



DENDROECOLOGÍA Y DENDROCLIMATOLOGÍA CON ESPECIES DEL GÉNERO *PROSOPIS* EN ARGENTINA

*DENDROECOLOGY AND DENDROCLIMATOLOGY
OF PROSOPIS SPECIES FROM ARGENTINA*

R. VILLALBA, P.E. VILLAGRA, J.A. BONINSEGNA,
M.S. MORALES Y V. MOYANO

Departamento de Dendrocronología e Historia Ambiental. IANIGLA-CRICYT.
CC.330. 5500. Mendoza, Argentina. e-mail: ricardo@lab.cricyt.edu.ar

RESUMEN

El empleo de los anillos de crecimiento de las plantas leñosas permite cuantificar en forma precisa las velocidades del crecimiento radial de los árboles en diferentes ambientes naturales, así como determinar diferencias en las estructuras poblacionales del bosque con relación a factores tales como el suelo, los disturbios y el clima. La identificación de anillos de crecimiento en especies del género *Prosopis* varía entre las especies, entre individuos de una misma especie y aún entre sectores del fuste de un mismo individuo. Esta enorme variabilidad refleja, muy probablemente, la gran plasticidad y adaptabilidad a diferentes ambientes que caracteriza a los miembros de este género. En muchas especies de *Prosopis*, los anillos de crecimiento están definidos por arreglos de los elementos leñosos que resultan de la sola ocurrencia, o la combinación, de diversos patrones tales como la presencia de vasos de mayor tamaño en el leño temprano, la ocurrencia de porosidad semicircular a circular y la existencia de bandas de tejido parenquimático terminal. En aquellas especies con anillos visibles, estudios de la actividad cambial y el fechado de árboles de edad conocida han permitido establecer el carácter anual de las bandas de crecimiento. Sin embargo, del material examinado en esta revisión temática se desprende que el leño de las especies de *Prosopis* tiene un alto potencial como fuente de información sobre las fluctuaciones pasadas del clima, la ecología de las masas boscosas y las actividades de las poblaciones humanas que habitaron las bastas regiones áridas y semiáridas de América del Sur.

Palabras clave: Anillos de crecimiento, estructura anatómica de la madera, aplicaciones dendroecológicas, aplicaciones dendroclimatológicas.

ABSTRACT

Tree rings are a useful tool to quantify the rate of radial growth of trees at different environments and to determine differences in stand population structures in responses to factors such as soil, disturbance and climate. However, to precisely date a piece of wood, tree rings need to be clearly identified. The determination of tree rings in Prosopis species vary between species, between individuals of the same species, and sometimes between radii from the same tree. This large variability likely reflects the broad plasticity and adaptability of Prosopis trees to different environmental conditions. Tree rings in Prosopis species are determined by several patterns or anatomical arrays such as larger vessels in the earlywood tending to produce circular to semi-circular porosity, and the presence of strands of terminal parenchyma. In Prosopis species with clear bands, long-term studies of cambial activity and the dating of trees of known ages have allowed to determine the annual nature of tree rings.

Although the number of studies on forest ecology and dendroclimatology using Prosopis species is increasing, the application of Prosopis wood in these fields is still limited to few cases. However, the material reviewed in this paper indicated that Prosopis species show a high potential as a source of information on past climate fluctuations, forest ecology and human-environment relationships in the extended arid and semiarid regions of South America.

Key words: Tree rings, wood anatomy, dendroecology, dendroclimatology.

INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente los estudios dendrocronológicos se han desarrollado en las regiones templadas y frías, donde existe una marcada estacionalidad climática. Las coníferas ocuparon un lugar predominante en el desarrollo de la Dendrocronología debido a la simplicidad de su estructura leñosa, lo que facilita en gran medida la visibilidad de sus anillos de crecimiento (Fritts, 1976; Schweingruber, 1988). Las latifoliadas fueron incorporadas más recientemente en estudios dendrocronológicos con el objeto de extender la cobertura espacial de los registros de anillos de árboles, particularmente a las regiones subtropicales. Las especies del género *Prosopis* se distribuyen ampliamente en la región subtropical de América de Sur y muchos de sus integrantes constituyen elementos dominantes del estrato arbóreo en las provincias fitogeográficas del Monte, del Chaco y del Espinal.

Son muchas las razones por las cuales es necesario fechar y medir las variaciones en el crecimiento de los bosques de *Prosopis*. Todo estudio que requiera información sobre la estructura de edad y la dinámica de los bosques naturales de *Prosopis*,

determinar sus turnos de aprovechamiento, establecer las relaciones entre crecimiento leñoso, fructificación y variaciones climáticas entre otras, o simplemente la reacción de un bosque a un tratamiento silvícola determinado, necesita del fechado y la evaluación de los ritmos pasados y presentes del crecimiento. A esta lista se suma la necesidad de desarrollar reconstrucciones dendroclimáticas en áreas donde los bosques de *Prosopis* son la única fuente de información paleoclimática disponible con resolución anual y adecuada longevidad. Dada la estrecha relación que ha existido por siglos entre las culturas indígenas, sus actividades y los bosques de *Prosopis*, el fechado de yacimientos arqueológicos con maderas de *Prosopis* es otro de los requerimientos actuales de la Dendrocronología en América del sur.

La correcta identificación de los anillos de crecimiento en las plantas leñosas es una condición indispensable para el fechado absoluto de la madera. Si no es posible delimitar precisamente los anillos en el leño, las técnicas dendrocronológicas se tornan estimativas y pierden su carácter de datación absoluta con resolución anual. Sin embargo, la precisión requerida en el fechado de la madera varía en función de los objetivos establecidos en cada estudio.

En estudios dendroecológicos que intentan caracterizar la estructura de edad de los árboles de un rodal no siempre es preciso fechar los individuos en forma absoluta. Por ejemplo, si se intenta evaluar el régimen de regeneración de un bosque, una estimación de las edades de los árboles con un error de 1 ó 2 décadas podría considerarse adecuada. Esta precisión es válida ya que en la práctica, para efectuar la interpretación de la estructuras de edad de un bosque, las edades de los árboles suelen agruparse comúnmente en clases etarias que van desde los 10 a 20 años (Kitzberger *et al.*, 2000). En árboles muy longevidos y de lento crecimiento, las edades de los individuos pueden llegar a reunirse en clases de hasta 50 años. Estos niveles de precisión son generalmente adecuados cuando se intenta relacionar variaciones en la estructura de edad de un bosque con evidencias independientes de grandes disturbios, tales como fuegos catastróficos, vientos muy intensos o severos ataques de insectos que destruyen todos los árboles de un rodal y, por consiguiente, dan origen a nuevas poblaciones forestales. Sin embargo, en otras situaciones es necesario determinar la edad de los árboles con un nivel de precisión mucho mayor. Así por ejemplo, si nuestro interés es establecer la relación entre el momento de establecimiento de los árboles y las variaciones climáticas interanuales, la edad de los árboles debe ser determinada con un nivel de precisión anual o absoluta.

Por el contrario, la datación absoluta es condición fundamental en todo estudio dendroclimatológico. De esa forma, las variaciones anuales o estacionales en el clima pueden ser reconstruidas con precisión absoluta, requisito indispensables para establecer la existencia de oscilaciones en el clima y las relaciones entre estas variaciones y los factores climáticos que operan en diferentes escalas temporales y espaciales.

DIFICULTADES EN EL FECHADO DE LA MADERA DE *PROSOPIS*

Las especies del género *Prosopis* poseen un tejido leñoso complejo en el cual la determinación de sus anillos de crecimiento no siempre es simple y sencilla. En una primera aproximación, podríamos reconocer, en el corte transversal de la madera de *Prosopis*, tres elementos constitutivos mayores: vasos, parénquima y fibras (Figura 1).

El observador debe tener en cuenta el arreglo espacial de estos elementos en el leño para delimitar los anillos de crecimiento. En la mayoría de las especies de *Prosopis* pueden observarse diferencias en el arreglo de los elementos constitutivos entre el leño temprano, formado al comienzo del ciclo de crecimiento, y el leño tardío. El leño temprano está caracterizado por vasos relativamente de gran tamaño embebidos o no en tejido parenquimático. El leño tardío presenta, por lo general, vasos de tamaño pequeño y un porcentaje mayor de fibras libriiformes. La presencia de una banda de tejido parenquimático terminal es un elemento bien definido en numerosas especies (Figura 1). Muchas veces estos arreglos de los elementos leñosos no se repiten entre

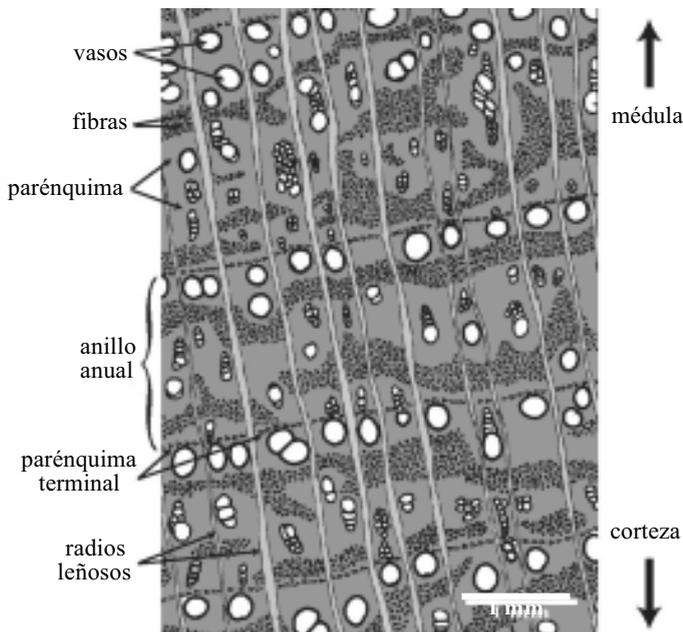


Figura 1. Representación esquemática de la estructura leñosa de *Prosopis flexuosa*, donde se muestran los elementos constitutivos del leño y su arreglo particular con relación a la delimitación de los anillos de crecimiento

Figure 1. Simplified diagram showing the major constitutive elements of the wood structure of *Prosopis flexuosa* and their arrays in relation to tree-ring delimitation

individuos de una misma especie y aun entre anillos de un mismo árbol, por lo que los patrones mencionados resultan, a veces, inciertos.

ANILLOS DE CRECIMIENTO EN ESPECIES DEL GÉNERO *PROSOPIS*

En la Tabla 1 se ha condensado la información publicada sobre anillos de crecimiento en especies del género *Prosopis*. La lista, que ha sido ordenada sobre la base de las secciones del género, incluye 25 especies. Se observa que la mayoría de las especies poseen anillos visibles o parcialmente demarcados. La presencia de parénquima terminal y de vasos de mayor diámetro al comienzo de las bandas de crecimiento (porosidad semicircular) son los caracteres más frecuentemente asociados con la delimitación de los anillos en el leño de *Prosopis* (Figura 2). Es importante destacar que los diferentes autores no siempre coinciden en su apreciación sobre la delimitación de los anillos (ver por ejemplo *P. ferox*, *P. kuntzei* y *P. ruscifolia*). Este hecho refleja sin duda la gran variabilidad en la estructura del leño de las especies de *Prosopis*, las diferencias geográficas o de condiciones de sitio entre colecciones y el sector (central o exterior) del cual fueron tomadas las muestras a lo largo de la sección transversal de los árboles.

Nuestra experiencia indica que la delimitación de los anillos de crecimiento en especies de *Prosopis* se dificulta a medida que aumenta la edad de los individuos (Villalba y Boninsegna, 1989). Los anillos formados en la etapa juvenil del árbol son más anchos, mantienen su uniformidad circular y muestran mayores diferencias entre el leño formado al comienzo y final de la estación de crecimiento. Por el contrario, a medida que aumenta la edad del árbol, los anillos disminuyen de espesor y los patrones que caracterizan al leño temprano y tardío se hacen menos evidentes (Figura 3).

PERIODICIDAD EN LA FORMACIÓN DE LOS ANILLOS DE CRECIMIENTO

Definido el arreglo de los elementos leñosos asociados a la formación de bandas en el leño, es aún necesario precisar la periodicidad en la formación de estas bandas de crecimiento. Es muy probable que las bandas de crecimiento sean anuales en aquellos árboles que crecen en regiones frías o templadas, con una marcada estacionalidad en la temperatura, y donde el período de crecimiento del leño se ve limitado sólo a 2-3 meses en el año. Por el contrario, en regiones subtropicales o tropicales, con ciclos de crecimiento más prolongados, es posible que los árboles formen dos o más bandas de crecimiento por año (Jacoby, 1989). Con el objeto de precisar la naturaleza anual de las bandas de crecimiento identificadas en muestras de *Prosopis flexuosa* en la provincia de Mendoza, se procedió a estudiar la formación del leño en esta especie y establecer su relación con las fases fenológicas (Villalba, 1985).

El seguimiento de la actividad cambial en ejemplares de *P. flexuosa* que crecen en Ñacuñan, Mendoza, muestra que el período de inactividad invernal es seguido por una

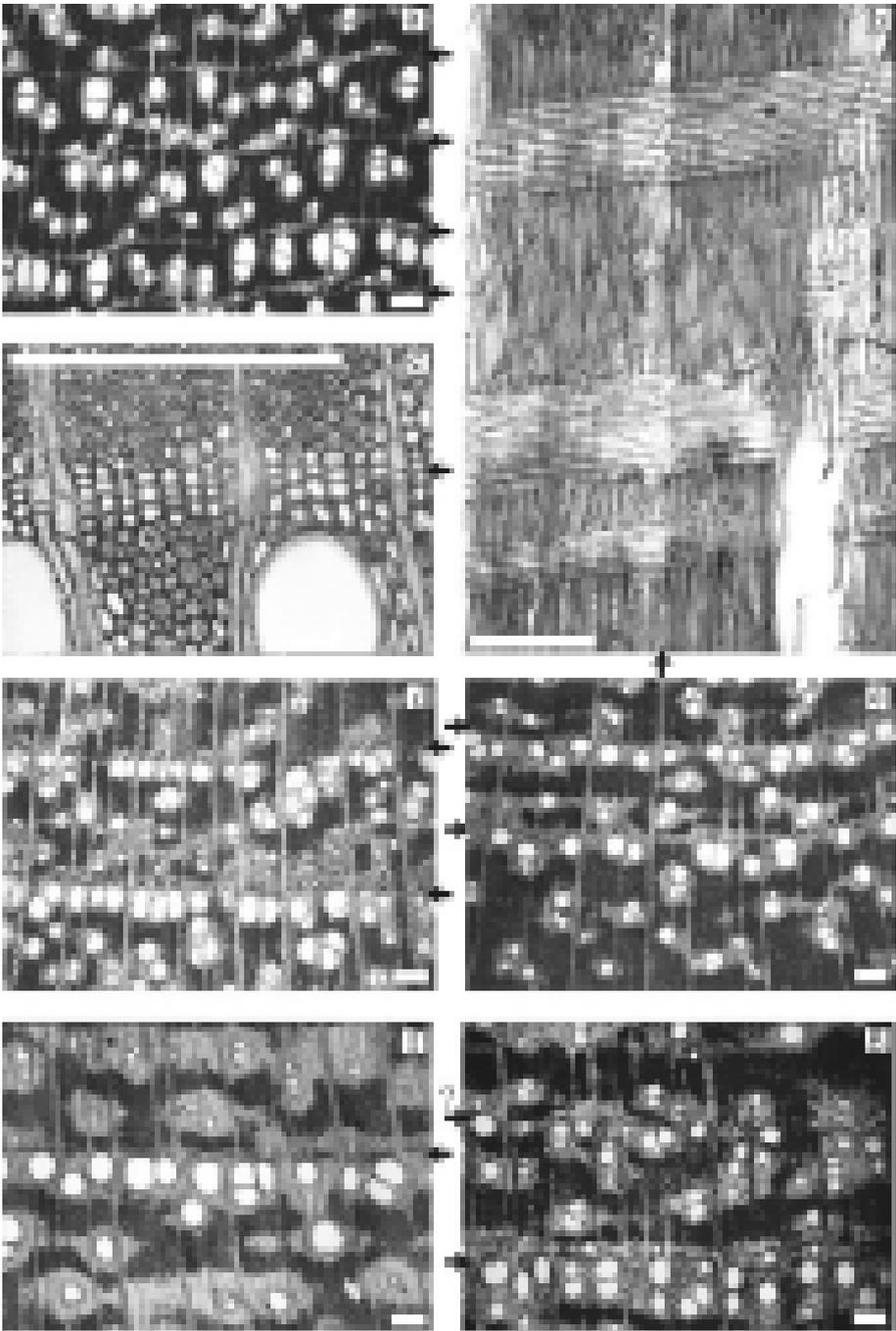
Tabla 1. Anillos de crecimiento en especies del género *Prosopis*

Table 1. Tree-ring characteristics of *Prosopis species*

SECCIÓN STROMBOCARPA	
<i>P. strombulifera</i>	No demarcados, arcos incompletos delimitados por parénquima axial terminal aproximadamente apotraqueal (C)
<i>P. reptans</i>	Incompletos y en arcos, demarcados por fibras y parénquima terminal (C)
<i>P. torquata</i>	Visibles, delimitado por parénquima terminal y fibras iniciales (C).
<i>P. ferox</i>	- Poco delimitados por parénquima axial y fibras terminales (C). - Demarcados por una banda de tejido parenquimático terminal de color más claro que el tejido fibroso circundante (M. et al.).
SECCIÓN MONILICARPA	
<i>P. argentina</i>	- Delimitados por parénquima terminal (C) - Visibles, parénquima terminal aplastado radialmente y mayor diámetro de los vasos de primavera (V y R)
SECCIÓN ALGARROBIA	
<i>P. sericantha</i>	Delimitados por arcos de parénquima terminal (C)
<i>P. kuntzei</i>	- Poco demarcados por parénquima terminal (C) - Visibles, fibras tangenciales más oscuras, parénquima marginal y porosidad semi-circular (B de M) - Demarcados por los poros de mayor diámetro en el principio de cada anillo de crecimiento (T)
<i>P. ruscifolia</i>	- Poco demarcados e incompletos (C) - Visibles porosidad circular y parénquima marginal (B de M) - Demarcados (T)
<i>P. vinalillo</i>	- Poco visibles o no presentes, vasos de mayor diámetro en primavera y parénquima marginal (B de M).
<i>P. hassleri</i>	Poco demarcados por parénquima terminal, en gran parte cristalíferos (C)
<i>P. denudans</i>	Demarcados por parénquima terminal y por el mayor diámetro de los vasos de primavera (C).
<i>P. ruizleali</i>	Poco demarcados, son incompletos, sinuosos y están delimitados por el mayor diámetro de los vasos de primavera, por fibras y por parénquima axial cristalífero (C).
<i>P. castellanosii</i>	Demarcados por parénquima terminal (C)
<i>P. calingastana</i>	Delimitados por fibras y parénquima terminal a veces cristalífero (C)
<i>P. humilis</i>	Demarcados por el mayor diámetro de los vasos de primavera y por parénquima terminal (C)

<i>P. affinis</i>	Poco demarcados (C)
<i>P. elata</i>	Delimitados por parénquima terminal (C)
<i>P. chilensis</i>	Delimitados por parénquima terminal y por los vasos de mayor diámetro en primavera (C)
<i>P. nigra</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Delimitados por parénquima terminal y por el mayor diámetro de los vasos de primavera (C) - Visibles, agrupación de poros de mayor diámetro, reducción del diámetro radial de fibras al termino del anillo y la formación de parénquima marginal inicial (B de M) - Visibles y demarcados (T) - Demarcado por una banda de parénquima terminal (G de B)
<i>P. caldenia</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Delimitados por parénquima axial terminal y mayor diámetro de los vasos de primavera (C) - Demarcados por la diferencia de tamaño entre los poros de leño temprano (grandes) y los del leño tardío (pequeños) (T)
<i>P. laevigata</i>	Distinguibiles por diferencias en el diámetro de vasos y presencia de parénquima terminal (R)
<i>P. flexuosa</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Poco demarcados por parenquima terminal y el mayor diámetro de los vasos de primavera (C) - Visibles debido al arreglo de leño temprano vs. tardío, pequeña banda de tejido parenquimático terminal aplastadas en sentido radial (V)
<i>P. alpataco</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Delimitados por parénquima axial terminal y mayor diámetro de los vasos de primavera (C) - Visibles, parénquima terminal aplastado radialmente y mayor diámetro de los vasos de primavera (V y R)
<i>P. alba</i>	<ul style="list-style-type: none"> - Delimitados por parénquima axial terminal cristalífero y mayor diámetro de los vasos de primavera (C) - Visibles, faja continua de parénquima axial y vasos de mayor tamaño. (B de M) - Demarcados (T)
<i>P. algarrobilla</i>	Demarcados (T)

Fuentes: (C): Castro (1994); (B de M): Bolzón de Muñiz (1986); (G de B): Giménez de Bolzón (1994); (M et al.): Morales, *et al.* (2001); (R): Roig (2000); (T): Tortorelli (1956); (V y R): Villagra y Roig (1997); (V) Villalba (1985).



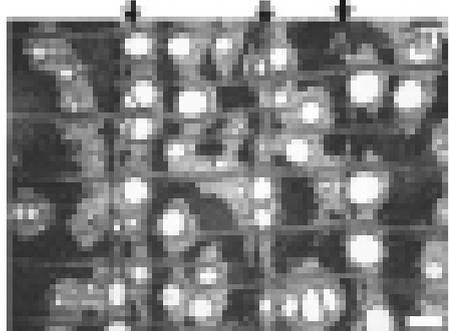
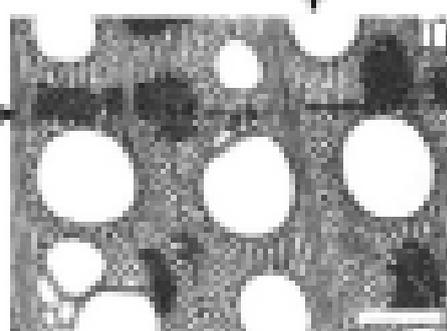
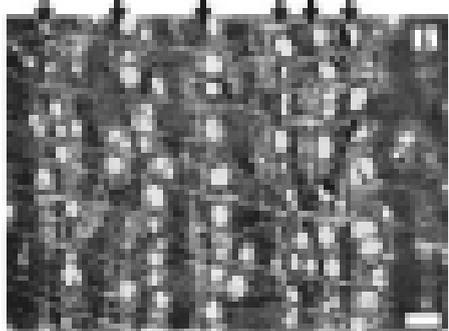
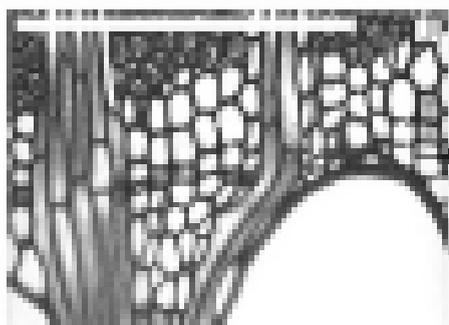
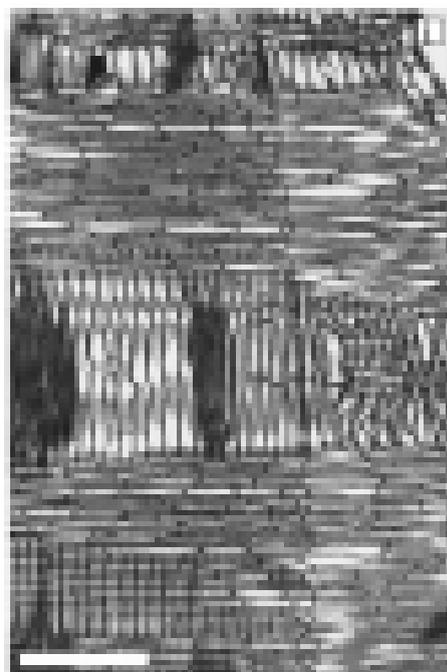
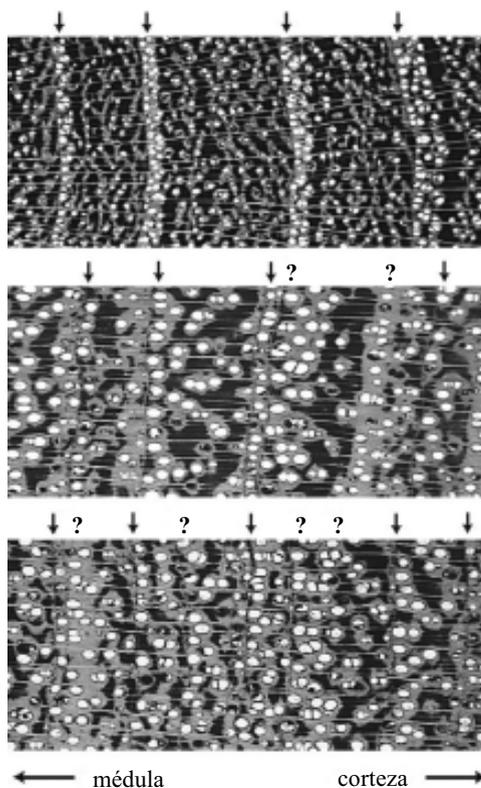


Figura 2. Anillos anuales de crecimiento en especies del género *Prosopis*. **Sección Strombocarpa. *P. ferox***: (a) xilema en corte transversal (CT) donde se observan anillos de crecimiento definidos por bandas continuas de parénquima terminal (flechas); (b) xilema en corte longitudinal radial (CLRd) que muestra la alineación vertical de las células radiales procumbentes formadas al final (izquierda) e inicio (derecha) de un anillo de crecimiento (flecha) (note la presencia de células cristalíferas de parénquima terminal en el límite de los anillos de crecimiento); (c) xilema en CT con detalle de la banda de tejido parenquimático terminal. **Sección Monilicarpa. *P. argentina***: (d) xilema en CT con anillos definidos por vasos agrupados en porosidad circular (flechas). **Sección Algarrobia. *P. denudans***: (e) xilema en CT mostrando bandas de crecimiento demarcadas por parénquima terminal (flechas); ***P. chilensis***: (f) xilema en CT con detalle del límite entre dos ciclos de crecimiento (flecha); ***P. nigra***: (g) xilema en CT ilustrando límites bien definidos (flecha inferior) e imprecisos (flecha superior con signo de interrogación [?]) entre anillos de crecimiento; ***P. caldenia***: (h) xilema en CT donde se observa el límite entre dos bandas de crecimiento producto del aplastamiento radial de células del parénquima terminal y vasos agrupados en porosidad circular (flecha), (i) xilema en CLRd que muestra la alineación vertical de las células radiales procumbentes formadas al final (izquierda) e inicio (derecha) de un anillo de crecimiento (flecha) (note la presencia de células cristalíferas de parénquima terminal en el límite de los anillos de crecimiento), (j) xilema en CT con detalle de la banda de células parenquimáticas terminales que contiene cristales en su interior (flecha); ***P. flexuosa***: (k) xilema en CT con bandas de crecimiento diferenciadas (flechas verticales), (l) xilema en CT con detalle del arreglo de los elementos del leño entre dos bandas de crecimiento (flecha); ***P. laevigata***: (m) xilema en CT con dos bandas de crecimiento bien definidas (flechas a la izquierda y derecha) y una más difícil de precisar (flecha central); ***P. alpataco***: (n) xilema en CT mostrando dos límites (flechas) entre bandas de crecimiento definidos por el arreglo de los vasos al comienzo de la banda de crecimiento y la presencia de parénquima terminal. En cada figura, la barra blanca representa 0.2 mm

Figure 2. Tree rings of *Prosopis* species. **Section Strombocarpa. *P. ferox***: (a) Cross-section (C-S) showing tree rings delimited by continuous strings of terminal parenchyma (arrows); (b) radial-section (R-S) showing the vertical array of procumbent radial cells at the end (left) and beginning (right) of an annual band (arrows) (note the presence of crystal strings, Ca-oxalate, contained in terminal parenchyma cells); (c) enlarged view of the terminal parenchyma cells. **Section Monilicarpa. *P. argentina***: (d) C-S showing tree rings determined by vessel arrays in circular porosity (arrows). **Section Algarrobia. *P. denudans***: (e) C-S showing growth bands delimited by terminal parenchyma (arrows); ***P. chilensis***: (f) C-S showing the border between rings (arrow); ***P. nigra***: (g) C-S showing well-demarcated (lower arrow) and diffuse (upper arrow with question mark [?]) tree-ring boundaries; ***P. caldenia***: (h) C-S showing the tree-ring border resulting from the narrowing of terminal parenchyma cells in combination with vessel arranged in circular porosity (arrow), (i) R-S showing the vertical strings of procumbent radial cells at the end (left) and beginning (right) of a growth band (arrow) (note the presence of crystals embedded in terminal parenchyma at the end of the ring), (j) C-S, enlarged view of terminal parenchyma cells containing rhombohedral crystals (arrow); ***P. flexuosa***: (k) C-S showing growth bands (vertical arrows), (l) C-S, enlarged view of the border between two bands (arrow); ***P. laevigata***: (m) C-S showing a diffuse (central arrow) and two well-defined (left and right arrows) tree-ring borders; ***P. alpataco***: (n) C-S showing two borders (arrows) between annual rings determined by the vessel arranged in circular porosity in combination with terminal parenchyma. Scale bars = 0.2 mm



a Figura 3. Sectores central (a; próximo a la médula), medio (b) y externo (c; próximo a la corteza) de la sección transversal del tronco de un individuo de *Prosopis flexuosa* proveniente de la localidad de Pipanaco, provincia de Catamarca. Los límites entre las bandas anuales de crecimiento han sido señalados por flechas verticales. La delimitación de los anillos de crecimiento se dificulta con la edad, como lo demuestra el número creciente de situaciones de difícil definición, indicadas con un símbolo de interrogación (?), en los sectores medio y externos

b

c

Figure 3. Central (a; next to the pith), middle (b) and outer (c; next to bark) sectors in a cross section of *Prosopis flexuosa* from Pipanaco, Catamarca Province. Arrows indicate the boundaries between annual rings. Difficulties in tree-ring determination increase with tree age as reflected by the increasing number of not well-defined boundaries, indicated by question marks (?), in the middle and outer sectors

reactivación del cambium a fines de octubre (Figura 4). La actividad cambial alcanza su mayor nivel de producción de tejido leñoso en noviembre-diciembre y declina en abril. La actividad cambial coincide con el ciclo climático y las fases fenológicas. El período de dormancia cambial ocurre en los meses secos y más fríos del año cuando el follaje es mínimo o nulo. El pico máximo de producción de madera ocurre en los meses de noviembre y diciembre, coincidente con el inicio de las precipitaciones de verano, casi un mes después de haberse iniciado la brotación y concurrente con la fase de floración. Los vasos de grandes diámetros que caracterizan el leño temprano comienzan a lignificarse en las primeras semanas de noviembre, sin embargo su diferenciación ocurre varios días antes. En mayo, las células cambiales retoman la estructura característica del período de dormancia luego de que una pequeña banda de parénquima terminal fue formada. En consecuencia, el arreglo de los elementos leñosos a lo largo de las bandas observadas en la madera de *P. flexuosa* responden a la ciclicidad anual en la actividad cambial, la que a su vez está estrechamente ligada al ciclo climático (Villalba, 1985).

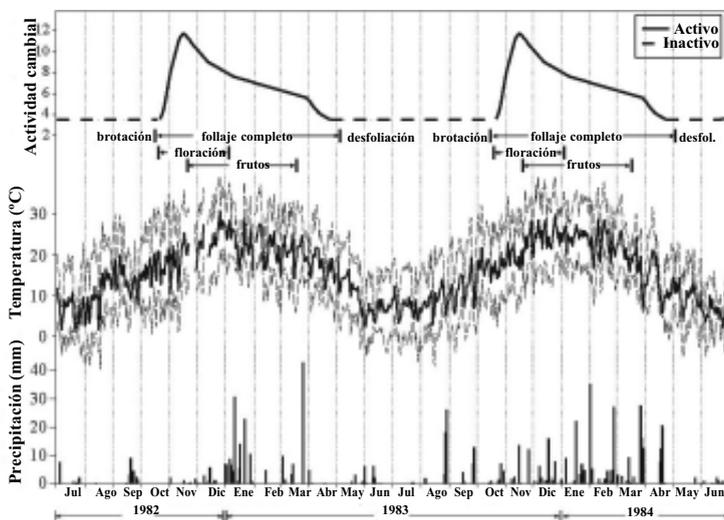


Figura 4. Actividad cambial en *Prosopis flexuosa* y su relación con las fases fenológicas y las variaciones anuales en la temperatura y la precipitación en la Reserva de Ñacuñán, Santa Rosa, Mendoza. Modificado de Villalba (1985)

Figure 4. Cambial activity in *Prosopis flexuosa* and its relationships with phenology and climate. Temperature and precipitation fluctuations from Ñacuñán weather station. Modified from Villalba (1985)

Flinn *et al.* (1994) aplicaron una metodología alternativa para establecer el carácter anual de las bandas de crecimiento en *P. glandulosa*. Secciones transversales, provenientes de ejemplares de edad conocida, fueron fechadas dendrocronológicamente en base al arreglo de los elementos leñosos constitutivos. En promedio, las diferencias entre las edades establecidas en base al conteo de los anillos de árboles y las edades de las plantaciones fueron de 2.5 años. En ningún caso, el número de anillos excedió la edad conocida del rodal, sugiriendo que no se produjeron falsos anillos en las muestras examinadas.

DENDROECOLOGÍA CON ESPECIES DEL GENERO *PROSOPIS*

Aun cuando existen para la Argentina trabajos de la década del 1930 que hacen referencia al uso de los anillos de árboles de *Prosopis* como posibles registros de las variaciones climáticas (Krebs y Fischer, 1931), los primeros estudios dendrocronológicos se iniciaron con *P. flexuosa* en la década de 1980 (Villalba y Boninsegna, 1989). Posteriormente los estudios se extendieron a otras especies del género *Prosopis* y el fechado de las bandas anuales de crecimiento fue testado en numerosas especies, incluyendo *P. caldenia* en La Pampa, *P. chilensis* en San Juan, *P. alba* en Córdoba, *P. denudans* en Chubut y *P. ferox* en Jujuy.

La aplicación de técnicas dendrocronológicas en estudios ecológicos y de manejo forestal con especies del género *Prosopis* es reciente. Estudios pioneros a fines de la década de 1980 hicieron uso de los anillos de árboles para determinar la productividad anual del bosque y la edad de culminación del crecimiento de *P. flexuosa*, en el Chaco Árido argentino. Perpiñal *et al.* (1995) observaron, para sitios del Chaco Árido con precipitaciones cercanas a los 500 mm, un incremento sostenido en el crecimiento diametral de *P. flexuosa* hasta los 24 años de edad para luego declinar lentamente. El máximo crecimiento leñoso, calculado en base a los incrementos en áreas basales, fue de 2.7 dm³ a los 70 años cuando los árboles alcanzaron un diámetro promedio de 30 cm. En base a estos resultados, Perpiñal *et al.* (1995) sostienen que el turno de aprovechamiento de *P. flexuosa* debería ser mayor al que se acostumbra en la región. Es importante destacar la gran variación observada en el crecimiento radial entre los árboles del bosque.

Dussart, Lerner y Peinetti (1998) usaron una combinación de técnicas dendroecológicas para determinar los factores que están favoreciendo el aumento de la densidad de *P. caldenia* y la invasión por esta especie de pastizales en la provincia de La Pampa. Las estructura de edades de dos poblaciones de *P. caldenia*, construidas sobre la base del conteo de los anillos de crecimiento de los individuos muestreados, fueron relacionadas con las historias de fuego, los cambios en el manejo ganadero y las fluctuaciones locales en las precipitaciones. Los autores encontraron que las variaciones registradas en las tasas de establecimiento de *P. caldenia* coincidieron principalmente con cambios en el tipo de ganado, de ovino a vacuno. El efecto del fuego varió entre los sitios muestreados, pero en ningún caso alteró las tendencias de establecimiento. No se observaron relaciones entre la dinámica de las poblaciones de *P. caldenia* y las variaciones en la precipitación.

El conteo y la medición del ancho de los anillos de crecimiento en ejemplares de *P. flexuosa* son empleados actualmente para establecer la dinámica de los bosques en diferentes ambientes de la provincia de Mendoza (Villagra *et al.*, 2000). Aunque existe una gran variabilidad en el crecimiento entre árboles, el crecimiento radial en la Reserva de Telteca (Lavalle) es mayor que en la Reserva de Ñacuñan (Santa Rosa), lo que refleja muy probablemente la mayor disponibilidad de agua de origen freático en la primera localidad (Figura 5).

El crecimiento corriente de *P. flexuosa* es muy variable entre los distintos bosques. No obstante se observa que los valores medios de crecimiento disminuyen de norte a sur a lo largo de la provincia del Monte. Para ejemplares de aproximadamente 60 años de edad los incrementos diamétricos corrientes medios varían desde 8 mm en los Valles Calchaquies (26°S), 6 mm en Pipanaco (28°S), 4 mm en Telteca (32.5°S) hasta 2 mm en Ñacuñan (34°S) (Calzón Adorno, 1995; Villagra y Coni, en preparación, Villagra *et al.*, 2000). Si bien el crecimiento corriente para *P. flexuosa* varía entre las diferentes localidades, alcanza un máximo entre los 25 y los 30 años. Existe una marcada diferencia en la velocidad de crecimiento con la edad. El crecimiento es muy lento

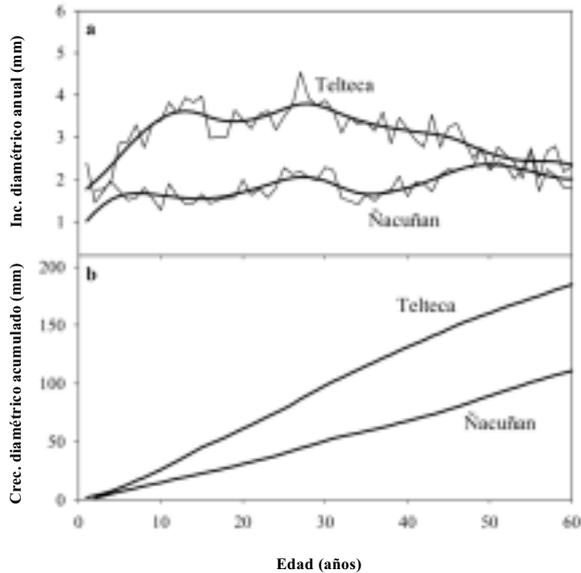


Figura 5. Diferencias en crecimiento radial corriente (a) y acumulado (b) para *Prosopis flexuosa* en las Reservas de Telteca, Departamento de Lavalle, y Ñacuñan, Departamento de Santa Rosa, ubicadas en el noreste y centro-este de la provincia de Mendoza, respectivamente. Las mayores tasas de crecimiento radial registradas en Telteca estarían reflejando la mayor disponibilidad de agua, a través de napas freáticas, en esta localidad

Figure 5. Differences in current (a) and accumulated (b) radial growth of *Prosopis flexuosa* from the Telteca and Ñacuñan Biological Reserves, located in Lavalle (northeast) and Santa Rosa (central-east) areas of Mendoza Province, respectively. The higher rate of radial growth in Telteca may be associated with a larger underground water supply in this locality

durante los primeros años de vida de los árboles. En Ñacuñan, el crecimiento corriente de renovales de *P. flexuosa* menores de 15 años de edad es inferior a 1 mm por año. Estas bajas velocidades de crecimiento radial de los renovales podrían deberse a la menor capacidad de obtención de agua del suelo por parte de sistemas radiculares menos desarrollados.

Recientemente, Catalán (2000) usó una combinación de técnicas geoestadísticas y dendrocronológicas para evaluar los efectos competitivos al nivel de estratos arbóreos y arbustivos sobre el crecimiento leñoso de *P. flexuosa* en Chancaní, Córdoba. Este trabajo, además de aportar nuevas metodologías para el estudio de fenómenos denso-dependientes en bosques, provee información muy valiosa para el manejo racional y productivo de esta especie. A partir de niveles medianos a altos de competencia arbórea (evaluados a través de los diámetros y distancias de los árboles vecinos), el crecimiento leñoso se ve severamente reducido, lo que se traduce en una pérdida potencial en

promedio de 60% de la biomasa leñosa en 20 años. Un árbol que se encuentre rodeado por más de 20 ejemplares en un radio de influencia de 13 m, y donde al menos uno de estos duplique su diámetro, se verá seriamente afectado en su crecimiento leñoso por la competencia intraespecífica. En base a estas observaciones, Catalán (2000) concluye que la densidad apropiada para plantaciones de *P. flexuosa* en el Chaco Árido o deberían superar los 380 ejemplares por hectárea en el momento en que los árboles alcanzan los 20 años.

DENDROCLIMATOLOGÍA CON ESPECIES DEL GÉNERO *PROSOPIS*

El uso de especies del género *Prosopis* en estudios dendroclimatológicos es aún más reducido. La primera cronología de esta especie fue desarrollada con individuos de *Prosopis flexuosa* en la localidad de Chancaní, Córdoba (Villalba y Boninsegna, 1989). De un total de 130 series de ancho de anillos medidas, solo 71 fueron exitosamente cofechadas. El bajo porcentaje de muestras cofechadas, que representa una medida de la señal común entre las series, refleja la gran variabilidad en el crecimiento entre árboles y la influencia antrópica (particularmente cortes selectivos) en el área de muestreo. Una comparación de las variaciones anuales de los anillos con datos climáticos de Villa Dolores, ubicada a 50 km de Chancaní, muestra que el crecimiento de *P. flexuosa* en Chancaní está regulado, en cierta medida, por las condiciones climáticas imperantes en primavera. El crecimiento radial está favorecido por primaveras lluviosas con temperaturas por debajo del valor medio. El porcentaje de varianza en el crecimiento explicado por las variaciones en el clima es bajo, alcanzando sólo al 29 %. Debido al carácter freatófito de *P. flexuosa*, lo que le permite hacer uso del agua subterránea, el crecimiento radial podría estar más influenciado por las fluctuaciones en profundidad de la napa freática que por las variaciones interanuales en la precipitación.

Muestras de *Prosopis flexuosa* recientemente colectadas en Pipanaco sobrepasan los 200 años de edad. En consecuencia, este material puede proveer una historia ambiental en las proximidades del Salar durante los últimos 2 siglos.

Estudios preliminares en la localidad de Las Salinas, en La Pampa, indicarían que el crecimiento de *P. caldenia* estaría también controlado por las variaciones interanuales en las precipitaciones. El conteo de los anillos de crecimiento en secciones transversales de *P. caldenia* provenientes de La Pampa indicaría que es posible encontrar ejemplares vivos con más de 300 años de edad. El potencial dendroclimatológico de esta especie es, por consiguiente, muy alto. *P. caldenia* aparece como la única especie que podría ser empleada para reconstruir las variaciones de la precipitación en la región pampeana argentina durante los últimos 3-4 siglos.

Colecciones muy recientes de muestras leñosas de *P. ferox* en la Puna han permitido desarrollar una primer cronología de esta especie (Morales *et al.*, 2001). La compara-

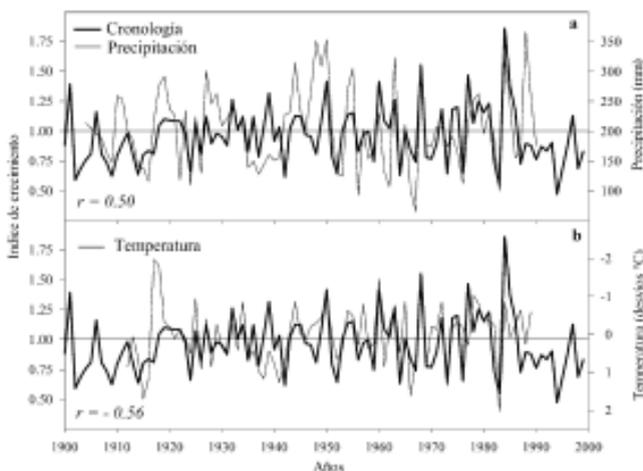


Figura 6. Variaciones en el espesor de los anillos de crecimiento de *Prosopis ferox* en Humahuaca y fluctuaciones estacionales (enero a marzo) de la precipitación (a) y la temperatura (b) en La Quiaca. Las variaciones en la temperatura han sido graficadas inversamente para facilitar la comparación con los anillos de crecimiento. El crecimiento radial de *P. ferox* en la localidad de Humahuaca es favorecido por la ocurrencia de veranos húmedos y relativamente frescos. Modificado de Morales *et al.* (2001)

Figure 6. Comparison between tree-ring variations of *Prosopis ferox* in Humahuaca and seasonal (January to March) fluctuations in precipitation (a) and temperature (b) from La Quiaca, Jujuy. To facilitate the comparison with tree growth, the axis of temperature has been reversed. The radial growth of *P. ferox* in Humahuaca is favored by wet and relative cool summers. Modified from Morales *et al.* (2001)

ción del crecimiento anual con los registros climáticos regionales revela que el crecimiento de *P. ferox* está fuertemente asociado a la disponibilidad de agua en los meses de enero, febrero y marzo. El crecimiento se ve favorecido por la ocurrencia de veranos lluviosos con temperaturas por debajo del valor medio (Figura 6). Algunas muestras colectadas sobrepasan los 500 años de edad, lo cual evidencia la potencialidad de esta especie para reconstruir las variaciones climáticas pasadas en los valles áridos interandinos del noroeste argentino.

CONCLUSIONES

La recopilación de la información existente sobre las características anatómicas del leño indicaría la existencia de bandas de crecimiento en la madera de la mayoría de las especies del género *Prosopis*. La presencia de parénquima terminal y de vasos de mayores dimensiones al comienzo del leño temprano son las características más

comúnmente asociadas a la delimitación de las bandas de crecimiento. El estudio de la actividad cambial en *Prosopis flexuosa* indica que estas bandas son de carácter anual.

No obstante, es muy importante destacar que existe una gran variabilidad con relación a la visibilidad de los anillos de crecimiento entre especies (Tabla 1), entre individuos de una misma especie y, finalmente, dentro de un mismo ejemplar dependiendo de la ubicación de los anillos a lo largo del radio (Figura 2). Generalmente los anillos formados durante los primeros años de crecimiento son más fáciles de identificar.

Importantes avances se han realizado durante los últimos años con especies del género *Prosopis* en los campos de la Dendroecología y la Dendroclimatología. Los estudios mencionados previamente ponen de manifiesto la importancia del fechado y la medición de los anillos de crecimiento para alcanzar los resultados obtenidos. A pesar de estos avances, los estudios dendrocronológicos con especies del género *Prosopis* están en una etapa inicial. Numerosos estudios serán necesarios para poder aprovechar en su totalidad el gran potencial dendrocronológico que nos ofrecen las especies del género *Prosopis*. Dada su particular distribución, la madera de las especies de *Prosopis* aparece como la fuente más indicada para proveer información sobre la historia del clima, de los bosques y las poblaciones que habitan las regiones áridas y semiáridas de América.

BIBLIOGRAFÍA

- BOLZÓN DE MUÑIZ, G. I., 1986. *Descrição da estrutura e ultraestrutura da madeira da cinco especies de Prosopis da Argentina e análise da metodologia*. Master tesis, Univ. Federal do Parana, Brasil. 192 pags.
- CALZON ADORNO, M. E., 1995. *Estudio de la productividad económica de un bosque de algarrobo en el Dpto. Cafayate, Pcia. de Salta*. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. 69 pags.
- CASTRO, M. A., 1994. *Maderas argentinas del Prosopis: Atlas anatómico*. Presidencia de la Nación. 101 pags.
- CATALÁN, L. A., 2000. *Crecimiento leñoso de Prosopis flexuosa en una sucesión post-agrícola en el Chaco Árido: efectos y relaciones de distintos factores de proximidad*. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional de Córdoba, 182 pags.
- DUSSART, E., P. LERNER & R. PEINETTI, 1998. Long term dynamics of 2 populations of *Prosopis caldenia* Burkart. *J. Range Manage.* 51: 685-691.
- FLINN, R. C., S. ARCHER, T. W. BOUTTON & T. HARLAN, 1994. Identification of annual rings in a arid-land woody plant, *Prosopis glandulosa*. *Ecology* 75: 850-853.
- FRITTS, H. C., 1976. *Climate from tree rings*. Academic Press, London. 567 pags.
- GIMÉNEZ DE BOLZÓN, A. M., 1994. Influencia de incendios forestales en el crecimiento de *Prosopis nigra*. *Anuario 1994 del INSIMA*, Fac. de Ciencias Forestales, UNSE, pp. 1-10.
- JACOBY, G. C., 1989. Overview of tree-ring analysis in tropical regions. *LAWA* 10: 99-108.

- KITZBERGER, T., T. T. VEBLEN & R. VILLALBA, 2000. Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados de Sudamérica. En: *Dendrocronología en América Latina*. F. Roig (ed.). EDIUNC, 17-78.
- KREBS, C. & G. FISCHER, 1931. El pluviómetro secular. *Circ. Sec. Prop. y Ministerio de Agricultura* 847: 1-24, Buenos Aires.
- MORALES, M. S., R. VILLALBA, H. R. GRAU, P. E. VILLAGRA, J. A. BONINSEGNA, A. RIPALTA & L. PAOLINI, 2001. Potencialidad de *Prosopis ferox* Griseb (Leguminosae, subfamilia: Mimosoideae) para estudios dendrocronológicos en los desiertos subtropicales de alta montaña. *Revista Chilena de Historia Natural* 74: 865-872.
- PERPIÑAL, E., M. BALZARINI, L. A. CATALÁN, L. PIETRARELLI & U. KARLIN, 1995. Edad de Culminación del crecimiento en *Prosopis flexuosa* D. C. en el Chaco Árido Argentino. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* 4, 45-55.
- ROIG J., F. A., 2000. Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: revisión y prospección futura. En: Roig J., F.A. (ed.), *Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: revisión y prospección futura*. EDIUNC, Mendoza, pp. 307-349.
- SCHWEINGRUBER, F., 1988. *Tree Rings. Basics and applications of dendrochronology*. Dordrecht, Kluwer, 276 pags.
- TORTORELLI, L., 1956. *Maderas y bosques argentinos*. ACME. Buenos Aires. 910 pags.
- VILLAGRA, P. & F. A. ROIG J., 1997. Wood structure of *Prosopis alpataco* and *P. argentina* growing under different edaphic conditions. *IAWA Journal* 18: 37-51.
- VILLAGRA, P., R. VILLALBA & J. A. BONINSEGNA, 2000. Structure and dynamics of *Prosopis flexuosa* woodlands in the Monte desert using dendrochronology. *International Conference on Dendrochronology for the Third Millennium, Mendoza, Argentina. Abstracts*, pag. 210.
- VILLALBA, R., 1985. Xylem structure and cambial activity in *Prosopis flexuosa* DC. *IAWA* 6: 119-130.
- VILLALBA, R. & J. A. BONINSEGNA, 1989. Dendrochronological studies in *Prosopis flexuosa* D.C. *IAWA* 10: 155-160

Recibido: 01/12/2000

Aceptado: 14/12/2000