



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA

Facultad de Ciencias y Filosofía - Alberto Cazorla Talleri

“Relación entre la distribución intra-anual de los vasos xilemáticos en la madera de *Prosopis* sp. (Algarrobo) y la variabilidad climática durante un año de evento El Niño”

TESIS

Para optar por el título profesional de:

Licenciada en Biología

Autora:

Elva Rosa de los Milagros Palacios Mc Cubbin

Lima – Perú 2017

DEDICATORIA

*A mis papás y a mi hermano, los mejores amigos que la vida
me dio.*

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por poner oportunidades exactas en mi camino, permitiendo siempre mi desarrollo personal y profesional.

A mi familia, por siempre confiar en mí y apoyarme constantemente a lo largo de todo el proceso que conllevó la realización de este proyecto. Gracias por estar siempre para mí y darme todas esas fuerzas, amor y ánimos que los caracterizan.

Quisiera también agradecer al equipo de la Universidad de Piura, compuesto por: Msc. Pablo Salazar, Dr. Antonio Mabres, Msc. Rodolfo Rodríguez y Dr. Gastón Cruz, quienes presentaron el proyecto: "Estudio de Parámetros Biológicos en *Prosopis* sp. como un registro paleoclimático: Fundamentos y uso de nuevos métodos de medición dendrocronológica". Este proyecto al igual que este trabajo de investigación fue financiado por el Programa Nacional de Innovación para la Competitividad y Productividad (Innovate Perú), de acuerdo al contrato 404-PNICP-PIBA-2014. Agradezco la confianza depositada en mí y la oportunidad de experimentar distintas facetas de la ciencia.

En especial, agradecer al M. Sc. Pablo Salazar, quien me apoyó a lo largo de la realización de cada parte del trabajo. Gracias por el apoyo, paciencia y las enseñanzas.

Agradezco a mi asesor de tesis, el Dr. Wilfredo Antonio Gonzales Lozada, quien a pesar de la distancia siempre mantuvo interés en los avances del trabajo de investigación, así como en el resultado final.

Además agradecer a mis amigos Evelin Ortiz y Edwin Ancajima, por compartir conmigo conocimientos y generar anécdotas en el laboratorio.

Finalmente agradecer a mi amiga Niskar Peña, por su ayuda con la presentación del proyecto de tesis y apoyo incondicional a lo largo de la realización de este trabajo.

ÍNDICE

I.	INTRODUCCIÓN	1
II.	HIPÓTESIS.....	5
III.	OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN	5
1.	Objetivo General.....	5
2.	Objetivos específicos.....	6
IV.	MATERIALES Y MÉTODOS	6
1.	Zona de Estudio	6
Bosque Ignacio Távara	6	
Datos climáticos	7	
2.	Muestras.....	8
Obtención de muestras	8	
Preparación de muestras	9	
Identificación de anillos	9	
3.	Procesamiento Digital.....	9
Obtención de la imagen en formato TIF	9	
Selección y cuantificación de los vasos conductores xilemáticos	9	
Distribución de los vasos xilemáticos y distancia entre ellos	13	
4.	Monitoreo de bandas dendrométricas.....	14
5.	Análisis Estadísticos	14
Variabilidad estacional del crecimiento del xilema	14	
Activación del transporte de agua y el crecimiento del xilema.	14	
Efecto de las condiciones ambientales sobre el transporte de agua.....	15	
V.	RESULTADOS.....	15
Variabilidad estacional del crecimiento del xilema	16	
Activación del transporte de agua y el crecimiento del xilema	19	
Efecto de las condiciones ambientales sobre el transporte de agua.....	20	
VI.	DISCUSIÓN	23
Variabilidad estacional del crecimiento del xilema	25	
Activación del transporte de agua y el crecimiento del xilema.	26	
Efecto de las condiciones ambientales sobre el transporte de agua.....	27	
VII.	CONCLUSIONES	29
VIII.	RECOMENDACIONES	29
IX.	BIBLIOGRAFÍA	30
X.	ANEXOS.....	38

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación geográfica del Bosque Ignacio Távara. Google Earth. (14/06/2016). [Mapa de Piura, Perú en Google Earth]. Recuperado el 22 de Febrero, 2017.

Figura 2. Patrones de precipitación promedio durante un período de no-ENSO y el año 1998 (Erdmann, Schulz, Richter, & Rodríguez Rodríguez, 2008).

Figura 3. a) Sección de madera con 2 radios marcados b) Radio elegido con un anillo del año 1997-1998 bien marcado (círculos en color morado)

Figura 4. Radio seleccionado y marca de calibración

Figura 5. a) y b) Cambio en la escala de color de la imagen, a escala de grises. Selección final de todos los vasos dentro de los 5mm de ancho del anillo correspondiente al evento El Niño 1997-1998.

Figura 6. Vasos en cuatro colores diferentes, cada color indicando un intervalo de tamaño distinto, en relación al área.

Figura 7. Frecuencia del tamaño de los vasos xilemáticos en árboles del género *Prosopis*.

Figura 8. Variabilidad del área de los vasos en anillos correspondientes a años de Niño (1998) y no-Niño (2000). Cada anillo proviene de un árbol diferente, a excepción de los anillos 7, 8, 9 y 10. Los anillos 7 y 8 pertenecen a dos radios diferentes del mismo árbol, lo mismo ocurre con los anillos 9 y 10.

Figura 9. Tasas de crecimiento en los periodos evaluados: Nov-My (5 meses), My-Ag (3 meses), Ag-Oct (2 meses) y Oct-Dic (2 meses).

Fig. 10. Asociaciones espaciales entre los vasos de mayor tamaño y los de menor tamaño en anillos de *Prosopis* durante un año de evento El Niño (1998) y otro de no-Niño (2000). Bivarianza del O-ring (r). Los círculos coloreados representan relaciones significativas a una distancia r ($\alpha=0.05$) y los círculos sin color representan no significancia. La bondad de ajuste (GoF) para cada gráfica también se muestra y los valores de p para cada GOF se simbolizan como * ($p<0.05$) o ** ($p<0.001$).

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Estadística descriptiva de cada anillo evaluado, correspondientes a los años 1998 y 2000 en la madera de *Prosopis*.

Tabla 2. ANOVA Factorial para estimar la variabilidad del área de los vasos (Log10) en relación al periodo (Niño, no-Niño), anillo e interacción de ambos.

Tabla 3. ANOVA Factorial para estimar el efecto de la clase diamétrica, estación (verano/invierno) y su efecto combinado sobre el crecimiento en radio de la madera.

Tabla 4. ANOVA Anidado para comparar el efecto de la variación entre árboles, el año y la dependencia del tamaño de vaso del árbol, sobre la densidad de vasos xilemáticos en un año húmedo (1998) y otro seco (2000).

Tabla 5. ANOVA Factorial para evaluar la variación en la densidad de cada tipo de vaso xilemático entre madera temprana y madera tardía.

Tabla 6. Temperatura (C°) en un año húmedo (1997-1998) y en un año seco (2000-2001). Se consideró como inicio de los años el mes de noviembre del año anterior, que es cuando inicia la época de crecimiento de vegetación en la región de estudio.

Tabla 7. Precipitación (mm3/mes) en un año húmedo (1997-1998) y en un año seco (2000-2001). Se consideró como inicio de los años el mes de noviembre del año anterior, que es cuando inicia la época de crecimiento de vegetación en la región de estudio.

RESUMEN

El “Algarrobo”, nombre común de las especies del género *Prosopis* en el noroeste de Perú, es una especie capaz de sobrevivir a cambios extremos en la variabilidad climática. Soporta fuertes precipitaciones durante eventos El Niño (año húmedo) y largos periodos de sequía durante el resto del tiempo (años secos). Debido a la variabilidad de la disponibilidad hídrica entre ambos años se esperaba un cambio en el xilema, un mecanismo de respuesta a las condiciones que afronta.

Se buscó analizar el efecto de las condiciones climáticas sobre la madera de árboles del género *Prosopis*. Para ello se midieron las variables: tamaño de los vasos (área), grosor de anillos y densidad de los vasos. Los vasos se dividieron en cuatro grupos, de menor a mayor tamaño para evaluar el efecto del aumento o escasez de agua disponible sobre cada grupo. La medida de estas variables se hizo a partir de las imágenes digitales de secciones de madera. Como año húmedo se seleccionó el año 1998 y como seco el año 2000. De esta manera se determinó la relación existente entre el tamaño, densidad y distribución de los vasos con la disponibilidad hídrica.

Respecto al tamaño, los resultados mostraron una variación entre los dos años evaluados, teniendo el año 1998 vasos significativamente más grandes. A pesar de que no hubo una variación en la densidad de los vasos entre estos años, una variación en la distribución de los mismos si fue distinguible. Existe un ordenamiento particular de los vasos cuando hay una mayor disponibilidad hídrica. La información obtenida permite complementar la obtenida a través de la dendrocronología. Esto, generará mayor conocimiento sobre una de las especies principales del bosque seco en el Perú, y por consiguiente una mayor valoración de la misma, en base a información real y reciente.

ABSTRACT

The “Algarrobo”, common name of one of the species of the *Prosopis* genera in Norwest Perú, is a specie capable of surviving extreme changes in climate variability. It bears strong precipitations during El Niño events (wet years) and long drought periods during the rest of the time (dry years). Due to the variability in water availability among both years it would be expected a change on the xylem, a mechanism of response to the conditions it faces.

We seek to analyze the effect of climatic conditions on the wood of trees from the *Prosopis* genera. In order to do that several variables were measured: vessel size (area), ring width and vessel density. The vessels were divided in four groups, from smaller to wider size, to evaluate the effect of the rise or lack of water available in each group. This variables were measured on the digital images of the wood sections. As a wet year the year 1998 was selected and as a dry one the year 2000. In this way, the relationship between vessel size, density and distribution with water availability was determined.

In regard to the size, the results showed a variability among both years analyzed, having the year 1998 significantly wider vessels. Despite the lack of density variability, there was a distinguishable variation among the distributions in both years. There is a particular vessel arrangement when there is more water availability. The information obtained will rise as a complement for the one obtained by dendrochronology. This will generate more knowledge about one of the main species of the Peruvian dry forest, reassessing its value based on real and recent information.

I. INTRODUCCIÓN

Las características físicas, mecánicas, químicas y biológicas de la madera derivan del hecho fundamental de su formación como respuesta a las necesidades de la planta (Wiedenhoeft & Miller, 2012). Siendo una estructura biológica compleja, donde los tipos celulares que la componen están diseñados para cumplir funciones de: (1) transporte hidráulico, desde las raíces hasta las hojas a través de vasos conductores y traqueidas; (2) soporte mecánico, a partir del sostén de los tejidos aéreos de la planta, otorgado por el tejido parenquimático, las paredes celulares de los vasos conductores y principalmente por las fibras; (3) metabolismo, como sumidero de carbono no estructural y zona de transporte de carbohidratos; y (4) defensa, para controlar microorganismos e insectos mediante la activación de respuestas en el tejido vivo axial, los rayos de parénquima en albura y la producción de metabolitos secundarios en el duramen (Pieter Baas & Wheeler, 2011). Estas funciones han influenciado la evolución de aproximadamente 20,000 especies diferentes en plantas leñosas, cada una con propiedades, usos y capacidades diferentes (Wiedenhoeft, 2010).

La primera función, el transporte de agua y nutrientes en plantas, es producida a través de un gradiente de potencial hídrico entre el aire alrededor de las hojas y el agua alrededor de las raíces. Estos dos extremos se conectan por el xilema, que mantiene una columna de agua extendida de raíces a hojas. Conforme la planta pierde agua hacia el aire, el potencial hídrico de las hojas se hace más negativo, causando que el agua se mueva gradualmente desde las células del xilema hacia las células de las hojas. Este movimiento de las moléculas de agua es posible gracias a fuerzas de cohesión, lo que se conoce como la teoría de cohesión-tensión (Cochard, 2006; Fonti et al., 2010; U G Hacke & Sperry, 2001).

Como segunda función se tiene al soporte mecánico de la planta, que tiene como unidad básica a las paredes celulares, constituidas por microfibras de celulosa. Estas microfibras pueden ser muy fuertes, incluso más que el acero, la seda y el nylon. Esto hace a las paredes celulares lo suficientemente fuertes para resistir fuerzas internas (turgor) y externas (tensión). Adicionalmente, el xilema acumula

lignina, un compuesto que otorga rigidez y fuerza de compresión adicional a la planta. De los elementos del xilema, las fibras proveen la mayor parte de soporte mecánico (Johnson & Raven, 2002; Levetin & McMahon, 2008). La estructura de las paredes de las fibras les permite soportar pesos sobre los 15-20kg mm⁻². Además las fibras son lo suficientemente elásticas para mantener su longitud original luego de una sujeción por fuerzas de tensión. Los vasos por su parte, también poseen paredes gruesas, con lo que contribuyen al soporte estructural del xilema (Myburg, Lev-Yadun, & Sederoff, 2013).

Como tercera función está la contribución del xilema al metabolismo, principalmente relacionada a su uso como almacén. Las plantas tienen la capacidad de almacenar nutrientes y carbohidratos con la finalidad de sobrevivir a condiciones no favorables para asimilar CO₂ o absorber nutrientes (Lambers, Chapin, & Pons, 2008). Algunas especies leñosas también acumulan proteínas de almacén, siendo alrededor del 25-30% de todas las proteínas extraíbles de la planta. Como ejemplo se tiene a *Populus canadensis*, que almacena glicoproteínas en cuerpos proteicos dentro de los rayos de las células parenquimáticas (Sauter & van Cleve, 1991).

La cuarta y última función corresponde a los mecanismos de defensa para el control de microorganismos e insectos. La madera se divide en albura y duramen. La albura es la porción de madera que contiene células vivas y materiales de reserva. El duramen está formado por las capas internas de la madera, que ya no contienen células vivas y cuyas sustancias de reserva se han convertido en nuevas sustancias de duramen (Hillis, 2012). La respuesta de ambas partes frente a una infección varía dependiendo de la especie. Una infección de agentes patógenos en la albura usualmente resulta en necrosis y deterioro del tejido. La albura de la mayoría de especies contiene una pequeña cantidad de componentes inhibitorios, aunque estos son más característicos del duramen. Algunos componentes inhibitorios son ácido gálico y catequina, que se presentan en la albura de *Acer* spp. Y elagitanos en *Quercus* y *Castanea* spp. Frecuentemente, los componentes inhibitorios en árboles son fenólicos y se encuentran en el duramen. Otras sustancias como terpenos, flavonoides,

fenilpropanoides, resinas y ácidos grasos también están involucradas en defensas activas (Yamada, 2001).

El desempeño conjunto de las funciones explicadas anteriormente permite el desarrollo de la planta. En zonas áridas, la vegetación presenta adaptaciones morfológicas y fisiológicas para evitar o tolerar el estrés hídrico, salino o térmico (Ramawat, 2009a). Un género propio de los trópicos secos es *Prosopis sp.*, nativo de zonas áridas y semi-áridas de América, África y Asia. De nombre común "Algarrobo", puede desarrollarse en sitios inhóspitos, tolerando temperaturas extremadamente altas ($35^{\circ}\text{C} < T^{\circ} < 40^{\circ}\text{C}$), potenciales hídricos bajos ($-2.5 < \Psi < -0.3 \text{ MPa}$) (Delatorre, Pinto, & Cardemil, 2008) y suelos bastante alcalinos ($7.08 < \text{pH} < 10.2$) (Felker et al., 2001; Kahi, Ngugi, Mureithi, & Ng'ethe, 2009). De nombre común "Algarrobo", estas especies fijadoras de nitrógeno, mejoran la fertilidad y características físicas de los suelos en los que crecen. Son de raíces profundas, alcanzando algunas 60m de largo (Parviainen, Luoto, & Heikkinen, 2009), lo que les permite alcanzar agua a nivel freático, crecer y dar frutos en los años más secos (Pasiiecznik et al., 2001).

La estructura anatómica de la madera de algarrobo puede presentar vasos a lo largo de todo el anillo, o solo en los bordes de los límites del mismo. *P. flexuosa*, de las zonas áridas y semi áridas de Argentina, tiene vasos grandes y solitarios en la madera temprana, algunas veces agrupados en dos y excepcionalmente en tres. En algunas secciones de la madera temprana los vasos aparecen en grupos numerosos y son estrechos, pero normalmente estas son características de los vasos de la madera tardía, cerca al límite del anillo. Respecto a la forma, los vasos son circulares en su mayoría, algunas veces elípticos y numerosos (30mm^2), mientras que en cuanto al tamaño, en la madera temprana el área promedio de un vaso es de $13.3 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ y en la tardía es de $1.3 \times 10^3 \mu\text{m}^2$. El parénquima representa 55% de la madera, los vasos 24% y las fibras 21%. Las variaciones en el xilema a lo largo del anillo le permiten a *P. flexuosa* una estructura capaz de resistir presiones hídricas negativas, características de la región árida donde habita (P. Baas, Werker, & Fahn, 1983; Villagra & Juñent, 1997; Ricardo Villalba, 1985).

La presencia de vasos grandes al inicio del anillo de crecimiento es una estrategia hidráulica de adaptación a climas estacionales. Estos vasos ofrecen poca resistencia al flujo, pero son embolizados temprano en la época de crecimiento; si son muy numerosos por unidad de volumen podrían reducir la fuerza mecánica de la madera (Ej. Lianas). Por el contrario, los vasos estrechos reducen estos riesgos pero son menos eficientes respecto a su conductividad (Pieter Baas & Wheeler, 2011). Si una especie leñosa produce demasiados vasos estrechos para compensar una baja conductividad, disminuirán el volumen de fibras y la resistencia mecánica. Sin embargo, un ligero aumento en el grosor de las paredes de las fibras puede compensar las altas proporciones de tejidos no-mecánicos, como vasos y parénquima. En especies adaptadas a sequía es común que las paredes de las fibras sean gruesas y que los vasos sean estrechos y numerosos. Así, existe una correlación positiva entre la seguridad hidráulica, la densidad de la madera y la resistencia mecánica (Pieter Baas & Wheeler, 2011; Uwe G. Hacke, Sperry, Pockman, Davis, & McCulloh, 2001; Ramawat, 2009b; Sperry, Hacke, & Pittermann, 2006).

Los árboles, tienen la habilidad de ajustar las características de su arquitectura hidráulica, como el diámetro, arreglo y frecuencia de sus vasos, a la variabilidad climática. Esto permitiría respuestas ante dos escenarios opuestos: (1) alta disponibilidad de recursos, mediante la optimización de la absorción de agua y nutrientes; y (2) sequía, mediante la reducción del riesgo a cavitación y embolias (Uwe G Hacke, Sperry, Wheeler, & Castro, 2006; Rita, Borghetti, Todaro, & Saracino, 2016; Sperry, Meinzer, & McCulloh, 2008). Siguiendo el orden de ideas, *Prosopis* es un género que ha mostrado diferentes adaptaciones a las condiciones climáticas. Por ejemplo, *P. argentina* que habita en ambientes áridos, tiene una arquitectura hidráulica que es capaz de maximizar el uso de agua disponible, pero también de maximizar la seguridad del sistema conductor de agua mediante la formación de vasos de menor área ($1.3 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) y un mayor número de vasos agrupados. Esto último le permite resistir eventos extremos de estrés hídrico. Otra especie, *P. alpataco* desarrolla un sistema de raíces que le permite alcanzar agua subterránea, obteniendo un suministro regular de agua, siendo independiente de la disponibilidad hídrica en capas superiores de suelo. Esta disponibilidad hídrica constante hace que *P. alpataco*

muestre características que maximizan la eficiencia en conducción hídrica, como la formación de vasos de mayor área ($2.6 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) y solitarios (Villagra & Juñent, 1997). Por otro lado, *P. flexuosa* mostró un incremento en el número de vasos durante meses con precipitaciones abundantes, lo que sugiere ajustes en la anatomía de la madera causados por una demanda alta de transporte hídrico (Giantomasi, Juñent, Villagra, & Srur, 2009).

Si bien hay pocos estudios sobre la anatomía de la madera de *Prosopis* en Perú, en el contexto de este estudio dos son particularmente relevantes. El primero, de López et. al. demuestra el potencial dendrocronológico de *P. pallida* en la zona norte del Perú, a partir de la determinación del ancho de los anillos de la madera y su asociación con los periodos de lluvias (López, Sabaté, Gracia, & Rodríguez, 2005). Por otro lado, se tiene el estudio de Giantomasi et al., que aplica una metodología determinada para el análisis de imágenes en secciones de madera de *P. flexuosa*. Con esta metodología logra interpretar el desarrollo del xilema a partir de la medición de características de los vasos conductores (Giantomasi et al., 2009). El presente estudio busca analizar el desarrollo de los vasos conductores en la madera de *Prosopis* del norte del Perú, a partir del análisis de imágenes.

II. HIPÓTESIS

El algarrobo presenta una capacidad de respuesta a corto plazo que le permite modular el desarrollo del xilema (densidad de los vasos conductores) en relación a los cambios anuales e intra-anales en los parámetros climáticos (temperatura y precipitación).

III. OBJETIVOS DE LA INVESTIGACIÓN

1. Objetivo General

Este proyecto busca analizar el efecto de las condiciones climáticas durante un evento El Niño, en la madera de árboles del género *Prosopis*. Lo anterior, a través de la evaluación intra-anual e inter-anual del desarrollo vascular del xilema y de parámetros climáticos como temperatura y precipitación.

2. Objetivos específicos

- Estudiar la variabilidad estacional del crecimiento del xilema, a partir del desarrollo de los vasos conductores, en años de evento El Niño y no-Niño.
- Determinar los factores ambientales que activan el transporte de agua y el crecimiento del xilema.
- Evaluar el efecto de los factores ambientales en el transporte de agua, a partir del desarrollo del tejido vascular en el xilema.

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Zona de Estudio

Bosque Ignacio Távara

El bosque de Ignacio Távara está ubicado en el distrito de Chulucanas, provincia de Morropón, en el departamento de Piura ($05^{\circ}9'3.06''S$; $80^{\circ}15'53.17''O$) (Figura 1). Bosque seco tipo sabana ubicado en planicies cubiertas por depósitos aluviales y eólicos que se elevan a no más de 600 msnm (Linares-Palomino, 2006). Está conformado por árboles dispersos de porte bajo (menos de 8 m de alto) y copa aparasolada, con *Prosopis pallida* (Algarrobo) y *Colicodendron scabridum* (Sapote) (Cornejo & Iltis, 2008) como especies dominantes (Llerena, Yalle, & Sabogal, 2014).

El clima en el área es cálido y seco, por su cercanía a la línea ecuatorial. Las precipitaciones pluviales se dan en los 4 primeros meses del año, los 8 meses restantes corresponden a la temporada seca. La precipitación anual varía entre 150-250 mm³ y con una humedad relativa de 65% (Llerena et al., 2014; Recavarren, 2015). Sin embargo, cada 5, 7 o 10 años se presentan períodos de lluvias de gran intensidad, ocasionadas por el evento El Niño, percibiendo valores 10 veces mayores a los registrados en años de no Niño (Lavado-Casimiro & Espinoza, 2014; Llerena et al., 2014; Richter & Ise, 2005). La temperatura media anual es de 24°C. En los meses de febrero y marzo se presentan valores máximos puntuales alrededor de las 13-15hrs, donde la

temperatura alcanza los 37°C, mientras que los meses entre junio y agosto son los más fríos, con temperaturas mínimas medias de 15°C (Recavarren, 2015).

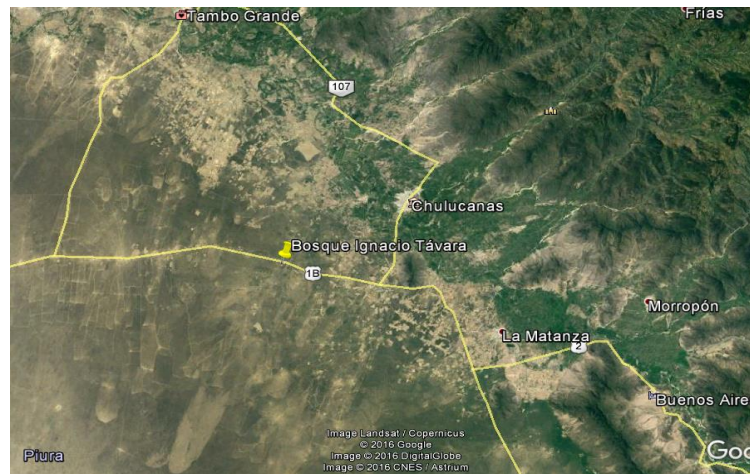


Figura 1. Ubicación geográfica del Bosque Ignacio Távara. Google Earth. (14/06/2016). [Mapa de Piura, Perú en Google Earth]. Recuperado el 22 de Febrero, 2017.

Datos climáticos

Los años en los que se presentaron eventos El Niño se denominan años húmedos, mientras que los años de no-Niño se denominan años secos (Milena Holmgren, Scheffer, Ezcurra, Gutiérrez, & Mohren, 2001). Cada año tiene características opuestas marcadas, la principal es el nivel de agua disponible para el bosque, representada a partir de la precipitación anual respectiva a cada año (Figura 2). Las especies anuales que responden a estos cambios son capaces de sobrevivir amortiguando la ausencia de agua durante años secos mediante la producción de amplias reservas de semillas durante los años húmedos. Se ha demostrado que episodios de lluvias intensas pueden potenciar la regeneración del bosque a través de un aumento en la productividad primaria (Milena Holmgren et al., 2006, 2001).

La variabilidad climática se analizará a partir de datos de temperatura y precipitación, siendo la precipitación el parámetro cuyo efecto es más tangible en el desarrollo de la madera (López et al., 2005). Se analizaron perfiles de estos parámetros a lo largo de los años 1997-1998 y 2000-2001, correspondientes a un año de evento El Niño y a un año de no-Niño, respectivamente (Tabla 6 y

Tabla 7 - Anexos). Los datos climáticos se obtuvieron de la estación meteorológica ubicada en la Universidad de Piura.

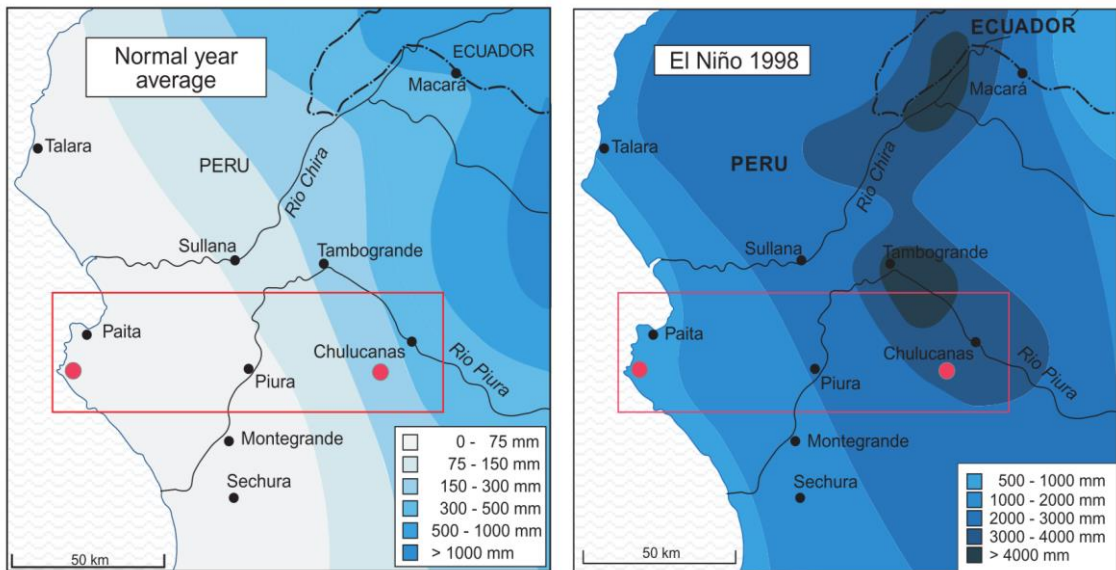


Figura 2. Patrones de precipitación promedio durante un período de no-ENSO y el año 1998 (Richter & Ise, 2005).

2. Muestras

Obtención de muestras

Las secciones de madera fueron extraídas como parte del proyecto “Estudio de Parámetros Biológicos en *Prosopis* sp. como un registro paleoclimático: Fundamentos y uso de nuevos métodos de medición dendrocronológica”, por lo que al iniciar con esta investigación las muestras ya se encontraban disponibles en el Laboratorio de Dendrocronología de la Universidad de Piura. Las muestras se extrajeron de árboles talados anteriormente, por lo que no hubo mayor daño a la dinámica del bosque.

Se seleccionaron 10 secciones de 10 árboles diferentes del bosque “Ignacio Távara”, cuyos resultados posteriores mostrarían un intervalo de confianza alto. Estos individuos pertenecían al género *Prosopis*, cuyo potencial dendrocronológico ya ha sido demostrado. Los individuos seleccionados podrían pertenecer a las especies: *P. pallida*, *P. juliflora* o *P. limensis*, o híbridos entre ellas (Mom et al., 2010).

Preparación de muestras

Las muestras se pegaron con cola sintética sobre triplay de madera, para posteriormente pulirlas mediante una serie de lijas de distinta granulometría. Lo anterior con la finalidad de obtener imágenes escaneadas lo más nítidas posible, para lograr un trabajo más exacto durante la evaluación a los vasos en el xilema.

Identificación de anillos

Cada anillo se identificó con la finalidad de fecharlo y determinar los anillos correspondientes a los años de interés para el estudio. Se marcaron 3 radios en cada sección siguiendo la dirección de las fibras de parénquima radial. Mediante el uso de un Estereoscopio marca Zeiss modelo *StereoZoom4* se identificaron y contaron todos los anillos dentro de cada radio, desde la corteza hacia la médula.

En cada radio marcado se fueron identificando los límites de los anillos de crecimiento.

3. Procesamiento Digital

Obtención de la imagen en formato TIF

El análisis digital de los vasos conductores requiere de imágenes de alta calidad. Para ello fue necesario contar con secciones transversales de madera pulidas cuidadosamente para mantener una superficie plana y fina (con lijas de granulometría 24-2500). Además el proceso de escaneo se realizó en formato TIF, con la mayor resolución posible (3200 dpi).

Se colocó la sección de madera en el escáner ArtixScan 3200 XL, y a través del software del equipo se procedió a realizar el escaneo. Lo anterior teniendo en cuenta que la resolución solicitada para la imagen sea 3200dpi.

Selección y cuantificación de los vasos conductores xilemáticos

Se utilizaron 3 programas diferentes para lograr obtener datos numéricos de la selección de vasos realizada.

- Photoshop CS6

De cada sección de madera se eligió un radio que tuviera anillos bien marcados, sobretodo el anillo correspondiente al año 1997-1998 (Figura

3). En este radio se ubicó el anillo correspondiente al año de evento El Niño de 1997-1998.

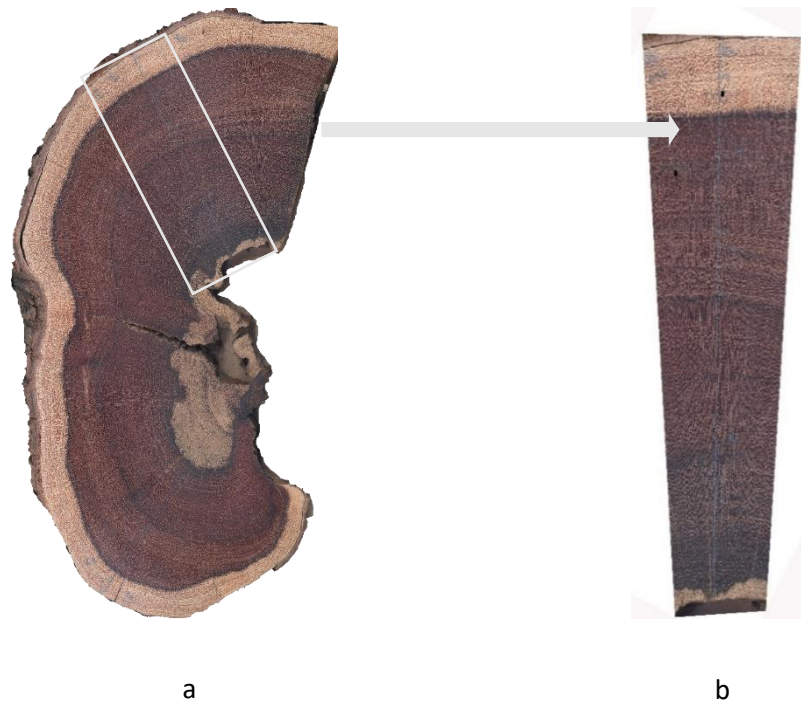


Figura 3. a) Sección de madera con 2 radios marcados b) Radio elegido con un anillo del año 1997-1998 bien marcado (círculos en color morado)

Para calibrar la imagen se trabajó conjuntamente con la imagen en la computadora y la sección en físico vista al estereoscopio. Con la ayuda del estereoscopio y una lámina graduada (con una regla de 1mm en el centro) se ubicó un espacio a lo largo del radio o cercano a él, que midiera 1mm (Figura 4). Una vez identificada la región de 1mm se procedió a marcarla en la imagen a computadora, generando una marca de calibración.

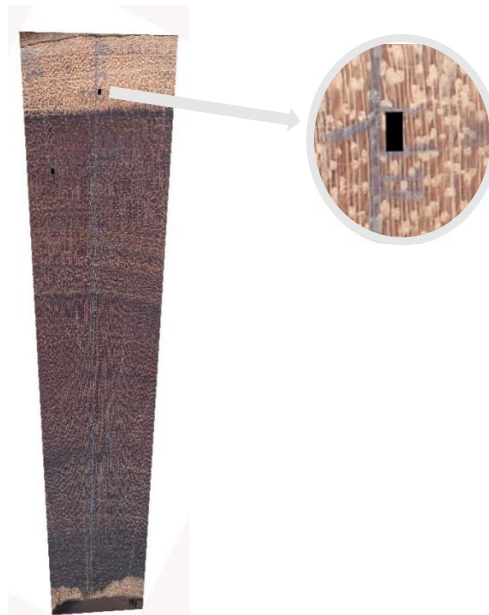


Figura 4. Radio seleccionado y marca de calibración.

Posteriormente se cambió la escala de color de la imagen a escala de grises, esto para lograr una mayor sensibilidad de las herramientas que se emplearon a continuación (Figura 5).

Se definió el ancho de la medida muestral a lo largo de todo el anillo, perpendicular al crecimiento radial. Este fue de 5mm, suficiente para incluir el error experimental y por sugerencia de la bibliografía (Giantomasi et al., 2009). Con la herramienta “regla” se midieron los 5mm, medida empleada a lo largo de todo el anillo. En los márgenes e interiores que fue marcando esta medida se seleccionaron los vasos xilemáticos, que después se trasladaron a una nueva hoja junto con la marca de calibración seleccionada. En la nueva hoja, la selección se convirtió a blanco y negro y se guardó como imagen en formato JPEG.

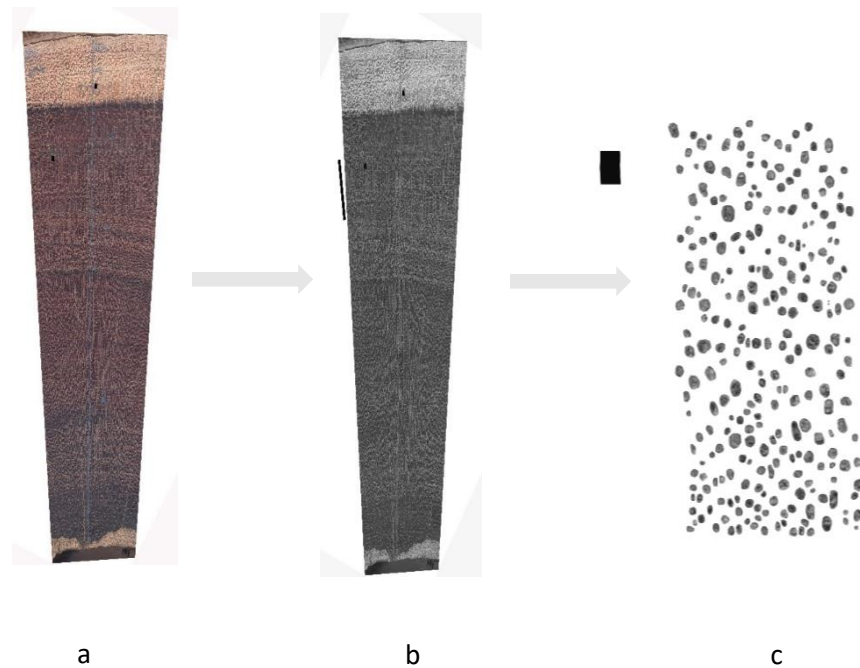


Figura 5. a) y b) Cambio en la escala de color de la imagen, a escala de grises. Selección final de todos los vasos dentro de los 5mm de ancho del anillo correspondiente al evento El Niño 1997-1998.

- ImagePro-Plus 4.5.0.29 & Statistica
Este programa se empleó en dos etapas, dividida por una intermedia en la que se empleó Statistica 8.0.

La primera etapa consistió en calibrar la imagen con los vasos en blanco y negro, logrando obtener un total de 75 pixeles por milímetro. Una vez calibrada la imagen se pidió al programa contabilizar los vasos como objetos y después se solicitó el área de cada vaso. Con este grupo de datos sobre el área se pasa al programa estadístico Statistica 8.0.

Utilizando los valores de área de todos los vasos identificados, usamos Statistica 8.0 para calcular la media, los cuartiles, los máximos y mínimos. Luego, usando ImagePro asignamos colores a cada rango de valores. Así, el primer intervalo iba del mínimo valor del grupo de datos al primer

cuartil, el segundo del primer cuartil a la media, el tercero de la media al tercer cuartil y el cuarto del tercer cuartil al valor máximo (Figura 6).

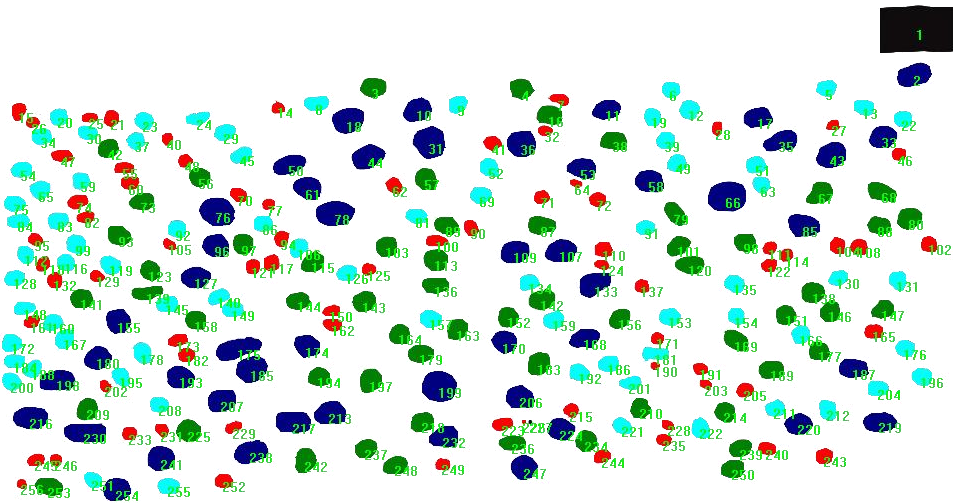


Figura 6. Vasos en cuatro colores diferentes, cada color indicando un intervalo de tamaño distinto, en relación al área.

Distribución de los vasos xilemáticos y distancia entre ellos

- Photoshop CS6
A cada archivo JPEG obtenido del Análisis digital se le asignaron 8 puntos de referencia y se tomó nota de las coordenadas XY de cada punto.
- Microsoft Excel
Las coordenadas XY se transformaron a coordenadas WGS.
- Quantum GIS
Con las imágenes obtenidas de Photoshop CS6 y las coordenadas en WGS se georreferenciaron todas las imágenes de los anillos evaluados. En cada imagen se seleccionó cada vaso, asignándoles una coordenada y una letra correspondiente al color del vaso: rojo (R), celeste (C), verde (V) y azul (A)
- Programita
Empleado para determinar la relación espacial entre los vasos de mayor tamaño (azules) y los de menores tamaños (rojos, celestes y verdes) dentro de anillos del año 1998 y 2000.

4. Monitoreo de bandas dendrométricas

Las bandas dendrométricas son instrumentos con los que se midió el crecimiento en diámetro de 33 árboles del género *Prosopis* en el bosque de la Universidad de Piura. Los árboles fueron divididos en 3 clases diamétricas: A (diámetro de 20-30cm), B (40-50cm) y C (55-80cm). Esta división permitió conocer como varía el crecimiento entre individuos de edades diferentes, siendo los de mayor clase diamétrica más longevos que los de menor.

La frecuencia en la lectura de las bandas fue bimensual durante un periodo de dos años (Devineau, 1997; Makocki y Valdez-Hernández, 2001; Pereira da Silva et al; 2002). Se obtuvieron datos del incremento o disminución del perímetro de los árboles (debido a procesos de expansión o contracción de la madera), a partir de los cuáles se calculó esta variación en relación al diámetro. Las variaciones en el crecimiento de la madera se registraron en base a estaciones. Se consideraron únicamente verano e invierno, correspondiendo los meses de Noviembre-Mayo y Octubre-Diciembre a verano, y Mayo-Agosto y Agosto-October a invierno.

Con los datos obtenidos de las bandas se calculó la tasa de crecimiento diaria (mm/día) para verano e invierno.

5. Análisis Estadísticos

Variabilidad estacional del crecimiento del xilema

Se realizó la estadística descriptiva de las áreas de los vasos xilemáticos en cada anillo para caracterizar el conjunto de datos y describirlo apropiadamente.

Mediante un ANOVA factorial se evaluó si había una diferencia significativa entre el tamaño de los vasos del año 1998 y 2000. Considerando al año 1998 como el periodo húmedo y al año 2000 como el periodo seco.

Activación del transporte de agua y el crecimiento del xilema.

Se realizó un ANOVA factorial para estimar el efecto de la clase diamétrica (tamaño del diámetro del árbol) y la estación sobre el crecimiento radial de la madera.

Efecto de las condiciones ambientales sobre el transporte de agua

Mediante un ANOVA anidado se compararon las densidades de los vasos xilemáticos en anillos del año 1998 y 2000. Con este análisis se pudo determinar el efecto de la variación entre árboles, el año y la dependencia del tamaño de vaso del árbol, sobre la densidad de vasos xilemáticos en un año húmedo (1998) y otro seco (2000).

Se empleó un ANOVA factorial para determinar si hubo una variación en la densidad de cada tipo de vaso (R, C, V o A) entre la madera temprana (earlywood) y la madera tardía (latewood). Se comparó el efecto de las maderas (earlywood y latewood), el tipo de vaso y su efecto combinado sobre la densidad de los vasos xilemáticos.

V. RESULTADOS

El área de los vasos xilemáticos medidos ($n = 3849$) tuvo un valor medio de $61.6 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ y un rango de 2.2 a $241.1 \times 10^3 \mu\text{m}^2$. La distribución del área de todos los vasos es asimétrica y está sesgada hacia la derecha (Oblicuidad > 0), sugiriendo que la mayor parte de la variación en los datos es causada por valores extremos. La distribución de los datos es asimétrica leptocúrtica (Curtosis > 0), indicando que la mayoría de los vasos tiene un área similar a la media.

Dentro de la clasificación hecha al tamaño de los vasos, la distribución de la frecuencia de las áreas muestra que la mayoría de vasos pueden ser incluidos en la categoría pequeño a mediano, con algunos dentro de la categoría grande. Es así como más del 50% de vasos (56.30%) tuvieron un tamaño menor a $50 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ y un 12.16% mostraron un área mayor a $110 \times 10^3 \mu\text{m}^2$ (Figura 7).

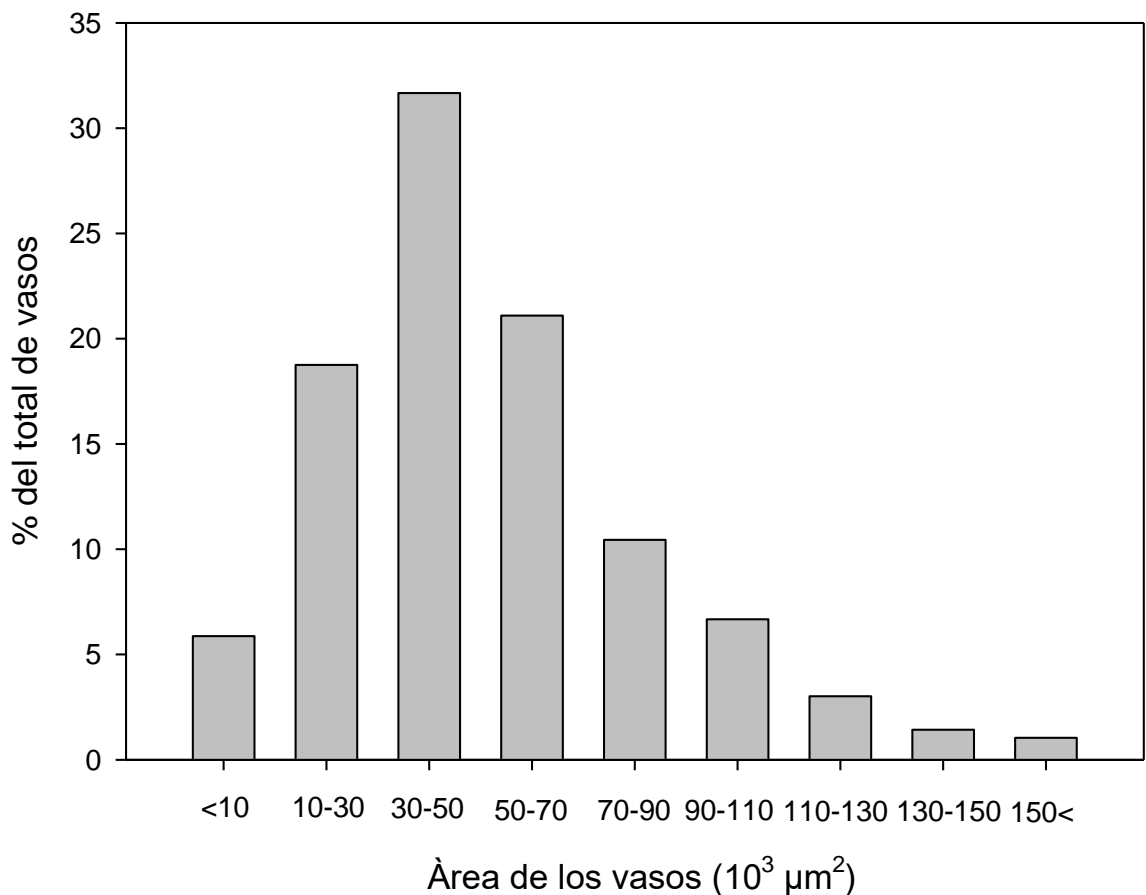


Figura 7. Frecuencia del tamaño de los vasos xilemáticos en los árboles del género *Prosopis* evaluados.

Variabilidad estacional del crecimiento del xilema

La distribución del área de los vasos en cada anillo fue asimétrica sesgada hacia la derecha, a excepción del anillo 11 correspondiente al año 2000, cuya distribución está sesgada hacia la izquierda. Los valores de curtosis indican que la distribución es asimétrica leptocúrtica en cada anillo, excluyendo a los anillos 6 del año 1998 y 8 del año 2000 que presentan una distribución platicúrtica, mostrando áreas diferentes a la media del anillo (Tabla 1).

Por otro lado, al comparar el error estándar de los anillos se observa que los valores correspondientes al año 2000 son mayores a los de 1998, con excepción de los anillos 5, 6 y 11. Esto sugeriría una mayor variabilidad en el tamaño de los vasos durante el año 2000 para todos los anillos, excluyendo los citados anteriormente (Tabla1).

El área de los vasos varía significativamente entre los dos periodos considerados (Niño, no-Niño), es decir un incremento en el agua disponible para el árbol generará un cambio en su estructura xilemática. Además se observó una variación en el área de los vasos entre los árboles evaluados. La interacción de ambas variables es significativa, mostrando que durante un periodo de evento El Niño el área de los vasos provoca cambios distintos dependiendo del árbol y del radio al que pertenezca (Tabla 2).

Las diferencias se observan más marcadamente en los valores de área máximos encontrados (Figura 8), que guardan diferencias significativas (Tabla 1). De igual forma, las medias de cada grupo de anillos (Niño y no-Niño) mostraron diferencias significativas (Tabla 2).

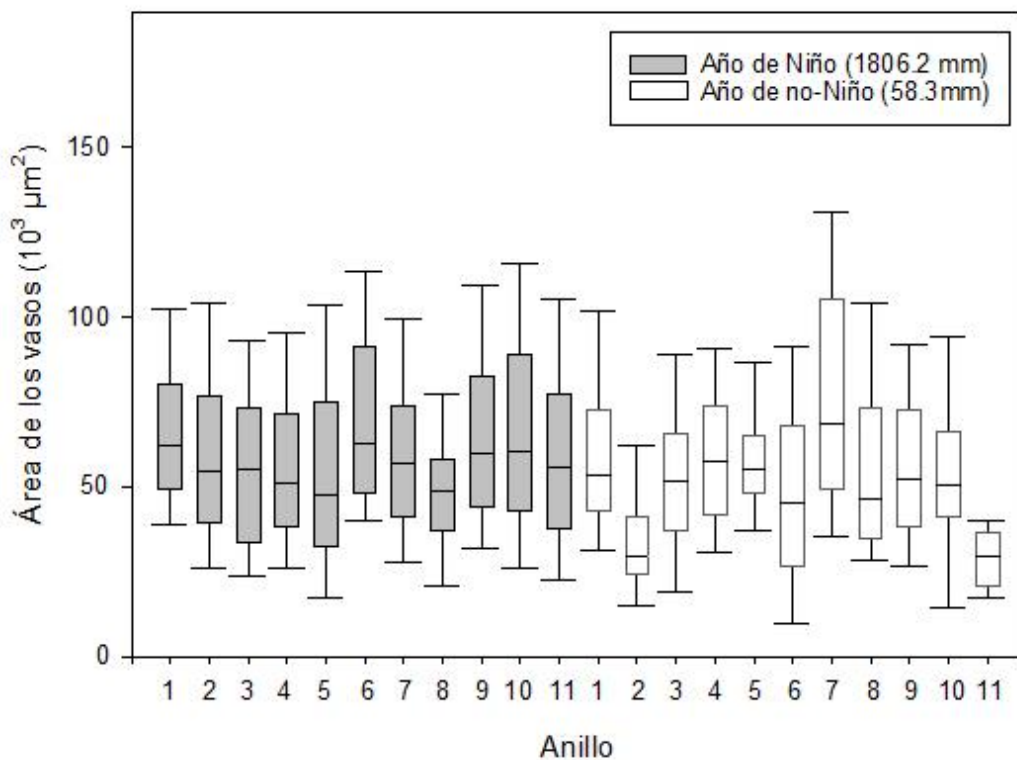


Figura 8. Variabilidad del área de los vasos en anillos correspondientes a años de Niño (1998) y no-Niño (2000). Cada anillo proviene de un árbol diferente, a excepción de los anillos 7, 8, 9 y 10. Los anillos 7 y 8 pertenecen a dos radios diferentes del mismo árbol, lo mismo ocurre con los anillos 9 y 10.

Tabla 1. Estadística descriptiva de cada anillo evaluado, correspondientes a los años 1998 y 2000 en la madera de *Prosopis*.

Año	Anillo	N° vasos xilemáticos	Media	Mínimo	Mediana	Máximo	Error Estándar	Oblicuidad	Curtosis
1998	1	173	67.53	18.00	62.26	183.91	2.07	1.18	2.22
	2	1097	60.78	2.35	54.84	236.38	0.99	1.12	2.14
	3	60	56.59	10.13	55.02	166.22	3.73	1.00	2.21
	4	255	57.41	2.17	51.40	171.04	1.77	1.04	1.43
	5	79	55.06	5.61	47.67	158.78	3.52	0.87	0.50
	6	65	68.79	6.22	62.76	139.56	3.64	0.55	-0.20
	7	245	60.20	4.44	57.07	162.31	1.86	0.87	1.20
	8	67	48.85	7.96	48.82	123.65	2.82	1.14	2.47
	9	465	66.11	6.93	60.09	220.09	1.47	1.05	1.61
	10	506	66.72	4.42	60.50	241.11	1.61	0.80	1.45
	11	229	62.00	3.80	55.93	204.16	2.31	1.26	2.38
2000	1	118	59.51	4.61	53.32	130.03	2.43	0.70	0.51
	2	29	35.02	6.40	29.69	97.96	3.56	1.42	3.12
	3	29	53.87	12.80	52.09	115.02	4.39	0.50	0.38
	4	44	59.05	20.27	57.78	122.67	3.46	0.52	0.18
	5	34	58.57	28.79	55.52	113.91	3.08	1.09	1.87
	6	91	51.36	4.42	45.31	172.39	3.55	1.21	2.16
	7	86	78.73	9.60	68.98	213.51	4.38	1.06	1.25
	8	23	57.80	23.00	46.52	120.64	5.82	0.79	-0.41
	9	93	58.32	13.15	52.26	197.48	3.08	1.64	4.89
	10	34	55.77	5.73	50.85	141.45	4.98	1.00	1.85
	11	27	28.57	5.82	29.64	49.22	1.82	-0.12	0.10

Tabla 2. ANOVA Factorial para estimar la variabilidad del área de los vasos (Log_{10}) en relación al periodo (Niño, no-Niño), anillo e interacción de ambos.

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	F	p
Periodo	0.2528	1	0.2528	14.02	0.0002
Anillo*	1.4252	10	0.1425	7.90	0.0000
Periodo*Anillo	1.4873	10	0.1487	8.25	0.0000
Error	69.0189	3827	0.0180		
Total	72.1841	3848			

* Anillo se refiere al radio evaluado en la sección de un árbol específico.

Activación del transporte de agua y el crecimiento del xilema.

Dependiendo de la estación *Prosopis* va a presentar un mayor o menor crecimiento. Es así como durante los periodos de Mayo-Agosto (My-Ag) y Agosto-October (Ag-Oct) la velocidad diaria a la que crece la madera es mayor que durante los periodos de Noviembre-Mayo (Nov-My) y Octubre-Diciembre (Oct-Dic), por consiguiente el crecimiento es mayor en invierno, estación a la que corresponden estos meses (Figura 9).

Al evaluar el efecto de la clase diamétrica y la estación (verano/invierno), se observó que únicamente el segundo tiene un impacto significativo sobre el crecimiento radial de la madera, a pesar de que los árboles eran de distinto tamaño y edad. Esto corrobora que más allá de la edad y tamaño de los árboles, el crecimiento depende de las variaciones en los parámetros ambientales. Por otro lado, la interacción de ambas variables fue no significativa, sugiriendo que la edad del árbol no va a influenciar el efecto del clima sobre el crecimiento (Tabla 3).

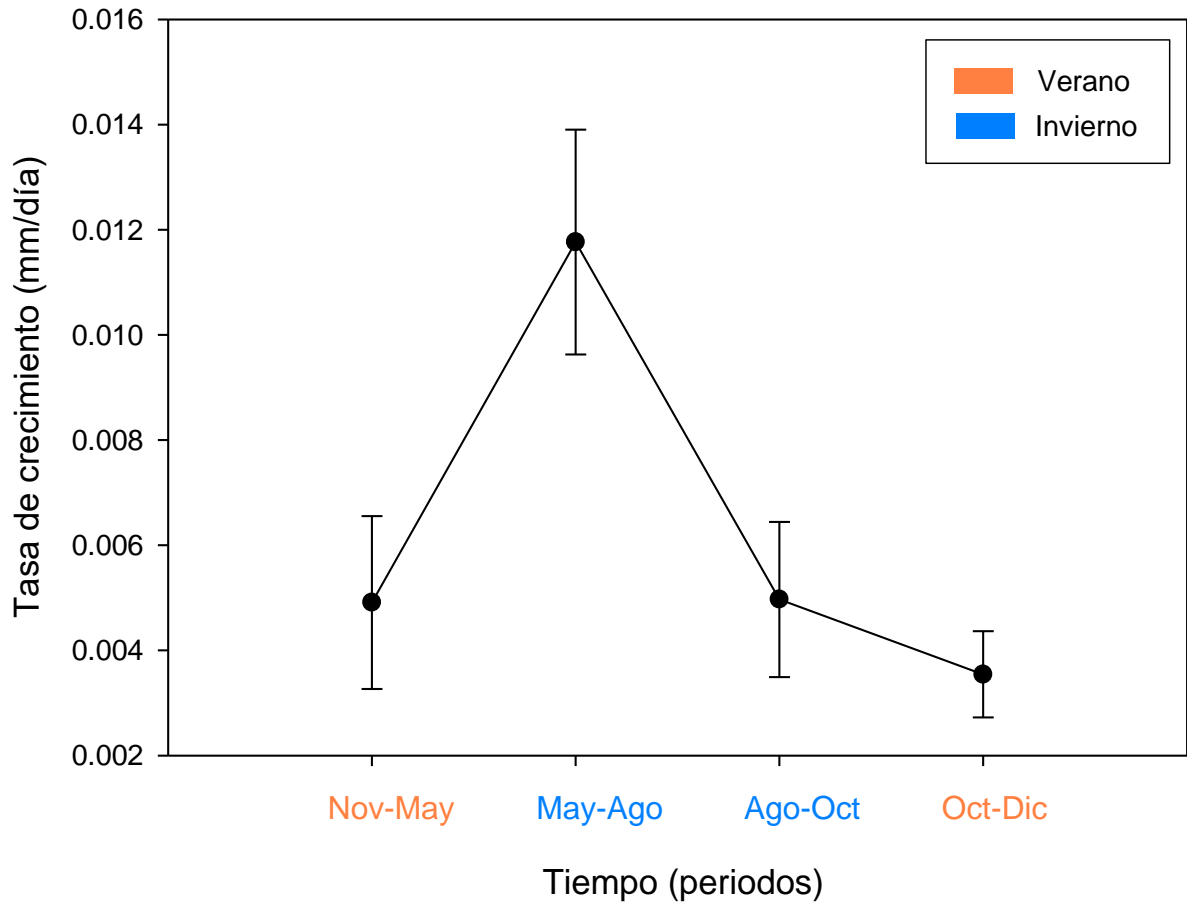


Figura 9. Tasas de crecimiento en los periodos evaluados: Nov-My (5 meses), My-Ag (3 meses), Ag-Oct (2 meses) y Oct-Dic (2 meses).

Tabla 3. ANOVA Factorial para estimar el efecto de la clase diamétrica, estación (verano/invierno) y su efecto combinado sobre el crecimiento en radio de la madera.

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	F	p
Clase	0.000001	2	0.000001	0.01	0.988
Estación	0.000897	3	0.000299	5.47	0.002
Clase*Estación	0.000062	6	0.000010	0.19	0.979
Error	0.003934	72	0.000055		
Total	0.004894	83			

Efecto de las condiciones ambientales sobre el transporte de agua

El efecto del árbol (Tabla 4), como respuesta de un individuo diferente a un mismo cambio, es significativo sobre la variación de la densidad de vasos entre un año de evento El Niño (húmedo) y un año de no-Niño (seco). Sin embargo, la variabilidad de la disponibilidad hídrica entre estos dos años no ejerce un efecto significativo sobre la densidad de los vasos xilemáticos. De igual forma ocurre con la variable anidada, pues aunque el tipo de vaso dependa del árbol, el efecto conjunto de ambas variables no es significativo sobre la densidad de los vasos entre un año húmedo y un año seco.

Tabla 4. ANOVA Anidado para comparar el efecto de la variación entre árboles, el año y la dependencia del tamaño de vaso del árbol, sobre la densidad de vasos xilemáticos en un año húmedo (1998) y otro seco (2000).

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	F	p
Árbol	0.009370	10	0.000937	8.60	0.000
Año	0.000035	1	0.000035	0.32	0.576
Tipo (Árbol)	0.002477	33	0.000075	0.69	0.865
Error	0.004685	43	0.000109		
Total	0.016567	87			

Al comparar la densidad de vasos xilemáticos entre la madera temprana y tardía en anillos del año 1998 se observó que a pesar de los cambios intra-anales en los parámetros climáticos (precipitación y temperatura) no hay una variación significativa en la densidad de los vasos xilemáticos. Tampoco se observa una variación significativa ejercida por el efecto conjunto de la parte de madera (temprana o tardía) y el tipo de vaso (Tabla 5).

Tabla 5. ANOVA Factorial para evaluar la variación en la densidad de cada tipo de vaso xilemático entre madera temprana y madera tardía.

	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Media de cuadrados	F	p
Wood	0.000000	1	0.000000	0.01	0.918
Tipo	0.000005	3	0.000002	0.08	0.972
Wood*Tipo	0.000079	3	0.000026	1.26	0.295
Error	0.001684	80	0.000021		
Total	0.001768	87	0.000049		

Sin embargo, al comparar la variación en la distribución de los vasos entre un año húmedo y un año seco, se observó un patrón de distribución en los anillos correspondientes a años de evento El Niño. Este patrón consistía en vasos de mayor tamaño (azules) rodeados por vasos de menores tamaños (verdes, celestes y rojos). Mientras que en años secos se observó una distribución aleatoria (Figura 10).

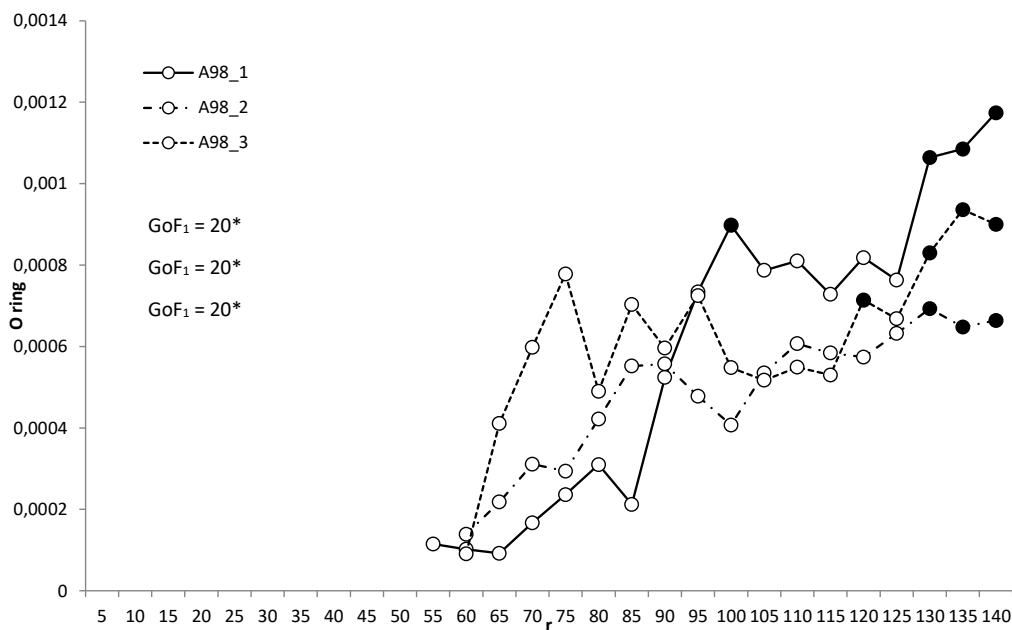
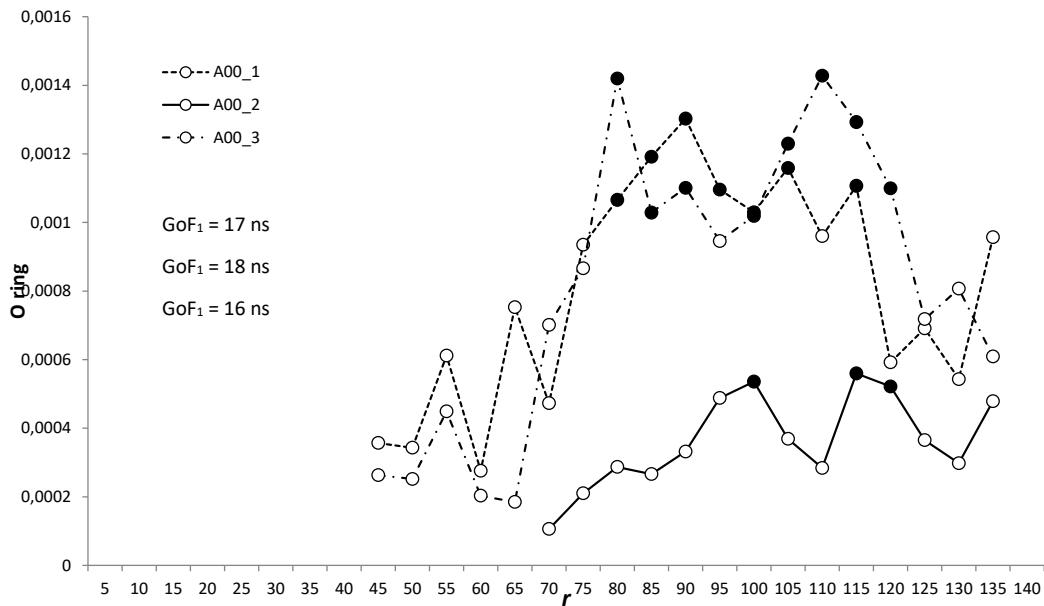


Figura 10. Asociaciones espaciales entre los vasos de mayor tamaño y los de menor tamaño en anillos de *Prosopis* durante un año de evento El Niño (1998) y

otro de no-Niño (2000). Bivarianza del O-ring (r). Los círculos coloreados representan relaciones significativas a una distancia r ($\alpha=0.05$) y los círculos sin color representan no significancia. La bondad de ajuste (GoF) para cada gráfica también se muestra y los valores de p para cada GOF se simbolizan como * ($p<0.05$) o ** ($p<0.001$).

VI. DISCUSIÓN

Se ha determinado la relación de características de la madera con variables ambientales en algunas especies de *Prosopis*, este es el caso de *P. flexuosa*. Si bien se determinó que no había una variación en la distribución de los vasos cuando había mayor disponibilidad hídrica, si se encontró una variación en el tamaño de los vasos (R Villalba & Boninsegna, 1989). Otro estudio, al analizar la relación de estas variaciones con precipitaciones estacionales, obtuvo una cronología en base al área de los vasos conductores, además de determinar que la distribución de los vasos era difusa y su desarrollo estaba influenciado principalmente por la precipitación (Giantomasi et al., 2009). Estudios en especies de *Prosopis* de la zona norte del Perú (*P. pallida*) determinaron el potencial dendrocronológico de la especie y a la vez caracterizaron diferentes variables de su madera. Lograron describir la madera como difusa con el duramen diferenciado de la albura. La madera fue descrita como difusa porosa con el duramen fuertemente diferenciado de la albura (López, Sabaté, Gracia, & Rodríguez, 2005). El presente trabajo buscó analizar las características de la madera de *Prosopis* en el norte del Perú, en dos años diferentes: 1998 (elevada disponibilidad hídrica) y 2000 (baja disponibilidad hídrica). Sin embargo, este estudio fue realizado en un bosque diferente al de López et al., habiendo una diferencia altitudinal de alrededor de 120m. Se seleccionaron únicamente anillos correspondientes al año 1998 y 2000 de 10 secciones de madera. En cada anillo se evaluó el área de los vasos conductores, la densidad de los mismos en la madera temprana y tardía, y su distribución en los anillos correspondientes a dichos años.

El xilema secundario es un tejido multifuncional y complejo capaz de modificar sus atributos funcionales para adaptarse a las condiciones externas (Ej. Clima, composición del suelo). Un incremento en la disponibilidad de agua promueve la formación de vasos xilemáticos grandes para maximizar el transporte hídrico (Abrantes, Campelo, García-González, & Nabais, 2013; Sass & Eckstein, 1995). Mientras que, un déficit hídrico promueve la formación de vasos pequeños, con la finalidad de reducir fallos hidráulicos como embolias o cavitaciones (Villar-Salvador, Castro-Díez, Pérez-Rontomé, & Montserrat-Martí, 1997).

Los árboles del género *Prosopis* provenientes del bosque Ignacio Távara tuvieron un tamaño de vaso medio ($61.6 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) hasta 10 veces mayor que otras especies del mismo género en regiones geográficas diferentes. Como ejemplo se tienen especies de *Prosopis* argentinas: *P. flexuosa* ($5.03 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) y *P. chilensis* ($6.94 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) ubicadas en la Ecorregión del Monte (Villagra & Juñent, 1997), y *P. flexuosa* ubicadas en Santa Luisa ($8.16 \times 10^3 \mu\text{m}^2$), El Álamo ($7.82 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) y Luján ($4.983 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) (Giantomasi, 2011) en Argentina.

Las diferencias en la morfología de los vasos deberían estar relacionadas con la disponibilidad de agua, proveniente de precipitaciones y el subsuelo. En cuanto a precipitación, en la Ecorregión del Monte es de 200mm/año, Santa Luisa 200mm/año, El Álamo 450mm/año, Luján 300mm/año, mientras que en Ignacio Távara no supera los 58.3mm en un año de no Niño. Por tanto los vasos en Ignacio Távara deberían ser de menor tamaño, pero no es el caso. Entonces, el tamaño de estos podría indicar que el transporte hídrico depende no solo de la precipitación sino también en gran parte, del agua subterránea.

El desarrollo de raíces pivotantes pioneras, encargadas de la exploración del suelo distal al tallo, se ha relacionado con el desarrollo de vasos xilemáticos de mayor tamaño para aumentar la conductividad hidráulica (Bagniewska-Zadworna, Byczyk, Eissenstat, Oleksyn, & Zadworny, 2012; Zadworny & Eissenstat, 2011). Las especies del género *Prosopis* presentan generalmente raíces pivotantes para alcanzar la napa freática (Calderon, Garrido, & Acevedo, 2015), y se han adaptado a crecer en suelos arenosos donde la infiltración de agua y raíces es favorecida por la baja resistencia de estos suelos a la penetración (Bengough et al., 2005; Canadell et al., 1996; Recavarren, 2015). En el caso de las poblaciones argentinas, las raíces de los árboles de las

regiones de Santa Luisa, El Álamo y Luján alcanzan la napa freática a 15-25m de profundidad, lo que explicaría el tamaño medio menor de sus vasos (Giantomasi, 2011). La similitud entre los tamaños medios de vasos de *P. flexuosa* y *P. chilensis* se debería a la poca profundidad de su napa freática, lo que significaría agua disponible durante todo el año (Villagra & Juñent, 1997). En el caso del bosque Ignacio Távara la profundidad de la napa freática está en el rango de 5.51 - 56.25m (MINAGRI, 2002) y la longitud de las raíces de los árboles en el rango de 25 - 60m (Celis, 1995; Parviainen et al., 2009), lo que requeriría de vasos de mayor tamaño que los encontrados en *P. flexuosa* y *P. chilensis*. Por tanto, el desarrollo de los sistemas radicular y vascular va a depender de la napa freática para continuar con el crecimiento en zonas áridas.

Al calcular el diámetro de los vasos a partir del área media obtenida ($61.6 \times 10^3 \mu\text{m}^2$) se obtuvo un diámetro de 0.28 mm. Este valor es el doble del obtenido anteriormente en *P. pallida* en el norte del Perú: $0.14 \pm 0.05\text{mm}$ (López et al., 2005). Esta diferencia sería causada por la diferente profundidad a la que se encuentran las napas freáticas de las zonas de estudio y a que podrían ser especies de *Prosopis* diferentes, ya que en la zona se tiene registro de *P. pallida*, *P. juliflora*, *P. limensis* e híbridos entre ellas (Mom et al., 2010).

Variabilidad estacional del crecimiento del xilema

Los resultados muestran que el tamaño de los vasos xilemáticos fue mayor durante un año húmedo (1998). El efecto positivo del aumento en la disponibilidad hídrica sobre el tamaño y distribución de los vasos ya ha sido registrado antes en especies de *Prosopis* que habitan en otros países, como son: *P. flexuosa* en Argentina (Giantomasi et al., 2009), *P. laevigata* en México (Carrillo-Parra et al., 2013) y *P. spicigera* en India (Rao, Kim, & Rajput, 2008).

Un evento El Niño trae consigo un incremento significativo en la cobertura vegetal del bosque. Bajo condiciones normales en la zona noroeste de Perú, la cobertura es de $5 \pm 3\%$ compuesta por *Prosopis pallida* (Algarrobo) y *Colicodendron scabridum* (Sapote). Sin embargo, durante un evento El Niño la cobertura vegetal aumenta un $100 \pm 20\%$, ahora compuesta por las especies anteriores, arbustos como *Acacia macracantha* (Espino) y poáceas como *Antheophora hermaphrodita* (Canutillo) y *Cenchrus pilosus* (Cadillo lanudo)

(Richter & Ise, 2005). La competencia por el recurso hídrico, favorece la supervivencia de especies capaces de aprovechar rápidamente el agua disponible, lo cual se traduciría en un mayor crecimiento (M Holmgren et al., 2006). En la zona norte de Perú, estudios dendrocronológicos demuestran que el algarrobo es capaz de crecer 34.7 veces más durante un evento El Niño, lo cual ha favorecido su expansión en las zonas áridas (Rodríguez et al., 2005). Este incremento en el ancho de los anillos es causado por los requerimientos de la planta para aprovechar el nuevo suministro hídrico. El aumento en la disponibilidad hídrica va a generar un mayor transporte, que permitirá una mayor tasa fotosintética. La incorporación de carbono en forma de glucosa (producto de la fotosíntesis), determina la formación de otros compuestos azucarados (Ej. Celulosa) que forman parte de la biomasa acumulada por los árboles en madera (Deslauriers, Huang, Balducci, Beaulieu, & Rossi, 2016).

Por otro lado, durante un año seco (2000) los vasos xilemáticos son de menor tamaño, para contrarrestar las escasas precipitaciones y así prevenir fallos hidráulicos (Ricardo Villalba, 1985), ya que el diámetro y frecuencia de los vasos están fuertemente relacionados con la seguridad y eficiencia del transporte hídrico (Ramawat, 2009b). En ambientes áridos los vasos tienden a ser más pequeños y cercanos entre sí conforme la aridez aumenta (Carlquist & Hoekman, 1985). Estos vasos agrupados generan mayor seguridad en la conducción, pues tras la inactivación de uno de ellos el transporte hídrico se transfiere al vaso adyacente, aumentando la seguridad en la conducción hidráulica (Carlquist, 1984). *P. flexuosa* es una de las especies con mayor tolerancia al estrés hídrico presentando características como, bajo potencial osmótico, baja vulnerabilidad a cavitación y bajo diámetro medio de los vasos (Giantomasi, 2011; López Lauenstein, Fernández, & Verga, 2013). Esta última característica concuerda con los vasos pequeños que se encontraron en *Prosopis* del noroeste de Perú, durante una época seca. Por tanto el tamaño variable de los vasos en comparación con un año húmedo se debe a la búsqueda de una mayor seguridad en la conducción hidráulica, evitando embolias y cavitaciones.

Activación del transporte de agua y el crecimiento del xilema.

El estudio de las señales ambientales y los vasos conductores ha demostrado que la variabilidad de las características anatómicas de la madera se relaciona principalmente con la variabilidad climática estacional (Fonti et al., 2010). En los resultados, *Prosopis* crece principalmente durante el invierno, con una tasa diaria de crecimiento superior a la del verano (Figura 7). En invierno la producción de hojas es menor, por tanto el crecimiento en grosor requiere de carbono capturado y almacenado en forma de reserva (NSC), condicionando junto con la disponibilidad hídrica, el crecimiento de la planta y la formación del xilema. Generalmente, al reanudar el crecimiento la planta emplea principalmente NSC sintetizados recientemente y de reserva (Deslauriers et al., 2016), como hacen las especies de la Selva baja peruana; *Hymenolobium pulcherrimum* (Mari Mari), *Tachigali paniculata* (Tangarana) y *Simarouba amara* (Marupa) (Muhr et al., 2013). Los NSC de reserva contribuyen a la respiración y al crecimiento cuando su asimilación por fotosíntesis es insuficiente para cubrir la demanda de carbono, como sucedería en invierno con *Prosopis* del noroeste del Perú. El uso de NSC para permitir el crecimiento en grosor en invierno muestra la disyunción entre captura y uso del carbono en la planta, permite una mejor administración de los recursos e indica la adaptación del crecimiento a las condiciones ambientales. Entonces durante invierno el árbol emplea no solo la poca cantidad de NSC que produce durante este periodo para transformarla en madera, sino también los NSC de reserva obtenidos del verano. En verano habría una mayor producción de NSC, sin embargo el mayor porcentaje de este no sería utilizado por el árbol para su transformación en xilema, sino que se almacenaría para ser empleado durante el invierno. De esta forma, *Prosopis* tendría la capacidad de administrar mejor los productos de la fotosíntesis, empleándolos cuando se den las condiciones óptimas, de forma que el árbol prevería (según las condiciones ambientales) el número de hojas que serán generadas el siguiente año, según sea o no un año húmedo.

Efecto de las condiciones ambientales sobre el transporte de agua

El transporte de agua varía inter-anualmente a partir del cambio en la distribución de los vasos conductores (año húmedo y año seco). De esta forma se lograría un cambio eficiente y económico para la planta, al cambiar la distribución de los

elementos del xilema en pro de un posible cambio brusco en la disponibilidad hídrica.

Algunas especies de mangle, como los mangles kenianos (*R. mucronata*), muestran una variación en la densidad de los vasos xilemáticos entre earlywood y latewood. En latewood los vasos fueron de menor tamaño, pero más numerosos, con mayor densidad y conductividad hidráulica. Estas características en los vasos de latewood revelan una mayor seguridad hidráulica durante la época seca. Es así como el riesgo de cavitación disminuye, en parte por la producción de vasos de menor diámetro pero sobre todo por un aumento en la densidad de los vasos. Esto contribuye a la seguridad hidráulica gracias al mayor porcentaje de vasos funcionando cuando ocurren cavitaciones y embolias (Verheyden, De Ridder, Schmitz, Beeckman, & Koedam, 2005). Por el contrario, en *Prosopis*, se observó una densidad constante en ambas partes de la madera dentro de un mismo año (1998). Esta densidad poco variable se puede explicar en la disponibilidad hídrica no dependiente de las precipitaciones, sino de la napa freática. En zonas áridas, la napa freática sirve como reserva del agua obtenida durante la época de precipitaciones, convirtiéndose en una fuente fija de agua en épocas menos húmedas o secas (Simmers, Hendrickx, Kruseman, & Rushton, 1992).

La densidad de vasos xilemáticos durante los años 1998 y 2000 (húmedo y seco, respectivamente) no varió a pesar de que la disponibilidad hídrica durante el año 2000 fue considerablemente menor. Lo anterior sugeriría la permanencia de agua en la napa freática y que su nivel no depende exclusivamente de las precipitaciones. Sin embargo, el transporte hídrico sí cambiaría pues al generarse un anillo de mayor tamaño durante un año húmedo, el número de vasos en él será mayor, por el mayor espacio disponible. Esto tendría como consecuencia un mayor flujo hídrico (Maherali, Pockman, & Jackson, 2004). Estos resultados se apoyarían en los obtenidos por López et al., quienes encontraron una densidad constante a lo largo de todas las secciones de madera que evaluaron (López, Sabaté, Gracia, & Rodríguez, 2005).

Los vasos xilemáticos de *Prosopis* durante el año 1998 mostraron una distribución agregada, mientras que durante el año 2000 la distribución fue aleatoria. El patrón de la distribución agregada (vasos grandes rodeados por

vasos de menor tamaño) indicaría una arquitectura diseñada para un transporte hídrico eficiente mientras haya un flujo abundante de agua. A la vez este patrón representa la seguridad en el transporte de agua, ya que en caso un vaso grande sufra una cavitación o embolia, al ser los vasos a su alrededor más pequeños el transporte hídrico no sufriría una caída como sucedería si los vasos alrededor fueran grandes, pues los vasos pequeños soportan mayor presión que los grandes. Otras maderas con porosidad semi-difusa como *Prosopis* también presentan una distribución agregada de sus vasos xilemáticos, pero cuando tienen una menor densidad de vasos y un mayor número de vasos vecinos conectados (Martinez-Vilalta et al., 2012). La distribución aleatoria durante el año 2000 y el menor número de vasos grandes se deberían a la poca cantidad de agua a transportar, situación a la que la especie estaría acostumbrada. Se puede notar entonces que *Prosopis* es una especie capaz de presentar adaptaciones para superar eventos puntuales positivos (mayor disponibilidad hídrica).

VII. CONCLUSIONES

- Se observó que los vasos xilemáticos tuvieron una mayor área en un año de evento El Niño que en uno sin este.
- El transporte hídrico es mayor en invierno, al alcanzar una mayor tasa de crecimiento diario durante esta época.
- El desarrollo del xilema muestra cómo evolucionan los vasos xilemáticos de manera similar en situaciones diferentes (húmeda y seca). Si bien la densidad de los vasos no varía, si lo hace su distribución. Esta distribución se predispone para llevar a cabo un transporte de mayores dimensiones sin poner en riesgo la seguridad hidráulica.

VIII. RECOMENDACIONES

- Es necesario aplicar un método de identificación de la especie que es objeto de este estudio, de forma que se pueda determinar el alcance del mismo y sus implicancias a nivel de especie. De esta forma los

resultados se harían comparables con otros obtenidos en la misma especie de otras regiones del Perú y el mundo.

- Una vez determinada la especie evaluar las hipótesis que surgen a partir de los resultados del presente trabajo, como son:
 - *Prosopis* del noroeste del Perú tiene raíces pivotantes pioneras que le permiten buscar y alcanzar agua en el subsuelo.
 - El subsuelo es una fuente constante de agua para estas plantas y su recarga se produce durante eventos de lluvia como un evento El Niño.
 - El menor tamaño de los vasos durante un año seco es un mecanismo de respuesta de la planta para mantener la seguridad hidráulica de sus conductos.
 - En un año húmedo hay una mayor tasa de crecimiento del xilema o el crecimiento se prolonga por más tiempo del normal.
- Desde el punto de vista aplicativo, diseñar programas de conservación de árboles del género *Prosopis* teniendo como base bibliografía anterior y los resultados de esta tesis.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Abrantes, J., Campelo, F., García-González, I., & Nabais, C. (2013). Environmental control of vessel traits in *Quercus ilex* under Mediterranean climate: Relating xylem anatomy to function. *Trees - Structure and Function*, 27(3), 655–662. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0820-6>
- Baas, P., Werker, E., & Fahn, A. (1983). Some Ecological Trends in Vessel Characters. *IAWA Journal*, 4(2–3), 141–159. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000407>
- Baas, P., & Wheeler, E. A. (2011). Wood anatomy and climate change. In T. Hodgkinson, M. Jones, S. Waldren, & J. Parnell (Eds.), *Climate Change, Ecology and Systematics* (pp. 141–155). Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511974540.007>

- Bagniewska-Zadworna, A., Bczyk, J., Eissenstat, D. M., Oleksyn, J., & Zadworny, M. (2012). Avoiding transport bottlenecks in an expanding root system: Xylem vessel development in fibrous and pioneer roots under field conditions. *American Journal of Botany*, 99(9), 1417–1426. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100552>
- Bengough, A. G., Bransby, M. F., Hans, J., McKenna, S. J., Roberts, T. J., & Valentine, T. A. (2005). Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. *Journal of Experimental Botany*, 57(2), 437–447. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj003>
- Calderon, G., Garrido, M., & Acevedo, E. (2015). *Prosopis tamarugo* Phil.: a native tree from the Atacama Desert groundwater table depth thresholds for conservation. *Revista Chilena de Historia Natural*, 88(1), 18. <https://doi.org/10.1186/s40693-015-0048-0>
- Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., & Schulze, E.-D. (1996). Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. *Oecologia*, 583–595.
- Carlquist, S. (1984). Vessel Grouping in Dicotyledon Wood: Significance and Relationship to Imperforate Tracheary Elements. *ALISO*, 10(4), 505–525.
- Carlquist, S., & Hoekman, D. A. (1985). Ecological Wood Anatomy of the Woody Southern Californian Flora, 6(4).
- Carrillo-Parra, A., Foroughbakhch-Pournavab, R., Bustamante-García, V., Sandoval-Torres, S., Garza-Ocañas, F., & Moreno-Limón, S. (2013). Differences of Wood Elements of *Prosopis laevigata* from Two Areas of Northeast Mexico. *American Journal of Plant Sciences*, 4(5), 56–60. <https://doi.org/10.4236/ajps.2013.45A009>
- Celis, A. D. (1995). *Los Algarrobos*. (Concytec, Ed.) (Primera Ed). Lima: Concytec.
- Cochard, H. (2006). Cavitation in trees. *Comptes Rendus Physique*, 7(9–10), 1018–1026. <https://doi.org/10.1016/j.crhy.2006.10.012>
- Cornejo, X., & Iltis, H. H. (2008). A revision of *Colicodendron* (Capparaceae).

Journal of the Botanical Research Institute of Texas, 2(1), 75–93.

- Delatorre, J., Pinto, M., & Cardemil, L. (2008). Effects of water stress and high temperature on photosynthetic rates of two species of *Prosopis*. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 92(2), 67–76. <https://doi.org/10.1016/j.jphotobiol.2008.04.004>
- Deslauriers, A., Huang, J.-G., Balducci, L., Beaulieu, M., & Rossi, S. (2016). The Contribution of Carbon and Water in Modulating Wood Formation in Black Spruce Saplings. *Plant Physiology*, 170(4), 2072–2084. <https://doi.org/10.1104/pp.15.01525>
- Felker, P., Lopez, C., Soulier, C., Ochoa, J., Abdala, R., & Ewens, M. (2001). Genetic evaluation of *Prosopis alba* (algarrobo) in Argentina for cloning elite trees. *Agroforestry Systems*, 53(1), 65–76. <https://doi.org/10.1023/A:1012016319629>
- Fonti, P., Von Arx, G., García-González, I., Eilmann, B., Sass-Klaassen, U., Gärtner, H., & Eckstein, D. (2010). Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 185(1), 42–53. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03030.x>
- Giantomasi, M. A. (2011). *Crecimiento de Prosopis flexuosa en relación a un gradiente de déficit hídrico en la zona Árida-Semiárida del centro de Argentina*. Universidad Nacional de Cuyo.
- Giantomasi, M. A., Juñent, F. A. R., Villagra, P. E., & Srur, A. M. (2009). Annual variation and influence of climate on the ring width and wood hydrosystem of *Prosopis flexuosa* DC trees using image analysis. *Trees - Structure and Function*, 23(1), 117–126. <https://doi.org/10.1007/s00468-008-0260-5>
- Hacke, U. G., & Sperry, J. S. (2001). Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 4(2), 97–115. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-15783-2>
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., & McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457–461.

<https://doi.org/10.1007/s004420100628>

Hacke, U. G., Sperry, J. S., Wheeler, J. K., & Castro, L. (2006). Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology*, 26(6), 689–701. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.6.689>

Hillis, W. E. (2012). *Heartwood and Tree Exudates*. (S. S. & B. Media, Ed.) (Illustrated). Springer Berlin Heidelberg. Retrieved from <https://books.google.de/books?id=w2DwCAAAQBAJ>

Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J. R., & Mohren, G. M. J. (2001). El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(2), 89–94. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02052-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02052-8)

Holmgren, M., Stapp, P., Dickman, C., Gracia, C., Graham, S., Gutiérrez, J., ... Squeo, F. A. (2006). Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Front Ecol Environ*, 4(2), 87–95. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0087:ECESAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0087:ECESAA]2.0.CO;2)

Holmgren, M., Stapp, P., Dickman, C. R., Gracia, C., Graham, S., Gutiérrez, J. R., ... Squeo, F. A. (2006). Extreme climatic events shape arid and semiarid ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(2), 87–95. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2006\)004\[0087:ECESAA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2006)004[0087:ECESAA]2.0.CO;2)

Johnson, G., & Raven, P. (2002). The Plant Body. In *Biology 6th Edition* (pp. 753–776). Retrieved from http://www.mhhe.com/biosci/genbio/raven6b/graphics/raven06b/other/raven06_38.pdf

Kahi, C. ., Ngugi, R. ., Mureithi, S. ., & Ng'ethe, J. . (2009). The canopy effects of *Prosopis juliflora* (dc.) and *Acacia tortilis* (hayne) trees on herbaceous plants species and soil physico-chemical properties in Njemps, Kenya. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 10(2009), 441–449.

Lambers, H., Chapin, F. S., & Pons, T. L. (2008). *Plant Physiological Ecology. Journal of Chemical Information and Modeling* (Vol. 53). New York, NY: Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78341-3>

- Lavado-Casimiro, W., & Espinoza, J. C. (2014). Impactos de El Niño y La Niña en las lluvias del Perú (1965-2007). *Revista Brasileira de Meteorologia*, 29(2), 171–182. <https://doi.org/10.1590/S0102-77862014000200003>
- Levetin, E., & McMahon, K. (2008). The Plant Body. In *Plants and Society, Fifth Edition* (pp. 31–48).
- Linares-Palomino, R. (2006). Phytogeography and Floristics of Seasonally Dry Tropical Forests in Peru. In *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Plant Diversity, Biogeography and Conservation*. (pp. 257–279). <https://doi.org/10.1201/9781420004496.ch11>
- Llerena, C. A., Yalle, S. R., & Sabogal, C. (2014). *Aplicación de las Directrices sobre Cambio Climático para los responsables de la Gestión Forestal*.
- López, B. C., Sabaté, S., Gracia, C. A., & Rodríguez, R. (2005). Wood anatomy, description of annual rings, and responses to ENSO events of *Prosopis pallida* H.B.K., a wide-spread woody plant of arid and semi-arid lands of Latin America. *Journal of Arid Environments*, 61(4), 541–554. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.10.008>
- López Lauenstein, D. A., Fernández, M. E., & Verga, A. R. (2013). Drought stress tolerance of *Prosopis chilensis* and *Prosopis flexuosa* species and their hybrids. *Trees - Structure and Function*, 27(1), 285–296. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0798-0>
- Maherali, H., Pockman, W. T., & Jackson, R. B. (2004). Adaptive Variation in the Vulnerability of Woody Plants to Xylem Cavitation. *Ecological Society of America*, 85(8), 2184–2199.
- Martinez-Vilalta, J., Mencuccini, M., Alvarez, X., Camacho, J., Loepfe, L., & Pinol, J. (2012). Spatial distribution and packing of xylem conduits. *American Journal of Botany*, 99(7), 1189–1196. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100384>
- MINAGRI. (2002). *Inventario de fuentes de agua subterránea en el valle Piura*.
- Mom, M. P., Burghardt, A. D., Brizuela, M. M., Albán, L., & Palacios, R. A. (2010). Análisis numérico de las especies de *Prosopis* L. (Fabaceae) de las costas de Perú y Ecuador. *Revista Peruana de Biología*, 17(3), 317–324.

- Muhr, J., Angert, A., Negrón-Juárez, R. I., Muñoz, W. A., Kraemer, G., Chambers, J. Q., & Trumbore, S. E. (2013). Carbon dioxide emitted from live stems of tropical trees is several years old. *Tree Physiology*, *33*(7), 743–752. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpt049>
- Myburg, A. A., Lev-Yadun, S., & Sederoff, R. R. (2013). Xylem Structure and Function. In *eLS* (pp. 1–9). Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0001302.pub2>
- Parviainen, M., Luoto, M., & Heikkinen, R. K. (2009). The role of local and landscape level measures of greenness in modelling boreal plant species richness. *Latin American Antiquity*, *20*(2), 2690–2701. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.07.017>
- Pasiecznik, N. M., Felker, P., Harris, P. J. C., Harsh, L. N., Cruz, G., Tewari, J. C., ... Maldonado, L. J. (2001). The *Prosopis juliflora* - *Prosopis pallida* Complex: Complex: A Monograph. *HDRA, Coventry, UK.*, 172.
- Ramawat, K. (2009a). *Desert Plants: Biology and Biotechnology*. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-02550-1>
- Ramawat, K. (2009b). *Desert Plants: Biology and Biotechnology*. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-02550-1>
- Rao, K. S., Kim, Y. S., & Rajput, K. S. (2008). Cambial Activity and Wood Anatomy in *Prosopis Spicigera* (Mimosaceae) Affected by Combined air Pollutants. *IAWA Journal*, *29*(2), 209–219. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000180>
- Recavarren, P. *Proyectos de carbono forestal en el Perú* (2015).
- Richter, M., & Ise, M. (2005). Monitoring plant development after el niño 1997/1998 in northwestern Peru. *Erdkunde*, *59*, 136–155.
- Rita, A., Borghetti, M., Todaro, L., & Saracino, A. (2016). Interpreting the Climatic Effects on Xylem Functional Traits in Two Mediterranean Oak Species: The Role of Extreme Climatic Events. *Frontiers in Plant Science*, *7*(August), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01126>
- Rodríguez, R., Mabres, A., Luckman, B., Evans, M., Masiokas, M., & Ektvedt, T.

- M. (2005). “El Niño” events recorded in dry-forest species of the lowlands of northwest Peru. *Dendrochronologia*, 22(3), 181–186. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2005.05.002>
- Sass, U., & Eckstein, D. (1995). The variability of vessel size in beech (*Fagus sylvatica* L.) and its ecophysiological interpretation. *Trees*, 9(5), 247–252. <https://doi.org/10.1007/BF00202014>
- Sauter, J. J., & van Cleve, B. (1991). Biochemical, immunochemical, and ultrastructural studies of protein storage in poplar (*Populus × canadensis* “robusta”) wood. *Planta*, 183(1), 92–100. <https://doi.org/10.1007/BF00197572>
- Simmers, I., Hendrickx, J. M. H., Kruseman, G. P., & Rushton, K. R. (1992). Recharge of phreatic aquifers in (semi-) arid areas. *Journal of Environmental Quality*, 21(January), 19–111. <https://doi.org/10.2134/jeq1992.00472425002100030036x>
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., & Pittermann, J. (2006). Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 93(10), 1490–1500. <https://doi.org/10.3732/ajb.93.10.1490>
- Sperry, J. S., Meinzer, F. C., & McCulloh, K. A. (2008). Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell & Environment*, 31(5), 632–645. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01765.x>
- Verheyden, A., De Ridder, F., Schmitz, N., Beeckman, H., & Koedam, N. (2005). High-resolution time series of vessel density in Kenyan mangrove trees reveal a link with climate. *New Phytologist*, 167(2), 425–435. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01415.x>
- Villagra, P. E., & Juñent, F. A. R. (1997). Wood Structure of *Prosopis Alpacato* and *P. Argentina* Growing Under Different Edaphic Conditions. *IAWA Journal*, 18(1), 37–51. <https://doi.org/10.1163/22941932-90001458>
- Villalba, R. (1985). Xylem Structure and Cambial Activity in *Prosopis Flexuosa* DC. *IAWA Journal*, 6(2), 119–130. <https://doi.org/10.1163/22941932-90000923>

- Villalba, R., & Boninsegna, J. A. (1989). Dendrochronological studies on *Prosopis flexuosa* DC., *10*(2), 155–160.
- Villar-Salvador, P., Castro-Díez, P., Pérez-Rontomé, C., & Montserrat-Martí, G. (1997). Stem xylem features in three *Quercus* (Fagaceae) species along a climatic gradient in NE Spain. *Trees*, *12*(2), 90–96. <https://doi.org/10.1007/s004680050126>
- Wiedenhoeft, A. (2010). *Structure and Function of Wood. Wood Handbook: Wood as an Engineering Material*. [https://doi.org/General Technical Report FPL-GTR-190](https://doi.org/General%20Technical%20Report%20FPL-GTR-190)
- Wiedenhoeft, A., & Miller, R. B. (2012). Structure and Function of Wood. In *Handbook of Wood Chemistry and Wood Composites, Second Edition* (pp. 9–32). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b12487-4>
- Yamada, T. (2001). Defense Mechanisms in the Sapwood of Living Trees against Microbial Infection. *Journal of Forest Research*, *6*(3), 127–137. <https://doi.org/10.1007/BF02767083>
- Zadworny, M., & Eissenstat, D. M. (2011). Contrasting the morphology , anatomy and fungal colonization of new pioneer and fibrous roots. *New Phytologist*, *190*, 213–221.

X. ANEXOS

Tabla 6. Temperatura (C°) en un año húmedo (1997-1998) y en un año seco (2000-2001). Se consideró como inicio de los años el mes de noviembre del año anterior, que es cuando inicia la época de crecimiento de vegetación en la región de estudio.

	Año húmedo	Año seco
Noviembre	32.6	29.8
Diciembre	34.7	31.0
Enero	33.3	33.0
Febrero	33.5	33.9
Marzo	33.3	34.1
Abril	32.7	33.1
Mayo	30.1	29.7
Junio	29.2	26.3
Julio	28.2	25.6
Agosto	27.2	27.6
Setiembre	28.0	28.6
Octubre	28.2	29.6
T_{promedio anual}	30.9	30.2

Tabla 7. Precipitación (mm³/mes) en un año húmedo (1997-1998) y en un año seco (2000-2001). Se consideró como inicio de los años el mes de noviembre del año anterior, que es cuando inicia la época de crecimiento de vegetación en la región de estudio.

	Año húmedo	Año seco
Noviembre	3.4	0.0
Diciembre	163.7	4.0
Enero	725.8	7.4
Febrero	412.3	10.8
Marzo	406.5	4.9
Abril	85.0	27.0
Mayo	7.7	3.2
Junio	0.0	1.0
Julio	0.0	0.0
Agosto	0.0	0.0
Setiembre	0.0	0.0
Octubre	1.8	0.0
Precipitación anual	1806.2	58.3