AB2h);
fit br start=(a1=-2.50275)/out=residuosbt;
run;
*modelo 3;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*AB+a2*AB2+a3*(AB2h);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 4;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*AB+a2*h;
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 5;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*AB2+a2*(AB2h);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 6;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*AB2+a2*h;
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 7;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*AB2+a2*h+a3*(AB2h);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 8;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*(AB2h)+a2*(ABh);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 9;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*(AB2)+a2*(ABh)+a3*(AB2h);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 10;

```



```

proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*(AB**a2)*(h**a3);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 11;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*(AB**a2);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 12;
proc model data=uno;
parms a1 a2 a3;
br=a1*((AB2h)**a2);
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
*modelo 6;
data br; set uno;
if Arbol = 11 or Arbol = 24 or Arbol = 27 then delete;
run;
proc model data=br;
parms a1 a2 a3;
br=a1*AB2+a2*h;
fit br start=(a1 0.072525 a2 1.887325 a3 0.74115 )/out=residuosbr;
run;
proc gplot data=uno;
plot br*da ;
run;
/*Ajuste simultaneo*/
/*Fracción de hojas +ramas<2cm */
proc nlin data=uno method=marquardt;
model bhyr2=a1*AB2+a2*h;
parameters a1 0.000042 a2 0.719539; /*ACA VA EL PARAMETRO QUE SALIO
EN EL PASO ANTERIOR*/
output sse=est out=tres r=r p=p student=st ;
/*estimamos parametros sin aplicar peso*/
run;
proc gplot data=tres;
axis2 label=(a=90 r=0 'Hojas' );
plot st*d=1 /vref=0 vaxis= -2 to 4 by 1 haxis=0 to 18 by 1
grid overlay legend=none;
symbol1 value=dot height=0.5 cv= black ci= black width=2
interpol=none;
legend1 label= none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
* Si el análisis grafico de los residuos indica que hay
heterocedasticidad ejecutamos lo siguiente;
data cuatro; set tres;
r2=r*r;
lr=log(r2);run;
*calculo el peso;
proc reg data=cuatro;
model lr=ld2h;
run; quit;
/*obtenemos el peso (k o ID que pondremos en el siguiente paso*/
data cinco;
set cuatro;
peso=1/((AB2h** -0.00000139)); /*cambiar peso según el resultado
anterior*/

```

```

run;
proc nlin data=cinco;
model bhyr2=a1*AB2+a2*h; _weight_=peso; /*cambiar formula
bfy7,br7,br27,br2,ba,bh,bt*/
parameters a1 0.000042 a2 0.719539; /*parametros que estimamos en la
primera parte, no hace falt acambiarlo es un valor inicial*/
output out=seis r=r1 p=p1 student=st1 sse=sse;
run;
/*obtenemos los parámetros finales de la ecuación*/
data siete; set seis;
rp=st1*(peso**0.5);
run;
proc gplot;
plot rp*p1=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
*para ver cuales son los anómalos;
data ver; set siete;
if rp> 0.06;
proc print;
run;
/*Ramas de 2-7cm*/
proc nlin data=br27 method=marquardt;
model br27=a1*AB2+a2*h;
parameters a1 0.00004 a2 1.068399; /*ACA VA EL PARAMETRO QUE SALIO EN
EL PASO ANTERIOR*/
output sse=est out=tres r=r p=p student=st ;
/*estimamos parametros sin aplicar peso*/
run;
proc gplot data=tres;
axis2 label=(a=90 r=0 'Ramas <2' );
plot st*da=1 /vref=0 vaxis= -2 to 3 by 1 haxis=7 to 25 by 1
grid overlay legend=none;
symbol1 value=dot height=0.5 cv= black ci= black width=2
interpol=none;
legend1 label= none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
* Si el analisis grafico de los residuos indica que hay
heterocedasticidad ejecutamos lo siguiente;
data cuatro; set tres;
r2=r*r;
lr=log(r2); run;
*calculo el peso;
proc reg data=cuatro;
model lr=lda2h;
run; quit;
/*obtenemos el peso (k o ID que pondremos en el siguiente paso*/
data cinco;
set cuatro;
peso=1/((AB2h** 0.17440)); /*cambiar peso según el resultado anterior,
es el estimador del parametro que no es el intercep*/
run;
proc nlin data=cinco;
model br27=a1*AB2+a2*h; _weight_=peso; /*cambiar formula
bfy7,br7,br27,br2,ba,bh,bt*/
parameters a1 0.00004 a2 1.068399; /*parametros que estimamos en la
primera parte*/
output out=seis r=r1 p=p1 student=st1 sse=sse;
run;
/*obtenemos los parámetros finales de la ecuación*/

```

```

data siete; set seis;
rp=st1*(peso**0.5);
run;
proc gplot;
plot rp*p1=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
/*Fraccion Ramas > 7*/
proc nlin data=br7 method=marquardt;
model b7= a1*AB2+a2*h;
parameters a1 0.000063 a2 1.086934; /*ACA VA EL PARAMETRO QUE SALIO
EN EL PASO ANTERIOR*/
output sse=est out=tres r=r p=p student=st ;
/*estimamos parametros sin aplicar peso*/
run;
proc gplot data=tres;
axis2 label=(a=90 r=0 'Ramas >7' );
plot st*d=1 /vref=0 vaxis= -2 to 3 by 1 haxis=4 to 25 by 1
grid overlay legend=none;
symbol1 value=dot height=0.5 cv= black ci= black width=2
interpol=none;
legend1 label= none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
* Si el análisis grafico de los residuos indica que hay
heterocedasticidad ejecutamos lo siguiente;
data cuatro; set tres;
r2=r*r;
lr=log(r2);run;
*calculo el peso;
proc reg data=cuatro;
model lr=ld2h;
run; quit;
/*obtenemos el peso (k o ID que pondremos en el siguiente paso*/
data cinco;
set cuatro;
peso=1/((AB2h** 0.00946)); /*cambiar peso según el resultado
anterior*/
run;
proc nlin data=cinco;
model b7=a1*AB2+a2*h; _weight_=peso; /*cambiar formula
bfy7,br7,br27,br2,ba,bh,bt*/
parameters a1 0.000063 a2 1.086934; /*parametros que estimamos en la
primera parte*/
output out=seis r=r1 p=p1 student=st1 sse=sse;
run;
/*obtenemos los parámetros finales de la ecuación*/
data siete; set seis;
rp=st1*(peso**0.5);
run;
proc gplot;
plot rp*p1=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
data ver; set siete;
if rp>0.5;
proc print;
run;
data siete; set siete;
if arbol=33 then delete;
run;

```

```

proc gplot;
plot rp*pl=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
/*Fraccion Fuste*/
proc nlin data=fuste method=marquardt;
model bf=a1*AB2+a2*h;
parameters a1 0.000088 a2 1.247103; /*ACA VA EL PARAMETRO QUE SALIO
EN EL PASO ANTERIOR*/
output sse=est out=tres r=r p=p student=st ;
/*estimamos parametros sin aplicar peso*/
run;
proc gplot data=tres;
axis2 label=(a=90 r=0 'Fuste' );
plot st*da=1 /vref=0 vaxis= -2 to 3 by 1 haxis=4 to 25 by 1
grid overlay legend=none;
symbol1 value=dot height=0.5 cv= black ci= black width=2
interpol=none;
legend1 label= none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
* Si el analisis grafico de los residuos indica que hay
heterocedasticidad ejecutamos lo siguiente;
data cuatro; set tres;
r2=r*r;
lr=log(r2);run;
*calculo el peso;
proc reg data=cuatro;
model lr=lda2h;
run; quit;
/*obtenemos el peso (k o ID que pondremos en el siguiente paso*/
data cinco;
set cuatro;
peso=1/((AB2h** 0.56757)); /*cambiar peso según el resultado
anterior*/
run;
proc nlin data=cinco;
model bf=a1*AB2+a2*h; _weight_=peso; /*cambiar formula
bfy7,br7,br27,br2,ba,bh,bt*/
parameters a1 0.000088 a2 1.247103 ; /*parametros que estimamos en la
primera parte*/
output out=seis r=r1 p=p1 student=st1 sse=sse;
run;
/*obtenemos los parámetros finales de la ecuación*/
data siete; set seis;
rp=st1*(peso**0.5);
run;
proc gplot;
plot rp*pl=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
/*Fraccion Raices*/
proc nlin data=br method=marquardt;
model br= a1*AB2+a2*h;
parameters a1 0.000126 a2 2.71165; /*ACA VA EL PARAMETRO QUE SALIO EN
EL PASO ANTERIOR*/
output sse=est out=tres r=r p=p student=st ;
/*estimamos parametros sin aplicar peso*/
run;
proc gplot data=tres;
axis2 label=(a=90 r=0 'Raiz' );

```

```

plot st*da=1 /vref=0 vaxis= -2 to 3 by 1 haxis=4 to 25 by 1
grid overlay legend=none;
symbol1 value=dot height=0.5 cv= black ci= black width=2
interpol=none;
legend1 label= none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
proc gplot data=tres;
plot st*da=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
* Si el análisis grafico de los residuos indica que hay
heterocedasticidad ejecutamos lo siguiente;
data cuatro; set tres;
r2=r*r;
lr=log(r2);run;
*calculo el peso;
proc reg data=cuatro;
model lr=lda2h;
run; quit;
/*obtenemos el peso (k o ID que pondremos en el siguiente paso*/
data cinco;
set cuatro;
peso=1/((AB2h** 0.49281 )); /*cambiar peso según el resultado
anterior*/
run;
proc nlin data=cinco;
model br=a1*AB2+a2*h; _weight_=peso; /*cambiar formula
bfy7,br7,br27,br2,ba,bh,bt*/
parameters a1 0.000126 a2 2.71165 ; /*parametros que estimamos en la
primera parte*/
output out=seis r=r1 p=p1 student=st1 sse=sse;
run;
/*obtenemos los parámetros finales de la ecuación*/
data siete; set seis;
rp=st1*(peso**0.5);
run;
proc gplot data=tres;
axis2 label=(a=90 r=0 'Fuste' );
plot st*d=1 /vref=0 vaxis= -2 to 3 by 1 haxis=4 to 25 by 1
grid overlay legend=none;
symbol1 value=dot height=0.5 cv= black ci= black width=2
interpol=none;
legend1 label= none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
proc gplot;
plot rp*p1=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
data ver; set siete;
if rp>0.35;
proc print;
run;
/*Biomasa Total*/
proc nlin data=bt method=marquardt;
model bt= a1*AB2+a2*h;
parameters a1 0.000366 a2 7.558194 ; /*ACA VA EL PARAMETRO QUE SALIO
EN EL PASO ANTERIOR*/
output sse=est out=tres r=r p=p student=st ;
/*estimamos parametros sin aplicar peso*/

```

```

run;
proc gplot data=tres;
axis2 label=(a=90 r=0 'Raiz' );
plot st*da=1 /vref=0 vaxis= -2 to 3 by 1 haxis=4 to 25 by 1
grid overlay legend=none;
symbol1 value=dot height=0.5 cv= black ci= black width=2
interpol=none;
legend1 label= none frame cframe=white cborder=black position=center
value=(justify=center);
run;
proc gplot data=tres;
plot st*da=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
* Si el análisis grafico de los residuos indica que hay
heterocedasticidad ejecutamos lo siguiente;
data cuatro; set tres;
r2=r*r;
lr=log(r2); run;
*calculo el peso;
proc reg data=cuatro;
model lr=lda2h;
run; quit;
/*obtenemos el peso (k o ID que pondremos en el siguiente paso*/
data cinco;
set cuatro;
peso=1/((AB2h** - 0.09172 )); /*cambiar peso según el resultado
anterior*/
run;
proc nlin data=cinco;
model bt=a1*AB2+a2*h; _weight_=peso; /*cambiar formula
bfy7,br7,br27,br2,ba,bh,bt*/
parameters a1 0.000366 a2 7.558194 ; /*parametros que estimamos en la
primera parte*/
output out=seis r=r1 p=p1 student=st1 sse=sse;
run;
/*obtenemos los parámetros finales de la ecuación*/
data siete; set seis;
rp=st1*(peso**0.5);
run;
proc gplot;
plot rp*p1=1;
symbol1 v=circle c=blue;
run; quit;
data ver; set siete;
if rp>0.09;
proc print;
run;
data simul; set uno;
/*if arbol= then bh=.;
if arbol= then br2=.;
if arbol= then b7=.;
if arbol= then br27=.;
if arbol= then br=.;
if arbol= then bt=.;*/
run;
ods pdf file="D:\Documents and
Settings\lucia\Escritorio\lucia\AREA_BASAL(hojas y ramas menos de dos
unidsa).pdf";
/*Dry Weight Models for Calden*/
title1 'Sistema de ecuaciones ajuste simultaneo BIOMASA SUR Calden';

```

```

proc model data=simul;
var bhydr2 br27 b7 bf br bt ABh;
parms a1 a2 a3 a4 a5 a6 a7 a8 a9 a10;
bhydr2=a1*AB2+a2*h;
resid.bhydr2=resid.bhydr2/((AB** -0.00000139)**0.5); /*dar los valores de
los residuos de cada parámetro(=peso)*/;
e1 = actual.bhydr2 - pred.bhydr2;
br27=a3*AB2+a4*h;
resid.br27=resid.br27/((AB** 0.17440)**0.5); /*dar los valores de los
residuos de cada parámetro(=peso)*/;
e2 = actual.br27 - pred.br27;
b7=a5*AB2+a6*h ;
resid.b7=resid.b7/((AB**0.00946)**0.5); /*dar los valores de los
residuos de cada parámetro(=peso)*/;
e3 = actual.b7 - pred.b7;
bf=a7*AB2+a8*h;
resid.bf=resid.bf/((ABh**0.56757)**0.5); /*dar los valores de los
residuos de cada parámetro(=peso)*/
e4 = actual.bf - pred.bf;
br=a9*AB2+a10*h;
resid.br=resid.br/((ABh** 0.49281)**0.5); /*dar los valores de los
residuos de cada parámetro(=peso)*/;
e5 = actual.br - pred.br;
bt=( ( a1*AB2+a2*h)+(a3*AB2+a4*h)+(a5*AB2+a6*h) + (a7*AB2+a8*h)+
(a7*AB2+a8*h));
resid.bt=resid.bt/((ABh** -0.09172)**0.5); /*dar los valores de los
residuos de cada parámetro(=peso)*/;
e6 = actual.bt - pred.bt;
outvars e1 e2 e3 e4 e5 e6 ;
fit bhydr2 br27 b7 bf br bt
start=( a1 0.000042 a2 0.7195 a3 0.000041 a4 1.0221 a5 0.000063 a6
1.0820 a7 0.000093 a8 1.0858 a9 0.000135 a10 2.3668 ) /
sur outs=Smatrix outest=coeff cov out=values outpredict collin;
quit; run;
ods pdf close; quit;

```

- **Estudio III-** Desarrollado en el ambiente de R

Adaptación del Algoritmo BIODry (Lara et al., 2013) para *Prosopis caldenia*.

Construcción de los índices de aridez, Walter-Lieth climatodiagramas- Modelos lineales mixtos con diferentes estructuras aleatorias.

```

##Prosopis Caldenia woodlands in the semi-arid Argentinean pampas
##-----
install.packages('cluster')
require('nlme')
##Required libraries (database exporting and other operations)
packs<-c('reshape','dplyr','plyr','lattice','nlme','ecodist','foreign','cluster')
sapply(packs,require,character.only=TRUE)
#plyr version 0.1.9
setwd('F:\Documents and Settings\Administrador\Escritorio\BIODry_Prosopis')
raw.ProsRing<-read.csv('ringData.csv',header=TRUE,sep=';',dec='.')
rownames(raw.ProsRing)<-raw.ProsRing$year

```

```

ProsRing1<-raw.ProsRing[,2:ncol(raw.ProsRing)]
write.tucson(rwl.df=ProsRing1,fname='ringData.rwl',prec=0.001)
data.rg<-read.tucson('ringData.rwl')
datum<-c(t(data.rg))*10^(-1)
year<-rep(rownames(data.rg),each=ncol(data.rg))
code<-rep(colnames(data.rg),nrow(data.rg))
data.000<-unique(data.frame(code,year,datum))
data.001<-data.000[with(data.000,order(code,year)),]
data.002<-na.omit(data.001)
randoms<-read.ids(data.rg);randoms[, 'code']<-rownames(randoms)
data.003<-merge(data.002,randoms)
#Constructor for replacing annual zeroes with annual within plot average tree rings
fmiss<-function(data){
  datan<-na.omit(data)
  datan1<-datan[datan$datum!=0,]
  datan1[, "site.year"]<-factor(paste(datan1$site,datan1$year,datan1$core,sep="." ))
  datan2<-data.frame(mean=tapply(datan1$datum,datan1$site.year,mean))
  datan2[, "site.year"]<-factor(rownames(datan2))
  #arboles sin crecimiento
  datan3<-datan[datan$datum==0,]
  datan[, "site.year"]<-factor(paste(datan$site,datan$year,datan$core,sep="."))
  datan4<-merge(datan,datan2)
  datan4[, "datum"]<-sapply(1:nrow(datan4),function (i)
  ifelse(datan4[i, "datum"]!=0,datan4[i, "datum"],datan4[i, "mean"]))
  datan4[,c("site", "tree", "core", "year", "datum")] }
data.0<-fmiss(data.003)
# biomass dataframe with m.cod levels (data1):
data.01<-data.0[!is.na(data.0$year),]
data.01[, "rpli"]<-as.factor(paste(data.01$site,data.01$tree,data.01$core,sep="."))
data.01[, "tr"]<-as.factor(paste(data.01$site,data.01$tree,sep="."))
data.01<-ddply(data.01,.(rpli),transform,radial=cumsum(datum))
data.01[, "dbi"]<-2*data.01[, "radial"]
data<-data.01
data[, "BT"]<-with(data,exp(16.9434^2/2)*exp(-128.993)*dbi^74.46098)
datau<-unique(data)
ddata<-ddply(data,.(rpli),transform,incdbi=c(NA,diff(dbi)))
ddata1<-ddply(ddata,.(rpli),transform,incBT=c(NA,diff(BT)))
# ddata1[, "incBT"]<-as.numeric(as.character(ddata[, "incBT"]))
data1<-ddata1
data1[, 'year']<-with(data1,as.numeric(levels(year))[year])
data1[, 'time']<-with(data1,year-1907)
rownames(data1)<-with(data1,paste(rpli,year,sep='.'))

```



```

data1[,c('site','tree','core')]<-lapply(data1[,c('site','tree','core')],factor)
# summary(data1)
#-----
raw.P<-read.csv(dir(pattern='PTOT'),header=TRUE,sep=';',dec='.')
raw.T<-read.csv(dir(pattern='TTOT'),header=TRUE,sep=';',dec='.')
Pmin.yr<-as.numeric(substr(dir(pattern='PTOT'), 6,9))
Pmax.yr<-as.numeric(substr(dir(pattern='PTOT'), 11,14))
Tmin.yr<-as.numeric(substr(dir(pattern='TTOT'), 6,9))
Tmax.yr<-as.numeric(substr(dir(pattern='TTOT'), 11,14))
colnames(raw.P)<-month.abb[1:12]
Pdata<-data.frame(raw.P)
difP<-Pmax.yr-Pmin.yr+1
Pdata[, 'var']<-rep('precip',times=nrow(Pdata))
Pdata[, 'est']<-rep('1',each=difP)
Pdata[, 'm.cod']<-rep('1',each=difP)
Pdata[, 'year']<-rep(c(Pmin.yr:Pmax.yr),times=nrow(Pdata)/difP)
Tdata<-data.frame(raw.T)
colnames(Tdata)<-month.abb[1:12]
difT<-Tmax.yr-Tmin.yr+1
Tdata[, 'var']<-factor(rep('temp',times=nrow(Tdata)))
Tdata[, 'est']<-rep('1',each=difT)
Tdata[, 'm.cod']<-rep('1',each=difT)
Tdata[, 'year']<-rep(c(Tmin.yr:Tmax.yr),times=nrow(Tdata)/difT)
Pdatsel<-Pdata[Pdata$year%in%Tdata$year,]
dataTP<-rbind(Tdata,Pdatsel)
##Computing Aridity indexes
rem.1<-c("m.cod", "var", "year", "est")
ncol<-ncol(dataTP)-length(rem.1)
data.clim<-c(t(dataTP[-match(rem.1, names(dataTP))]))
m.cod<-rep(dataTP[,c("m.cod")],each=ncol)
var<-rep(dataTP[,c("var")],each=ncol)
year<-rep(dataTP[,c("year")],each=ncol)
est<-rep(dataTP[,c("est")],each=ncol)
month<-c(rep(month.abb[1:12],times=(length(data.clim)/ncol)))
raw.frm<-data.frame(m.cod=m.cod,var=var,
                    year=year,month=month,est=est,value=data.clim)
data.clim<-cbind(raw.frm[raw.frm$var=="precip",],
                dost=2*raw.frm[raw.frm$var=="temp","value"])
data.clim.0<-data.clim[-match(c("var"),names(data.clim))]
names(data.clim.0)<-c("m.cod", "year", "month", "est", "p.", "dost.")
data.clim.0[, "x"]<-c(1:nrow(data.clim.0))

```

```

dat.cli<-data.clim.0
dat.cli[,"x."]<-rep(c(1:(difT*12)),times=nrow(dat.cli)/(difT*12))
with(dat.cli, plot(x,p.,type='l,col='grey'))
lines(dat.cli$x,dat.cli$dost.)
fun.m1<-function(i,data){
  ifelse(data[i,"x."]>1,(data[i,"dost."]-data[(i-1),"dost."],NA)}
dat.cli[,"m1"]<-sapply(1:nrow(dat.cli),fun.m1,dat.cli)
fun.m2<-function(i,data){
  ifelse(data[i,"x."]>1,(data[i,"p."]-data[(i-1),"p."],NA)}
dat.cli[,"m2"]<-sapply(1:nrow(dat.cli),fun.m2,dat.cli)
fun.cut.x<-function(i,data){
  ifelse(data[i,"dost."]<data[i,"p."]&data[(i+1),"dost."]>data[(i+1),"p."]|
  data[i,"dost."]>data[i,"p."]&data[(i+1),"dost."]<data[(i+1),"p."],
  (data[(i+1),"m1"]*data[(i+1),"x."]-data[(i+1),"m2"]*data[(i+1),"x."]-
  data[(i+1),"dost."]+data[(i+1),"p."])/(data[(i+1),"m1"]-data[(i+1),"m2"]),NA)}
dat.cli[,"cut.x"]<-sapply(1:nrow(dat.cli),fun.cut.x,dat.cli)
fun.cut.y<-function(i,data){
  data[(i+1),"m1"]*data[i,"cut.x"]-
  data[(i+1),"m1"]*data[(i+1),"x."]+data[(i+1),"dost."]}
dat.cli[,"cut.y"]<-sapply(1:nrow(dat.cli),fun.cut.y,dat.cli)
dat.cli[,"x.."]<-rep(1:12,times=(nrow(dat.cli)/12))
dat.cl<-dat.cli
dat.cl[,"year."]<-sapply(1:nrow(dat.cl),function(i)
  ifelse(dat.cl[i,"x.."]>=4,dat.cl[i,"year"],dat.cl[i,"year"]-1))
dat.cl[,"code."]<-as.character(paste(dat.cl$m.cod,dat.cl$year.,sep="."))
f.cut.x.<-function(i,data){ifelse(data[(i+1),"code."]!=
  data[i,"code."]&& i<nrow(data),data[(i+1),"x."],NA)}
dat.cl[,"nod.x."]<-sapply(1:nrow(dat.cl),f.cut.x.,dat.cl)
f.cut.p.<-function(i,data){ifelse(data[(i+1),"code."]!=
  data[i,"code."]&& i<nrow(data),data[(i+1),"p."],NA)}
dat.cl[,"nod.p."]<-sapply(1:nrow(dat.cl),f.cut.p.,dat.cl)
f.cut.dost.<-function(i,data){ifelse(data[(i+1),"code."]!=
  data[i,"code."]&& i<nrow(data),data[(i+1),"dost."],NA)}
dat.cl[,"nod.dost."]<-sapply(1:nrow(dat.cl),f.cut.dost.,dat.cl)
frag.<-data.frame(min.year=tapply(dat.cl$code.,dat.cl$m.cod,min),
  max.year=tapply(dat.cl$code.,dat.cl$m.cod,max))
dt.clii<-dat.cl[!dat.cl$code.%in%frag.$min.year,]
dt.cli<-dt.clii[!dt.clii$code.%in%frag.$max.year,]
summary(dt.cli)
##Constructor for wet areas:
wet.int<-function(data){
  nodes.01<-na.omit(data[,c("nod.x.", "nod.p.", "nod.dost.")])

```

```

nodes.02<-na.omit(data[,c("cut.x","cut.y","cut.y")])
names(nodes.01)<-c("x.", "p.", "dost.")
names(nodes.02)<-c("x.", "p.", "dost.")
nodes<-rbind(nodes.01,nodes.02)
coord.0<-rbind(data[,c("x.", "p.", "dost.")],nodes)
coord.1<-coord.0[order(coord.0$x.,)]
coord.1[, "subst."]<-sapply(1:nrow(coord.1),function (i)
  ifelse(coord.1[i, "p."]>=coord.1[i, "dost."],coord.1[i, "dost."],coord.1[i, "p."]))
coord<-data.frame(x=c(coord.1$x.[1], coord.1$x., coord.1$x.[nrow(coord.1)]),
  p=c(-10, coord.1$p., -10),dost=c(-10, coord.1$dost., -10),
  subst=c(-10, coord.1$subst, -10))
surf<-function(x,y){
  dosarea<-sapply(2:(length(x)-1), function(i)
    y[i]*(x[i+1]-x[i-1]))
  0.5*sum(dosarea)}
surf(coord$x,coord$p)-surf(coord$x,coord$subst)}
##Constructor for dry areas
dry.int<-function(data){
  nodes.01<-na.omit(data[,c("nod.x.", "nod.p.", "nod.dost.")])
  nodes.02<-na.omit(data[,c("cut.x", "cut.y", "cut.y")])
  names(nodes.01)<-c("x.", "p.", "dost.")
  names(nodes.02)<-c("x.", "p.", "dost.")
  nodes<-rbind(nodes.01,nodes.02)
  coord.0<-rbind(data[,c("x.", "p.", "dost.")],nodes)
  coord.1<-coord.0[order(coord.0$x.,)]
  coord.1[, "subst."]<-sapply(1:nrow(coord.1),function (i)
    ifelse(coord.1[i, "p."]>=coord.1[i, "dost."],coord.1[i, "dost."],coord.1[i, "p."]))
  coord<-data.frame(x=c(coord.1$x.[1], coord.1$x., coord.1$x.[nrow(coord.1)]),
    p=c(-10, coord.1$p., -10),dost=c(-10, coord.1$dost., -10),
    subst=c(-10, coord.1$subst, -10))
  surf<-function(x,y){
    dosarea<-sapply(2:(length(x)-1), function(i)
      y[i]*(x[i+1]-x[i-1]))
    0.5*sum(dosarea)}
  surf(coord$x,coord$dost)-surf(coord$x,coord$subst) }
wet<-ddply(dt.cli.,(code.), function(x)wet.int(x))
dry<-ddply(dt.cli.,(code.), function(x)dry.int(x))
colnames(wet)<-c("code", "wet.area")
colnames(dry)<-c("code", "dry.area")
k<-merge(wet,dry)
k[, "k"]<-k$dry.area/k$wet.area

```

```

k[,c("m.cod","year")]<-
do.call(rbind, strsplit(as.character(k$code), split="\\"))
k[,"m.cod"]<-factor(k[,"m.cod"])
k[,"year"]<-as.numeric(k[,"year"])
k[,"sqk"]<-sqrt(k[,"k"])
rownames(k)<-k$code
k1<-k[k$code<1,]#outlier
kdata<-groupedData(sqk~year|m.cod,data=k1,labels = list(x = "time", y = "k"))
# plot(kdata)
#summary(kdata)
#plot(ACF(AI2, maxLag = 50),alpha = 0.01 )
##AI mixed effects model
AI0<-lm(sqk~I(year-1956),kdata)
AI2<-lme(sqk~I(year-1956),data=kdata,
  random= list(m.cod=pdDiag(~I(year-1956)))) #no signif .slope nor sig. random effects
summary(AI0)
summary(AI2)
anova(AI2,AI0)
# head(kdata)
##Within-group residuals at random-effect levels (RR)
RRai<-data.frame(residuals(AI2,level=0:1))
#new column names
RRai[,c("m.cod.", "year")]<-
do.call(rbind, strsplit(as.character(rownames(RRai)), split="\\"))
colnames(RRai)<-c("AI.fixed.res", "AI.m.cod.res", "m.cod", "year")
RRai[,"m.cod"]<-factor(RRai[,"m.cod"])
RRai[,"year"]<-as.numeric(RRai[,"year"])
#factor-level columns in whitin-group CABI errors:
RRai[,"cy.cod"]<-factor(rownames(RRai))
# RRai2<-merge(RRai,Regest)
# summary(RRai)
# plot(AI2, resid(.) ~ I(year-1956)|m.cod, abline = 0)
summary(AI2)$coefficients$fixed
ranVars<-as.numeric(VarCorr(AI2,3)[,1])
rdmVar<-round(100*ranVars/sum(ranVars),3)
##Extended linear mixed-effect models for modeling diametric increments of one species: P.
caldenia
##Fixed effects: generalized linear growth equation:
#T decline model (TD) (Zeide 1993)
#Dependent variable: increments of diameter inside bark (mm/year)
#Covariates: diameter inside bark (mm) plus scaled time ln(BT)+(year-1907)
##Random effects: four levels:

```

```

#time in core in tree within site
# time in core in tree
#time in core
#time=(year-1907)
##Extended model
#It was modeled heteroscedasticity and autocorrelation of within-group residuals
##Required database: P.mixtr
TDdata<-data1[!is.na(data1$incdbi),]
#Grouped datas
P.mixtr<-groupedData(log(incdbi)~(year-1907)|site/tree,
data=TDdata,labels = list(x = "time", y = "ln(incdbi)"))
P.mixtr1<-P.mixtr[P.mixtr$core!='3',]
TDstct<-lme(log(incdbi)~log(dbi)+I(year-1907),data=P.mixtr,random=list(
site=pdDiag(~log(BT)+I(year-1907)),tree=pdDiag
(~log(BT)+I(year-1907)),core=pdDiag(~log(BT)+I(year-1907)),time=pdDiag
(~log(BT)+I(year-1907))),control=list(msMaxIter =200))
TDtct<-lme(log(incdbi)~log(dbi)+I(year-1907),data=P.mixtr,random=list(tree=pdDiag
(~log(BT)+I(year-1907)),core=pdDiag(~log(BT)+I(year-1907)),time=pdDiag
(~log(BT)+I(year-1907))),control=list(msMaxIter =200))
TDct<-update(TDtct,random=list(core=pdDiag(~log(BT)+I(year-1907)),time=pdDiag
(~log(BT)+I(year-1907))))
TDt<-update(TDtct,random=list(time=pdDiag(~log(BT)+I(year-1907))))
TD<-lm(log(incdbi)~log(dbi)+I(year-1907),P.mixtr)
anovas<-anova(TDstct,TDtct,TDct,TDt,TD)
summary(TDt)
summary(P.mixtr)
TDch<- update(TDt,weights = varConstPower(form = ~ log(incdbi)),
control=list(msMaxIter = 200))
TDcs<-update(TDt,
corr = corARMA(p = 1, q = 1),control=list(msMaxIter= 200))
summary (TDt)
anovas<-anova(TDcs,TDt,TD)
summary(anovas)
plot(ACF(TDcs,maxLag=10, resType="n"),alpha=0.01)
plot(ACF(TDt,maxLag=10),alpha=0.01)
acf(residuals(TDt,level=0:1))
RR<-data.frame(residuals(TDt,level=0:1))
fac<-c("site","tree","core","year")
RR[,fac]<-do.call(rbind,split(as.character(rownames(RR)),split="\\"))
RR[,fac]<-data.frame(lapply(RR[,fac],as.character),stringsAsFactors=TRUE)
RR[,year]<-with(RR,as.numeric(levels(year))[year])

```

```

##Constructor for computing mantel correlograms by core
fRR<-function(n){
  RRa<-RR[RR$core==n,]
  RR1<-split(RRa,RRa$tree)
  RR2<-list()
  for(i in 1:length(RR1))RR2[[i]]<-RR1[[i]][,c('time','year')]
  RR3<-lapply(RR2,function(x)data.frame(time=x[, 'time']))
  names(RR3)<-1:length(RR3)
  for(i in 1:length(RR3))names(RR3[[i]])<-names(RR3[i])
  for(i in 1:length(RR3))rownames(RR3[[i]])<-RR2[[i]][, 'year']
  RRt<-lapply(RR3,function(x)data.frame(t(x)))
  RRdft<-do.call(rbind.fill, RRt)
  RRdf<-data.frame(t(RRdft))
  RRdf[, 'year']<-as.numeric(substr(as.character(rownames(RRdf)),2,5))
  RRord<-RRdf[with(RRdf,order(year)),]
  merged<-RRord[RRord$year%in%intersect(RRord$year,RRai$year),]
  RRrec<-merged[merged$year>=min(RRai$year),1:(ncol(merged)-1)]
  daisy(RRrec,metric = "euclidean", stand =FALSE)}
# dstRRring<-daisy(RRrec,metric = "euclidean", stand =FALSE)#this command admits NaNs
mgr<-mgram(fRR(2),dstRRai,nperm=10000)#<-please evaluate core here ()
plot(mgr)
mind<-function(t,c){
  RRu<-RR[RR$tree==t,]
  RRa<-RRu[RRu$core==c,]
  mergedA<-RRa[RRa$year%in%intersect(RRa$year,RRai$year),]
  mergedB<-RRai[RRai$year%in%intersect(RRai$year,mergedA$year),]
  A<-daisy(data.frame(mergedA[, 'time']),metric = "euclidean", stand =FALSE)
  B<-daisy(data.frame(mergedB[,2]),metric = "euclidean", stand =FALSE)
  mgr<-mgram(A,B,nperm=10000)
  plot(mgr,ylim=c(-0.30,0.30),xlim=c(0,0.6),)
  abline(0,0,col='gray')}
mind(sample(1:65,1),1)
require('animation')
for(i in 1:65){mind(i,1)
  ani.record()}
mind2<-function(t,c){
  RRu<-RR[RR$tree==t,]
  RRa<-RRu[RRu$core==c,]
  mergedA<-RRa[RRa$year%in%intersect(RRa$year,RRai$year),]
  mergedB<-RRai[RRai$year%in%intersect(RRai$year,mergedA$year),]
  A<-daisy(data.frame(mergedA[, 'time']),metric = "euclidean", stand =FALSE)
  B<-daisy(data.frame(mergedB[,2]),metric = "euclidean", stand =FALSE)

```

```

mgram(A,B,nperm=10000)}
mandata<-list()
sort<-function(s){
cbind(RR2[[s]],na.omit(data.frame(RRord[,s])))}
sort(sample(1:65,1))
RR2[[51]]
RRord[,51]
sort(51)
# Construcción de Climatodiagramas
fig.<-function(data){
nodata1<-data.frame(
nod.x.=12*(min(data$year.)-1907)+data$nod.x.,
nod.p.=data$nod.p.,nod.dost.=data$nod.dost.)
nodata2<-data.frame(cut.x=12*(min(data$year.)-1907)+data$cut.x,
cut.y=data$cut.y,cut.y1=data$cut.y)
nodata3<-data.frame(x.=12*(min(data$year.)-1907)+data$x.,
p.=data$p.,dost.=data$dost.)
nodes.01<-na.omit(nodata1)
nodes.02<-na.omit(nodata2)
names(nodes.01)<-c("x.", "p.", "dost.")
names(nodes.02)<-c("x.", "p.", "dost.")
nodes<-rbind(nodes.01,nodes.02)
coord<-rbind(nodata3[,c("x.", "p.", "dost.")],nodes)
coord.1<-coord[order(coord$x.),]
coord.1[, "subst."]<-sapply(1:nrow(coord.1),function (i)
ifelse(coord.1[i,"p."]>=coord.1[i,"dost.],coord.1[i,"dost.],coord.1[i,"p."]))
coord<-data.frame(x=c(coord.1$x.[1], coord.1$x., coord.1$x.[nrow(coord.1)]),
p=c(-10, coord.1$p., -10),dost=c(-10, coord.1$dost., -10),
subst=c(-10, coord.1$subst, -10))
plot(coord$x, coord$p,xlim=c(min(coord$x),max(coord$x)),
axes=FALSE,
xlab="",type="n",
ylab="",bty="n",font.lab=2,lwd=1)
Lim<-par('usr')
polygon(coord$x,coord$p,col="white", border=NA)
polygon(coord$x,coord$dost,col="black", border=NA)
polygon(coord$x,coord$subst,col="white", border=NA)
lines(coord$x, coord$p,col="dark grey")
lines(coord$x, coord$dost,lty="solid",col="black")
yrini<-1907
yrend<-max(data$year.)

```

```

xintr<-round((yrini-yrend)/10)*10
Pmax<-max(coor$p)
axis(1, labels=c(yrini,yrini+10*seq(1:(xintr/10))),
at=c(0,12*10*seq(1:(xintr/10))))
axis(4, labels=seq(0, Pmax, by = 40),
at=seq(0, Pmax, by = 40))
axis(2, labels=seq(0, Pmax, by = 40)/2,
at=seq(0, Pmax, by = 40))
text(Lim[2]-59*(Lim[2]-Lim[1])/60,max(seq(0, Pmax, by = 40)),
expression(paste("T (", degree, "C)")),adj=c(0, 1))
text(Lim[2]-(Lim[2]-Lim[1])/60,max(seq(0, Pmax, by = 40)),
"P (mm)",adj=c(1, 1))
mtext("Years", side=1, line=3)
#text(23,(max(data$p.),c("a?o:"),pos=2)
#title("Walter-Lieth Climatic Diagram" ) }
win.graph(width=12, height=4)
fig(dt.cli)
head(dt.cli,100)

```

- **Estudio IV-** Desarrollado en el ambiente de SAS

Ajuste de bietaficos modelos inflados en ceros.

```

PROC IMPORT OUT = ZIP.fruto
DATAFILE = "F:\Archivos SAS\data sig completas.xls"
DBMS =EXCEL REPLACE;
RANGE="Hojas1$";
GETNAMES=YES;
MIXED=NO;
SCANTEXT=YES;
USEDATE=YES;
SCANTIME=YES;
RUN;
data uno;
set ZIP.Fruto;run;
/*Aquí creaba la variable binaria pods, que vale 0 si el número de
vainas (ns) era 0, y uno si había al menos una o más vainas*/
data dos;
set uno;
if pods=0 then cone=1; else cone=0;
run;
/*ZILN en a0 + a2 usa los parametros a para la eta y los b para etap,
aun con la misma variable*/
proc nlmixed data=uno tech=dbldog;
parms a0=1 a1=0 a2=0 b1=0 b2=0 b0=0 varerror=1;
bounds varerror>0;
/*linear predictor for the inflation probability*/
eta0 = (a0 + a1*x1 + a2*x2);
exp_eta0 = exp(eta0);
/*p0=inflation pobability for zeros*/
p0 = exp_eta0/(1 + exp_eta0);
etap = (b0 + b1*x4 + b2*x5); /*aca puedo poner las otras variables;
que creo afectan la produccion*/

```



```

mu= exp(etap);
parte1=(-1/(2*varerror));
parte2= log(1/sqrt(2*4*atan(1)*varerror));
if pods = 0 then ll = log(p0);
else ll = log(1 - p0) + (parte1*((pods-log(mu))**2))+ parte2;
model pods ~ general(ll);
run;
/*****/
proc glimmix data=uno order=data;
nloptions maxiter=100 technique=dbldog;
model pods= x1 x2 x3/solution dist=bin;
link= logit; random int/ subject= year;
run;

```

- **Estudio V-** Desarrollado en el ambiente de R

Modelos lineales mixtos con diferentes estructuras aleatorias. Análisis de las series temporales de precipitación

```

required libraries (database exporting and other operations)
packs<-c('lattice','nlme')
sapply(packs,require,character.only=TRUE)
agua<-EFICIENCIADEAGUA
#omito los NA
water<-na.omit(agua)
sapply(water,class)
levels(water$tree)
#Convierto en factores tree, site y year
water[, 'tree'] <- as.factor(water[, 'tree'])
water[, 'site'] <- as.factor(water[, 'site'])
water[, 'year'] <- as.factor(water[, 'year'])
dataMix <- groupedData(C13~WUE|tree/site,data = water)
plot(dataMix)
#Modelo Lineal con la media del C13,
baseMix <- lm(WUE~1,data = water)
summary(baseMix)
#mixto 1
Mixto1 <- lme(WUE~1,
data = water,random = list(site = pdDiag(~1)))
summary(Mixto1)
#mixto 2
Mixto2 <- lme(WUE~1,
data = water,random = list(site = pdDiag(~1),
tree = pdDiag(~1)))
summary(Mixto2)
#mixto 3

```

```

Mixto3 <- lme(WUE~1,
data = water,random = list(site = pdDiag(~1),
tree = pdDiag(~1),
year = pdDiag(~1)))
summary(Mixto3)
#Anova para ver las diferencias entre modelos
anova(Mixto3,Mixto2,Mixto1,baseMix)
#####
#Modelo Lineal con AI como efecto fijo
baseMix <- lm(WUE~AI,data = water)
summary(baseMix)
#mixto 1
Mixto1 <- lme(WUE~AI,
data = water,random = list(site = pdDiag(~AI)))
summary(Mixto1)
#mixto 2
Mixto2 <- lme(WUE~AI,
data = water,random = list(site = pdDiag(~AI),
tree = pdDiag(~AI)))
summary(Mixto2)
#mixto 3l
Mixto3 <- lme(WUE~AI,
data = water,random = list(site = pdDiag(~AI),
tree = pdDiag(~AI),
year = pdDiag(~AI)))
summary(Mixto3)
#Diferencias entre modelos
anova(Mixto3,Mixto2,Mixto1,baseMix)
#####
#Modelo Lineal con las precipitaciones totales como efecto fijo
baseMix <- lm(C13~PP.total,data = water)
summary(baseMix)
#mixto 1
Mixto1 <- lme(C13~PP.total,
data = water,random = list(site = pdDiag(~PP.total)))
summary(Mixto1)
#mixto 2
Mixto2 <- lme(C13~PP.total,
data = water,random = list(site = pdDiag(~PP.total),
tree = pdDiag(~PP.total)))
summary(Mixto2)
#mixto 2

```

```

Mixto3 <- lme(C13~PP.total,
data = water,random = list(site = pdDiag(~PP.total),
tree = pdDiag(~PP.total),
year = pdDiag(~PP.total)))
summary(Mixto3)
#ANOVA entre los modelos mixtos
anova(Mixto3,Mixto2,Mixto1,baseMix)
#Modelos con las pp de primavera como efecto fijo
baseMix <- lm(C13~PPASO,data = raw13C)
summary(baseMix)
#Mixto 1
Mixto1 <- lme(C13~PPASO,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~PPASO)))
summary(Mixto1)
# Mixto 2
Mixto2 <- lme(C13~PPASO,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~PPASO),
tree = pdDiag(~PPASO)))
summary(Mixto2)
# Mixto 3
Mixto3 <- lme(C13~PPASO,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~PPASO),
tree = pdDiag(~PPASO),
year = pdDiag(~PPASO)))
summary(Mixto3)
anova(Mixto3,Mixto2,Mixto1,baseMix)
#Modelos las Temperaturas medias de primavera
baseMix <- lm(C13~TMMASO,data = raw13C)
summary(baseMix)
# Mixto 1
Mixto1 <- lme(C13~TMMASO,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~TMMASO)))
summary(Mixto1)
# Mixto 2
Mixto2 <- lme(C13~TMMASO,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~TMMASO),
tree = pdDiag(~TMMASO)))
summary(Mixto2)
#Mixto 3
Mixto3 <- lme(C13~TMMASO,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~TMMASO),

```

```

tree = pdDiag(~TMMASO),
year = pdDiag(~TMMASO)))
summary(Mixto3)
# Anova para comparar los modelos
anova(Mixto3,Mixto2,Mixto1,baseMix)
#Modelo Lineal con las Temperaturas medias de verano
baseMix <- lm(C13~TMMNDE,data = raw13C)
summary(baseMix)
# Mixto 1
Mixto1 <- lme(C13~TMMNDE,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~TMMNDE)))
summary(Mixto1)
# Mixto 2
Mixto2 <- lme(C13~TMMNDE,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~TMMNDE),
tree = pdDiag(~TMMNDE)))
summary(Mixto2)
# Mixto 3
Mixto3 <- lme(C13~TMMNDE,
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~TMMNDE),
tree = pdDiag(~TMMNDE),
year = pdDiag(~TMMASO)))
summary(Mixto3)
#ANOVA para comprar los modelos
anova(Mixto3,Mixto2,Mixto1,baseMix)
data = raw13C,random = list(site = pdDiag(~TMMIFMA),
tree = pdDiag(~TMMIFMA)))
# Análisis de las series temporales de precipitación
# Datos de Villa Mercedes
totalesVM <- read.table("C:/Users/Lu/Desktop/isotopos/totalesVM.csv")
VM <- scan("C:/Users/Lu/Desktop/isotopos/totalesVM.csv")
VMtimeseries <- ts(VM, frequency=1, start=c(1903,1))
plot.ts(VMtimeseries)
#Datos de San Rosa
SR <- scan("C:/Users/Lu/Desktop/isotopos/S.Rtotales.csv")
SRtimeseries <- ts(SR, frequency=1, start=c(1938,1))
plot.ts(SRtimeseries)
#Datos de Las Taguas
LT <- scan("C:/Users/Lu/Desktop/isotopos/LTtotales.csv")
Read 95 items
LTtimeseries <- ts(LT, frequency=1, start=c(1908,1))
plot.ts(LTtimeseries)

```

#Análisis de las Series temporales Villa Mercedes (Suavizado con diferentes ordenes)

```
VMtimeseriesSMA3 <- SMA(VMtimeseries,n=3)
plot.ts(VMtimeseriesSMA3)
VMtimeseriesSMA8 <- SMA(VMtimeseries,n=8)
plot.ts(VMtimeseriesSMA8)
VMtimeseriesSMA10 <- SMA(VMtimeseries,n=10)
plot.ts(VMtimeseriesSMA10)
```

#Análisis de las Series temporales Santa Rosa (Suavizado con diferentes ordenes)

```
SRtimeseriesSMA3 <- SMA(SRtimeseries,n=3)
plot.ts(SRtimeseriesSMA3)
SRtimeseriesSMA8 <- SMA(SRtimeseries,n=8)
plot.ts(SRtimeseriesSMA8)
SRtimeseriesSMA10 <- SMA(SRtimeseries,n=10)
plot.ts(SRtimeseriesSMA10)
```

#Análisis de las Series temporales Las Taguas (Suavizado con diferentes ordenes)

```
LTtimeseriesSMA3 <- SMA(LTtimeseries,n=3)
plot.ts(LTtimeseriesSMA3)
LTtimeseriesSMA8 <- SMA(LTtimeseries,n=8)
plot.ts(LTtimeseriesSMA8)
LTtimeseriesSMA10 <- SMA(LTtimeseries,n=10)
plot.ts(LTtimeseriesSMA10)
```

#Datos de precipitaciones mensuales

Datos de Las Taguas.

```
LTm <- scan("C:/Users/Lu/Desktop/isotopos/LTmensual.csv")
LTmtimeseries <- ts(LTm, frequency=12, start=c(1908,1))
plot.ts(LTmtimeseries)
LTmtimeseriescomponents <- decompose(LTmtimeseries)
LTmtimeseriesseasonallyadjusted <- LTmtimeseries - LTmtimeseriescomponents$seasonal
plot(LTmtimeseriesseasonallyadjusted)
```

#Datos de Villa Mercedes

```
VMm <- scan("C:/Users/Lu/Desktop/isotopos/VMmensual.csv")
VMmtimeseries <- ts(VMm, frequency=12, start=c(1903,1))
plot.ts(VMmtimeseries)
VMmtimeseriescomponents <- decompose(VMmtimeseries)
VMmtimeseriesseasonallyadjusted <- VMmtimeseries - VMmtimeseriescomponents$seasonal
plot(VMmtimeseriesseasonallyadjusted)
```

Datos de Santa Rosa

```
SRm <- scan("C:/Users/Lu/Desktop/isotopos/SRmensual.csv")
SRmtimeseries <- ts(SRm, frequency=12, start=c(1938,1))
plot(SRmtimeseries)
SRmtimeseriescomponents <- decompose(SRmtimeseries)
```