



UNCUYO
UNIVERSIDAD
NACIONAL DE CUYO



FCA
FACULTAD DE
CIENCIAS AGRARIAS

“Variación en los patrones de crecimiento de individuos muertos de *Austrocedrus chilensis* a lo largo de un gradiente pluviométrico en el Norte de la Patagonia Andina”

Tesina para optar al título de Ingeniera en Recursos Naturales Renovables

Tesinista: Leticia María Vega

Director: Dr. Mariano Martín Amoroso

Co directora: Bióloga Eugenia Marcotti

Instituto Argentino de Glaciología, Nivología y Ciencias Ambientales (IANIGLA)

Centro Científico Tecnológico Mendoza - CONICET

2018

“Variación en los patrones de crecimiento de individuos muertos de *Austrocedrus chilensis* a lo largo de un gradiente pluviométrico en el Norte de la Patagonia Andina”

Tesinista: Leticia Vega
Email: leticiamariavega@gmail.com

Director: Dr. Mariano Martín Amoroso
Co directora: Bióloga Eugenia Marcotti

Miembros del comité evaluador:

Dr. Juan Álvarez
Dra. Milagros Rodríguez-Catón
Ing. Juan Bustamante

RESUMEN

Los bosques andino-patagónicos albergan una de las coníferas endémicas de América del Sur: *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri (Cupressaceae). La ocurrencia de eventos episódicos de mortalidad a lo largo del gradiente de distribución de esta especie, hace necesarios estudios que permitan conocer más sobre las respuestas de los árboles a estos eventos. El objetivo general de esta tesina es el estudio de patrones de crecimiento de individuos muertos de *Austrocedrus chilensis* en un gradiente de precipitación oeste-este en el área septentrional de su distribución en el norte de la Patagonia argentina. Se seleccionaron 9 sitios de muestreo a lo largo de una transecta oeste-este en las cercanías del Lago Traful, provincia de Neuquén, la cual captura un gradiente de precipitación de 1800 a 600 mm anuales. Se compararon los patrones de crecimiento individuales de árboles muertos con el patrón promedio de individuos vivos en diferentes sitios y a su vez, se analizó el patrón de crecimiento promedio de individuos muertos, a lo largo del gradiente. Los análisis llevados a cabo y sus resultados permitieron establecer que, dado el gradiente pluviométrico hay diferencias en los patrones de crecimiento de individuos muertos de los distintos sitios, ya que individuos muertos de sitios ubicados al este del gradiente presentaron un menor crecimiento que los del extremo oeste. Estas diferencias no solo podrían estar explicadas por diferencias en la disponibilidad hídrica a lo largo del gradiente pluviométrico, sino también por las condiciones biofísicas que presentan los sitios estudiados. La relación entre individuos muertos y vivos permitió conocer algunas diferencias en el crecimiento no esperadas. Al comparar los patrones promedio de los individuos vivos con los de los individuos muertos en diferentes ventanas temporales, se encontró en 4 de 9 sitios que el crecimiento de los árboles muertos, en los 5 años previos a su muerte, fue mayor que el de los vivos. Este comportamiento podría estar relacionado a la existencia de mecanismos fisiológicos de “fortaleza” ante eventos climáticos que podrían causar la muerte en la especie.

Palabras clave: Mortalidad, cambio climático, ciprés de la cordillera, gradiente de precipitación.

AGRADECIMIENTOS

Muchas personas me acompañaron y alentaron en el camino de realización de esta tesina, por esto, con amor y alegría les agradezco:

- A Mariano y Eugenia, mis directores, por su compromiso, por la paciencia y pasión con la que me guiaron y me introdujeron en el maravilloso mundo de la dendrocronología.

- A los evaluadores de esta tesina, por su buena predisposición y su tiempo.

- Al Instituto Argentino de Glaciología, Nivología y Ciencias Ambientales (IANIGLA)- CCT Mendoza -CONICET, por brindarme la oportunidad y los recursos necesarios para la realización de la tesina.

- A la Universidad Nacional de Cuyo y a la Facultad de Ciencias Agrarias por la excelente calidad de la educación superior que he recibido.

- A mi familia por las excelentes oportunidades. A mis hermanos por ser el amor y la alegría.

- A mis amigas de siempre, a las de la Facultad y a las sin filtro por los mates, las risas y las alegrías y tristezas compartidas.

- A mis compañeros de trabajo del Instituto de Ciencias Ambientales, por la curiosidad, el aliento y las enseñanzas.

A todos, con el corazón GRACIAS

ÍNDICE

1. Introducción	7
2. Objetivos.....	10
2.1 Objetivo General	10
2.2 Objetivos específicos.....	10
3. Hipótesis y predicciones	10
4. Metodología.....	11
4.1 <i>Austrocedrus chilensis</i>	11
4.1.1 Características.....	11
4.1.2 Distribución	13
4.2 Área de estudio	15
4.3 Sitios y muestreo a campo	15
4.4 Trabajo de laboratorio.....	19
4.5 Construcción de las cronologías.....	20
4.6 Análisis de los patrones de crecimiento.....	22
5. Resultados.....	25
5.1. Patrones de crecimiento de individuos muertos de <i>A. chilensis</i>	25
5.1.1 Cronologías de individuos muertos	25
5.1.2 Comparación de patrones de crecimiento promedio entre sitios	30
5.1.3 Tasas de crecimiento previas a la muerte dentro y entre sitios.....	32
5.2. Patrones de crecimiento de individuos muertos e individuos vivos.....	36
5.2.1 Comparación entre individuos muertos y vivos dentro de sitios	36
5.2.2 Comparación de valores de crecimiento previo a la muerte para cada sitio	38
6. Discusión	41
7. Conclusión.....	46
8. Bibliografía.....	47

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características generales de los tipos forestales de <i>A. chilensis</i>	15
Tabla 2. Características de los sitios de muestreo	18
Tabla 3. Estadísticos de las cronologías de ancho de anillo para cada sitio	27
Tabla 4. Resultados de la prueba de Kruskal Wallis para el IMA medio de cada sitio..	27
Tabla 5. Porcentajes de individuos muertos por sitio en períodos de 5 años	29
Tabla 6. Coeficientes de correlación (Spearman) entre sitios	30
Tabla 7. Resultados de la prueba de Kruskal Wallis para las tasas de crecimiento previas a la muerte de cada sitio.....	35
Tabla 8. Coeficientes de correlación (Spearman) y Pruebas T entre medias para cada par de cronologías (nuestros y vivos).....	33

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplar de <i>A. chilensis</i>	12
Figura 2. Anillos de crecimiento de <i>A. chilensis</i>	13
Figura 3. Distribución natural de <i>A. chilensis</i>	14
Figura 4. Ubicación de los distintos bosques de <i>A. chilensis</i> a lo largo del gradiente de precipitación.....	14
Figura 5. Distribución de sitios de muestreo a lo largo de la Transecta Oeste-Este....	17
Figura 6. Cronologías estándar de individuos muertos de <i>A. chilensis</i>	28
Figura 7. Dendrograma cronologías de <i>A. chilensis</i>	31
Figura 8. Análisis de componentes principales	32
Figura 9. Tasas de crecimiento previas a la muerte para todos los sitios	34
Figura 10. Patrones de crecimiento promedio de individuos muertos y vivos por sitio	38
Figura 11. Diferencias de crecimiento promedio entre individuos muertos e individuos vivos por sitio	40

1. Introducción

En el contexto del Cambio Climático Global y el calentamiento terrestre previsto para el siglo XXI, se esperan en la vegetación cambios biogeográficos a gran escala (Adams et al., 2009). Las temperaturas más altas previstas para las próximas décadas, en combinación con la disminución de las precipitaciones, resultará en uno de los forzantes climáticos más importantes capaz de generar cambios en la dinámica de los bosques, la sequía. Los cambios climáticos afectan el funcionamiento de los ecosistemas alterando directamente la tasa de crecimiento de los árboles, sus capacidades competitivas y en el largo plazo, la composición y estructura de los bosques (Van Mantgem, 2009). Existe una enorme preocupación relacionada a los potenciales efectos que estos cambios tendrán sobre los ecosistemas boscosos y los servicios ecosistémicos que los mismos proveen (Dale et al., 2001; Adams et al., 2009; Allen, 2009).

Mundialmente, muchas especies de coníferas están experimentando una extendida mortalidad. Diversos autores establecen como las causas de estos procesos principalmente eventos climáticos como sequías extremas, o interacciones biológicas como ataques de insectos o procesos denso-dependientes (Adams et al., 2009; Camarero et al., 2012; Ruiz-Benito, 2013; Cailleret et al., 2017). Como consecuencia de estos procesos regionales de mortalidad, aparecen la pérdida de hábitat de especies silvestres, la oportunidad para la ocurrencia de invasiones de especies exóticas, la formación de nuevas comunidades, la alteración del ciclo hidrológico y la interrupción temporal de la provisión de bienes y servicios ecosistémicos (Adams et al., 2009). Además, episodios extensos de mortalidad pueden impactar en los balances de carbono (C), reduciendo el potencial de secuestro de C de los ecosistemas e incrementando las pérdidas del mismo a través de los suelos. Esto sumado a la potencialidad de liberaciones de C a la atmósfera debidas a episodios de mortalidad muy extensas, podría contribuir al cambio global (Adams et al., 2009).

Patrones de mortalidad de los árboles en ecosistemas forestales de todo el mundo han sido objeto de un estudio detallado (Villalba y Veblen, 1998, Adams et al., 2009, Amoroso et al., 2012, Cailleret et al., 2017). Sin embargo, la comprensión de los mecanismos fisiológicos que conducen a la mortalidad y los cambios asociados en las tasas de crecimiento de los árboles siguen siendo limitados, así como, la capacidad para predecir la mortalidad y sus impactos en el tiempo y en el espacio (Cailleret et al., 2017, Bigler et al., 2007). De manera similar, las posibles relaciones de los episodios de mortalidad inducidos por la sequía con los patrones climáticos a gran escala han recibido escasa atención por parte de los ecologistas (Villalba y Veblen, 1998, Bigler et

al., 2007). A su vez, la mayoría de los estudios fueron realizados en ecotonos, donde los signos de impacto climático sobre los ecosistemas forestales pueden esperarse (Allen y Breshears, 1998, Suarez y Kitberger, 2008). Debido a esto, la demanda para reconstruir la demografía de los árboles en condiciones climáticas extremas, o en contraste de condiciones abióticas (por ejemplo, a lo largo gradientes) ha ido en aumento, con el fin de mejorar la comprensión de los ecosistemas y su sensibilidad a los cambios futuros en la variabilidad climática (Suarez y Kitberger, 2008).

El análisis de ancho de anillos de árboles, ha sido exitosamente usado para reconstruir patrones de crecimiento y mortalidad, para estudiar respuestas a estrés ambiental, para evaluar el crecimiento previo a la muerte y para investigar causas de declinación forestal (Pedersen, 1998, Bigler et al., 2007, Allen et al., 2010, Amoroso et al., 2015). Por ejemplo, comparaciones realizadas entre anillos de crecimiento de individuos muertos y vivos de numerosas especies de árboles realizadas por distintos autores alrededor del mundo, y sintetizadas en Cailleret (2017), han permitido caracterizar el comportamiento de los individuos previo a la muerte. Esta caracterización permite acercarnos a la comprensión de los mecanismos que originan procesos de decaimiento y mortalidad, contribuyendo a posibilitar la detección temprana de los mismos.

La dendrocronología es la ciencia que estudia eventos históricos a través del ancho de los anillos de crecimiento de los árboles, esto es posible porque en zonas templadas, cada anillo de crecimiento está asociado a un año en particular y refleja las condiciones ambientales importantes en dicho año. Esto nos permite conocer en detalle y con una resolución anual los diversos fenómenos ambientales que se han ido produciendo a lo largo de la historia, y entender de mejor forma lo que sucede en la actualidad, así como lo que cabe esperar para el futuro (Urrutia et al., 2005). Secuencias cronológicas de anchos de anillos de crecimiento (similares a un código de barras), comunes a los árboles de un mismo o distintos sitios o de poblaciones de árboles, constan de años característicos (usualmente, anillos estrechos) formados bajo la influencia de un mismo ambiente. En climas estacionales, el crecimiento radial de los árboles cesa en la época desfavorable (otoño-invierno) y se activa en condiciones favorables (primavera-verano). Este ritmo anual, de reposo y actividad, queda almacenado en la estructura de la madera. Cada año se agrega una nueva capa, que en un corte transversal del leño se marca como un anillo. De este modo, conocido el último periodo de crecimiento de un testigo de madera- extraído de un árbol vivo-, se asigna el año exacto en el que se formó cada anillo de crecimiento hacia el pasado (Le Quesne et al., 2014)

Dependiendo el uso y aplicación de la serie de ancho de anillos, la dendrocronología reconoce diferentes subdisciplinas como son la dendroarqueología, la dendroclimatología, la dendroecología y la dendrogeomorfología. La dendroecología utiliza las series de anillos datadas para responder a interrogantes ecológicos. Los anillos de crecimiento almacenan información acerca de los factores ambientales que afectan al crecimiento del árbol. Los datos de resolución anual obtenidos por el datado dendrocronológico facilitan el análisis retrospectivo de muchos procesos ecológicos a amplias escalas temporales y espaciales, que de manera contraria demandarían un seguimiento prolongado en el tiempo y a escalas espaciales menores (Amoroso y Suárez, 2015).

En América del Sur los bosques andino-patagónicos constituyen una angosta franja cordillerana donde se encuentra una de las coníferas endémicas de Chile y Argentina, *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri (Cupressaceae). Las poblaciones de esta especie se ubican en un marcado gradiente de precipitación con dirección oeste-este que va desde la zona cordillerana con 1800 mm anuales, hasta el ecotono con la estepa patagónica, donde la precipitación es de 600 mm anuales (La Manna, 2005).

La vulnerabilidad de los bosques de *A. chilensis* se ha incrementado durante las últimas décadas debido a procesos de decaimiento, cambios en el uso de la tierra, tala, presencia de diferentes disturbios como incendios e invasión de plantaciones forestales exóticas (Suarez y Amoroso, 2013). Como así también debido a la importancia económica de la especie, por las características tecnológicas de la madera, que también ha ido condicionando su conservación. Por estas causas, resulta esencial conocer la historia de los individuos muertos en diferentes posiciones del gradiente de precipitación en el que se desarrolla la especie. Para poder echar luz sobre los mecanismos y factores determinantes en la muerte de los individuos en las últimas décadas. Esto permitirá encontrar posibles respuestas a las futuras alteraciones previstas para los próximos años relacionadas al Cambio Climático.

El estudio de patrones de crecimiento en el ecotono bosque-estepa, a través de los anchos de anillos, muestra una gran evidencia del efecto que la variabilidad climática tiene sobre el establecimiento y la mortalidad de ejemplares de *A. chilensis* (Villalba y Veblen 1997 a, b). Para estos sitios, en general, la ocurrencia de varios años con predominancia de veranos frescos y húmedos, favorecen el establecimiento de *A. chilensis*, mientras que las sequías extremas durante uno o dos temporadas consecutivas, veranos secos y cálidos, se relacionan a situaciones de alta mortalidad

de individuos. La variación intra regional en la magnitud de las sequías afecta a los patrones de mortalidad de *A. chilensis* (Villalba y Veblen, 1998, Amoroso, 2015). La ocurrencia de eventos episódicos de mortalidad a lo largo del gradiente de distribución de la especie hace necesaria una visión global que permita dar cuenta de las diferencias que ocurren entre los patrones de crecimiento de los individuos que mueren en sitios con distintas condiciones a lo largo del mencionado gradiente.

En base a los pronósticos climáticos de largo plazo expuestos anteriormente, en referencia al Cambio Climático, resulta indispensable incrementar nuestro conocimiento sobre la dinámica de los patrones de mortalidad de esta especie en distintos sitios de su área de distribución.

2. Objetivos

Por lo expuesto anteriormente, en relación a la importancia de la especie y el posible impacto que los cambios globales tendrán sobre ella, los objetivos de este trabajo son:

2.1 Objetivo General

Estudiar, a través de métodos dendrocronológicos, los patrones de crecimiento de individuos muertos de *Austrocedrus chilensis* a lo largo de un gradiente de precipitaciones oeste-este en el norte de la Patagonia argentina.

2.2 Objetivos específicos

- I. Comparar los patrones de crecimiento promedio de individuos muertos entre distintos sitios a lo largo del gradiente pluviométrico andino patagónico.
- II. Comparar, a lo largo del gradiente pluviométrico, los patrones de crecimiento promedio e individual de árboles muertos con el patrón de los individuos vivos de rodales cercanos.

3. Hipótesis y predicciones

Las hipótesis de este estudio son:

1. Los individuos muertos de *A. chilensis* presentan distintos patrones de crecimiento asociados a las diferencias en la disponibilidad hídrica generadas por el gradiente pluviométrico.

Por esto esperamos que, los individuos muertos de *A. chilensis*

- Desde el establecimiento hasta su muerte, presenten un crecimiento promedio más bajo en sitios ubicados hacia el este del gradiente en relación a los sitios ubicados hacia el oeste, debido a la menor disponibilidad hídrica.

- Presenten un crecimiento promedio previo a la muerte (5, 10 y 15 años) más bajo en sitios ubicados hacia el este, en relación a los sitios ubicados hacia el oeste del gradiente, debido a la menor disponibilidad hídrica.

2. Los patrones de crecimiento de individuos muertos e individuos vivos de *A. chilensis*, son diferentes.

Es por esto esperamos que:

- Desde el establecimiento hasta su muerte, los individuos muertos de *A. chilensis* presenten menor crecimiento promedio que individuos vivos.
- Dado el gradiente pluviométrico, y las diferencias en la disponibilidad hídrica que genera, las diferencias en el crecimiento entre individuos muertos e individuos vivos varíen entre los sitios de muestreo. Presentando menores diferencias en sitios ubicados hacia el este, debido a la baja disponibilidad hídrica que afecta el crecimiento tanto de individuos muertos como de sobrevivientes.
- El crecimiento individual previo a la muerte de los árboles sea menor que el crecimiento promedio de los árboles vivos en un periodo común.

4. Metodología

4.1 *Austrocedrus chilensis*

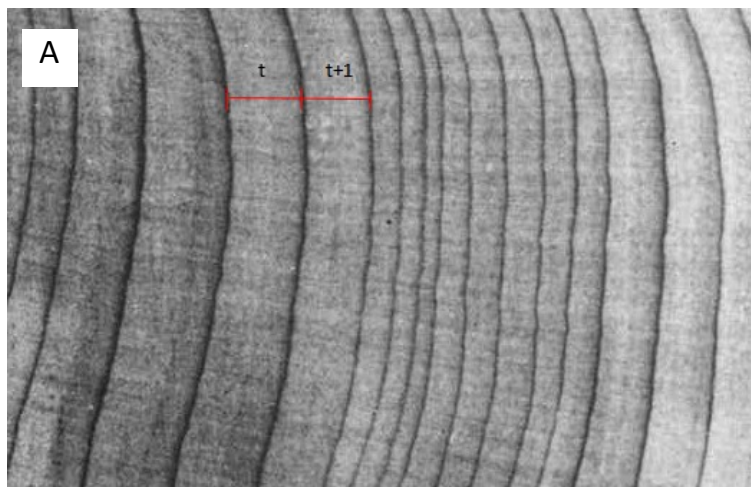
4.1.1 Características

Austrocedrus chilensis (D. Don) Pic. Ser et Bizarri, "Ciprés de la Cordillera" es la conífera nativa de mayor rango latitudinal del Bosque Subantártico de Chile y Argentina. Pertenece a la familia de las Cupresáceas, Subfamilia Callitroideae, tribu Libocedreae. Es una especie dioica y sus semillas se dispersan por el viento (Pastorino et al., 2006). Por lo general presenta un fuste recto y cónico, que alcanza entre 20 y 25 m de altura y 1,5 m de diámetro (Figura 1). La corteza de estos árboles es arrugada y de superficie escamosa (Díaz-Vaz, 1985).



Figura 1. Ejemplar de *A. chilensis*. Norte Patagonia Argentina, 2015: Gentileza Marcotti 2015.

Los anillos de crecimiento están bien delimitados por una banda muy delgada típica, de madera tardía más oscura y con una porción más clara que corresponde al leño temprano. Por lo general son de curso levemente sinuoso y relativamente delgados fluctuando desde cerca de 1 mm hasta un máximo cercano a 1 cm (Figura 2). La transición dentro de un anillo es brusca, los radios leñosos son delgados y poco notorios. El parénquima longitudinal no es notorio. El duramen de su madera presenta un color café claro con tinte amarillo. La albura en cambio, es de color blanco amarillento. Madera de textura fina, de veteado suave, nudosa de aroma característico y de poca dureza. Es de peso específico moderado, algo mayor a 0,45 g/cm³ (Diaz-Vaz, 1985).



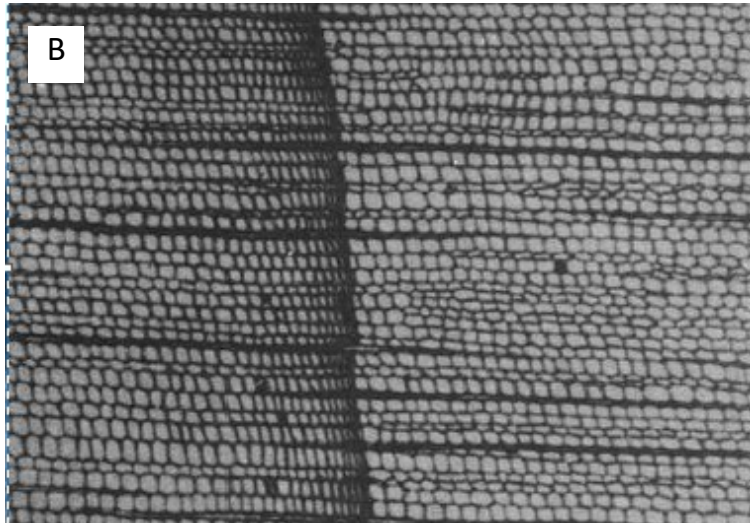


Figura 2. Anillos de crecimiento de *A. chilensis*. A) Sección transversal B) Corte transversal.
Fuente: Díaz-Vaz 2015.

Los bosques de *A. chilensis* constituyen un importante recurso económico para la región cordillerana. Su madera es noble, de alta calidad y buena para varios usos (Díaz-Vaz 1985). *A. chilensis* es la segunda especie nativa en importancia forestal luego de la “lenga” [*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser]. Asentamientos urbanos al pie de la cordillera, se superponen con el área de distribución de esta especie, por lo que el bosque es utilizado por los pobladores de distintas formas (aprovechamiento de madera, usos recreativos, valor paisajístico, etc.). De esta manera, los bosques de esta especie cumplen un rol ambiental, paisajístico y recreativo, constituyendo una fuente esencial de servicios ecosistémicos (La Manna, 2005).

4.1.2 Distribución

En Argentina, *A. chilensis* se extiende en forma discontinua, presentando el extremo más septentrional a los 37°07' S y 70°36' O en la provincia de Neuquén (Bran et al., 2002; Pastorino et al., 2006) y el más austral a los 43°44' S y 71° 23' O en la provincia de Chubut (Figura 3) (Pastorino y Gallo 2002, Pastorino 2006). A su vez, sus poblaciones se ubican en un marcado gradiente de precipitación con dirección oeste-este que va desde la zona cordillerana con 1800 mm anuales, hasta el ecotono con la estepa patagónica, donde la precipitación es de 600 mm anuales (La Manna, 2005). Relacionado a la topografía montañosa de la región, esta especie también crece bajo un gradiente altitudinal el cual se extiende desde los 1050 m.s.n.m en el oeste hasta los 300 m.s.n.m en el este. En la zona más húmeda, se encuentran los “Bosques mixtos” donde *A. chilensis* codomina el dosel arbóreo con especies del género

Nothofagus. Hacia el este, en la zona media del gradiente, se encuentran rodales monoespecíficos que constituyen los “Bosques compactos”, y en el ecotono con la estepa, zona más xérica, *A. chilensis* se encuentra en pequeños grupos formando los “Bosques marginales o ecotonales” (Figura 4, Tabla 1).



Figura 3. Distribución natural de *A. chilensis*. Fuente: Pastorino, 2015.

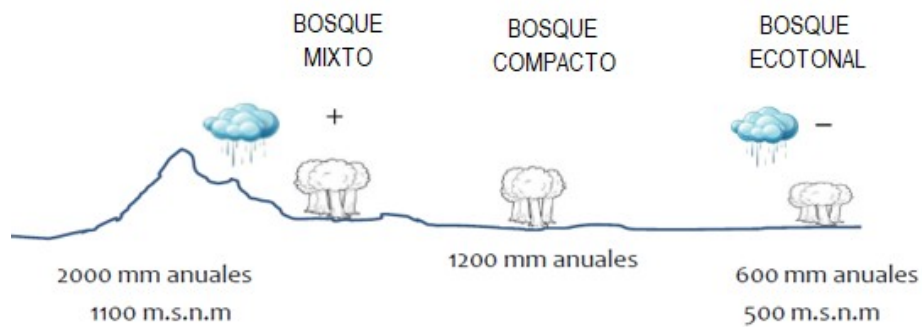


Figura 4. Ubicación de los distintos bosques de *A. chilensis* a lo largo del gradiente de precipitación.

Fuente: Dezzoti y Sancholuz, 1991; La Manna, 2005; Villalba, 1996.

Tabla 1. Características generales de los tipos forestales de *A. chilensis*. Fuente: Dezzoti y Sancholuz, 1991.

Tipo de bosque	Características generales	Comunidad dominante	Lluvia (mm/año)
Marginal (BM)	Individuos aislados o en pequeños grupos, preferentemente en la cima de lugares elevados.	Estepa gramínea arbustiva	600-900
Compacto (BC)	Bosques puros de ciprés ralos a densos dependiendo de las condiciones locales.	Bosque	900-1.600
Mixto (BX)	Bosques mixtos de ciprés y <i>Nothofagus</i> spp., la composición relativa de ambas especies depende de las condiciones locales.	Bosque	1.600-2.000

4.2 Área de estudio

El área de estudio se encuentra al suroeste de la provincia de Neuquén en el área de Confluencia-Traful. Esta región está latitudinalmente ubicada entre los anticiclones semipermanentes del Atlántico y el Pacífico, centrados alrededor de los 30° S, y el cinturón de bajas subpolares ubicado aproximadamente en la banda de 60°S (Prohaska, 1976). Toda el área se encuentra bajo la influencia de la circulación atmosférica del Oeste que determina un flujo casi permanente de masas de aire húmedo desde el Océano Pacífico (Garreaud et al., 2009). La orientación Norte-Sur de la Cordillera de Los Andes determina una importante barrera para estas masas de aire húmedo provenientes del Pacífico creando una marcada asimetría zonal en la precipitación con condiciones muy húmedas en la parte más oeste del área de estudio y más secas hacia el este (Bianchi, 2016). A medida que decrece la precipitación hacia el este de la cordillera, aumenta en forma exponencial la variabilidad de la misma (Jobbagy et al., 1995).

Con el fin de obtener muestras representativas de los diferentes ambientes en los que se presenta la mortalidad de *A. chilensis*, en el gradiente pluviométrico, se muestreó a lo largo de una transecta (Oeste-Este), ubicada entre los 71° 42" y los 71° 60" de longitud Oeste, y a 40° de latitud Sur. Esta abarcó la mayor expresión de los diferentes tipos de bosques en los que se presenta la especie (mixto, compacto y ecotonal).

4.3 Sitios y muestreo a campo

Los muestreos fueron realizados en noviembre de 2013 y octubre de 2015, se seleccionaron 9 sitios de muestreo y se capturó la mayor parte de la mortalidad a lo largo de la distribución de la especie (Figura 5). En cada uno de estos sitios se estableció una parcela con el objetivo de muestrear al menos 12 individuos muertos; el

tamaño de la parcela varió en función de la densidad de cada rodal y el número de individuos muertos presentes. De los 9 sitios muestreados, solo en 1 no se cumplió el objetivo de muestrear dicho número de árboles, debido a la escasa presencia de individuos muertos. En la selección de los sitios, se evitó aquellos que presentaban sintomatología de mortalidad dada por mal de ciprés (extendido proceso de decaimiento que afecta a individuos de *A. chilensis*), como así también los sitios donde la mortalidad responde a acciones de agentes de disturbios conocidos como por ejemplo fuego y/o viento.

De los individuos muertos en cada parcela se tomó un mínimo de dos muestras, utilizando un barreno de incremento de Pressler, con el objetivo de garantizar la presencia de corteza o del último anillo de crecimiento. A través del barreno, es posible extraer pequeñas porciones cilíndricas de madera de un árbol sin dañarlo (Stockey y Smiley, 1996). Las muestras fueron tomadas a la altura del pecho, ubicando el barreno de forma perpendicular a la corteza del árbol, y manteniendo esta posición durante toda la extracción. Una vez colocado el barreno, debe girarse en sentido horario hasta obtener una muestra de la longitud deseada, se extrajo la muestra y se guardó en sorbetes plásticos rotulados y sellados con cinta adhesiva. Este método permitió una adecuada conservación y transporte de las muestras para su posterior análisis. Se midió el diámetro a altura del pecho, utilizando cinta métrica, y se realizaron observaciones morfológicas para complementar la estimación de la fecha de muerte, como por ejemplo el porcentaje de corteza presente y la presencia o ausencia de ramas en el árbol. Ya que estas características permiten tener una idea de cuán reciente es la muerte del individuo, aportando información extra para utilizar durante el fechado. Por ejemplo, la presencia en un individuo muerto, de corteza y ramas podría indicar que su muerte fue reciente, en cambio la ausencia de ellos estos elementos, podrían relacionarse a una muerte más antigua.

En cada parcela se tomaron las coordenadas geográficas y la altitud. Datos de pendiente y exposición de los sitios fueron obtenidos con el software Qgis a través de la utilización del Modelo digital de Elevación (DEM) para el área (Tabla 2) (Mastrantonio, 2013). Debido a la presencia de distintos cuerpos de agua en la zona, se calculó utilizando Qgis, la distancia de los sitios al cuerpo de agua más cercano. Los valores de precipitación media anual para los diferentes sitios de muestreo fueron estimados a partir de las isohietas obtenidas por Cordón y colaboradores (1993). El tipo de bosque se determinó en base a las características de los distintos bosques mencionadas (Dezzoti & Sancholuz 1991; Pastorino et al 2015).

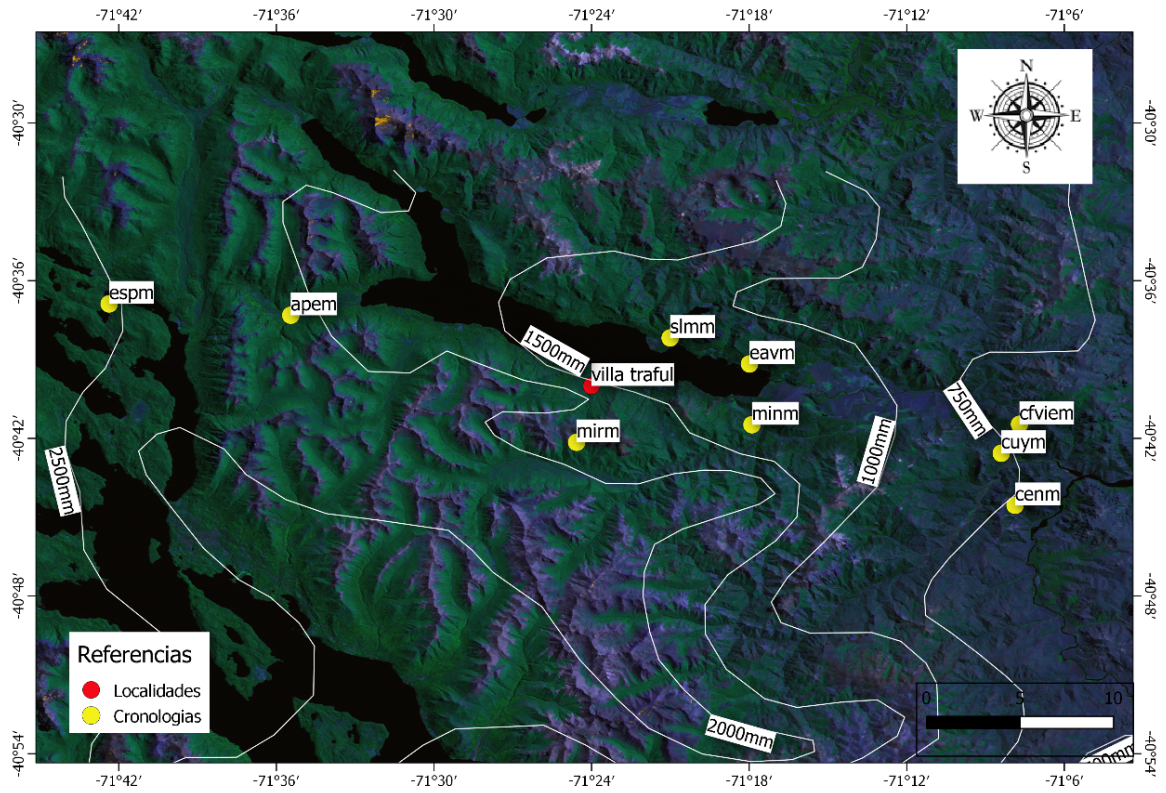


Figura 5. Distribución de sitios de muestreo a lo largo de la Transecta Oeste-Este. Fuente: Elaboración propia en Qgis.

CÓDIGO	NOMBRE	LATITUD	LONGITUD	ELEVACIÓN (m.s.n.m.)	EXPOSICIÓN (α n magnético)	PENDIENTE (°)	DISTANCIA A ESPEJO DE AGUA (m)	PRECIPITACIÓN MEDIA ANUAL (mm)	TIPO DE BOSQUE
ESPM	Lago Espejo	-40.6147	-71.7061	881,7	238,72(SO)	9,67	548,00	2000 a 2500	Mixto
APEM	Arroyo Pedregoso	-40.6219	-71.5908	853,8	357,51(NO)	13,07	3848,00	2000 a 2500	Mixto
SLMM	Sendero Las Mellizas	-40.6362	-71.3500	788	254,24(SO)	20,08	421,00	1000 a 1500	Compacto
EAVM	Estancia Arroyo Verde	-40.6527	-71.2997	637	175,23(SE)	23,34	328,00	1000 a 1500	Compacto
MIRM	Mirador	-40.7025	-71.4094	912,8	278,97(NO)	25,03	5343,00	1500 a 2000	Compacto
MINM	Río Minero	-40.6913	-71.2982	852,6	44,52(NE)	45,05	2055,00	1000 a 1500	Compacto
CUYM	Cuyin Manzano	-40,7094	-71,1400	815	50,63(NE)	24,68	3152,00	750 a 1000	Ecotonal
CENM	Centinela	-40.7424	-71.1311	786	115,62(SE)	31,85	3746,00	750 a 1000	Ecotonal
CFVIEM	Confluencia- Paso del viento	-40,6910	-71,1284	709,4	318,14(NO)	30,41	3813,00	750 a 1000	Ecotonal

Tabla 2. Características de los sitios de muestreo.

4.4 Trabajo de laboratorio

Una vez en el laboratorio, las muestras fueron retiradas de los sorbetes y la información que estos contenían se sistematizó en una planilla Excel. Se montaron en portamuestras acanalados de madera, identificados para cada muestra. Se dejaron secar y luego fueron lijadas utilizando granulometrías ascendentes de lijas de papel (de 80 a 800 granos) según métodos dendrocronológicos estándares. Este proceso de lijado permitió obtener superficies lisas y sin imperfecciones, fundamentales para una correcta observación del arreglo anatómico que determina la visualización de los anillos de crecimiento (Stockes y Smiley, 1968).

Las muestras fueron fechadas visualmente bajo lupa binocular (50x), iniciando la datación desde la corteza hacia la médula. Al tratarse de muestras obtenidas de individuos muertos, en todos los casos las fechas de muerte eran desconocidas, por lo que se asignó el año 1000 al último anillo completo de cada muestra. El fechado se realizó marcando cada década con un punto, cada mitad de siglo con dos puntos y cada siglo con tres puntos, para facilitar el posterior proceso de medición. Posteriormente se realizó para algunos sitios un datado visual utilizando la técnica skeleton plot.

Los anchos de anillos de crecimiento fueron medidos en dirección paralela a los tejidos radiales, desde la médula hacia la corteza, en una tableta Velmex UniSlide conectada a un contador digital Metronics Quick-Chek QC-10V con una precisión de 0,001 mm.

El datado de las series de anillos de individuos muertos se realizó por comparación con cronologías maestras de los individuos vivos de la especie, existentes para la zona (Villalba y Veblen, 1996, Informe final PIA 10054, 2015, Marcotti, *cronologías no publicadas*).

La calidad del fechado visual se evaluó mediante las correlaciones que genera el programa COFECHA (Holmes, 1983; Grissino-Mayer, 2001). COFECHA estandariza el valor de la medición original en índices, maximizando la variación interanual mediante la transformación de los datos. Estas series de datos son comparadas simultáneamente a través de correlaciones, en períodos de comparación de 50 años superpuestos cada 25 años, que permiten evaluar la similitud entre series, es decir la veracidad de las dataciones. También permite comparar cada serie individual con la serie maestra del sitio. A través de la utilización de este programa y de cronologías maestras de individuos vivos correspondientes a los distintos sitios, se estableció el correcto año calendario del último anillo de crecimiento completo, y se realizó la corrección de errores relacionados a anillos ausentes, anillos falsos y “paquetes de anillos”, es decir, conjuntos de anillos muy delgados de difícil distinción.

La fecha de mortalidad de cada árbol, fue establecida como el último anillo presente (completo o incompleto) previo a la corteza, a través del fechado de estas muestras con las cronologías de árboles vivos. Datos obtenidos a campo como el porcentaje de corteza y la presencia o ausencia de ramas fueron fundamentales en este proceso, ya que aportaron información que permitió asistir en la determinación final de la fecha de mortalidad. Finalmente, para la edición de la fecha de mortalidad de las series y corrección de errores se utilizó el programa EDT de la librería de programas dendrocronológicos Dendrochronology Program Library.

Además a través de COFECHA se obtuvieron estadísticos de las cronologías como la sensibilidad media, que mide la diferencia relativa que existe entre el ancho de un anillo con el siguiente; expresa los cambios entre los valores sucesivos de una serie dando información sobre variabilidad año a año en el crecimiento de los individuos (Fritts, 1976).

4.5 Construcción de las cronologías

Debido a que el crecimiento anual de los árboles es un fenómeno muy complejo, éste no puede ser descrito en términos de un modelo matemático exacto (Kitzberger et al., 2000). Siguiendo el principio del crecimiento agregado, cada serie de ancho de anillos medida es una combinación lineal de cambios en el crecimiento, que puede ser expresada como (Cook, 1987):

$$R_t = A_t + C_t + \delta D_{1t} + \delta D_{2t} + E_t$$

Donde:

- R_t : es el ancho de anillo observado.
- A_t : es la tendencia de crecimiento relacionada con la edad del debido a los procesos normales de envejecimiento y al crecimiento radial del árbol.
- C_t : es la influencia climática en el año t.
- D_{1t} : es la ocurrencia de disturbios endógenos del rodal en el año t.
- D_{2t} : es la ocurrencia de disturbios exógenos al rodal en el año t.
- δ : toma valores de "0" para ausencia o "1" para presencia de la señal del disturbio.
- E_t : representa los procesos al azar (error) que no pueden ser valorados por las otras variables.

Con el objetivo de convertir las series de anchos de anillos en estacionarias y adimensionales, para poder realizar comparaciones entre ellas, se realizó un proceso de estandarización. Esta consiste en ajustar la serie de crecimiento de cada árbol individual

a una curva adecuada, de forma de remover los efectos de la disminución del crecimiento del árbol con la edad y cambios en la geometría del árbol. Así, la serie de crecimiento estandarizada tiene una media igual a uno (1) y una varianza relativamente homogénea a lo largo de la vida del árbol (Fritts, 1976).

A través de la aplicación de un modelo de crecimiento y los valores predichos que permite generar, se divide a cada ancho de anillo por este valor predicho estimado por la curva para un año en particular. Esto permite obtener un índice adimensional de ancho de anillo:

$$I=A/P$$

I: índice de ancho de anillo; A: valor real; P: valor predicho

Para este estudio se ajustó a las series un modelo horizontal a la media. El ajuste de series individuales con líneas horizontales correspondientes al crecimiento medio no altera las tendencias presentes en las series originales y proporciona a cada árbol un mismo peso en la cronología (Kitzberger et al., 2000). Este método permite maximizar la señal relacionada con los componentes D_{1t} y D_{2t} . Preservando la información relacionada con disturbios endógenos y exógenos en el rodal, lo que permite comparar y conocer la dinámica de la mortalidad de individuos de *A. chilensis* a lo largo del área de estudio.

Estos procedimientos se realizaron a través del software libre R, con el uso específico de la librería dpl R (Bunn, 2008; Rodríguez Catón, 2014).

Estas nuevas series estandarizadas para cada individuo, se combinaron para obtener una cronología de ancho de anillos por sitio, que se conoce como “cronología estándar”, y brinda información acerca del crecimiento de los árboles en un sitio determinado (Cook, 1985). Se obtuvieron también cronologías raw o crudas, que son aquellas cronologías que no presentan ningún tratamiento especial y que contienen la información “cruda” del promedio de los valores de ancho medidos para cada una de las series que la componen. El software utilizado también brindó información sobre estadísticos para cada cronología como el EPS (expressed population signal) y el Rbar (correlación media entre series). El EPS es una medida de la fuerza de la señal común en una cronología, representa la similitud entre la cronología en estudio y una hipotética que se replica infinitamente a partir de las series individuales incluidas en la cronología de estudio para un intervalo común (Briffa, 1995) El Rbar es una medida de la variabilidad común entre las series de una cronología, independiente del número de radios medidos (Wigley et al., 1984). Ambos estadísticos presentan valores en un rango que va de 0 a 1 (desde la discordancia hasta una total concordancia con la cronología poblacional). El umbral de aceptación del

EPS considerada por Wigley et al. (1984) es de 0,85; aunque este valor no es en todos los casos aplicado (Buras, 2017).

Además se obtuvo, utilizando ARSTAN, información la autocorrelación de primer orden de las cronologías de cada sitio. Este estadístico corresponde al coeficiente de correlación entre una serie y ésta misma desfasada un año (-1), provee una estimación de cómo el crecimiento de un año está influenciado por el crecimiento del año anterior (Rodríguez Catón, 2014).

La utilización del software R permitió la obtención de las representaciones gráficas de las cronologías estándar y residual. Las cronologías obtenidas permitieron realizar comparaciones en los patrones de crecimiento de los diferentes sitios.

4.6 Análisis de los patrones de crecimiento.

Las comparaciones entre patrones de crecimiento de individuos vivos e individuos muertos permiten caracterizar el comportamiento de los individuos previo a la muerte. Esta caracterización, brinda información importante que permite acercarnos a la comprensión de los mecanismos que originan procesos de decaimiento y mortalidad, contribuyendo a posibilitar la detección temprana de los mismos (Cailleret, 2017).

Para conocer y comparar patrones de crecimiento promedio de individuos muertos entre los distintos sitios y la relación con el patrón promedio de crecimiento de individuos vivos en cada sitio, se graficaron para periodos comunes las cronologías estándar utilizando el programa Sigma Plot. En todos los casos se utilizaron como períodos comunes aquellos que abarcaban años en que todas las cronologías contaban con información de un número igual o mayor a cinco series.

Además del análisis de los estadísticos obtenidos en COFECHA y R, se calculó el IMA (incremento medio anual) de ancho de anillo para los individuos muertos utilizando datos de las cronologías crudas (raw) para cada sitio. Los valores medios de IMA de ancho de anillo para cada sitio se compararon realizando un ANOVA no paramétrico (por no presentar distribución normal) utilizando la prueba de Kurskal Wallis con ayuda del software estadístico Infostat.

Con el objetivo de analizar el patrón temporal de las fechas de mortalidad en los distintos sitios, de forma similar a la metodología aplicada en Amoroso y Daniels (2010), se calculó el porcentaje de individuos muertos cada 5 años para el período 1900-2015 (período que comprende las fechas de muerte de los árboles) para cada uno de los sitios de muestreo.

Para conocer la relación entre los patrones de crecimiento de individuos muertos entre los diferentes sitios, para un periodo temporal común se calculó, utilizando cronologías

residuales, el coeficiente de correlación de Spearman, del mismo modo se analizó la relación entre individuos vivos y muertos por sitio. Estas comparaciones son presentadas en las secciones denominadas comparación entre sitios y dentro de sitios, respectivamente.

Los valores del coeficiente de correlación están comprendidos entre -1 y 1, y se utiliza cuando los datos presentan valores extremos o ante distribuciones no normales. Para la comparación dentro de sitios (individuos vivos y muertos), se realizaron pruebas T de Student para dos variables independientes, utilizando cronologías residuales, para los periodos comunes en los que ambas cronologías tenían información de 5 o más series utilizando el programa Infostat.

Adicionalmente, se realizó un análisis de conglomerados o clústers, con el objetivo de identificar la agrupación natural de los datos provenientes de diferentes sitios de muestreo. Este análisis permite formar grupos tal que los elementos de un grupo sean más parecidos entre sí que con los elementos de otro grupo. Cuando se realizan agrupamientos, se obtienen grupos lo más homogéneos posible en base a todas las variables, es decir que, las variables en un mismo grupo tienen un comportamiento parecido a través de todas las muestras (Balzarini, 2015). En este trabajo, las variables son las cronologías residuales para cada sitio y los casos son los años de crecimiento correspondientes al período común en el que todas las cronologías tenían información de 5 o más series (1866-1948).

Con el objetivo de identificar diferentes asociaciones entre las observaciones y las variables de los diferentes sitios muestreados a lo largo del gradiente pluviométrico, se realizó un análisis de componentes principales (PCA). El objetivo del PCA es reducir la dimensionalidad de un grupo de variables pero reteniendo la máxima variabilidad en términos de la estructura de varianza-covarianza y a su vez, el ángulo de las variables en el biplot permite conocer la relación entre ellas. En otros términos, el PCA trata de explicar la estructura de varianza-covarianza de un set de datos utilizando un nuevo sistema de coordenadas que es menor en dimensión que el número original de variables. Cada eje en el nuevo sistema formado es conocido como un componente principal dando origen al nombre de la técnica (García-González et al., 1997).

Para el PCA se utilizaron como casos los 9 sitios y como variables:

- El **Incremento Medio Anual de ancho de anillo** de cada sitio.
- Las **Coordenadas geográficas** (latitud y longitud) y la **altitud** de cada sitio, obtenidas a campo.

- La **pendiente** de cada sitio en valores angulares calculada en Qgis a partir de procesamientos ráster del DEM para el área de estudio.
- La **exposición** del sitio obtenida a partir del DEM en Qgis como valores angulares que indican la orientación del sitio respecto al Norte magnético.
- La **distancia del sitio a cuerpos de agua**. Al haber en la zona diferentes cuerpos de agua, se calculó para cada sitio, la distancia al cuerpo de agua más cercano. Esta variable se consideró para observar si la cercanía al cuerpo lacustre podía influir el crecimiento. Se tomó la distancia a los lagos por considerarse menos variables que los cuerpos de agua semipermanentes del área. De esta forma en el caso de del sitio ESPM la distancia medida es la distancia al Lago Espejo, para los sitios APEM, SLMM, EAVM, MIRM y MINM se midió la distancia al Lago Traful y en el caso de los sitios ubicados más al Este CUYM, CENM y CFVIEM se midió la distancia al Embalse Alicurá que se encuentra sobre el Río Limay.

Cabe destacar que, tanto las correlaciones de Spearman, las pruebas de T Student, y el Análisis de Conglomerados fueron realizados utilizando las cronologías residuales con el objetivo de disminuir los efectos de la alta correlación observada en todas las cronologías, de acuerdo a la metodología empleada en otros estudios con la misma especie y otras (Villalba y Veblen, 1997 a; Mundo et al., 2011a, 2011b).

Para conocer el comportamiento de los patrones de crecimiento promedio de los individuos muertos durante años previos a la muerte, se calcularon tasas de crecimiento teniendo en cuenta distintas ventanas temporales. Estas tasas se calcularon utilizando las series estandarizadas (sección 4.5) de cada uno de los sitios para distintos periodos de tiempo establecidos, según metodología utilizada en Amoroso y Daniels (2010) y los análisis exploratorios realizados con la aplicación de distintas ventanas temporales, (cinco, diez y quince años previos a la muerte) según la siguiente fórmula:

$$T(i) = \frac{X - X(i)}{X}$$

Donde, siendo *i* los años previos a la muerte (5, 10 y 15):

- T es la tasa de crecimiento previa a la muerte del año *i*
- X es el promedio de índice de ancho de anillo para cada serie.
- X (*i*) es el promedio del índice de ancho de anillo para cada serie según sea *i*.

Las tasas de crecimiento calculadas fueron representadas en diagramas de cajas que permiten ver de forma clara y sencilla variaciones de los sitios. Y además, para establecer diferencias entre ellas en los periodos previos a la muerte, se realizó un ANOVA no paramétrico a través de un análisis de Kruskal Wallis para los valores medios de las tasas de estos periodos para cada sitio. Este análisis permite comparar medias de 2 ó más distribuciones sin necesidad del cumplimiento de que el error se distribuya normalmente. Permitiendo comparar muestras independientes de poblaciones con observaciones continuas y con varianzas poblacionales iguales (García-González et al., 1997).

Finalmente, para conocer la relación entre el crecimiento individual de los árboles muertos y el crecimiento promedio de los árboles vivos, se calcularon utilizando series y cronologías estandarizadas diferencias entre ambos grupos para distintas ventanas temporales (5, 10 y 15 años previos a la muerte), utilizando la siguiente fórmula:

$$D(i): X_m(i) - X_v(i)$$

Donde, siendo i los años previos a la muerte (5, 10 y 15)

- $D(i)$: es la diferencia entre el crecimiento de cada individuo muerto y el promedio de los individuos vivos.
- $X_m(i)$: es el promedio del índice de ancho de anillo para cada árbol muerto.
- $X_v(i)$: es el promedio del índice de ancho de anillo para la cronología de individuos vivos del sitio.

Estas diferencias permiten tener una idea sobre el comportamiento individual de árboles muertos respecto de los vivos en los momentos previos a la muerte. Se graficaron en diagramas de caja pudiendo obtener una mirada global de la variabilidad de estas diferencias en todos los sitios.

5. Resultados

5.1. Patrones de crecimiento de individuos muertos de *A. chilensis*

5.1.1 Cronologías de individuos muertos

El número de individuos muertos de *A. chilensis* datados difirió ampliamente entre los sitios de estudio (Tabla 3), limitando nuestro análisis a un periodo de tiempo que fue desde 1866 a 1948. Si bien en algunos sitios esto representó una reducción en la ventana temporal real de las fechas de mortalidad, la información obtenida es más confiable, ya que en él todas las cronologías tienen información de 5 o más series (Figura 7).

En la Tabla 3 se presentan los estadísticos para las cronologías obtenidas. El Incremento Medio Anual (IMA), tuvo valores extremos de 0,572 y 2,390 en los sitios CUYM y MINM

respectivamente, indicando a estos sitios como el de menor y mayor crecimiento promedio anual respectivamente.

Los valores de sensibilidad media variaron entre 0,206 y 0,281; comparando los valores de estos estadísticos reportados en trabajos previos para la especie (Villalba y Veblen, 1997; Villalba et al., 1998, Amoroso et al., 2015) corroboramos que los valores obtenidos son confiables. Los valores de autocorrelación de primer orden, presentan para todos los sitios valores mayores 0,60; con extremos de 0,944 y 0,698 para los sitios MIRM y MINM respectivamente. Estos valores concuerdan con los reportados para la especie en otros estudios y pueden considerarse como altos (Villalba y Veblen, 1997; Villalba et al., 1998).

Respecto del IMA medio de ancho de anillo, los sitios MINM y CUYM, presentaron el mayor y el menor valor respectivamente. Los resultados de la prueba de Kruskal Wallis indican diferencias significativas, en el valor del IMA de ancho de anillo entre sitios a lo largo del gradiente (Tabla 4). Los sitios CUYM y MIRM presentaron un crecimiento significativamente menor a los sitios ESPM, SLMM, APEM, EAVM, MINM, CENM y CFVIEM; a su vez los sitios CENM y CFVIEM crecieron menos que los sitios ESPM, APEM, SLMM y EAVM. La transformación de los valores de IMA en rangos representados con letras, permite diferenciar los valores de IMA medio. Sitios que tienen letras distintas, reportan diferencias significativas en sus valores de IMA de ancho de anillo. Por un lado, presentaron el mismo rango los sitios ESPM, APEM, SLMM, EAVM y MINM; por otro los sitios CENM y CFVIEM y con rangos distintos los sitios MIRM y CUYM.

Las cronologías de ancho de anillo obtenidas para los distintos sitios difieren en su longitud (número de años) y en el período temporal comprendido (años calendario) (Figura 6). En general, las cronologías de los sitios ubicados en el ecotono con la estepa fueron las de mayor longitud, respecto a las de sitios ubicados hacia el oeste. Se destaca la cronología de CENM, que es la más extensa con un periodo que va desde 1662 a 2007 (345 años) mientras que EAVM es la menos extensa y se extiende desde 1835 a 2007 (172 años). A pesar de estas diferencias, las cronologías muestran algunos patrones comunes, como por ejemplo valores positivos altos en las décadas previas al año 1900 en ESPM, SLMM y EAV (Figura 6). Excepto CUYM, todos los sitios mostraron una tendencia de disminución en el crecimiento luego del año 1900. Del mismo modo, todos los sitios comparten la disminución en el crecimiento alrededor de 1922-23, 1943-44, y 1990. APEM es el único sitio que muestra un abrupto aumento de crecimiento previo a la muerte (Figura 6).

Tabla 3. Estadísticos de las cronologías de ancho de anillo de individuos muertos para cada sitio. (Ver tabla 2 para el detalle de los códigos).

Código	N° de individuos	N° de series	Período	Datos de medición		Cronologías estándar		
				IMA (mm)	Sensibilidad media	RBAR total	EPS	Autocorrelación
ESPM	21	38	1811-2005	1,773	0,237	0,441	0,926	0,827
APEM	13	20	1793-2006	1,540	0,224	0,215	0,695	0,830
SLMM	14	26	1831-2007	1,567	0,243	0,591	0,955	0,929
EAVM	12	19	1835-2007	1,622	0,243	0,446	0,859	0,893
MIRM	18	31	1802-2009	1,075	0,206	0,355	0,903	0,944
MINM	6	10	1788-2012	2,395	0,233	0,146	0,268	0,698
CUYM	6	8	1779-2014	0,579	0,288	0,535	0,322	0,739
CENM	14	27	1662-2007	1,209	0,281	0,475	0,841	0,812
CFVIEM	9	18	1801-1998	1,208	0,279	0,624	0,931	0,910

Tabla 4. Resultados de la prueba de Kruskal Wallis para el IMA medio de cada sitio. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$). (Ver tabla 2 para el detalle de los códigos).

Sitio	Media	Desv. estándar	Mediana	Rango	H	p
ESPM	1,77	0,55	1,65	78,30 c	34,84	<0,0001
APEM	1,54	0,55	1,34	66,00 c		
SLMM	1,57	0,45	1,51	69,86 c		
EAVM	1,62	0,54	1,72	71,50 c		
MIRM	1,08	0,67	0,92	34,29 ab		
MINM	2,40	1,52	2,43	80,17 c		
CUYM	0,58	0,39	0,41	14,17 a		
CENM	1,21	0,54	0,54	49,21 bc		
CFVIEM	1,21	0,54	1,25	49,14 bc		

Los períodos en los que se reportan mayor cantidad de individuos muertos difieren entre los sitios a lo largo del gradiente (Tabla 5). El porcentaje de individuos que murieron, para el sitio ESPM fue mayor en el período 1995 -1999. Por otro lado, para el sitio APEM, el mayor porcentaje de individuos muertos se observa en dos periodos, uno que comprende los años 1980-1984 y otro comprendido entre 1995 -1999. A su vez, para los sitios SLMM, EAVM y MIRM esta condición sucede en el período comprendido entre los años 2000 y 2004, para CENM en el periodo 2005 - 2009. Para los sitios MINM y CUYM el mayor porcentaje de muertes ocurrió entre 2010 y 2014, y para CFVIEM entre 1970 y 1974.

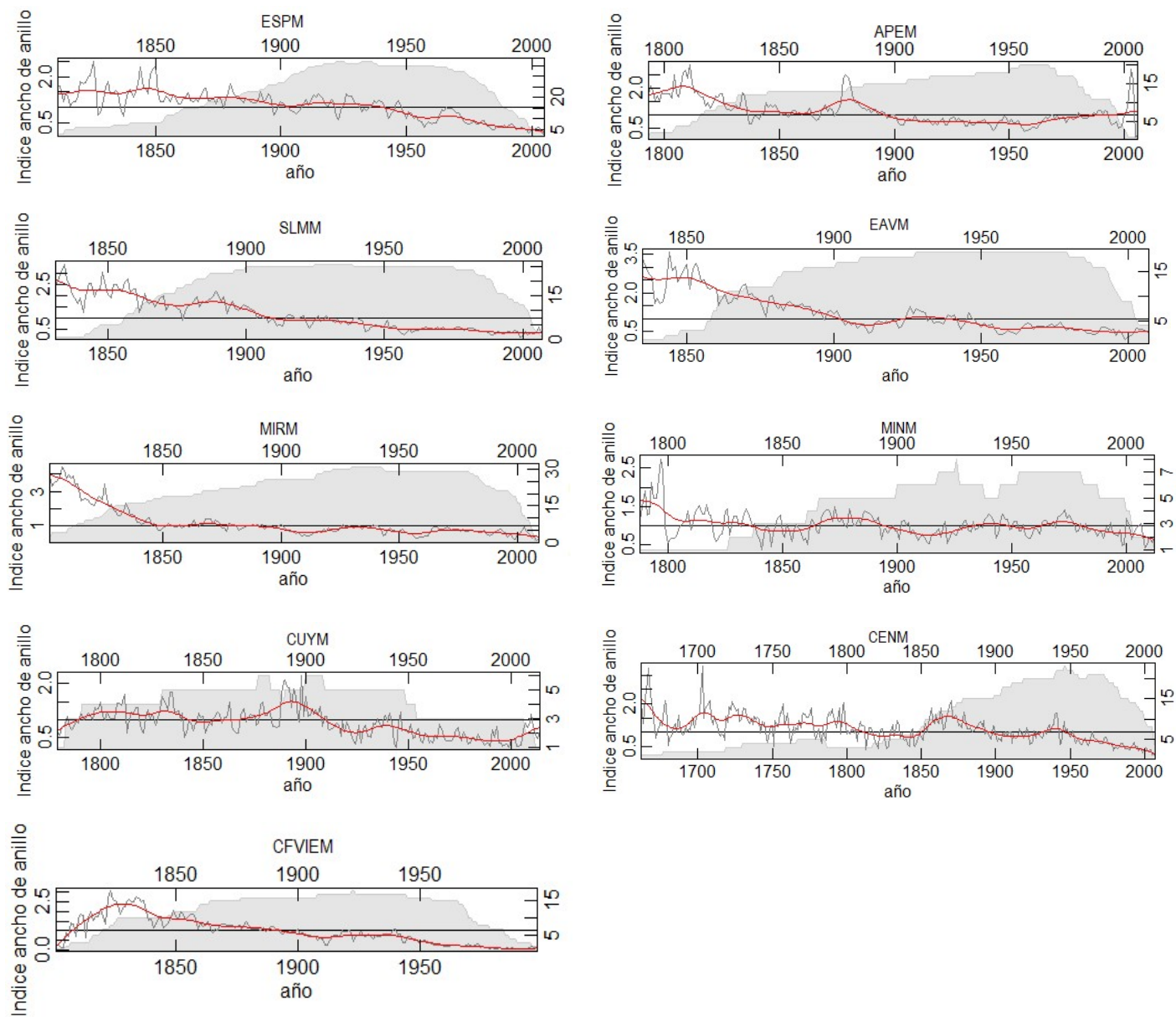


Figura 6. Cronologías estándar de individuos muertos de *A. chilensis*. En rojo se muestra el spline realizado cada 30 años. En gris se presenta el número de series incluidas para cada año. (Ver tabla 2 para el detalle de los códigos).

Sitio/período	1905 1909	1910 1914	1915 1919	1920 1924	1925 1929	1930 1934	1935 1939	1940 1944	1945 1949	1950 1954	1955 1959	1960 1964	1965 1969	1970 1974	1975 1979	1980 1984	1985 1989	1990 1994	1995 1999	2000 2004	2005 2009	2010 2014
ESP												4,76	4,76	4,76	9,52	9,52	14,29	9,52	19,05	9,52	14,29	
APE													7,69	15,38		23,08	7,69		23,08	15,38	7,69	
SLM																7,14	7,14	14,29	7,14	35,71	28,57	
EAV																8,33	8,33	16,67	16,67	33,33	16,67	
MIR								5,56								5,56	11,11	11,11	5,56	33,33	27,78	
MIN					16,67											16,67	16,67			16,67		33,33
CUY	16,67									16,67							16,67				16,67	33,33
CEN									7,14	7,14					7,14	14,29			7,14	14,29	42,86	
CFVIE								11,11						33,33	11,11	11,11	11,11		22,22			

Tabla 5. Porcentajes de individuos muertos por sitio en períodos de 5 años. En rojo períodos de mayor mortalidad para cada sitio. (Ver Tabla 2 por el detalle de los códigos)

5.1.2 Comparación de patrones de crecimiento promedio entre sitios

Los análisis de correlación entre las cronologías residuales para el periodo común 1866-1948 resultaron en todos los casos positivas. En general sitios con posiciones cercanas entre sí dentro del gradiente presentaron valores de correlación más altos (colores rojos, Tabla 6).

Tabla 6. Coeficientes de correlación (Spearman) calculados para un nivel de significancia $\alpha=0,05$. Se presenta la escala de colores para los rangos de correlación en función de los percentiles del 33% y del 66%. (Ver tabla 2 para el detalle de los códigos).

	<i>ESPM</i>	<i>APEM</i>	<i>SLMM</i>	<i>EAVM</i>	<i>MIRM</i>	<i>MINM</i>	<i>CUYM</i>	<i>CENM</i>	<i>CFVIEM</i>
<i>ESPM</i>	1								
<i>APEM</i>	0,516232	1							
<i>SLMM</i>	0,606972	0,391518	1						
<i>EAVM</i>	0,578012	0,551453	0,711365	1					
<i>MIRM</i>	0,56826	0,580318	0,714388	0,831695	1				
<i>MINM</i>	0,417823	0,416449	0,48482	0,513987	0,613526	1			
<i>CUYM</i>	0,327857	0,280142	0,541328	0,577668	0,591106	0,39455	1		
<i>CENM</i>	0,472078	0,393586	0,556796	0,65109	0,661719	0,596015	0,700667	1	
<i>CFVIEM</i>	0,438636	0,416682	0,596125	0,618331	0,637054	0,470404	0,638313	0,66439	1

 $r \leq 0,54$ (percentil 33%)
 $0,54 < r \leq 0,65$ (percentiles 33% y 66%)
 $r > 0,627$ (percentil 66%)

El análisis por conglomerados, en el que se evaluó la similitud de las cronologías, resultó en dos grandes grupos para un valor de disimilitud de 1,46 (valor de distancia del 75% del rango de distancias observadas) (Figura 7). Estos fueron, por un lado, los sitios *ESPM*, *EAVM*, *SLMM*, *MIRM*, *CFVIEM* y *APEM*; y por otro los sitios *MINM*, *CENM* y *CUYM*. Por otro lado, el 70,5% de la variabilidad en los patrones de crecimiento de individuos muertos de los diferentes sitios, fue explicado por la obtención de componentes principales a partir de los valores de diferentes variables para cada sitio en un Análisis de Componentes Principales (ACP).

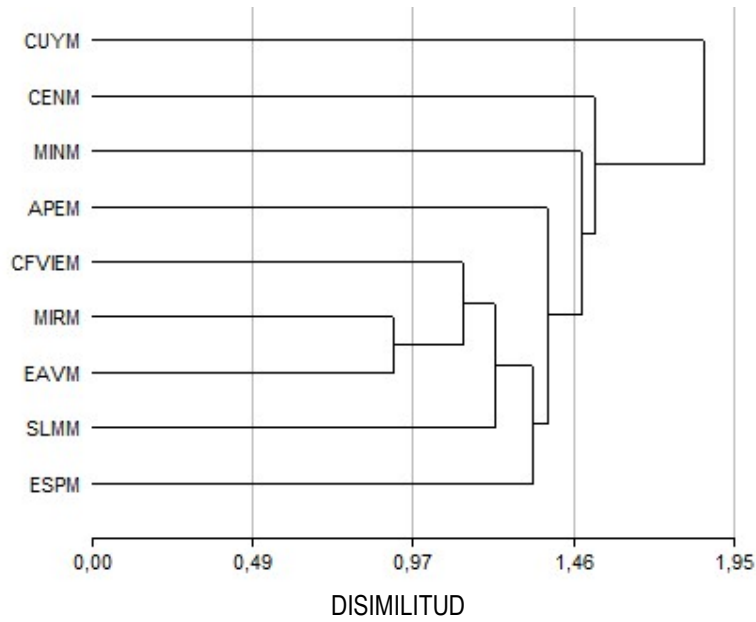


Figura 7. Dendrograma que muestra el agrupamiento de las cronologías residuales de *A. chilensis* para el periodo común 1866 -1948. El eje de las abscisas muestra la distancia a la se unieron las cronologías (ver Tabla 2 por el detalle de los códigos).

Del ACP resultó un 70,5 % de la variabilidad explicada por los componente principales 1 (48,1 %) y 2 (22,4 %). El biplot muestra que considerando el Componente Principal (CP)1 la variabilidad de los sitios MIRM, APEM, ESPM y SLMM con valores negativos para este componente, se relaciona con las variables exposición, altitud, precipitación media anual, latitud y ancho de anillo. Mientras que CUYM, CFVIEM, CENM, MINM y EAVM, ubicados en el cuadrante positivo de este componente, se relacionan con las variables distancia a cuerpos de agua, longitud y pendiente (Figura 8). El Componente Principal (CP) 2 por su parte, muestra que la variabilidad del ancho de anillos de los sitios APEM, MIRM, CFVIEM, CUYM y CENM con valores positivos de este, se relacionan con las variables distancia al cuerpo de agua, exposición, altitud y precipitación media anual; mientras que MINM, EAVM, SLMM y ESPM con valores negativos, presentan mayor relación con la pendiente, la longitud, el ancho de anillo medio y la latitud. Los sitios CFVIEM y ESPM se ubicaron en zonas en las que el CP2 presenta valores cercanos a 0.

A través del biplot (Figura 8), también fue posible analizar de manera conjunta el comportamiento de las variables biofísicas en cada sitio. En el caso de la precipitación media anual los sitios ESPM y APEM presentaron valores mayores. Para la variable ancho de anillo los sitios SLMM y EAVM fueron los que presentaron valores más altos. Por otro lado, MIRM presenta mayor distancia al cuerpo de agua y altitud, y los sitios CFVIEM, MINM y CENM son los que presentan mayor pendiente. A su vez, las variables

pendiente y longitud presentaron correlación positiva entre ellas, al igual que la distancia a cuerpo de agua y la altitud, y esta última con la orientación.

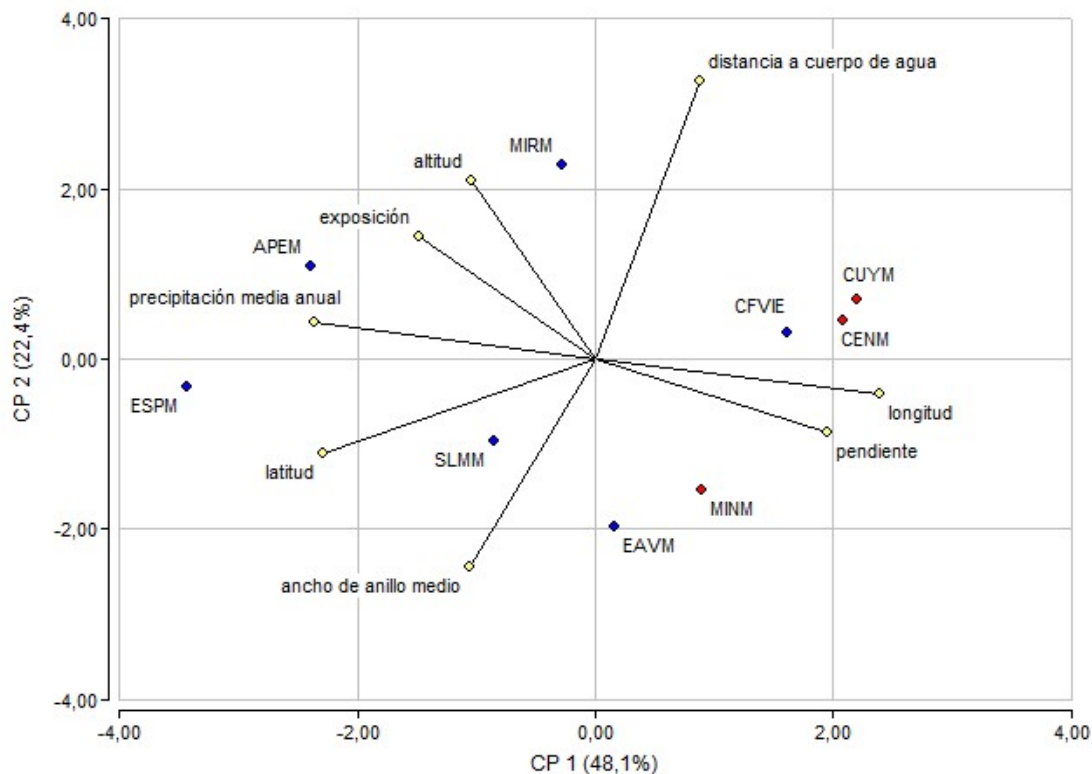


Figura 8. Análisis de componentes principales. Variables: Distancia a cuerpo de agua, altitud, pendiente, exposición, precipitación media anual, latitud y longitud, ancho de anillo medio. Casos: Sitios de muestreo. En rojo y azul se diferencian los sitios agrupados en los conglomerados (Ver tabla 2 para el detalle de los códigos).

5.1.3 Tasas de crecimiento previas a la muerte dentro y entre sitios

Los resultados de las pruebas de Kruskal Wallis indican que, teniendo en cuenta las ventanas temporales de 5, 10 y 15 años previos a la muerte, los sitios que presentaron diferencias significativas en su crecimiento fueron CFVIEM y CENM (Tabla 7). Para el caso de CFVIEM las tasas de crecimiento durante los 5 y los 15 años previos a la muerte presentaron valores significativamente mayores que durante los 10 años previos a la muerte, esto se evidencia en los mayores valores de rangos que presentan en los resultados de la prueba. De forma similar, para el sitio CENM durante los 5 y 15 años previos a la muerte las tasas de crecimiento fueron significativamente mayores que en los 10 años previos a la muerte, y durante los 5 años previos a la muerte, fueron mayores que en los 15 aunque estas diferencias no fueron significativas.

El análisis individual de la tasas de crecimiento de los árboles en las diferentes ventanas temporales (15, 10 y 5 años previos a la muerte) nos permite ver que, en promedio, todos

los sitios presentaron tasas de crecimiento positivas (Figura 9). Con la excepción del sitio SLMM, el valor medio de las tasas de crecimiento en los 5 años previos a la muerte fue mayor que en los 10 y 15 años, sin embargo, las diferencias entre estos valores solo fueron significativas para los sitios CENM y CFVIEM (Tabla 7). Particularmente el sitio APEM fue el que presentó los valores más bajos mientras los sitios ESPM y CFVIEM presentaron los valores más altos. Este último, por su parte, fue el que presentó menor variabilidad en sus tasas de crecimiento para todos los periodos (observado como el menor tamaño de la caja en el gráfico) mientras los sitios SLMM y APEM fueron los de mayor variabilidad.

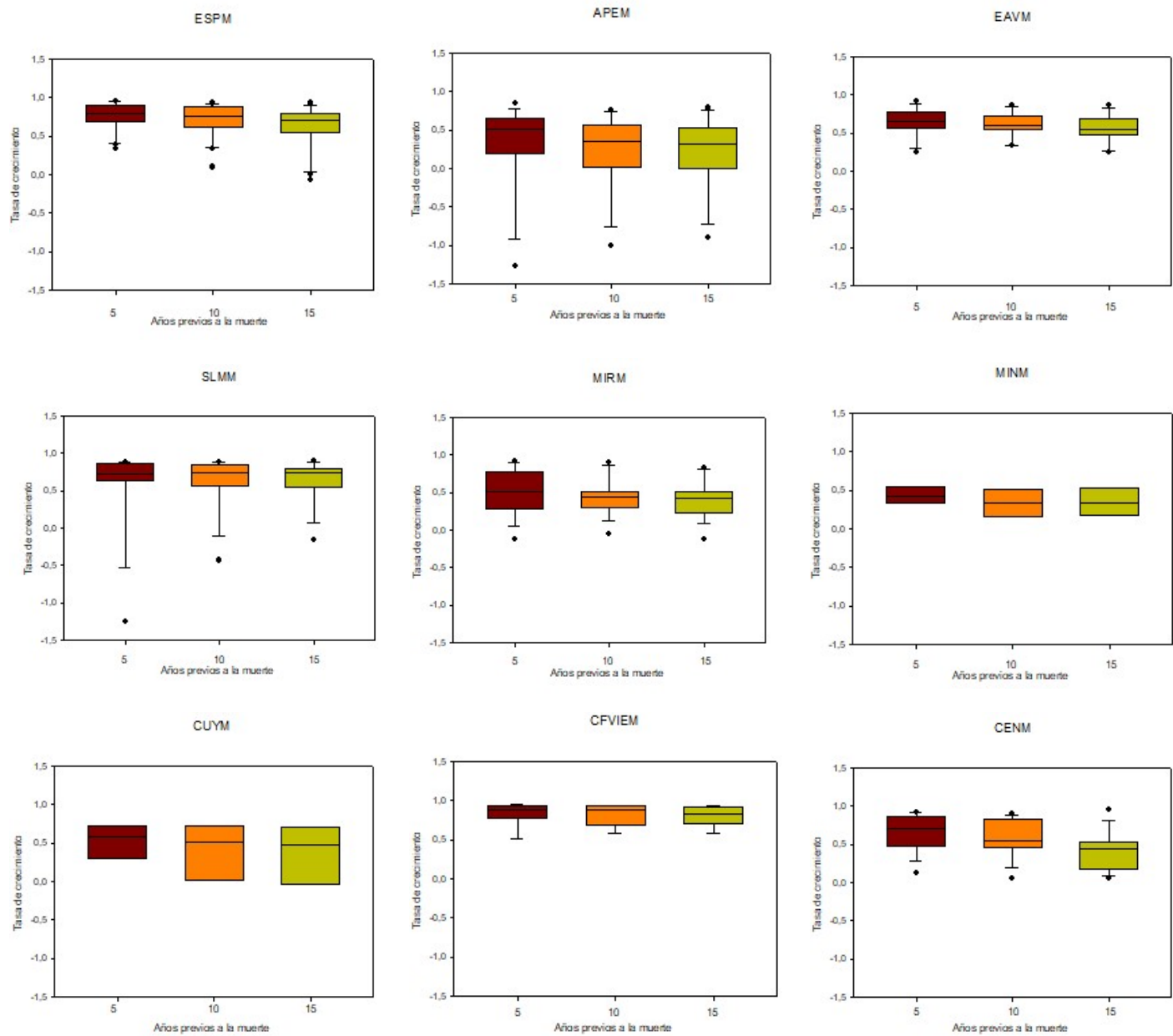


Figura 9. Tasas de crecimiento previas a la muerte para todos los sitios (ver Tabla 2 por el detalle de los códigos).

Tabla 7. Resultados de la prueba de Kruskal Wallis para las tasas de crecimiento previas a la muerte de cada sitio. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$). (Ver tabla 2 para el detalle de los códigos). * representa a sitios que presentaron diferencias significativas.

SITIO	Años previos a la muerte	Tasa de crecimiento media	Desv. estándar	Mediana	Rangos	H	p
ESPM	5	0,76	0,17	0,80		3,02	0,2214
	10	0,71	0,21	0,75			
	15	0,63	0,27	0,71			
APEM	5	0,30	0,57	0,51		0,78	0,6763
	10	0,24	0,49	0,36			
	15	0,22	0,48	0,31			
EAVM	5	0,66	0,18	0,66		2,77	0,2507
	10	0,62	0,15	0,61			
	15	0,56	0,17	0,55			
SLMM	5	0,58	0,56	0,72		0,32	0,8501
	10	0,62	0,35	0,74			
	15	0,63	0,28	0,74			
MIRM	5	0,50	0,30	0,52		1,31	0,5196
	10	0,43	0,23	0,44			
	15	0,40	0,23	0,42			
MINM	5	0,43	0,17	0,43		1,09	0,5805
	10	0,33	0,18	0,34			
	15	0,33	0,21	0,34			
CUYM	5	0,51	0,28	0,58		0,71	0,7000
	10	0,39	0,42	0,51			
	15	0,35	0,43	0,47			
CFVIEM	5	0,84	0,14	0,89	18,0 b	10,57	0,0051*
	10	0,82	0,14	0,88	7,0 a		
	15	0,57	0,11	0,63	17,0 b		
CENM	5	0,66	0,24	0,71	28,07 b	6,13	0,0466*
	10	0,59	0,24	0,56	16,47 a		
	15	0,41	0,25	0,44	24,47 ab		

5.2. Patrones de crecimiento de individuos muertos e individuos vivos.

5.2.1 Comparación entre individuos muertos y vivos dentro de sitios

Para todos los sitios, las cronologías de individuos muertos y las cronologías de individuos vivos presentaron correlaciones positivas entre sí, con un máximo de 0,839 y un mínimo de 0,683 para los sitios ESPM y APEM respectivamente (Tabla 8). Similitudes y diferencias aparecen al comparar visualmente cronologías de individuos muertos e individuos vivos en los distintos sitios ubicados a lo largo del gradiente (Figura 11).

Todos los sitios presentaron algún periodo de similitud en los patrones de individuos muertos y vivos, para el caso del sitio SLMM sobre todo a partir del año 1900 donde la similitud es más notoria. El análisis de los patrones de crecimiento promedio (cronologías) de individuos muertos y vivos a lo largo del tiempo arroja resultados contrastantes. Por un lado, se observa que los sitios SLMM, MINM y APEM presentan largos periodos con un crecimiento de individuos muertos mayor o similar al crecimiento de los individuos vivos; mientras que para los sitios ESPM y EAVM se muestra la relación inversa (Figura 11). En cambio, los sitios MIRM, CENM, CUYM y CFVIEM, por su parte, exhibieron periodos de diferente comportamiento, algunos en los que su crecimiento estuvo por encima de los individuos vivos y otros en los que estuvo por debajo (Figura 10). Además, en los sitios SLMM, EAVM, MIRM y MINM se observa que en los últimos años previos a la muerte el crecimiento de individuos muertos fue similar o mayor que el de individuos vivos; mientras que para ESPM, APEM, CUYM, CFVIEM y CENM presentan un crecimiento menor que el de individuos vivos. A su vez, se destacaron desvíos extremos o “picos en el crecimiento” que se comportan de forma diferente entre los patrones de individuos muertos y vivos. Como por ejemplo los ocurridos en el sitio APEM alrededor de 1870 y en la década de 1970, en MIRM cerca del año 1830, en CENM en las décadas de 1870 y 1970, y en el sitio CFVIEM entre 1820 y 1850. Sin embargo, aunque estas diferencias pueden observarse en las representaciones gráficas, la comparación cuantitativa entre las cronologías de ancho de anillo de individuos vivos y muertos no arrojaron para ninguno de los sitios diferencias significativas entre el valor del incremento medio de ancho de anillo (Tabla 8).

Tabla 8. Coeficientes de correlación (Spearman) y Pruebas T entre medias cada par de cronologías (muertos y vivos) para periodos comunes (Ver Tabla 2 por el detalle de los códigos).

Sitio	Cron. Vivos		Cron. Muertos		Período común	Correlación	prueba de T	
	N° series	N° Ind.	N° Series	N° Ind.			Valor de t	p- valor
ESPM	69	45	38	21	1814 - 2002	0,839	-0,67	0,5011
APEM	38	26	20	13	1812 - 1997	0,683	0,02	0,9807
SLMM	85	53	26	14	1847 - 2003	0,748	0,58	0,5612
EAVM	49	36	19	12	1857 - 2003	0,707	-0,20	0,8437
MIRM	63	40	31	18	1810 - 2006	0,707	0,28	0,7791
MINM	60	35	10	6	1866 - 1986	0,741	0,86	0,3881
CUYM	77	54	8	6	1830 - 1948	0,799	-0,58	0,5671
CENM	55	36	27	14	1767 - 2006	0,795	-0,38	0,7064
CFVIEM	53	48	18	9	1816 - 1986	0,732	-0,02	0,9865

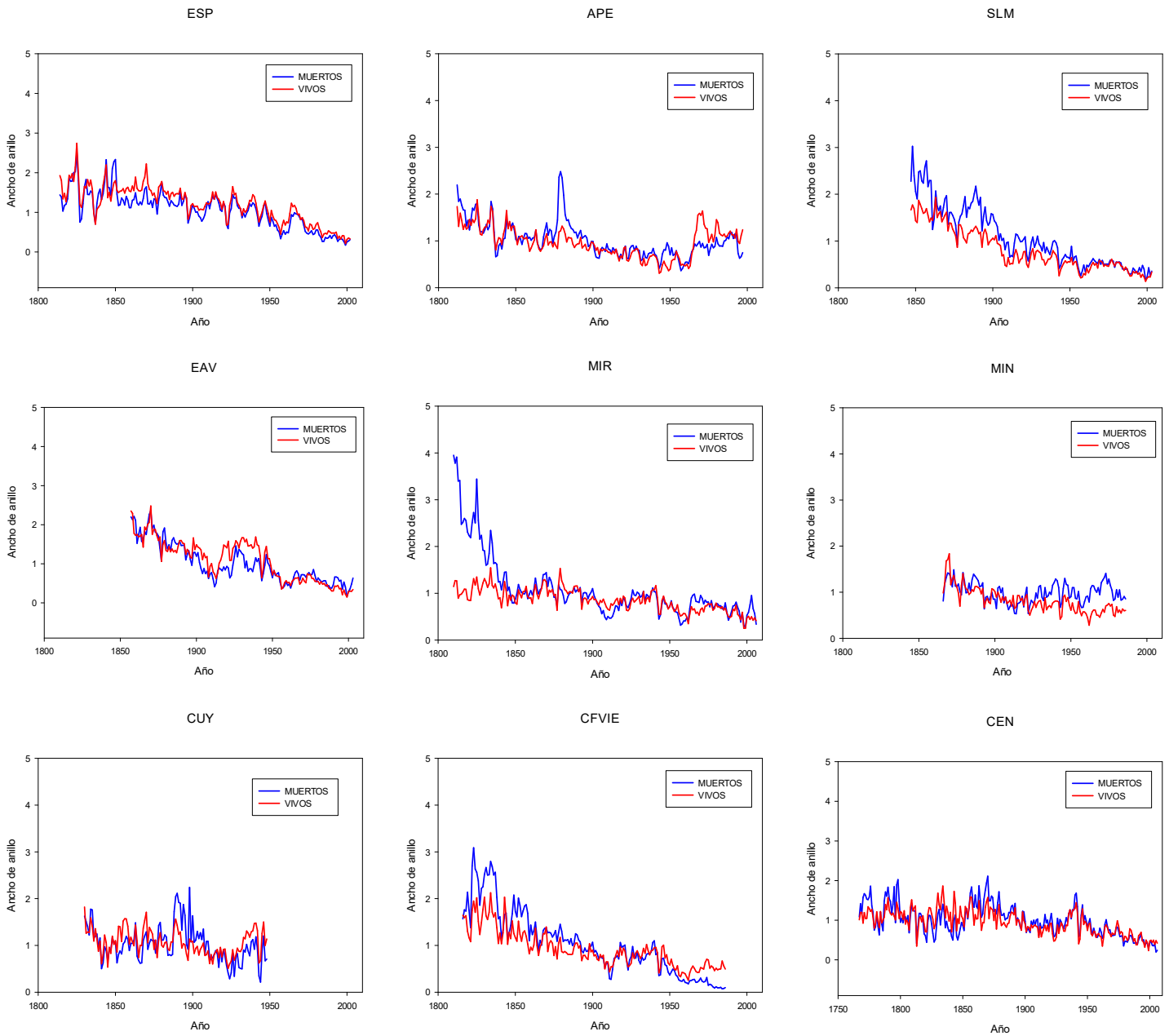


Figura 10. Patrones de crecimiento promedio de individuos muertos y vivos por sitio.

5.2.2 Comparación de valores de crecimiento previo a la muerte para cada sitio

La comparación entre el crecimiento individual (series) de individuos muertos y el crecimiento promedio de los vivos para una misma ventana temporal, arrojó que en 5 de 9 (ESPM, APEM, CUYM, CFVIEM Y CENM) sitios el crecimiento de los individuos muertos previo a la muerte fue menor o similar (diferencias menores a 0,2) que el del promedio de los individuos vivos para el mismo periodo (Figura 12). Los sitios EAVM, SLMM, MIRM y MINM presentaron diferencias más positivas, esto se observa en la posición de las cajas graficadas; en cambio los sitios ESPM, APEM, CUYM; CFVIEM Y CENM presentaron resultados opuestos. La ventana temporal analizada, a rasgos

generales, no modificó el patrón de los sitios aunque para algunos sitios (ESPM, MINM, CUYM) al tener en cuenta el periodo de 15 años el crecimiento de los individuos muertos fue mayor en relación a los vivos respecto de periodos temporales de 10 y 5 años antes de la muerte.

Los sitios APEM y SLMM fueron los que presentaron valores atípicos más extremos, es decir, diferencias más negativas y más positivas respectivamente. El sitio EAVM fue el que presentó menor variabilidad, es decir valores más homogéneos en las diferencias de crecimiento entre muertos y vivos para los diferentes periodos temporales previos a la muerte. En cambio MINM y CUYM, presentaron las mayores variabilidades para todos los periodos estudiados, estos comportamientos se evidencian en el tamaño de las cajas graficadas (Figura 12).

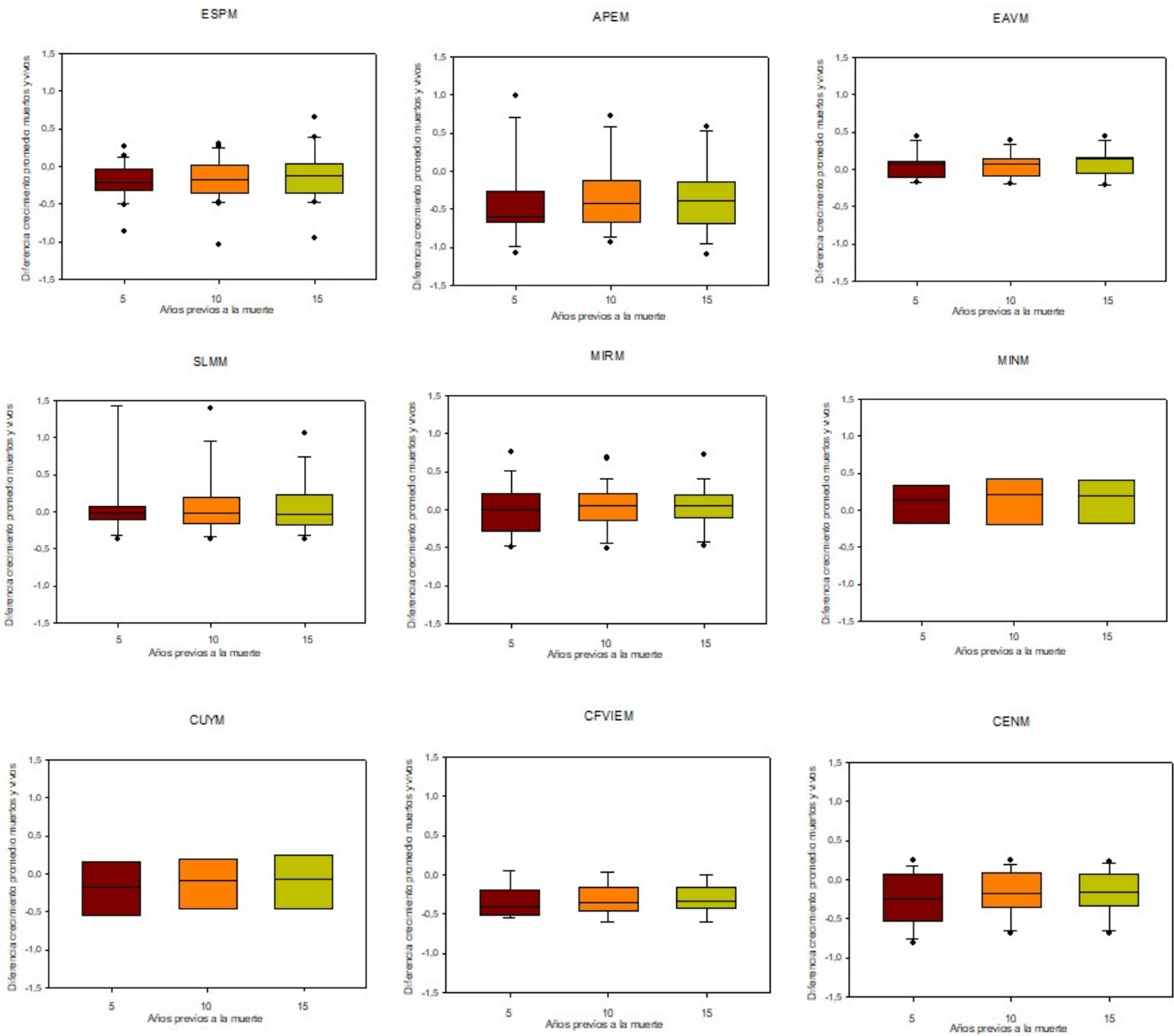


Figura 12. Diferencias de crecimiento promedio entre individuos muertos e individuos vivos por sitio. (Ver tabla 2 por el detalle de los códigos.

6. Discusión

En base a los resultados obtenidos, podemos afirmar que se cumple la primera hipótesis planteada, es decir, que **los patrones de crecimiento de individuos muertos de *A. chilensis* pertenecientes a sitios ubicados hacia el este del gradiente presentan menor crecimiento en comparación con los sitios del centro y el oeste del gradiente**. Estos últimos sitios reciben, en promedio, entre un 50 a 100% más de precipitaciones que aquellos situados en el extremo este del gradiente estudiado (Cordón et al., 1993). Este resultado era predecible ya que en general, en las áreas centrales y más productivas de las distribuciones de las especies, donde los individuos crecen más rápido, los individuos son más altos y están más limitados por la luz que por el agua. En cambio, en el límite seco de la distribución de las especies los árboles crecen más lento, tienen menor altura y tamaño respecto a los sitios húmedos, y también menos follaje en relación a las raíces (Suarez y Kitzberger, 2010).

Si bien las diferencias en el crecimiento promedio de individuos muertos para los distintos sitios eran esperables, encontramos también que los patrones temporales de crecimiento presentaron una alta variabilidad a lo largo del gradiente. Esto incluye, cambios en las tendencias de crecimiento (aumentos y disminuciones), así como diferencias en la longitud de las cronologías y el periodo temporal abarcado por ellas (fechas de mortalidad de los individuos que componen las cronologías en los sitios de estudio).

Si bien tendencias de aumento del crecimiento previas al año 1900 y tendencias de disminución en el crecimiento alrededor de los años 1900, 1922-23, 1943-44 y 1990, observadas para algunos sitios y en mayor medida entre sitios cercanos, permiten pensar en una señal común a lo largo del gradiente. Sumadas a la relación con los altos valores de correlación obtenidos y con los patrones descritos en otros estudios (Villalba y Veblen, 1998, Amoroso et al., 2015), se observaron agrupaciones que diferencian entre sí a los patrones de crecimiento de distintos sitios. Al igual que el crecimiento promedio, los patrones temporales de crecimiento correspondientes a sitios ubicados en el centro del gradiente de precipitación (EAVM, SLMM y MIRM) fueron similares a aquellos ubicados en el extremo oeste del gradiente (ESPM y APEM). Por otro lado, los patrones en sitios con precipitación media y baja (CUYM, MINM, y CENM), presentaron mayor similitud entre ellos. De este modo, tanto el crecimiento radial promedio como los patrones temporales de crecimiento permiten distinguir dos grandes grupos para el rango de condiciones bajo las cuales *A. chilensis* crece. Por un lado, bosques creciendo en sitios con alta precipitación y por otro, bosques creciendo en sitios con baja precipitación. Estos patrones de crecimiento difieren de las clasificaciones de tipos de bosque existentes para

la especie donde diferentes autores distinguen entre tres y cuatro tipos según la fisonomía de estos (Dezzotti y Sancholuz, 1991; Pastorino, 2006). Las agrupaciones obtenidas a partir de los análisis de conglomerados y componentes principales, también dan cuenta de la distribución de la variabilidad en dos grandes grupos. Esto además, se refuerza al observar la relación con las variables biofísicas de los distintos sitios, donde la variabilidad de un grupo, se asocia con altos valores de precipitación media anual, alto valor de ancho de anillo y bajos valores de pendiente; mientras que el otro grupo comparte las condiciones opuestas de las variables mencionadas para el primer grupo. Es decir que si bien algunos bosques difieren en sus características fisonómicas, como por ejemplo el caso de MINM y CENM, su crecimiento se comportó de forma similar. Esto podría deberse a la influencia de las condiciones biofísicas como pendiente, exposición y altitud en el crecimiento de la especie. Estos resultados coinciden con trabajos previos en donde se observa que, diferencias en la exposición de las laderas (Norte versus Sur) afectan el crecimiento de individuos de distinto sexo de *A. chilensis* (Nuñez et al., 2008). A su vez, diversos autores han reportado que algunos aspectos de la dinámica de diferentes tipos de bosque en los Andes Patagónicos tales como el establecimiento, el crecimiento radial y la mortalidad, varían según las condiciones ambientales de cada sitio (Kitzberger et al., 2000, Suarez y Kitzberger, 2010, Nuñez et al. 2008, Srur et al., 2016). Particularmente, las diferencias en la mortalidad arbórea de otras especies de coníferas y especies tropicales, no fue explicada en su totalidad por las diferencias en la disponibilidad hídrica dentro de gradientes pluviométricos, sino que se relacionaba con distintas condiciones topográficas, mostrando diferencias en la mortalidad entre sitios bajos y planos, y sitios más altos y con pendiente (Zulueta, 2016). De manera similar, el análisis de las cronologías de individuos muertos de otras especies de coníferas, han presentado comportamientos diferentes en gradientes altitudinales, y según las exposiciones de los sitios en los que se encontraban (Viguera Moreno, 2012, Gonzalez-Caro et al., 2016). Por otro lado, condiciones como la presencia de cuerpos de agua cercanos, también podrían ser determinantes de la variabilidad en los patrones de crecimiento debido a su relación con la humedad y disponibilidad hídrica de los sitios. Sin embargo, es necesario indagar más sobre mecanismos que permitan explicar la respuesta de *A. chilensis* a estas condiciones en los diferentes sitios de muestreo. Así como, la aplicación de una metodología que determine de forma clara y precisa las distancias entre sitios y cuerpos de agua y, el área de influencia de estos últimos sobre las condiciones de humedad, disponibilidad hídrica, etc. En resumen, todo lo anteriormente expuesto evidencia que la respuesta de la vegetación no sólo está relacionada a un gradiente de precipitación, sino también a todo un complejo de condiciones físicas relacionadas entre sí como lo sugieren algunos autores (Kitzberger et

al. 2012). De esta forma, la influencia de diferentes condiciones ambientales en cada sitio, podrían afectar las dinámicas locales direccionando y modificando la variabilidad en los patrones de crecimiento de *A. chilensis*.

La frecuencia de los eventos de mortalidad fue variable, difiriendo marcadamente entre sitios a lo largo del gradiente estudiado. Sin embargo, y de forma similar a lo reportado previamente para la especie (Villalba y Veblen, 1998) sitios cercanos entre sí, como ESPM y APEM, y por otro lado SLMM, EAVM y MIRM presentaron concordancia respecto de las fechas de mortalidad, periodos 1995 – 1994 y 2000 – 2004, respectivamente. Por otro lado, algunos sitios reportan fechas con alta mortalidad que no se observan en otros, como CUYM (periodo 2010 - 2012), APEM (periodo 1980 - 1984), CFVIEM (periodo 1970 - 1974). De este modo, la variabilidad presente en las fechas de mortalidad de los distintos sitios, concuerda con las reportadas para la especie en ambientes similares (Villalba y Veblen, 1998, Amoroso et al., 2015). La falta de un patrón regional común en los patrones temporales de mortalidad refuerza la hipótesis de la influencia de las condiciones biofísicas del sitio sobre la dinámica y crecimiento en esta especie. Sitios con pendientes similares como MIRM y CFVIEM presentaron mayor relación entre sus patrones, mientras que sitios con diferencias en sus pendientes como MIRM y ESPM presentaron menos relación entre ellos. Algo similar ocurre con la exposición, sitios con similitud en la exposición como MIRM y CFVIEM se relacionaron más fuertemente entre ellos. Esto es coincidente con otros antecedentes sobre la dinámica de crecimiento de *A. chilensis* y otras especies donde la pendiente, exposición y altitud de los sitios modificaba los patrones de crecimiento, mortalidad y distribución de los árboles (Núñez et al., 2008, Zulueta, 2016; González-Caro, 2016).

Aunque la muerte de árboles involucra múltiples procesos que son difíciles de entender y reconstruir, el estudio de los patrones de crecimiento permite realizar aproximaciones a los mecanismos que la originan (Bigler et al., 2007, Amoroso et al., 2015). La mortalidad puede resultar de procesos alogénicos como disturbios o estrés ambiental y/o de procesos autogénicos relacionados a características genéticas o dinámica del rodal (Villalba y Veblen, 1998, Williamson et al., 2000, Amoroso et al. 2015). Estudios de mortalidad a nivel global, asumen que eventos que afectan en un mismo lugar y año resultan en un mismo proceso de mortalidad, a diferencia de muertes separadas en el tiempo que podrían ser resultado de otras dinámicas (Cailleret et al., 2017). La característica del muestro realizado en este estudio, donde se excluyeron árboles con evidencia de muerte por fuego, viento o mal del ciprés, permite reducir las posibilidades de la influencia de estos eventos sobre la mortalidad. De este modo, se conduce a hipotetizar sobre el rol de las condiciones de sequía ocurridas en el norte de la Patagonia

durante los últimos 100 años. Dependiendo de la severidad de los eventos de sequía y la condición fisiológica de los árboles, se ha encontrado que la mortalidad arbórea aumenta durante o después de las sequías y que las respuestas de los árboles a las mismas no son lineales (Villalba y Veblen, 1998, Bigler et al., 2007). Las fechas de muerte y los momentos de disminución del crecimiento en este estudio coinciden, en algunos casos, con los reportados por distintos autores en ambientes similares para esta especie. Para los años 1912-13, 1942-43, 1988 y 1991 se registran eventos mortalidad asociados a sequías para sitios húmedos y secos (Villalba y Veblen, 1998, Amoroso et al., 2015) que coinciden con la disminución del crecimiento observada en nuestras cronologías. Por otro lado, los momentos de mayor frecuencia de eventos de mortalidad de este estudio, coinciden o son cercanos a los años de sequía, disminución del crecimiento o mortalidad reportados en otros estudios: 1974, 1979, 1981, 1991-92, 1998-99 y 2004 (Villalba y Veblen, 1998, Amoroso et al., 2015). Así, la ocurrencia de eventos de sequía, diferencias en las condiciones biofísicas de los sitios y las condiciones fisiológicas de los árboles, podrían explicar las diferencias en los momentos de disminución del crecimiento y de mayor mortalidad que se presentan en el gradiente (Nuñez et al., 2008, Kitzberger et al., 2012, Zulueta, 2016).

En relación a la segunda predicción, y contrariamente a lo esperado, **no se encontraron diferencias en las tasas de crecimiento previas a la muerte a lo largo del gradiente.** Numerosos estudios afirman que, árboles en proceso de muerte, presentan por lo general menores tasas de crecimiento previas a la muerte (Pedersen, 1998; Bigler y Bugmann, 2004; Cailleret et al., 2016). A pesar de esto, una gran variedad de patrones de crecimiento antes de la mortalidad se han descrito en la literatura, desde reducciones abruptas o graduales del crecimiento a los aumentos del crecimiento antes de la muerte (Villalba y Veblen, 1998, Cailleret et al., 2017). Esta variabilidad está probablemente asociada con diferencias en las estrategias de las especies para hacer frente al estrés ambiental, y en su asignación de recursos a diferentes destinos como el crecimiento y el almacenamiento (Dietze et al., 2014). En la mayoría de nuestros sitios, el crecimiento promedio de los individuos muertos fue mayor durante los 5 años previos a la muerte en comparación con ventanas temporales más amplias (10 y 15 años); aún más, para dos sitios (CFVIEM y CENM) estas diferencias fueron significativas. Indicando mayor crecimiento en los 5 años, respecto de los 10 y los 15 años previos a la muerte en ambos sitios. Este comportamiento ha sido reportado en estudios recientes para diferentes especies, donde para el 16% de los eventos de mortalidad, se observó un aumento en el crecimiento con una mediana de 4 años previos a la muerte (Cailleret et al., 2017). Esto sugeriría, como lo indican estudios previos, que el crecimiento radial puede ser priorizado

hasta el punto de muerte independientemente del estrés ambiental, o que el estrés puede ser lo suficientemente fuerte para matar árboles sin impacto en el presupuesto de carbono y su asignación al crecimiento (Ferrenberg et al., 2014, Rowland et al. 2015, Berdanier y Clark, 2016, Herguido et al., 2016).

Respecto de la segunda hipótesis planteada, se puede afirmar que la misma se cumple parcialmente, ya que existen algunas **diferencias entre los patrones de crecimiento promedio de individuos muertos e individuos vivos**. La primera predicción, se cumple de forma parcial, ya que encontramos **periodos donde los individuos muertos crecieron menos que los individuos vivos y viceversa**. A su vez, **estas diferencias no muestran una tendencia sostenida a lo largo del gradiente**, con lo cual la segunda predicción no se cumple. Las correlaciones entre los patrones de individuos muertos e individuos vivos dan cuenta de una señal común que actúa de forma similar sobre ambos grupos, al igual que la ausencia de diferencias significativas entre las cronologías residuales de los sitios. Los valores de correlación y las similitudes entre las cronologías, no estarían asociadas a la ubicación de los sitios en el gradiente, es decir, sitios húmedos no presentan similitud entre ellos así como tampoco los sitios mésicos y secos. Estos comportamientos podrían estar asociados a condiciones particulares de cada sitio como fuera sugerido previamente, o a diferentes historias de uso, que si bien se tuvieron en cuenta en el muestreo, algunos individuos podrían haber estado influenciados por eventos que datan de varios años previos a la colecta del material. Algunos estudios evidencian que los cambios de uso de la tierra y gestión de los bosques condicionan en gran medida cómo estos responderán a la variabilidad en las condiciones climáticas a las que están sometidos (Linares et al., 2012, Sánchez-Salguero et al., 2012, Viguera Moreno, 2012).

Por otro lado, encontramos que en general **el crecimiento individual de los árboles previo a la muerte fue similar o menor al crecimiento promedio de individuos vivos para el mismo sitio**, permitiendo el **cumplimiento parcial de la tercera predicción planteada**. Las diferencias tomaron en 5 de 9 sitios (ESPM, APEM, CUYM, CFVIEM y CENM) valores negativos, sugiriendo que los árboles que murieron, crecieron en el periodo previo a la muerte menos que el promedio de los vivos. En cambio, para 4 de 9 sitios (SLMM, EAVM, MIRM y MINM) estas diferencias tomaron valores positivos indicando, que en estos sitios algunos árboles crecieron, previo a la muerte, más que el promedio de los vivos. Estas diferencias en el crecimiento individual de los individuos muertos concuerdan con el comportamiento promedio a escala de sitio. Ya que, al tener en cuenta el crecimiento promedio, se observó que en los sitios SLMM, EAVM, MIRM y MINM los individuos muertos crecieron igual o más que los vivos en los cinco años

previos a la muerte. Esto último, sumado a las tasas de crecimiento previas a la muerte, discutidas anteriormente, reforzaría la idea planteada respecto de la existencia de algún tipo de mecanismo o respuesta que le confieran a los árboles mayor resistencia o “fortaleza” frente a eventos de mortalidad. Sin embargo, y aunque antes de la muerte los individuos mostraron tasas de crecimiento positivas, al tener en cuenta las diferencias entre el crecimiento individual previo a la muerte y el crecimiento promedio de los individuos vivos (observado en la fig. 12), en algunos sitios los árboles muertos crecieron menos que los vivos. Además, las diferencias no mostraron en general una tendencia en las distintas ventanas temporales. Debido a la presencia de esta variabilidad en los comportamientos individuales de los árboles muertos respecto de los vivos, serán imprescindibles estudios futuros. Que contemplen los diseños de muestreo necesarios para poder realizar comparaciones individuales entre árboles vivos y muertos cercanos, en los diferentes sitios, que den información sobre la sociabilidad de los individuos del rodal, y que abarquen periodos de tiempo más extensos.

7. Conclusión

El estudio de patrones de crecimiento de árboles muertos a lo largo del gradiente de precipitación en el que se distribuye *Austrocedrus chilensis*, nos permite comprender similitudes y diferencias en la mortalidad en distintas porciones del mismo y acercarnos a las variables que influyen en ella. Dado el gradiente de precipitación en el que se distribuye *A. chilensis*, los individuos muertos de sitios ubicados hacia el este, crecen menos que los pertenecientes a sitios de la zona oeste y centro del gradiente. Aunque se observaron tendencias comunes, como por ejemplo la disminución de crecimiento luego del año 1900 para 8 de los 9 sitios, el crecimiento de individuos muertos de *A. chilensis*, es variable a lo largo del gradiente pluviométrico en el que se distribuye la especie. La variabilidad en el crecimiento de los individuos es similar entre sitios húmedos y mésicos y entre sitios mésicos y secos, pero difiere significativamente entre sitios húmedos y secos permitiendo distinguir dos grandes grupos. Si bien para la distribución de la especie, diferentes autores distinguen entre tres y cuatro tipos de bosques según las características fisionómicas de estos, los patrones de crecimiento de individuos muertos encontrados en este estudio permitirían solo agrupar los bosques en dos tipos centro-oeste y centro-este. Este estudio da cuenta de la importancia de las variables biofísicas de los sitios en el comportamiento del crecimiento de individuos muertos.

El comportamiento de los individuos muertos en relación a los vivos no mostró una tendencia clara tanto dentro de cada sitio y/o a lo largo del gradiente. A escala individual, al tener en cuenta el crecimiento previo a la muerte de cada uno de los individuos

muestreados, se observó un comportamiento variable respecto del crecimiento promedio de los vivos. Pero al tener en cuenta la escala de rodal, en los años previos a la muerte, las tasas de crecimiento de los individuos muertos son positivas en general, y con valores más positivos en los 5 años previos a la muerte. En 4 de los 9 sitios el crecimiento medio previo a la muerte de los individuos muertos fue similar o mayor que el de los vivos. Este comportamiento previo a la muerte ocurrido en algunos sitios, sugiere la existencia de algún mecanismo de resistencia a la muerte en el que los individuos aumentan su crecimiento antes de morir.

La comparación con individuos sobrevivientes de la misma especie permite comenzar a echar luz sobre la ocurrencia de comportamientos diferenciales entre los individuos que murieron y los que no. Obteniendo información valiosa sobre el proceso de mortalidad y brindando aportes para detectar y caracterizar sus causas y pensar en mecanismos de detección temprana de riesgos de mortalidad.

El estudio del crecimiento y los patrones de mortalidad a lo largo del gradiente en el que se distribuye esta especie representa un novedoso aporte que contribuye a mejorar el entendimiento de la dinámica y el comportamiento de la especie en diferentes condiciones ambientales. Las diferencias encontradas en este estudio, son el primer acercamiento a una caracterización regional del comportamiento de estos patrones. En el futuro, la relación de estos con las condiciones ambientales de la distribución de la especie será la clave para el diseño de estrategias de manejo que permitan adaptar su uso y conservación a los cambios ambientales previstos, para intentar conocer y predecir su respuesta ante el escenario de cambio climático planteado para el futuro.

Por último, la posibilidad de realización de este tipo de estudios científicos en el marco de la formación de grado de recursos humanos es fundamental para incrementar el conocimiento y la calidad de profesionales de nuestro país, la apertura de los centros de investigación a la colaboración de estudiantes es una valiosa herramienta para acrecentar el conocimiento de nuestros ecosistemas naturales, sus dinámicas y poder trabajar en pos de adaptarnos de la mejor manera a los cambios climáticos previstos para el futuro.

8. Bibliografía

Adams, H. D., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G. A., Villegas, J. C., Breshears, D. D., Zou, C. B., y Huxman, T. E. 2009. Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the national academy of sciences*, 106(17): 7063-7066.

Allen, C. D. 2009. Climate-induced forest dieback: an escalating global phenomenon. *Unasylva*, 231(232), 60.

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, M., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D., Hogg, E. H., Gonzalez, P., Fensham, R., Zhen Zhangm, Castro, J, Demidova, N., Lim, J., Allard, G., Running, R., Semerci, R., Cobb, N.2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climatechange risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259 (4) 660–684

Allen, C. D., y Breshears, D. D. 1998. Drought-induced shift of a forest–woodland ecotone: rapid landscape response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 95(25), 14839-14842.

Amoroso M.M., Daniels L.D. y Larson B.C. 2012. Temporal patterns of radial growth in declining *Austrocedrus chilensis* forests in Northern Patagonia: The use of tree-rings as an indicator of forest decline. *Forest Ecology and Management* 265:62–70.

Amoroso, M., y Suarez, M.L. 2015. La aplicación del análisis de los anillos de crecimiento a interrogantes ecológicos: Un breve repaso de la Dendrocronología en Hispanoamérica. *Revista Ecosistemas*, 24 (2), 1-6.

Amoroso, M. M., Daniels, L. D., Villalba, R., y Cherubini, P. 2015. Does drought incite tree decline and death in *Austrocedrus chilensis* forests? *Journal of vegetation science*, 26(6), 1171-1183.

Balzarini M., Bruno C., Córdoba M. y Teich I. 2015. Herramientas en el Análisis Estadístico Multivariado. Escuela Virtual Internacional (CAVILA). Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.

Bianchi, E. 2016. Dinámica espacio-temporal de la relación entre el clima y el funcionamiento de los ecosistemas en Patagonia Norte. Doctor en Biología. Universidad Nacional del Comahue. Neuquén, Argentina. 12-16.

Bigler, C., y Bugmann, H. 2004. Predicting the time of tree death using dendrochronological data. *Ecological Applications*, 14(3), 902-914.

Bigler, C., Gavin, D. G., Gunning, C., y Veblen, T. T. 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos*, 116(12), 1983-1994.

Berdanier, A. B., & Clark, J. S. 2016. Multiyear drought-induced morbidity preceding tree death in southeastern US forests. *Ecological Applications*, 26(1), 17-23.

Bran D., Perez A., Barrios D., Pastorino M., and Ayesa J. (2002). INTA, APN, FVSA. Eco- Región Valdiviana: distribución actual de los bosques de “ciprés de la cordillera” (*Austrocedrus chilensis*) Escala: 1: 250.000. Informe Preliminar, Bariloche, Argentina, 12 pp.

Briffa, K. R., Jones, P. D., Schweingruber, F. H., Shiyatov, S. G., y Cook, E. R. 1995. Unusual twentieth-century summer warmth in a 1,000-year temperature record from Siberia. *Nature*, 376(6536), 156.

Bunn, A.G. 200). A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26(2), 115-124.

Buras, A. 2017. A comment on the expressed population signal. *Dendrochronologia*, 44, 130-132.

Cailleret M., Bigler C., Bugmann H. et al. 2016. Towards a common methodology for developing logistic tree mortality models based on ring-width data. *Ecological Applications*, 26, 1827–1841

Cailleret, M., Jansen, S., Robert, E. M., Desoto, L., Aakala, T., Antos, J. A. & Čada, V. 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global change biology*, 23(4), 1675-1690.

Camarero, J.J., Sangüesa-Barreda, A.Q., Alla, E., González de Andrés, M., Maestro Martínez, S.M., Vicente-Serrano, S.M. 2012. Los precedentes y las respuestas de los árboles a sequías extremas revelan los procesos involucrados en el decaimiento de bosques mediterráneos de coníferas *Ecosistemas* 21(3):22-30

Cook, E. R. (1987). The decomposition of tree-ring series for environmental studies. *Tree-Ring Bulletin*.

Cook, E. R. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization (dendrochronology, forestry, dendroclimatology, autoregressive process).

Cordón, V.; J. Forquera; J. Gastiazoro. 1993. Estudio microclimático del Área Cordillerana del Sudoeste de la provincia de Río Negro. Cartas de Precipitación. Universidad Nacional del Comahue. Facultad de Ciencias Agrarias. Cinco Saltos. Río Negro. Argentina. 17 p.

Dale V.H., Joyce L.A., McNulty S., Nielson R.P., Ayres M.P., Flannigan M.D., Hanson P.J., Irland L.C., Lugo A.E., Peterson C.J., Simberloff D., Swanson F.J., Stocks B.J., y Wotton B. M. 2001. Climate Change and Forest Disturbances. Vol. 51 No. 9 *BioScience* 723.

Dezzotti A. y Sancholuz L. 1991. Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque* 12: 43–52. Donoso C. (Ed.). 2006. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cúneo Ediciones. 678 p

Diaz Vaz, J. E. 1985. *Austrocedrus chilensis* Descripción anatómica. *Bosque*, 6(1), 49-50.

Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., y Vargas, R. 2014. Nonstructural carbon in woody plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 667-687.

Dodd, R. S., Rafii, Z. A., & Power, A. B. (1998). Ecotypic adaptation in *Austrocedrus chilensis* in cuticular hydrocarbon composition. *The New Phytologist*, 138(4), 699-708.

Ferrenberg, S., Kane, J. M., y Mitton, J. B. 2014. Resin duct characteristics associated with tree resistance to bark beetles across lodgepole and limber pines. *Oecologia*, 174(4), 1283-1292.

Fritts H. 1976. *Tree rings and climate*. Academic Press, London.

García-González, I., E. Díaz-Vizcaino, y A. Martínez-Cortizas. 1997. Evidence for a common and a species-specific climatic response of Oak and Birch on a Northern Galician site (NW SPAIN) by means of multivariate procedures. *Dendrochronologia* 15:119-127.

Garreaud, R. D., Vuille, M., Compagnucci, R., y Marengo, J. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3), 180-195.

González-Caro, S., Dúque, A., Yepes, A., Phillips, J., Cabrera, E., Galindo, G., Peña, M. 2016. Simp, L. F. O. D. V. BOSQUES Y CAMBIO GLOBAL. *Colombia Forestal*, 19(1), 9-12.

Grissino-Mayer H. 2001. FHX2-Software for analysing temporal and spatial patterns in fire regimes from tree rings. *Tree-Ring Research* 57:115-124.

Herguido, E., Granda, E., Benavides, R., García-Cervigón, A. I., Camarero, J. J., y Valladares, F. 2016. Contrasting growth and mortality responses to climate warming of two pine species in a continental Mediterranean ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 363, 149-158.

Holmes, R. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43:69-75

Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M., y León, R. J. C. 1995. Estimación de la precipitación y de su variabilidad interanual a partir de información geográfica en el NW de Patagonia, Argentina. *Ecología Austral*, 5, 47-53.

Kitzberger, T., Veblen, T. T., y Villalba, R. 2000. Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados de Sudamérica. *Dendrocronología en América Latina*, 17-78.

Kitzberger, T., Steinaker, D. F., y Veblen, T. T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, 81(7), 1914-1924.

Kitzberger, T. 2012. Ecotones as complex arenas of disturbance, climate, and human impacts: the trans-Andean forest-steppe ecotone of northern Patagonia. In *Ecotones between forest and grassland* (pp. 59-88). Springer New York.

La Manna L. 2005. Caracterización de los suelos bajo bosque de *Austrocedrus chilensis* a través de un gradiente climático y topográfico en Chubut, Argentina. Nota técnica. *BOSQUE* 26(2):137-153.

Le Quesne, C., Rojas, M., y Christie, D. (2014). Anillos de crecimiento de *Austrocedrus chilensis*: un archivo natural del cambio climático. *Revista Chagual*, 12, 31-35.

Linares, J. C., Pazo-Sarria, R., Taíqui, L., Camarero, J. J., Ochoa, V., Lechuga, V. y Merino, J. 2012. Efectos de las tendencias climáticas y la degradación del hábitat sobre el decaimiento de los cedrales (*Cedrus atlantica*) del norte de Marruecos. *Revista Ecosistemas*, 21(3), 7-14.

Mastrantonio, L. 2013. Apuntes de SIG y teledetección. Cátedra de Edafología, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo.

Martínez Ortega, R. M., Tuya Pendás, L. C., Martínez Ortega, M., Pérez Abreu, A., & Cánovas, A. M. 2009. El coeficiente de correlación de los rangos de Spearman caracterización. *Revista Habanera de Ciencias Médicas*, 8(2), 0-0.

Mundo, I. 2011. Historia de incendios en bosques de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch de Argentina a través de un análisis dendroecológico. Doctor en Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata, Argentina.

Mundo, I.A., Roig Juñent, F., Villaba, R., Kitzberger, T.; Barrera, M. 2011. *Araucaria araucana* tree-ring chronologies in Argentina: spatial growth variations and climate influences. *Trees* (2012) 26:443–458

Nuñez, C. I., Nuñez, M. A., y Kitzberger, T. 2008. Sex-related spatial segregation and growth in a dioecious conifer along environmental gradients in northwestern Patagonia.

Pastorino M.J and Gallo L.A. 2002. Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*, a cypress native to the Andean–Patagonian forest. *Journal of Biogeography*, 29, 1167–1178

Pastorino M.J., Fariña M.M, Bran D. y Gallo L.A. 2006. Extremos geográficos de la distribución natural de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 41 (3-4): 307 - 311. ISSN 0373-580 X.

Pastorino, M., Aparicio, A., y Azpilicueta, M. M. 2015. Regiones de Procedencia del Ciprés de la Cordillera y bases conceptuales para el manejo de sus recursos genéticos en Argentina. *Ediciones INTA, Buenos Aires*.

Pedersen, B. S. 1998. Modeling tree mortality in response to short-and long-term environmental stresses. *Ecological Modelling*, 105(2), 347-351.

Prohaska, F. 1976. The climate of Argentina, Paraguay and Uruguay. *Climates of Central and South America*, 12, 13-112.

Ruiz-Benito, P., Herrero, A., Zavala, M.A. 2013. Vulnerabilidad de los bosques españoles frente al Cambio Climático: evaluación mediante modelos. *Ecosistemas* 22(3):21-28

Rodriguez Catón, M. 2014. Influencia de las variaciones climáticas en el decaimiento de bosques de *Nothofagus pumilio* (Lenga) en el norte de la Patagonia. Doctora en Biología. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.

Rowland, L., da Costa, A. C. L., Galbraith, D. R., Oliveira, R. S., Binks, O. J., Oliveira, A. A. R. Ferreira, L. V. 2015. Death from drought in tropical forests is triggered by hydraulics not carbon starvation. *Nature*, 528(7580), 119-122.

Sánchez-Salguero, R., Navarro-Cerrillo, R. M., Swetnam, T. W., y Zavala, M. A. 2012. Is drought the main decline factor at the rear edge of Europe? The case of southern Iberian pine plantations. *Forest Ecology and Management*, 271, 158-169.

Stokes, M. A., y Smiley, T. L. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, USA.

Srur, A. M., Villalba, R., Rodríguez-Catón, M., Amoroso, M. M., y Marcotti, E. (2016). Establishment of *Nothofagus pumilio* at upper treelines across a precipitation gradient in the northern Patagonian Andes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 48(4), 755-766.

Suarez M.L. y Kitzberger T. 2008. Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Can. J. For. Res.* 38 (12), 3002–3010.4

Suarez, M. L. y Kitzberger, T. 2010. Differential effects of climate variability on forest dynamics along a precipitation gradient in northern Patagonia. *Journal of ecology*, 98(5), 1023-1034.

Suarez, M.L y Amoroso, M. 2013. Bosques y cambio climático. Parte II: Eventos de mortalidad en bosques y su relación con la ocurrencia de sequías. INTA. Cuadernillo N°4.

Urrutia, R., Lara, A., y Villalba, R. (2005). ¿Cómo ha variado la disponibilidad de agua en la ecorregión de los bosques valdivianos en los últimos siglos?. *Revista Ambiente y Desarrollo*, 21(3), 48-57.

Van Mantgem P.J., Stephenson N.L., Byrne J.C., Daniels L.D., Franklin J.F., Fulé P.Z., Harmon M.E., Smith J.M., Taylor A.H. y Veblen T.T. 2009. Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science* 323: 521-524.

Veblen, T. T. (1995). The ecology of the conifers of southern South America. *Ecology of the southern conifers*, 120-155.

Viguera Moreno, B. 2012. Análisis dendroecológico de las tendencias de crecimiento de árboles muertos y su aplicabilidad para la detección del declive de masas forestales como respuesta al cambio global. Universidad de Valladolid. Valladolid. España.

Villalba, R. y Veblen, T. T. 1996. A tree-ring record of dry spring-wet summer events in the forest-steppe ecotone, northern Patagonia, Argentina. *Tree Rings, Environment and Humanity*, 107-116.

Villalba R. y Veblen T.T. (1997 a). Regional patterns of tree population age structures in Northern Patagonia: Climatic and Disturbance Influences. *The Journal of Ecology*, Vol. 85, N° 2: 113-124.

Villalba R. y Veblen T.T. (1997 b). Spatial and temporal variation in *Austrocedrus* along the forest-steppe ecotone in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 580-597.

Villalba, R., Veblen, T. T. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern patagonia. *Ecology*, 79(8), 2624-2640.

Wigley, T. M., Briffa, K. R., y Jones, P. D. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of climate and Applied Meteorology*, 23(2), 201-2

Williamson, G. B., Laurance, W. F., Oliveira, A. A., Delamonica, P., Gascon, C., Lovejoy, T. E., y Pohl, L. 2000. Amazonian tree mortality during the 1997 El Niño drought. *Conservation Biology*, 14(5), 1538-1542.

Zulueta, D. 2016. Simp, L. F. O. D. V. BOSQUES Y CAMBIO GLOBAL. *Colombia Forestal*, 19(1), 9-12.