

## Evaluación dendroecológica de la influencia antrópica sobre el crecimiento de *Neltuma flexuosa* en el Monte Central, Argentina

CAROLINA R. SZYMAŃSKI<sup>1,2,✉</sup>; JUAN A. ALVAREZ<sup>2,3</sup>; M. GUADALUPE FRANCO<sup>3</sup> & RICARDO VILLALBA<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas (IADIZA), CCT Mendoza, CONICET. Mendoza, Argentina.

<sup>2</sup>Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza, Argentina. <sup>3</sup>Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), CCT Mendoza, CONICET. Mendoza, Argentina.

**RESUMEN.** En el Monte Central, *Neltuma flexuosa* es la principal especie arbórea con importantes funciones ecológicas y socio-culturales. En esta región, la ganadería integrada al bosque nativo, en combinación con prácticas silvícolas, es la forma más extendida de utilización del bosque. Estas actividades humanas pueden generar cambios en la dinámica del bosque que, a su vez, está condicionada por la disponibilidad hídrica. Nuestro objetivo fue evaluar el patrón de crecimiento de árboles de *N. flexuosa* del Monte Central y asociarlo a distintos usos del suelo y al clima. Se emplearon métodos dendrocronológicos para analizar muestras de madera extraídas en áreas destinadas a conservación, uso ganadero y extracción de madera. Se observó que los árboles del área con extracción de madera crecieron entre los años 1977 y 2000 aproximadamente dos veces más que los individuos de los campos ganaderos y del área protegida, para luego reducir su crecimiento a niveles similares a los registrados en las otras dos áreas. Mientras las máximas tasas de crecimiento en el área de extracción se alcanzaron entre los 20 y 40 años de edad de sus individuos, en el área protegida y en los campos ganaderos se presentaron alrededor de los 70 años. Además, se observó una asociación positiva pero baja de las precipitaciones con el crecimiento. Los resultados indican que los usos del suelo han afectado el patrón de crecimiento radial de los árboles de *N. flexuosa*. La capacidad de rebrote de la especie habría facilitado su recuperación a nivel de árbol, lo cual combinado con un cambio en la intensidad de uso humano posibilitó la recuperación de la población de *N. flexuosa* y el restablecimiento del bosque. Estos resultados sugieren que la ganadería extensiva y la extracción de madera para uso doméstico son actividades compatibles con el uso sustentable del bosque.

[Palabras clave: ganadería, extracción de madera, usos del suelo, tierras secas, *Prosopis*]

**ABSTRACT.** Dendroecological evaluation of anthropogenic influence on the growth of *Neltuma flexuosa* in Monte Central, Argentina. *Neltuma flexuosa* is the main tree species in the Central Monte which presents important ecological and socio-cultural functions. Grazing and wood extraction, the most widespread human uses in the region, can modify the growth of *Neltuma* trees and generate changes in the woodland dynamics, which, in turn, is influenced by water availability. Our aim was to assess the growth pattern of *N. flexuosa* trees that inhabit open woodlands of the Central Monte and associate it to land use and to the climate. Dendrochronological methods were employed to analyze wood samples collected in areas destined for conservation, grazing use and wood extraction. Trees in the wood extraction area grew approximately twice that of the individuals in grazing fields and the protected area between 1977 and 2000, reaching their maximum growth rate between 20 and 40 years of age. In opposition, the maximum growth rate in the protected area and in the grazing fields occurred at approximately 70 years of age. A positive correlation between rainfall and growth was observed, however the association between climate and growth was low. Our results show that the different land uses have affected the radial growth pattern of *N. flexuosa* trees. The resprout capacity of the species would have allowed its recovery at the tree level, which, combined with a change in the intensity of anthropogenic use, enabled the recovery of the *N. flexuosa* population and the reestablishment of the forest. These results suggest that the extensive grazing and the extraction of wood to domestic use are activities compatible with the sustainable use of the woodland.

[Keywords: cattle raising, wood extraction, land uses, drylands, *Prosopis*]

## INTRODUCCIÓN

La estructura y la dinámica de los ecosistemas forestales está determinada por una combinación de factores bióticos y abióticos como el clima, el suelo, los disturbios naturales y antrópicos y las interacciones biológicas (Archer 1994; Camp and Oliver 2004). En las tierras secas, los ecosistemas forestales son especialmente vulnerables a los disturbios antrópicos debido a su baja capacidad de regeneración, a la impredecibilidad de sus precipitaciones y al aumento de eventos extremos frente al cambio climático (Whitford 2002). Por dichas características, estos ecosistemas fueron considerados improductivos, y los servicios ecosistémicos que brindan, ignorados (Egoh et al. 2016). Sin embargo, los seres humanos han habitado estas regiones durante milenios utilizando los bienes que proveen sus bosques para sostener actividades de subsistencia (Whitford and Duval 2019). Incluso, los pobladores de tierras secas han recurrido a técnicas silvícolas para mejorar la productividad; por ejemplo, la poda para obtener diversos beneficios de los árboles (Alvarez et al. 2011).

Los árboles y arbustos del género *Prosopis* (clado mimosoideas), recientemente desintegrados en tres linajes separados (Hudges et al. 2022), están ampliamente distribuidos en las tierras secas de todo el mundo; la mayoría de ellos tienen funciones ecológicas y culturales importantes (Aschero and García 2012). En el Monte Central, *Neltuma flexuosa* (Hudges et al. 2022) es la principal especie arbórea estructuradora del ecosistema, ya que incrementa la fertilidad del suelo por el aporte de materia orgánica, genera un microambiente bajo su copa que facilita el establecimiento de otras plantas (Rossi and Villagra 2003; Alvarez and Villagra 2009) y posibilita la existencia de comunidades animales asociadas a su estructura leñosa (Szymański et al. 2020 y 2021). Además, *N. flexuosa* es un recurso fundamental para las comunidades rurales porque provee importantes servicios ecosistémicos como sombra y forraje para el ganado, alimento, leña y madera para la construcción (Alvarez and Villagra 2009; Tabeni et al. 2018). Por ello, el uso ganadero integrado al bosque nativo es la forma más común de aprovechamiento forestal en esta región y se complementa con el uso de prácticas silvícolas como la poda de formación o el raleo para la extracción de madera destinada a uso doméstico (Villagra et al. 2021). En trabajos previos se ha observado

que estos usos tienden a generar una estructura forestal más densa, dominada por individuos multifustales de menor porte en relación con la estructura de bosques protegidos (Szymański et al. 2022). Además, la ganadería y la extracción de madera pueden modificar el crecimiento de los individuos arbóreos, lo cual genera cambios en la dinámica del bosque (Meglioli et al. 2014).

Los herbívoros domésticos pueden alterar la estructura de las plantas, su tasa de crecimiento, la productividad y la forma en que la planta utiliza los recursos (Paz and Raffaele 2015). El ganado puede modificar la disponibilidad de nutrientes del suelo a través de la deposición de estiércol (Pasiecznik et al. 2001). En bosques de *N. flexuosa* del Monte Central se observó que la remoción de biomasa producida por la ganadería provoca cambios en la disponibilidad de nutrientes y de agua del suelo, y reduce la competencia intra e interespecífica (Meglioli et al. 2014). Como consecuencia, los árboles remanentes podrían aumentar el crecimiento vegetativo debido a una mayor disponibilidad de recursos en el suelo.

La extracción de madera a través de prácticas silvícolas modifica el funcionamiento fisiológico de los árboles, con implicancias en su crecimiento (Amahowe et al. 2018). En general, se observó que la remoción directa de biomasa induce cambios en los patrones internos de asignación de los recursos y a menudo conduce a una disminución en el crecimiento de los árboles (Bazzaz et al. 1987). Sin embargo, en especies del género *Neltuma*, la remoción de ramas seleccionadas del árbol de forma planificada, o poda, es reconocida como una práctica silvicultural que incrementa la productividad de las plantas (Alvarez et al. 2011). Ello se debe a que mediante el control del tamaño de la copa se produce una mejora en el régimen de luz, lo cual provoca el aumento de la tasa fotosintética, fenómeno conocido como fotosíntesis compensatoria, que puede favorecer el crecimiento (Elfadl and Luukkanen 2003). La extracción de madera también produce cambios en la anatomía del leño (Schweingruber 2007; Giantomasi et al. 2015). Por ejemplo, alteraciones en el sistema de conducción de agua dados por cambios en la capacidad fotosintética y en la competencia mecánica entre ramas (Elfadl and Luukkanen 2003; Giantomasi et al. 2015).

Los efectos de diferentes disturbios naturales y antrópicos pueden registrarse en

los anillos de crecimiento de un individuo arbóreo, ya que los pulsos de liberación y supresión de recursos de gran magnitud producen cambios abruptos en el patrón de crecimiento radial (Piraino 2016; Amoroso et al. 2017). Las liberaciones en el crecimiento pueden resultar de cambios producidos en la disponibilidad de recursos en el entorno del árbol, como un aumento en la disponibilidad de luz o agua después de un disturbio, y se traducen en una mayor producción de madera (Rubino and MacCarthy 2004). Estudios previos demostraron que el registro dendrocronológico es sensible al pastoreo por herbívoros vertebrados (Speed et al. 2011) y a las prácticas silviculturales como la poda o la tala (Giantomasi et al. 2015; Piraino 2016). *N. flexuosa* presenta potencialidad para realizar estudios dendrocronológicos, pero su tejido leñoso complejo hace difícil identificar los anillos de crecimiento (Villalba et al. 2000). Estudios previos realizados en *N. flexuosa* indican que tanto la disponibilidad hídrica como los disturbios antrópicos son los principales factores que afectan la tasas de crecimiento de los individuos (Villagra et al. 2005; Piraino et al. 2017).

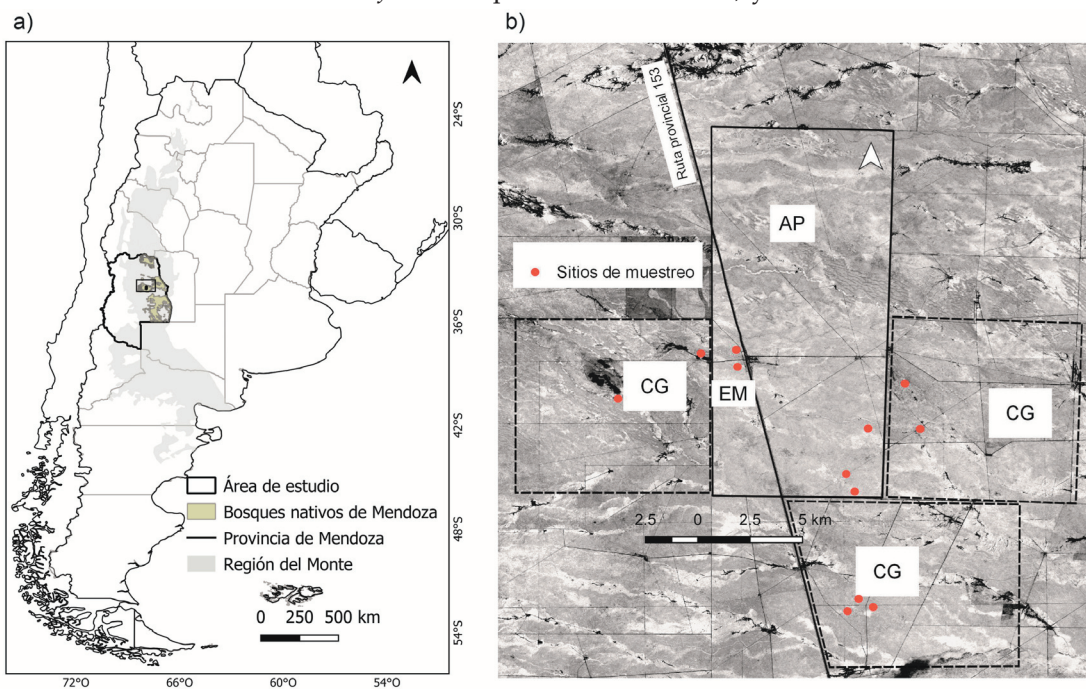
Nuestro objetivo fue analizar el patrón de crecimiento de árboles de *N. flexuosa* que

habitan en bosques del Monte Central bajo diferentes usos del suelo y asociarlo al clima y a la historia de uso del bosque de la región. Hipotetizamos que la ganadería altera las relaciones de competencia entre el estrato arbóreo y los estratos arbustivo y herbáceo, mientras que la extracción de madera influye en la asignación de fotoasimilados dentro del árbol. Ello conduce a una modificación de la disponibilidad de recursos (incluidos la disponibilidad hídrica, de nutrientes y de luz) para ser utilizados por los árboles, lo cual se refleja en cambios en los patrones de crecimiento. Sin embargo, el clima es un modulador determinante del crecimiento leñoso. Por ello, esperamos que los árboles presenten un patrón general de crecimiento determinado principalmente por las precipitaciones, y que la mayor disponibilidad de recursos en las áreas con uso se asocie con una mayor frecuencia de pulsos de liberación en el crecimiento.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El sitio de estudio se ubica en la región biogeográfica del Monte (desde 24°35' S hasta 44°20' S, y desde 62°54' O hasta 69°5'



**Figura 1.** a) Ubicación del sitio de estudio. Los bosques nativos corresponden al Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos. b) Áreas con distinto manejo del suelo (AP: área protegida; CG: campos ganaderos; EM: área con extracción de madera) y sitios de muestreo.

**Figure 1.** a) Location of the study site. The native forests correspond to the Territorial Management of Native Forests. b) Areas with different land management types (AP: protected area; CG: grazing fields; EM: area with wood extraction) and sampling sites.



O) (Figura 1). El clima es semiárido a árido, con marcada estacionalidad y grandes amplitudes térmicas diarias. La temperatura media anual es de 15 °C; en verano, las temperaturas máximas pueden superar los 40 °C, mientras que en el invierno se registran temperaturas mínimas inferiores a 0 °C. La precipitación anual varía entre 50 y 350 mm, se concentra durante la primavera y el verano, y presenta un gradiente que disminuye de este a oeste (Labraga and Villalba 2009).

La vegetación está compuesta por tres comunidades principales: la estepa arbustiva dominada por Zigofiláceas (*Larrea* spp.), la estepa de arbustos halófilos como *Suaeda divaricata*, *Atriplex* spp. y *Allenrolfea vaginata*, y los bosques azonales dominados por especies del género *Neltuma* o algarrobales que alcanzan coberturas entre 15 y 30% (Villagra et al. 2004).

En relación con el uso histórico, los árboles de esta región fueron cortados a inicios del siglo XX para extraer troncos y postes destinados a producir carbón y gas, y a proveer postes para la industria vitivinícola. Después de 1916, el clareo del bosque permitió que crecieran pastizales heliófilos, lo que promovió la expansión del ganado (Abraham and Prieto 1999). Desde entonces, la ganadería se convirtió en el principal sistema de producción de la región (Aschero and García 2012). El bosque actual es secundario de rebrote y se caracteriza por la presencia de árboles con múltiples fustes.

#### Diseño experimental

El trabajo se llevó a cabo en tres áreas con distintos usos del suelo: la Reserva de Biósfera Nacuñán (RBÑ), la zona de transición de la RBÑ y los campos privados circundantes a la misma (Figura 1). En la RBÑ (denominada en adelante como área protegida), las actividades extractivas y la ganadería fueron excluidas por

~50 años, lo cual condujo a un aumento en la abundancia y la cobertura de pastos palatables y de algunas especies de arbustos (Rossi 2004). El incremento en la cobertura de plantas permitió la recuperación en la disposición espacial de los parches de vegetación y, en consecuencia, el restablecimiento de la conectividad del paisaje (Tabeni et al. 2016). Por lo tanto, el área protegida se toma en este trabajo como un punto de comparación con las áreas vecinas donde las actividades humanas se han mantenido. En la zona de transición de la RBÑ (denominada en adelante como área con extracción de madera) se asienta una comunidad conformada por 14 familias que extraen madera del bosque adyacente para uso doméstico; esta área es coincidente con la antigua estación del ferrocarril, razón por la cual puede considerarse como un área histórica de sacrificio destinada a la acumulación de productos forestales y de ganado en tiempos de actividad del ferrocarril (Abraham et al. 2001; Rojas et al. 2009). Los campos privados circundantes (denominados en adelante como campos ganaderos) son destinados a la producción de ganado bovino mediante manejo extensivo (Figura 1). Se presentan las características de estructura forestal para cada una de las áreas con distintos usos del suelo (Tabla 1, Figura 2), descriptas y analizadas en Szymański et al. (2022).

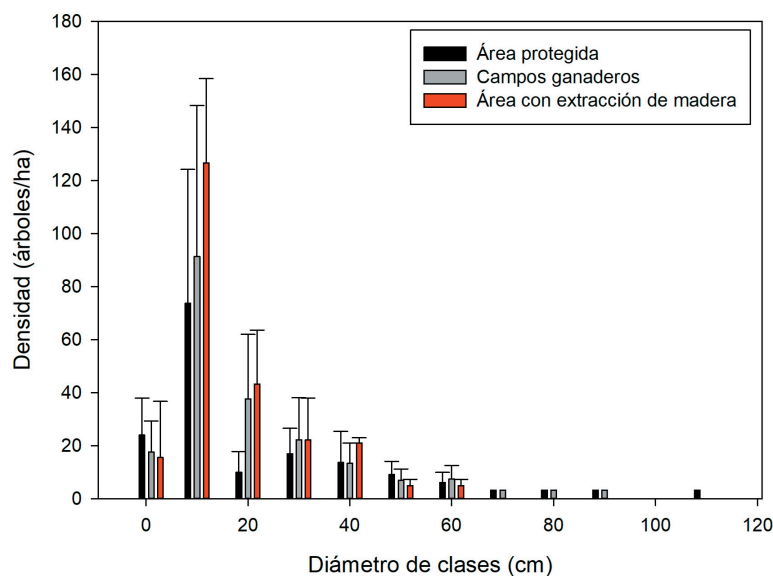
#### Crecimiento de árboles de *N. flexuosa* mediante métodos dendrocronológicos

Se utilizaron métodos dendrocronológicos para analizar la tasa de crecimiento de *N. flexuosa*. El muestreo involucró la extracción de muestras de madera en 12 grupos de árboles (sitios de muestreo) distribuidos en las áreas antes mencionadas (Figura 1), y estuvo condicionado por las posibilidades logísticas y los permisos otorgados por la Dirección de Recursos Naturales Renovables de Mendoza, ya que el trabajo se desarrolló en parte en un

**Tabla 1.** Variables de estructura forestal para bosques de *N. flexuosa* en áreas con distintos usos del suelo en el Monte Central. Los valores representan la media ( $\pm 1$  desviación estándar). Prueba de Kruskal-Wallis y prueba de Dunn. Letras minúsculas diferentes indican diferencias significativas entre grupos (\* $P < 0.05$ )

**Table 1.** Forest structure variables for *N. flexuosa* forests in areas with different land uses in the Central Monte. Values represent the mean ( $\pm 1$  standard deviation). Kruskal-Wallis test and Dunn's test were performed. Different letters indicate significant differences between groups (\* $P < 0.05$ ).

Área	Densidad total (árboles/ha)	Altura de adultos* (m)	Diámetro de copa de adultos* (m)	Nº de fustes de adultos* (fustes/ha)	Área basal (m <sup>2</sup> /ha)	Cobertura (m <sup>2</sup> /ha)
Área protegida	146.6 $\pm$ 74.2	4.2 $\pm$ 0.6 <sup>a</sup>	6.7 $\pm$ 1.2 <sup>a</sup>	131.3 $\pm$ 81.6 <sup>a</sup>	5.4 $\pm$ 2.2	20.3 $\pm$ 9.9
Campos ganaderos	183.3 $\pm$ 59.9	3.5 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	5.4 $\pm$ 0.6 <sup>b</sup>	237.4 $\pm$ 137.9 <sup>b</sup>	5.5 $\pm$ 2.8	22.3 $\pm$ 8.7
Área con extracción de madera	236.7 $\pm$ 23.1	3.5 $\pm$ 0.3 <sup>b</sup>	4.9 $\pm$ 0.1 <sup>b</sup>	362.2 $\pm$ 130.5 <sup>b</sup>	5.2 $\pm$ 0.85	22.8 $\pm$ 7.1

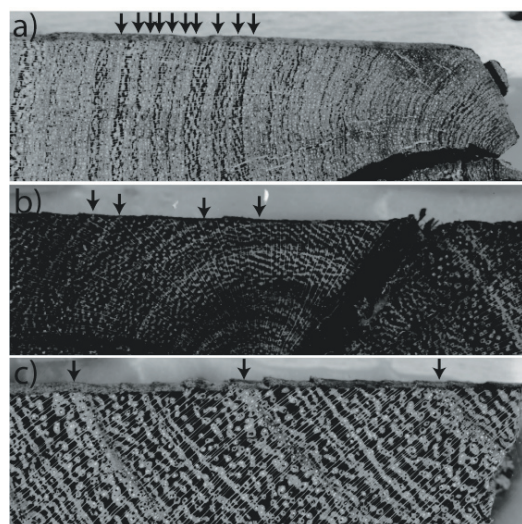


**Figura 2.** Estructura diamétrica (cm) en áreas con distintos usos del suelo. Las barras representan las medias y las líneas el error estándar. Los diámetros corresponden a diámetros equivalentes.

**Figure 2.** Diameter structure (cm) in areas with different land uses. The bars represent the means and the lines represent the standard error. The diameters correspond to equivalent diameters.

área protegida. En cada área se seleccionaron árboles que habitaban bajo condiciones semejantes con el fin de minimizar la variabilidad asociada a disturbios endógenos del bosque (árboles conformando grupos de cuatro o cinco individuos, con diámetros similares. Área protegida: DAB promedio=32.2 cm; mínimo=21 cm; máximo=57.5 cm. Área con extracción de madera: DAB promedio=28.6 cm; mínimo=10 cm; máximo=49.6 cm. Campos ganaderos: DAB promedio=27 cm; mínimo=16 cm; máximo=42.7 cm). Para el análisis dendrocronológico se extrajo una muestra por árbol vivo (varilla de madera correspondiente al fuste de mayor diámetro) con taladro mecánico (TED 262R, Tanaka Kogyo Co. Ltd, Chiba, Japón). Todas las muestras fueron tomadas a 50 cm del suelo; algunas incluyeron la médula, y en otras no pudo obtenerse el centro del árbol. Además, se utilizaron 15 muestras de rodajas extraídas del área protegida en el año 2002 (estudio de biomasa de los algarrobales del Monte; rodajas DAB promedio=19.6 cm; mínimo=10 cm; máximo=41.5 cm) (Villagra y colaboradores, datos no publicados). Se obtuvieron en total 90 muestras, que incluyeron varillas y rodajas (correspondientes a 21 árboles de área con extracción de madera, 43 de campos ganaderos y 26 en el área protegida). En los campos ganaderos, los árboles muestreados tuvieron signos de extracción de madera (presencia de tocones) bajos o nulos. En el área con extracción de madera, los árboles muestreados presentaron en promedio  $11 \pm 6$  tocones (máximo=23; mínimo=4). En el área protegida no se observaron tocones ni

signos de extracción actual de madera. En el laboratorio, las muestras fueron montadas en soportes de madera, y luego pulidas con lijas progresivamente más finas hasta alcanzar la visualización de los anillos de crecimiento anual por medio de una lupa binocular (Figura 3).



**Figura 3.** Visualización de anillos de crecimiento en muestras correspondientes a áreas con distintos tipos de uso del suelo. a) Área protegida. b) Campos ganaderos. c) Área con extracción de madera. Las flechas indican el límite entre anillos. En las muestras 'a' y 'b' se indican los anillos fácilmente observables, mientras que en 'c' se indican todos los anillos de crecimiento.

**Figure 3.** Visualization of growth rings in samples from areas with different land management types. a) Protected area. b) Grazing fields. c) Area with wood extraction. The arrows indicate the limit between rings. In samples 'a' and 'b', the easily observable rings are indicated, while in 'c', all rings are indicated.

*Análisis de los datos*

Los anillos de crecimiento fueron identificados, fechados y posteriormente medidos utilizando una máquina medidora (Unislide TA 4020H1-S6 Velmex) con precisión de 0.001 mm. Se controló la calidad del fechado mediante el empleo del programa COFECHA (Holmes 1983). Este programa compara series de anchos de anillos evaluando las correlaciones entre muestras. Para ello se seleccionaron períodos de comparación de 30 años desplazados cada 15 años, lo cual permitió evaluar la similitud en los patrones de crecimiento entre las distintas series. Solo las muestras que cofecharon correctamente fueron incluidas en los análisis posteriores.

La tendencia biológica del crecimiento de los individuos relacionada a la edad y al tamaño fue minimizada al utilizar el incremento de áreas basales en lugar del incremento de los anillos (Piraino et al. 2017). Para ello, el crecimiento radial de cada árbol fue transformado a incremento de área basal (IAB) mediante la librería dplR (Bunn 2008). El área basal fue expresada en cm<sup>2</sup> y se calculó para cada árbol y año 'y' en particular según la Ecuación 1:

$$AB_y = \pi \times r_y^2 \quad \text{Ecuación 1}$$

donde r representa el ancho del anillo para un año determinado. Luego, el incremento en área basal para el año y se obtiene por medio de la Ecuación 2:

$$IAB_y = (AB_y - AB_{y-1}) \quad \text{Ecuación 2}$$

donde AB<sub>y</sub> representa el valor del área basal en el año y, mientras que AB<sub>y-1</sub> representa el valor del área basal en el año anterior.

Se analizó el incremento del área basal medio para cada una de las áreas con distintos usos del suelo durante el período de crecimiento común (39 años, 1977-2016), que abarcó aquellos años en los que las cronologías de cada área contaron con al menos cinco series. Luego se realizaron pruebas ANAVA no paramétricas mediante el test de Kruskal-Wallis para detectar diferencias en el incremento de área basal medio entre las áreas con distintos usos del suelo (Zar 2010).

Después se calculó y graficó una cronología media para cada área con uso diferencial del suelo que resultó de promediar el incremento de área basal de los árboles por año para el período de crecimiento común. Además, se

analizó el incremento de área basal anual considerando la edad biológica de los individuos. En el caso de muestras en las que no se contaba con la médula, los años faltantes hasta el centro se estimaron asumiendo un crecimiento concéntrico de los individuos, por extrapolación al largo del radio medio del fuste (Allen 1988; Villalba and Veblen 1997). Aquí, el período de crecimiento comparado se extendió para todos los años estimados (entre 80 y 100 años), y no es común a un período de años calendario.

Los pulsos de liberación en el crecimiento de los árboles para cada una de las áreas se analizaron como una medida de la respuesta del árbol a los disturbios a los que se encuentra sometido. Para ello se utilizó la librería TRADER (función general para el método Nowacki and Abrams 1997), que calcula la liberación y supresión del crecimiento radial medio a través de una ventana media móvil de años consecutivos (Altman et al. 2014). Las liberaciones en el crecimiento radial medio se analizaron mediante una ventana media móvil de 10 años consecutivos. Se consideró que había ocurrido una liberación cuando el factor de porcentaje de cambio de crecimiento (CC) fue igual o superior al 50% en al menos tres años consecutivos (Nowacki and Abrams 1997). El factor CC para un año se calcula mediante la Ecuación 3:

$$\%CC = [(M_2 - M_1) / M_1] \times 100 \quad \text{Ecuación 3}$$

donde M<sub>1</sub> es el crecimiento radial medio que precede al año examinado y M<sub>2</sub> es el crecimiento radial medio que sigue al año examinado (Nowacki and Abrams 1997).

Finalmente, se realizaron pruebas de correlación de Pearson (r: coeficiente de correlación de Pearson) para analizar la asociación del crecimiento de los árboles con las precipitaciones. Para ello se removió la tendencia en la edad biológica mediante una estandarización dependiente de la edad del árbol empleando el programa TURBO ARSTAN (Cook 1985). Este tipo de estandarizado da más flexibilidad en los primeros años y se torna progresivamente más rígido en los años posteriores, de manera de estabilizar las variaciones del crecimiento en el tiempo. La cronología estandarizada para cada una de las áreas con diferentes usos del suelo se correlacionó con las precipitaciones anuales. Para ello se estableció la edad calendario de cada anillo de crecimiento de acuerdo con los criterios de Schulman (1956) adaptado para



el hemisferio sur, que asigna a cada anillo de árbol el año calendario que corresponde al comienzo del crecimiento de ese año. El período de crecimiento de los árboles de *N. flexuosa* en la zona de estudio se produce desde el mes de octubre de un año calendario hasta el mes de abril del siguiente año calendario (Villalba et al. 2000), por lo cual se consideraron solo las precipitaciones correspondientes a estos meses en el cómputo de la precipitación anual. Los datos de precipitaciones fueron obtenidos de una estación meteorológica ubicada en el área protegida (LADyOT 2022). Todos los análisis fueron realizados mediante el entorno e idioma R 3.4.2 (R Core Team 2018), las librerías agricolae (Mendiburu 2020), dplR (Bunn 2008) y TRADER (Altman et al. 2014), y los programas COFECHA (Holmes 1983) y TURBO ARSTAN (Cook 1985).

## RESULTADOS

La estructura de la madera a nivel del arreglo de vasos de conducción permitió fechar para este estudio un porcentaje aceptable de muestras, coincidiendo con otros trabajos a escala regional (Giantomasi et al. 2015; Piraino et al. 2017). Del total de árboles muestreados, ~67% (60 árboles) fueron fechados mediante métodos dendrocronológicos, ya que comparten una señal común de crecimiento a lo largo del tiempo con correlaciones estadísticamente aceptables. Los estadísticos para las cronologías obtenidas a partir de los 60 árboles cofechados se presentan en la Tabla 2. En el área protegida y en los campos ganaderos se obtuvieron muestras que alcanzaron edades de casi 100 años, mientras que en el área con extracción de madera los anillos medidos no superaron los 60 años. En el Material Suplementario-Figura S1 se presenta la densidad de muestras por año para cada una de las áreas con distinto uso del suelo.

El aumento del área basal media de los individuos analizados no presentó diferencias entre los distintos usos del suelo para el período de crecimiento común ( $X^2=2.91$ ;  $P=0.23$ ) (Tabla

2, Figura 4). Sin embargo, se observó una menor variabilidad en el crecimiento en los árboles de los campos ganaderos con respecto a la observada en árboles del área protegida y del área con extracción de madera, donde el crecimiento leñoso es relativamente más heterogéneo.

El incremento medio del área basal anual bajo los distintos usos del suelo para el período de crecimiento en común evidenció que desde 1977 hasta el año 2000 los árboles del área con extracción de madera crecieron ~2 veces más que los individuos de los campos ganaderos y del área protegida (IAB medio entre 1977 y 2000: área protegida=9.6 cm<sup>2</sup>; campos ganaderos=10.3 cm<sup>2</sup>; área con extracción de madera=26.3 cm<sup>2</sup>) (Figura 5). Sin embargo, a partir de ese año los árboles mostraron un crecimiento similar en las tres áreas bajo estudio.

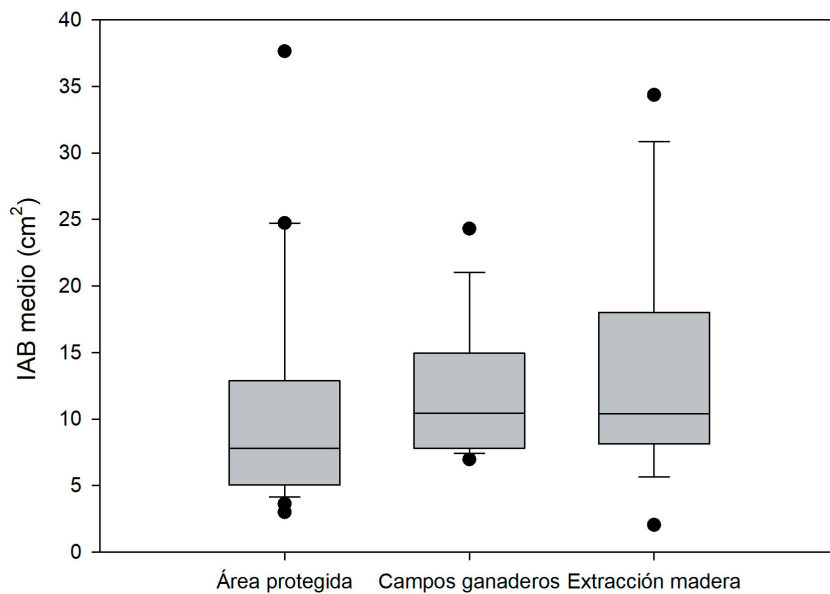
El incremento medio del área basal anual por tratamiento considerando la edad biológica de los individuos indicó que en el área con extracción de madera los árboles presentaron mayor crecimiento a más temprana edad con respecto a los correspondientes al área protegida y a los campos ganaderos (Figura 6). Sin embargo, esta situación se invirtió a medida que avanzó la edad de los árboles. En el área con extracción de madera se observaron dos picos en la tasa de crecimiento: a aproximadamente los 20 y los 40 años de edad, mientras que en los campos ganaderos y en el área protegida las curvas de crecimiento fueron similares, y el máximo crecimiento se alcanzó alrededor de los 70 años.

Del total de árboles analizados, ~45% (30 individuos) presentó liberaciones en el crecimiento. Considerando el tipo de uso del suelo, la mayor proporción de árboles con liberaciones correspondió al área protegida (71%), seguida por los campos ganaderos, donde 65% de los árboles presentó liberaciones. En el área con extracción de madera, solo 12% de los árboles presentó liberaciones.

**Tabla 2.** Estadísticos obtenidos para las series completas de *N. flexuosa* que cofecharon correctamente en cada una de las áreas con distintos usos del suelo. El incremento del área basal (media y error estándar) solo incluye el período de crecimiento común entre las tres áreas (39 años).

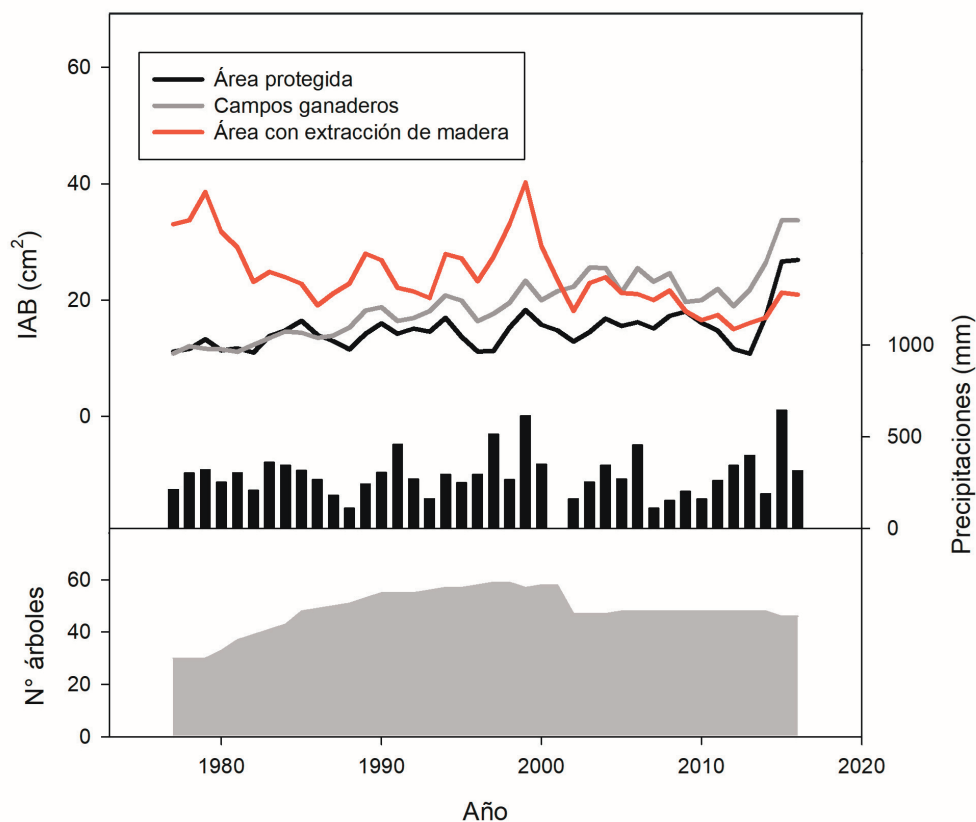
**Table 2.** Statistics for the *N. flexuosa* completed series that correctly co-dated in each of the areas with different land uses. Basal area increment (mean and standard error) is presented for the common growth period (39 years).

Área	Nro. de árboles	Período	Intercorrelación	Sensibilidad media	IAB medio (cm <sup>2</sup> )
Área protegida	24	1917-2016	0.521	0.504	11.3 (±1.7)
Campos ganaderos	19	1919-2016	0.530	0.498	11.9 (±1.2)
Área con extracción de madera	17	1959-2016	0.570	0.566	14.6 (±2.2)



**Figura 4.** Incremento del área basal medio en áreas con distintos tipos de uso del suelo para el período de crecimiento común (39 años, entre 1977 y 2016).

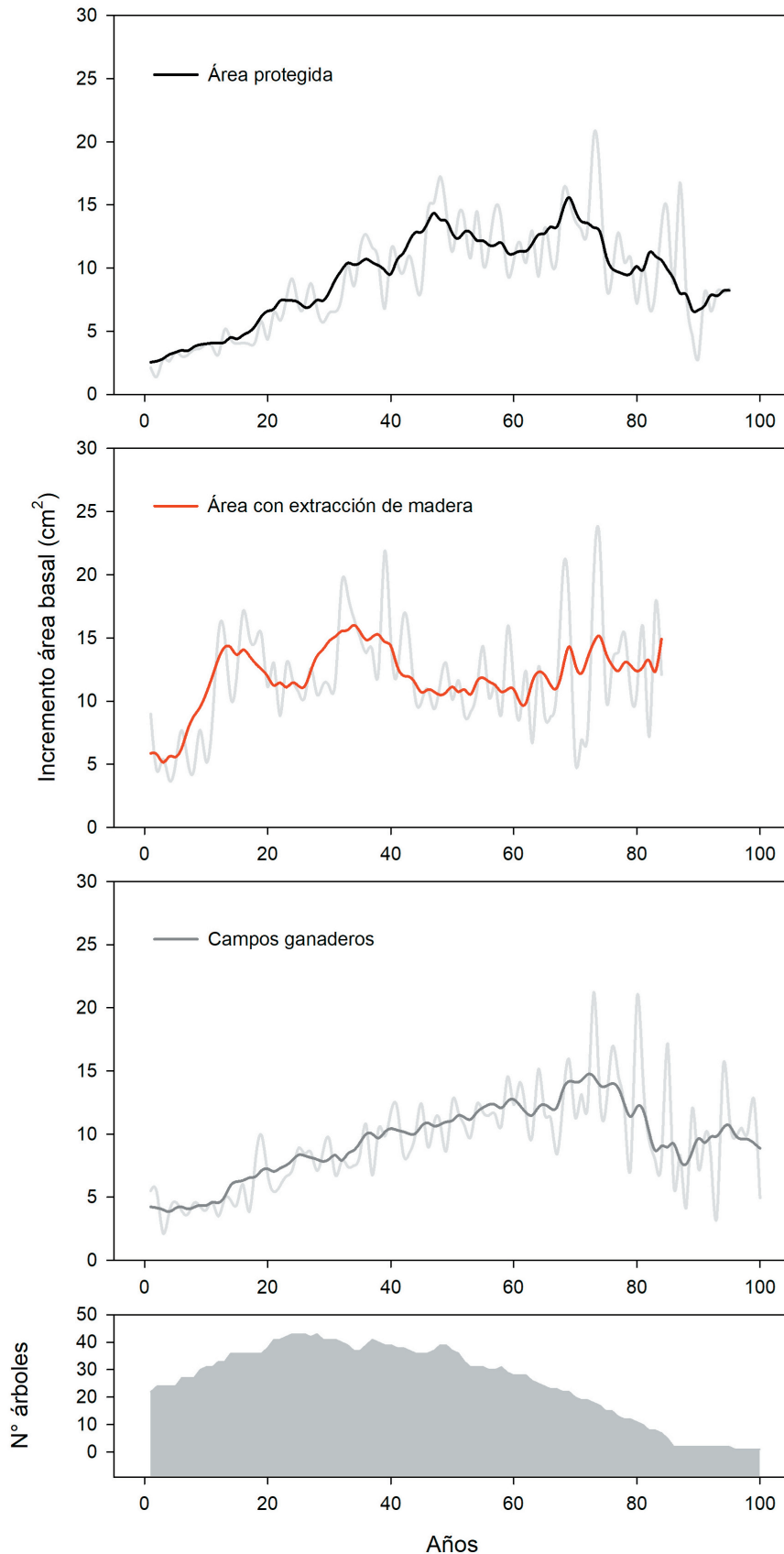
**Figure 4.** Mean basal area increase in areas with different land uses for the common growth period (39 years, between 1977 and 2016).



**Figura 5.** Incremento del área basal considerando el año cronológico en áreas con distintos tipos de uso del suelo para el período de crecimiento común (39 años, entre 1977 y 2016). Se indican las precipitaciones para el período de crecimiento de *N. flexuosa*. Datos de precipitaciones obtenidos a partir de la estación meteorológica Ñacuñán (LADyOT 2022).

**Figure 5.** Basal area increases considering the chronological year in areas with different land uses for the common growth period (39 years, between 1977 and 2016). Precipitations are indicated for the growth period of *N. flexuosa*. Precipitation data comes from the Ñacuñán weather station (LADyOT 2022).





**Figura 6.** Variaciones interanuales (en líneas grises) y suavizado para el incremento del área basal en áreas con distinto uso del suelo, considerando la edad biológica de los árboles. Para ello, las muestras se llevan a cero y se estima el número de años hasta el centro en el caso de las varillas que no presentan la médula. El gráfico de área indica el número de árboles para cada año.

**Figure 6.** Interannual variations (in gray lines) and smoothing for the increase in basal area in areas with different land uses, considering the biological age of the trees. For this, the samples are zeroed and the number of years until the center is estimated in the case of samples in which the pith is not present. The area graph indicates the number of trees for each year.

La asociación del clima con el crecimiento de los árboles fue establecida a partir de la correlación significativa entre las cronologías estandarizadas para cada una de las áreas con distintos usos del suelo y las precipitaciones anuales, aunque la asociación fue baja (área protegida  $r=0.28$ ,  $P<0.01$ ; campos ganaderos  $r=0.40$ ,  $P<0.01$ ; área con extracción de madera  $r=0.27$ ;  $P<0.01$ ). La serie completa de precipitaciones (1917-2016) obtenida a partir de la estación meteorológica Nacuñán muestra un incremento progresivo en las precipitaciones (Material Suplementario-Figura S2).

## DISCUSIÓN

Los bosques abiertos de Nacuñán se encuentran entre los más australes del Monte. Las tasas de crecimiento descriptas en este trabajo son consistentes con el gradiente nort-sur de productividad de biomasa observado en bosques de otras zonas de este bioma (Villagra et al. 2005; Alvarez 2008). Nuestros resultados indican que los distintos usos del suelo y la historia de extracción de productos forestales de la región afectaron el patrón de crecimiento radial de los árboles de *N. flexuosa*, lo cual se pudo establecer a partir de métodos dendrocronológicos. El uso intenso del bosque durante la primera mitad del siglo XX, que implicó la extracción de productos forestales mediante tala rasa, condujo a su eliminación casi completa (Abraham et al. 2001; Rojas et al. 2009). Sin embargo, la capacidad de rebrote de la especie frente a disturbios antrópicos habría permitido la recuperación a nivel de árbol, lo que combinado con un cambio en la intensidad de uso del suelo posibilitó la recuperación de la población de *N. flexuosa* y el restablecimiento del bosque. Estos resultados tienen relevancia en el manejo de bosques de tierras secas, ya que indican que el uso ganadero de los campos y la extracción de madera como recurso de subsistencia por los pobladores rurales son actividades compatibles con el uso sustentable del bosque.

La mayor diferenciación en el crecimiento entre 1977 y 2000 se observó en árboles que habitan el área protegida y los campos ganaderos (que comparten un patrón de crecimiento similar) con respecto a aquellos del área con extracción de madera. Según indica el crecimiento radial, la población de *N. flexuosa* en el área con extracción de madera es más joven que las correspondientes al área protegida y a los campos ganaderos, y pudo haberse originado a partir un desmonte severo

y sostenido en el tiempo. Lo anterior tiene sustento al analizar la historia de uso del área con extracción de madera, que coincide con la antigua estación del ferrocarril (i.e., zona de sacrificio próxima a la estación de FFCC). Durante las primeras décadas del siglo XX, la estación constituyó un punto importante de acumulación de material forestal y de ganado en tiempos de carga y transporte de productos forestales y de uso intensivo del bosque. Los valores históricos de extracción de productos forestales citados para la estación de Nacuñán entre 1900 y 1942 son de 232354 toneladas métricas, conformadas principalmente por leña (casi el 80%), y también por madera y carbón. Así, Nacuñán fue la estación con la mayor extracción de productos forestales totales en la provincia de Mendoza. La explotación de bosques nativos se concentró en particular en la proximidad de estaciones del ferrocarril y en los bosques cercanos a ellas. Esta intervención ambiental sin ningún criterio sustentable generó importantes impactos y procesos de desertificación (Rojas et al. 2009). En la actualidad se pueden observar signos de deterioro como tocones, amplios espacios de suelo desnudo o peladales que evidencian la fuerte presión antrópica que soportó toda la región, pero en particular el área adyacente a la estación ferroviaria, y que habría provocado la eliminación local del bosque. Además del impacto sobre los árboles, el gran volumen de madera acumulado para su carga y las maniobras de traslado de animales y el uso de corrales durante largos períodos habrían condicionado los procesos naturales de regeneración del bosque.

El inicio del período de crecimiento diferencial coincide con la década del cierre perimetral del área protegida (1972) (Aschero and García 2012). La creación de la Reserva Nacuñán se enmarcó en una etapa de conservación del bosque (Abraham et al. 2001), posterior a la etapa de extracción de tipo 'minera' que se produjo entre 1910 y 1940, e implicó la restricción efectiva del uso humano dentro del área. Sin embargo, en los campos ganaderos y en la zona contigua al pueblo se mantuvieron la ganadería y la extracción de madera; desde ese entonces, la extracción de madera se desarrolló a escalas de subsistencia. Sobre la base de los resultados obtenidos, la intensidad de uso del bosque establecida a partir de la década de 1970 permitió su recuperación. La estructura de *N. flexuosa* en cada una de las áreas con distintos usos del suelo reafirma las diferencias observadas entre

las poblaciones (Szymański et al. 2022). Ello se debe a que tanto en los campos ganaderos como en el área protegida los individuos alcanzan diámetros equivalentes de hasta 90 y 110 cm, respectivamente, mientras que en el área con extracción de madera no superan los 60 cm de diámetro equivalente (Figura 2). Mientras tanto, las características estructurales indican que el área protegida presenta un bosque con individuos de mayor tamaño y mayor tasa de regeneración (Tabla 1).

Los disturbios que eliminan plantas en un área liberan recursos que pueden quedar disponibles para otras plantas (Oliver and Larson 1996). En el área con extracción de madera, el intenso uso histórico habría conducido a la reducción del sotobosque y, por lo tanto, permitido mayor disponibilidad de recursos dada por la disminución de la competencia del estrato arbóreo con el estrato arbustivo y herbáceo. Este factor parece haber cumplido un rol fundamental en la modulación del crecimiento de los árboles. Situaciones similares se observaron en bosques de caldenes (*Neltuma caldenia*) (Huges et al. 2022), donde el pastoreo excesivo de ovejas causó una baja abundancia de pastos durante períodos secos, lo que redujo la competencia y favoreció el crecimiento y la supervivencia de los árboles jóvenes del bosque (Bogino et al. 2015). En estudios conducidos en *N. flexuosa* del Chaco Árido se determinó mayor crecimiento de árboles luego de la eliminación del estrato arbustivo, debido a un aprovechamiento de los espacios y nutrientes liberados por la vegetación remanente (Carranza et al. 2000). Sin embargo, en nuestros resultados se observa que alrededor del año 2000 el crecimiento se uniformiza entre las áreas analizadas. Esto sugeriría que a partir de ese año se alcanza la ocupación plena del rodal en el área con extracción de madera. En un rodal en esta situación, las copas se cierran, comienza la competencia entre los individuos y se reduce la tasa individual de crecimiento (Goya et al. 1995; Achinelli et al. 2011). En la misma línea, los resultados encontrados por Szymański y colaboradores (2022) indican que en la actualidad no hay diferencias significativas en la cobertura boscosa de las áreas con uso diferencial del suelo (Tabla 1). Otra explicación posible de la caída del crecimiento en el área con extracción de madera es que estos árboles, que crecen con mayor disponibilidad hídrica y manejados, responden mejor a la mayor disponibilidad de agua hasta el año ~2000. A partir ese año

se observa un período de bajas precipitaciones que influye negativamente en el crecimiento arbóreo de todas las áreas. Sin embargo, los individuos del área con extracción muestran una mayor caída en la tasa de crecimiento y tardan más tiempo en recuperarse. Este patrón de mayor sensibilidad a las sequías en individuos vigorosos —en particular, en áreas con baja disponibilidad hídrica— fue reportado por Firion y colaboradores (2023). Estos árboles más vigorosos pueden haber desarrollado una copa de mayor tamaño (i.e., más recursos fotosintéticos) en la época de mayor disponibilidad del recurso hídrico, en función de la plasticidad fenotípica de la especie (Lopez Lauenstein et al. 2013), requiriendo un mayor ajuste de su biomasa aérea en el período de sequía, con el consecuente impacto en el crecimiento.

El análisis del crecimiento considerando la edad biológica de los individuos permitió determinar que las mayores tasas de crecimiento en el área con extracción de madera se alcanzaron a más temprana edad (entre los 20 y los 40 años), probablemente porque los árboles provienen de reproducción vegetativa a partir del rebrote de tocones. El rebrote es un rasgo funcional clave que exhiben las plantas leñosas tolerantes a disturbios como herbivoría o fuego, entre otros; la presencia de un sistema radical desarrollado facilita la recuperación a nivel de planta (Clarke et al. 2013). La capacidad de rebrote es crucial para la resiliencia de la vegetación, asociada con la recuperación rápida de biomasa a través del rebrote de tocones (Barros et al. 2021). Este rasgo funcional habría sido clave para la recuperación del bosque en toda la región luego del período de tala intensiva, pero en el área con extracción de madera en particular, el sistema radical ya establecido de los árboles, combinado con una mayor disponibilidad de recursos, habría permitido a los individuos mayor crecimiento durante los primeros años. Por el contrario, los árboles del área protegida presentaron una tasa de crecimiento más baja al inicio del crecimiento, que aumentó de forma gradual. En bosques de tierras secas se registraron tasas de crecimiento muy bajas, en especial durante los primeros años de vida de los individuos, ya que las condiciones de extrema aridez modulan el crecimiento (Villalba and Boninsegna 1989; Villagra et al. 2005). El aumento de la tasa de crecimiento parece estar condicionado al desarrollo de un extenso sistema de raíces que permita que los árboles pequeños puedan alcanzar

el nivel freático. A pesar de que en la región de Nacuñán el nivel freático se encuentra a gran profundidad y no está disponible para los árboles (>70 m), la presencia de capas profundas de arcilla podría proporcionar agua adicional para el crecimiento de las plantas (Torres 2001; Villagra et al. 2005). Por otro lado, numerosos estudios desarrollados en el sitio de estudio determinaron que el cierre perimetral del área protegida condujo a una recuperación de la vegetación, con un aumento significativo de la biomasa de hierbas y arbustos y una disminución de los interparques (o suelo desnudo) en relación con los campos ganaderos circundantes o con áreas con una fuerte presión de uso (Rossi 2004; Tabeni et al. 2016). La mayor competencia por la escasa disponibilidad de agua que encuentran las plántulas dentro del área protegida podría restringir el crecimiento durante estos primeros años.

En el área protegida y en los campos ganaderos, la mayor tasa de crecimiento se registró a los ~70 años, para luego mostrar una disminución. Esto es consistente con lo observado por Alvarez y colaboradores (2011) al comparar tasas de crecimiento de individuos de *N. flexuosa* de un fuste con multifustales. En dicho trabajo se reportó un decaimiento rápido en la tasa de crecimiento de individuos multifustales a partir de los 60 años en comparación con los individuos de un fuste, que presentaron una tasa de crecimiento en aumento a esa edad. Dicho decaimiento en multifustales estaría dada por la competencia entre fustes. Además, la similitud en el crecimiento de los árboles del área protegida y de los campos indica que el uso ganadero actual de la región no produce modificaciones en el crecimiento de los árboles. Para la región de estudio, la carga ganadera recomendada se encuentra entre 15 y 26 ha/UA (ha/unidad animal; una unidad animal se define como una vaca de 450 kg con un ternero al pie) (Guevara et al. 2009). Si bien es difícil establecer las cargas ganaderas de los campos privados, ya que varían año a año y entre los distintos establecimientos, se observó que el uso ganadero desarrollado actualmente en los campos contiguos al área protegida no ejerce efectos negativos en la tasa poblacional de *N. flexuosa* (Aschero et al. 2016). Sin embargo, otros componentes o funciones del ecosistema podrían verse afectados por este uso.

Los pulsos de liberación en el crecimiento representan una medida de la respuesta del

árbol a los disturbios, y esto puede quedar registrado en el patrón de crecimiento (Piraino et al. 2016). Por ello, esperábamos que la extracción de madera produjera cambios abruptos en el patrón de crecimiento al permitir mayor ingreso de luz a la copa. Sin embargo, los resultados encontrados indicarían que los mecanismos que explican el mayor crecimiento en el área con extracción de madera se asocian a la mayor disponibilidad hídrica dada por la menor competencia y al desarrollo radical establecido, como se describió hasta aquí. Por otra parte, la menor cantidad de liberaciones observadas en los árboles del área con extracción de madera podría estar vinculada a su manejo, que evitaría que se alcancen niveles de competencia que se reflejen en el crecimiento.

Por el contrario, los árboles del área protegida y de los campos ganaderos presentaron una mayor proporción de liberaciones que podrían explicarse por diversos factores. En primer lugar, las liberaciones podrían estar asociadas a una mayor abundancia de precipitaciones, y los árboles del área protegida serían más sensibles a la mayor disponibilidad de agua. En el área con extracción de madera, el menor efecto del recurso hídrico como factor limitante podría haber enmascarado la influencia positiva de las precipitaciones sobre el crecimiento. En los árboles, el crecimiento vegetativo no solo está regulado por factores exógenos (e.g., la disponibilidad de agua), sino también por hormonas endógenas (Kozlowski and Pallardy 1997). Además, se observó que los árboles de este género responden de manera diferente a factores ambientales como las precipitaciones según su edad o su tamaño. Los individuos más jóvenes de *N. caldenia* son influenciados más fuertemente por las precipitaciones, ya que sus raíces no tienen la capacidad de alcanzar agua subterránea, mientras que los individuos adultos presentan un desacoplamiento de la lluvia cuando tienen acceso al recursos subterráneos; por ello muestran menor variabilidad en el crecimiento (Risio Allione et al. 2018). Finalmente, la gran variabilidad en el patrón de crecimiento podría deberse a características propias de la especie vinculadas a su variabilidad genética intraespecífica y a la gran heterogeneidad ambiental del Monte (Mantovan 2002; Alvarez and Villagra 2009).

La ganadería extensiva y la extracción de madera constituyen disturbios de baja intensidad. Ambos disturbios, sostenidos en el tiempo y con una ocurrencia difusa en el



espacio, producen cambios graduales que pueden ser acumulativos en los ecosistemas (Ribeiro et al. 2015). En consecuencia, el efecto sobre el crecimiento radial no es disruptivo y puede ser difícil de cuantificar mediante el análisis de las liberaciones. Por el contrario, trabajos llevados a cabo en algarrobales del norte de Mendoza encontraron que la eliminación a mayor escala de individuos completos de *N. flexuosa* constituyó el principal impulsor de cambios en la dinámica forestal; esto favoreció liberaciones abruptas en el crecimiento de los árboles remanentes (Piraino et al. 2017).

En cuanto a las precipitaciones y el crecimiento de los individuos, se observó una correlación baja, pero positiva, en todos los usos del suelo analizados. En esta región, los árboles presentan un acoplamiento con las lluvias porque el agua subterránea es un recurso que no está disponible, a excepción de la presencia de capas de arcilla que posiblemente pueden proveer algo de agua, como ya se mencionó (Villagra et al. 2005). En árboles del área protegida y de los campos ganaderos se observó una tendencia de aumento en el crecimiento relacionada al incremento observado en las precipitaciones (Material Suplementario-Figura S2). Para esta región, las proyecciones del cambio climático señalan un aumento en las precipitaciones en la llanura, pero también se espera que las temperaturas se eleven (Labraga and Villalba

2009). Esta situación podría resultar en un aumento de la evaporación, lo cual tendría un efecto negativo en el crecimiento de los árboles.

Finalmente, un aspecto a tener en cuenta es que el material de trabajo estuvo conformado en su mayoría por varillas extraídas a ~50 cm del suelo, por lo que es posible que se haya perdido parte del crecimiento inicial debido a las limitaciones mecánicas impuestas por el muestreo (alcance de la médula en el cuello de la raíz). Por otro lado, las futuras investigaciones que incorporen la medición de variables que pudieron originar las diferencias en el crecimiento entre distintos usos del suelo (e.g., cambios en el ciclo de nutrientes, en la disponibilidad de agua o de luz) permitirán dilucidar en qué medida cada una de ellas condiciona el crecimiento.

**AGRADECIMIENTOS.** Este trabajo fue financiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica de Argentina (PICT 2017-2154), la Secretaría de Investigación, Internacionales y Posgrado – U.N. Cuyo (Programa 2016 y Programa 2019) y una beca de posgrado de CONICET a CS. Contribución Red Bosque-Clima N° 2. Agradecemos al personal de la Reserva de Biosfera Ñacuñán y a los dueños y familias a cargo de los campos privados por permitirnos trabajar allí. Agradecemos a E. E. Barrios y a J. C. Gómez por su ayuda en la recolección y tratamiento de muestras.

## REFERENCIAS

- Abraham, E. M. 2001. Geomorfología y suelos. Pp. 131-134 en S. Claver and S. A. Roig-Juñent (eds.). El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán. Mendoza: IADIZA-MAB-UNESCO.
- Abraham, E. M., and M. R. Prieto. 1999. Vitivinicultura y desertificación en Mendoza. Pp. 109-135 en B. García Martínez (ed.). Estudios de historia y ambiente en América: Argentina, Bolivia, México, Paraguay. Instituto Panamericano de Geografía e Historia (IPGH), Colegio de México, México.
- Achinelli, F. G., F. Russo, S. Angelinetti, G. Sañudo, and M. Delgado. 2011. Estudio preliminar de la densidad de tállores de sauce americano (*Salix babylonica* var. *sacramenta*) aplicando el índice de densidad del rodal de Reineke. Actas de las Jornadas Nacionales de Salicáceas 2011, Neuquén, Argentina.
- Allen, R. B. 1988. A forest succession in the Catlins Ecological Region, south-east Otago, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology 11:21-29. <https://doi.org/10.1080/0028825X.1987.10409954>.
- Altman, J., P. Fibich, J. Dolezal, and T. Aakala. 2014. TRADER: a package for tree ring analysis of disturbance events in R. Dendrochronologia 32(2):107-112. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2014.01.004>.
- Alvarez, J. A., P. E. Villagra, R. Villalba, M. A. Cony, and M. Alberto. 2011. Wood productivity of *Prosopis flexuosa* D.C. woodlands in the central Monte: Influence of population structure and tree-growth habit. Journal of Arid Environment 7:7-13. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2010.09.003>.
- Alvarez, J. A., and P. E. Villagra. 2009. *Prosopis flexuosa* DC (Fabaceae, Mimosoideae). Kurtziana 35(1):49-63.
- Alvarez, J. A. 2008. Bases ecológicas para el manejo sustentable del bosque de algarrobos (*Prosopis flexuosa* D. C.) en el noreste de Mendoza. Argentina. Título obtenido: Dr. en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Comahue. Río Negro, Argentina. Pp. 169.
- Amahowe, I. O., O. G. Gaoe, A. K. Natta, C. Piponiot, I. C. Zobiand, and B. Hérault. 2018. Functional traits partially mediate the effects of chronic anthropogenic disturbance on the growth of a tropical tree. AoB Plants 10(3):ply036. <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply036>.
- Amoroso, M. M., L. D. Daniels, P. J. Baker, and J. J. Camarero (eds.). 2017. Dendroecology: tree-ring analyses applied to ecological studies (Vol. 231). Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-61669-8>.

- Archer, S. 1994. Regulation of ecosystem structure and function: climatic versus non-climatic factors. Pp. 245-255 en J. E. Griffiths (ed.). *Handbook of Agricultural Meteorology*. Oxford University Press, Oxford.
- Aschero, V., W. F. Morris, D. P. Vázquez, J. A. Alvarez, and P. E. Villagra. 2016. Demography and population growth rate of the tree *Prosopis flexuosa* with contrasting grazing regimes in the Central Monte Desert. *Forest Ecology and Management* 369:184-190. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.028>.
- Aschero, V., and D. García. 2012. The fencing paradigm in woodland conservation: Consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Applied Vegetation Science* 15(3):307-317. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x>.
- Barros, M. F., E. M. Ribeiro, R. S. Vanderlei, A. S. de Paula, A. B. Silva, R. Wirth, M. V. Cianciaruso, and M. Tabarelli. 2021. Resprouting drives successional pathways and the resilience of Caatinga dry forest in human-modified landscapes. *Forest Ecology and Management* 482:118881. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118881>.
- Bazzaz, F. A., N. R. Chiariello, P. D. Coley, and L. F. Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience* 37:58-67. <https://doi.org/10.2307/1310178>.
- Bogino, S., S. C. Roa-Giménez, A. T. Velasco-Sastre, M. L. Cangiano, L. Risio-Allione, and V. Rozas. 2015. Synergetic effects of fire, climate, and management history on *Prosopis caldenia* recruitment in the Argentinean pampas. *Journal of Arid Environments* 117:59-66. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2015.02.014>.
- Bunn, A. G. 2008. A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia* 26(2):115-124. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2008.01.002>.
- Camp, A. E., and C. D. Oliver. 2004. Silviculture. *Forest Dynamics*. <https://doi.org/10.1016/B0-12-145160-7/00231-3>.
- Carranza, C. A., L. Pietrarello, M. Ledesma, and M. Balzarini. 2000. Crecimiento de *Prosopis flexuosa* DC en el Chaco Árido Argentino, luego de la eliminación del estrato arbustivo. *Multequina* 9:119-133.
- Clarke, P. J., M. J. Lawes, J. J. Midgley, B. B. Lamont, F. Ojeda, G. E. Burrows, N. J. Enright, and K. J. E. Knox. 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol* 197:19-35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>.
- Cook, E. R. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization (dendrochronology, forestry, dendroclimatology, autoregressive process). The University of Arizona.
- Egoh, B. N., J. Bengtsson, R. Lindborg, J. M. Bullock, A. P. Dixon, and M. Rouget. 2016. The importance of grasslands in providing ecosystem services: opportunities for poverty alleviation. Pp. 421-441 en M. Potschin, R. Haines-Young, R. Fish and R. Kerry Turner (eds.). *Routledge handbook of ecosystem services*. Routledge. <https://doi.org/10.4324/9781315775302-37>.
- Elfadl, M. A., and O. Luukkanen. 2003. Effect of pruning on *Prosopis juliflora*: Considerations for tropical dryland agroforestry. *Journal of Arid Environments* 53:441-455. <https://doi.org/10.1006/jare.2002.1069>.
- Fririon, V., H. Davi, S. Oddou-Muratorio, F. Lebourgeois, and F. Lefèvre. 2023. Within and between population phenotypic variation in growth vigor and sensitivity to drought stress in five temperate tree species. *Forest Ecology and Management* 531:120754. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120754>.
- Giantomasi, M. A., J. A. Alvarez, P. E. Villagra, G. Debandi, and F. A. Roig-Juñent. 2015. Pruning effects on ring width and wood hydrosystem of *Prosopis flexuosa* DC from arid woodlands. *Dendrochronologia* 35:71-79. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.07.002>.
- Goya, J. F., J. J. Ferrando, D. A. Bocos, and P. F. Yapura. 1995. Estructura y desarrollo de un rodal coetáneo de *Austrocedrus chilensis* en El Bolsón, Río Negro, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía* 71.
- Guevara, J. C., E. G. Grünwaldt, O. R. Estevez, A. J. Bisigato, L. J. Blanco, F. N. Biurrun, C. A. Ferrando, C. C. Chirino, E. Morici, B. Fernández, L. I. Allegratti, and C. B. Passera. 2009. Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:228-237. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.02.001>.
- Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull* 43:69-78.
- Hughes, C. E., J. J. Ringelberg, G. P. Lewis, and S. A. Catalano. 2022. Disintegration of the genus *Prosopis* L. (Leguminosae, Caesalpinoideae, mimosoid clade). *PhytoKeys* 205:147-189. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.205.75379>.
- Kozlowski, T. T., and S. G. Pallardy. 1997. *Physiology of Woody Plants*. 2nd edition. Academic Press, San Diego, California. Pp. 411.
- Labraga, J. C., and R. Villalba. 2009. Climate in the Monte Desert: Past trends, present conditions, and future projections. *Journal of Arid Environments* 73(2):154-163. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.03.016>.
- LADyOT. 2022. URL : mendoza-conicet.gob.ar/ladyot/red\_iadiza/index.htm.
- López Lauenstein, D. A., M. E. Fernández, and A. R. Verga. 2013. Drought stress tolerance of *Prosopis chilensis* and *Prosopis flexuosa* species and their hybrids. *Trees* 27:285-296. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0798-0>.
- López-Sánchez, A., J. Schroeder, S. Roig, M. Sobral, and R. Dirzo. 2014. Effects of cattle management on oak regeneration in Northern Californian Mediterranean oak woodlands. *PLOS ONE* 9(8):e105472. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105472>.
- Mantovan, N. G. 2002. Early growth differentiation among *Prosopis flexuosa* DC provenances from the Monte phytogeographic province, Argentina. *New Forests* 23(1):19-30. <https://doi.org/10.1023/A:1015608430967>.
- Meglioli, P. A., J. N. Aranibar, P. E. Villagra, J. A. Alvarez, and E. G. Jobbágy. 2014. Livestock stations as foci of groundwater recharge and nitrate leaching in a sandy desert of the Central Monte, Argentina. *Ecohydrology* 7(2): 600-611. <https://doi.org/10.1002/eco.1381>.
- Mendiburu, F. 2020. *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R Package v. 1.3-1.

- Nowacki, G. J., and M. D. Abrams. 1997. Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67(2):225-249. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0225:RGACFR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0225:RGACFR]2.0.CO;2).
- Oliver, C. D., and B. C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics: Updated edition*. John Wiley and sons.
- Paz, M., and E. Raffaele. 2015. Efecto del ganado sobre la asignación de recursos de especies leñosas de los matorrales y bosques andino patagónicos. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 50(4):575-584. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v50.n4.12916>.
- Pasiecznik, N. M., P. Felker, P. J. C. Harris, L. N. Harsh, G. Cruz, J. C. Tewari, K. Cadoret, and L. J. Maldonado. 2001. The *Prosopis juliflora* - *Prosopis pallida* complex: a monograph. HDRA, Coventry. Pp 162.
- Piraino, S., E. M. Abraham, M. A. Hadad, D. Patón, and F. A. Roig-Juñent. 2017. Anthropogenic disturbance impact on the stem growth of *Prosopis flexuosa* DC forests in the Monte desert of Argentina: A dendroecological approach. *Dendrochronologia* 42:63-72. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2017.01.001>.
- Piraino, S. 2016. Influencia de la heterogeneidad ambiental y el disturbio sobre la dinámica en el crecimiento radial de *Prosopis flexuosa* DC en el Desierto del Monte Central. *Ecosistemas* 25:105-107. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-1.16>.
- Ribeiro, E. M. S., V. Arroyo-Rodríguez, B. A. Santos, M. Tabarelli, and I. R. Leal. 2015. Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology* 52(3):611-620. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12420>.
- Risio Allione, L., W. H. Lara, S. Bogino, and F. Bravo. 2018. How aridity variations affect *Prosopis caldenia* growth in transitional forests in the semiarid Argentinean Pampas. *Dendrochronologia* 50:126-133. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2018.05.003>.
- Rojas, F., M. Prieto, J. Alvarez, and E. Cesca. 2009. Procesos socioeconómicos y territoriales en el uso de los recursos forestales en Mendoza desde fines de siglo XIX hasta mediados del XX. *Revista Proyección* 7:1-33.
- Rossi, B. E. 2004. Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Heterogeneidad espacial a distintas escalas. Título obtenido: Dra. En Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza, Argentina. Pp. 152.
- Rossi, B. E., and P. E. Villagra. 2003. Effects of *Prosopis flexuosa* on soil properties and the spatial pattern of understorey species in arid Argentina. *Journal of Vegetation Science* 14(4):543-550. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02181.x>.
- Rubino, D. L., and B. C. McCarthy. 2004. Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia* 21(3):97-115. <https://doi.org/10.1078/1125.7865.00047>.
- Schulman, E. 1956. *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson.
- Schweingruber, F. H. 2007. *Wood Structure and Environment* Springer Series in Wood Science. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Speed, J. D., G. Austrheim, A. J. Hester, and A. Mysterud. 2011. Browsing interacts with climate to determine tree-ring increment. *Functional Ecology* 25(5):1018-1023. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01877.x>.
- Szymański, C. R., P. E. Villagra, V. Aschero, and J. A. Alvarez. 2022. Interactive effects of chronic anthropogenic disturbances on *Prosopis* woodland structure in the Central Monte, Argentina: management considerations. *Ecología Austral* 32(1):108-121. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.1.0.1800>.
- Szymański, C. R., S. Tabeni, J. A. Alvarez, and C. M. Campos. 2021. Diversity of plants and mammals as indicators of the effects of land management types in woodlands. *Forest Ecosystems* 8(1):1-15. <https://doi.org/10.1186/s40663-021-00348-2>.
- Szymański, C. R., J. A. Alvarez, C. M. Campos, and S. Tabeni. 2020. A first assessment of the land management effect on the ecological role of large trees as habitat refuges for desert small mammals. *Basic and Applied Ecology* 48:136-45. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.09.005>.
- Tabeni, S., M. F. Miguel, C. M. Campos, and M. I. Cona. 2018. Small mammal abundance and seed predation across boundaries in a restored-grazed woodland interface. *Restoration Ecology* 26(4):787-795. <https://doi.org/10.1111/rec.12600>.
- Tabeni, S., F. A. Yannelli, N. Vezzani, and L. E. Mastrantonio. 2016. Indicators of landscape organization and functionality in semi-arid former agricultural lands under a passive restoration management over two periods of abandonment. *Ecological Indicators* 66:488-496. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.02.019>.
- Torres, E. 2001. Hidrología o recursos hídricos superficiales y subterráneos. Pp. 35-40 en S. Claver and S. A. Roig-Juñent (eds.). *El desierto del Monte: La Reserva de Biosfera de Ñacuñán*. Mendoza: IADIZA-MAB-UNESCO.
- Villagra, P., J. A. Alvarez, M. Karlin, P. A. Meglioli, C. C. Vega Riveros, et al. 2021. Capítulo 8: Bosques de la región del Monte. Pp. 443-541 en P. Peri, G. Martínez Pastur and T. Schlichter (eds.). *Uso sustentable del bosque: aporte desde la silvicultura Argentina*.
- Villagra, P. E., M. A. Cony, N. G. Mantován, B. E. Rossi, M. Loyarte González, and R. Villalba. 2004. Ecología y manejo de los algarrobales de la Provincia Fitogeográfica del Monte. Pp. 2-32 en M. F. Arturi, J. L. Frangi and J. F. Goya (eds.). *Ecología y Manejo de Bosques Nativos de Argentina*. Editorial Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Villagra, P. E., R. Villalba, and J. A. Boninsegna. 2005. Structure and growth rate of *Prosopis flexuosa* woodlands in two contrasting environments of the central Monte desert. *Journal of Arid Environments* 60(2):187-199. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.03.016>.

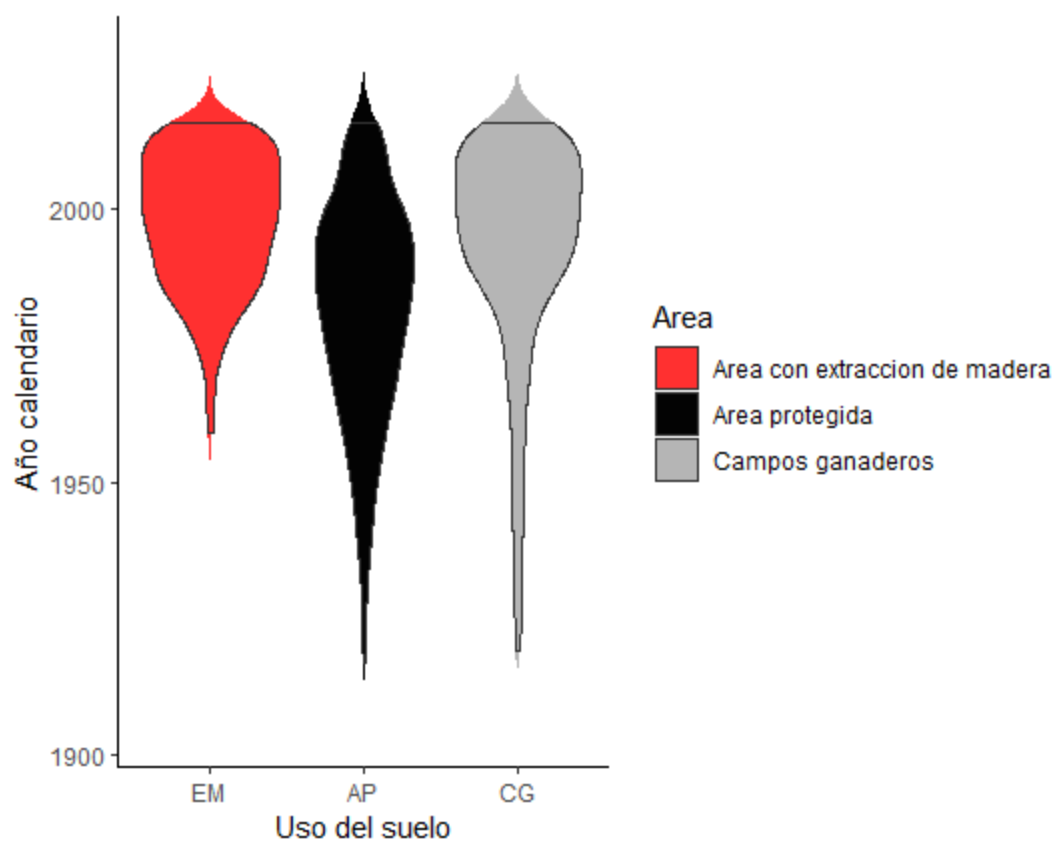
- Villalba, R., P. E. Villagra, J. A. Boninsegna, M. S. Morales, and V. Moyano. 2000. Dendroecología y dendroclimatología con especies del género *Prosopis* en Argentina. *Multequina* 9(2):01-18.
- Villalba, R., and T. T. Veblen. 1997. Determination of total tree ages using increment core samples. *Ecoscience* 4:534-542. <https://doi.org/10.1080/11956860.1997.11682433>.
- Villalba, R., and J. A. Boninsegna. 1989. Dendrochronological studies on *Prosopis flexuosa* D.C. *IAWA Bulletin* 10:155-160. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000483>.
- Whitford, W. G., and B. D. Duval. 2019. Ecology of desert systems. Academic Press.
- Whitford, W. G. 2002. Ecology of desert systems. Academic Press.
- Zar, J. H. 2010. Biostatistical Analysis. 5rd. Ed Hall P. New Jersey: Upper Saddle River.



## MATERIAL SUPLEMENTARIO

**Figura S1.** Gráfico de violín. Se muestra la densidad de muestras por año calendario en cada una de las áreas con distintos usos del suelo.

**Figure S1.** Violin plot. The density of samples per year in each of the areas with different land uses is shown.



**Figura S2.** Serie completa de precipitaciones (1917-2016) para el periodo de crecimiento de *P. flexuosa* obtenida a partir de la estación meteorológica Ñacuñán (LADyOT 2022).

**Figure S2.** Complete series of precipitations (1917-2016) for the growth period of *P. flexuosa* obtained from the Ñacuñán weather station (LADyOT 2022).

