

**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**MEMORIA DE TÍTULO**

**INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA DEL ÚLTIMO SIGLO  
SOBRE LOS PATRONES DE CRECIMIENTO RADIAL Y MORTALIDAD DE  
UN BOSQUE DE *NOTHOFAGUS* DEL PARQUE NACIONAL RADAL SIETE  
TAZAS**

**CAMILA MAGDALENA CANALES CORNEJO**

**Santiago, Chile**

**2020**



**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**MEMORIA DE TÍTULO**

**INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA DEL ÚLTIMO SIGLO  
SOBRE LOS PATRONES DE CRECIMIENTO RADIAL Y MORTALIDAD DE  
UN BOSQUE DE *NOTHOFAGUS* DEL PARQUE NACIONAL RADAL SIETE  
TAZAS**

**INFLUENCE OF THE CLIMATIC VARIABILITY OF THE LAST CENTURY  
ON THE RADIAL GROWTH PATTERNS AND THE MORTALITY OF A  
*NOTHOFAGUS* FOREST OF THE RADAL SIETE TAZAS NATIONAL PARK**

**CAMILA MAGDALENA CANALES CORNEJO**

**Santiago, Chile**

**2020**


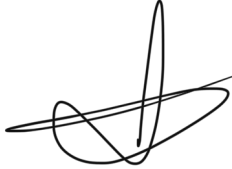


**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**  
**ESCUELA DE PREGRADO**

**INFLUENCIA DE LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA DEL ÚLTIMO SIGLO  
SOBRE LOS PATRONES DE CRECIMIENTO RADIAL Y MORTALIDAD DE  
UN BOSQUE DE *NOTHOFAGUS* DEL PARQUE NACIONAL RADAL SIETE  
TAZAS**

Memoria para optar al Título Profesional de:  
Ingeniera en Recursos Naturales Renovables

**CAMILA MAGDALENA CANALES CORNEJO**

<b>Profesor Guía</b>		<b>Calificaciones</b>
Sr. Álvaro Gutiérrez I. Ingeniero Forestal, Dr. Rer. Nat.		<b>7,0</b>
<b>Profesores Evaluadores</b>		
Sr. Mauricio Galleguillos T. Ingeniero Agrónomo, M.S., Dr.		<b>6,8</b>
Sr. Manuel Paneque C. Bioquímico, Dr.		<b>7,0</b>
<b>Colaborador</b>		
Sr. Alejandro Venegas G. Ingeniero Forestal, Dr.		

**Santiago, Chile**

**2020**

*A mi familia, amigas y amigos*

## AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a mi familia, principalmente mi padre y mi madre. Manuel Canales, mi padre, quien me enseñó el valor de la naturaleza, de los seres vivos, quien me incentivó a observar, apreciar y cuidar mi entorno. Quien me impulsó, a través de su inagotable energía, a tomar el camino de lo que quiero y no el más fácil. Agradezco a Marisol Cornejo, mi madre, por su sensibilidad, apoyo y preocupación constante, por su insaciable búsqueda del bienestar de los suyos y por darme el empuje para retomar cuando decaí. Agradezco a la vida por la fortuna de una hermosa familia, por haber tenido la posibilidad de escuchar de la voz de mis propios abuelos su historia de vida y sus saberes, y por haber podido disfrutar desde pequeña las maravillas que regala la madre tierra.

Mi paso por Antumapu tuvo altos y bajos, sin embargo, muchas personas hicieron de esta etapa inolvidable y hermosa. Agradezco a los docentes, funcionarias y funcionarios, las tías del aseo y aquellas personas encargadas de la mantención de los espacios verdes y del rico prado que todo estudiante ha tenido la dicha de disfrutar. Agradezco enormemente las pequeñas charlas con del tío René en el casino que le alegraban el día a cualquiera y en muchas ocasiones me sacaron sonrisas y me levantaron el ánimo. Doy gracias a todas aquellas personas con las que tuve la dicha de compartir momentos de paz, reflexión, saberes, risas y música, que sin duda son parte de mi formación universitaria y personal.

En esta etapa final, agradezco particularmente a Alejandro Venegas por compartir de manera desinteresada sus conocimientos, por adentrarme en el mundo de la dendrocronología y por la confianza y apoyo continuo. Agradezco enormemente a Paloma Calderón, Ignacia Guerrero, Stephanie Gibson, Vinci Urra, Edison Aro y a mi gran compañero Patricio Abarca por la compañía, el apoyo y la guía cuando perdí el rumbo. Faltan palabras para mostrar la gratitud que siento por ustedes. Doy gracias a mi profesor guía Álvaro Gutiérrez, por la confianza, paciencia y por los conocimientos entregados. A Nicolás García por el reconocimiento de muestras y a Laura Suarez por la orientación en el trabajo con árboles muertos y coigüe. Finalmente agradecer al FONDECYT 11150835 "Geospatial patterns of tree mortality in temperate rainforests of south America: Proximate causes and significance for forest carbon storage" por permitir el financiamiento de esta investigación.

Gracias además a todas y todos aquellos que contribuyeron de una u otra forma en este proceso, a pesar de no estar citados aquí, fueron parte de esta etapa.

¡Muchas gracias!

*"...los ríos que bañan y fecundan maravillosamente todo el país (Chile) en la parte occidental son numerosísimos y todos bajan de la cadena de los Andes y tienen el curso de levante a poniente, desembocando en el mar Pacífico. La amenidad de sus riberas, cubiertas de hermosos árboles que no pierden jamás su verdor y la delicadeza y frigidez de sus arroyos cristalinos, hacen de él el país más delicioso del mundo"*

*Giandomenico Coletti (1727-1798)*





## ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT .....	2
INTRODUCCIÓN .....	3
Objetivo General .....	5
Objetivos específicos.....	5
MATERIALES Y MÉTODOS .....	6
Área de Estudio .....	6
Materiales .....	8
Datos climáticos.....	8
Método.....	9
Colecta de tarugos de incremento.....	9
Procesamiento y cofechado de las series .....	10
Construcción de las cronologías de crecimiento radial .....	11
Relación de crecimiento radial con variabilidad climática .....	12
Identificación de patrones de mortalidad.....	13
Relación de mortalidad con variabilidad climática .....	13
RESULTADOS.....	14
Crecimiento radial del bosque de <i>Nothofagus</i> y variabilidad climática.....	14
Cronologías de crecimiento radial del bosque de <i>Nothofagus</i> .....	14
Correlaciones de crecimiento radial y variabilidad climática del último siglo .....	16
Patrones temporales de mortalidad del bosque de <i>Nothofagus</i> y variabilidad climática .....	18
Patrones temporales de mortalidad del bosque de <i>Nothofagus</i> .....	18
Influencia de la variabilidad climática sobre la mortalidad del bosque <i>Nothofagus</i> .....	21
Variabilidad climática del último siglo y patrones de crecimiento radial y mortalidad de árboles de <i>Nothofagus</i> .....	22
DISCUSIÓN .....	24
CONCLUSIONES .....	29
BIBLIOGRAFÍA.....	30
APÉNDICES.....	39

### Índice de cuadros

Cuadro 1. Resumen de características y estadísticos de las cronologías de ancho de anillo usadas para el análisis climático de <i>N. dombeyi</i> y <i>N. macrocarpa</i> . EPS: Señal expresada de la población; SSS: Intensidad de señal de la submuestra, Rbar: Coeficiente de correlación medio y Prueba G: Prueba <i>Gleichläufigkeit</i> entre el crecimiento radial de <i>N. dombeyi</i> y <i>N. macrocarpa</i> .....	14
Cuadro 2. Coeficientes de correlaciones (r) significativas ( $p \leq 0,05$ ) mensuales <sup>1</sup> y estacionales <sup>2</sup> de las variables climáticas locales con el índice de ancho de anillo de, a)	

<i>N. dombeyi</i> y b) <i>N. macrocarpa</i> . Las letras en las columnas indican la inicial de cada mes, desde septiembre (S) de la temporada previa de crecimiento, hasta marzo (M) de la temporada en curso. Los colores azul y rojo indican correlación positiva o negativa respectivamente. P: precipitación acumulada; T: temperatura media.....	16
Cuadro 3. Resumen de características de las series de ancho de anillos de árboles muertos por especie. ADM: Años que demoró en morir el árbol posterior al último <i>breakpoint</i> negativo (bkpN); DAP: Diámetro de fuste a 1.3 m de altura; Prueba G: Prueba <i>Gleichläufigkeit</i> entre el crecimiento radial de árboles muertos de <i>N. dombeyi</i> y <i>N. macrocarpa</i> .....	18
Cuadro 4. Correlaciones de <i>Spearman</i> (1970-2015) entre a) Media quinquenal de precipitación acumulada anual, b) Media quinquenal de la precipitación acumulada de septiembre, octubre y noviembre, c) Media decadal de la temperatura media anual, d) Media quinquenal de la temperatura media de octubre, noviembre y diciembre y e) SPEI3 de diciembre, con la frecuencia de árboles muertos total ( <i>N. dombeyi</i> y <i>N. macrocarpa</i> ) según el periodo de la variable climática (cinco y diez años). Los valores indicados corresponden al rho ( $\rho$ ) obtenido entre las variables. Los asteriscos indican correlaciones significativas al 95% de confianza.....	22

### Índice de figuras

Figura 1. Sitios de estudio destacando los bosques de <i>Nothofagus macrocarpa</i> (roble de Santiago) y <i>Nothofagus dombeyi</i> (coigüe).....	7
Figura 2. Anatomía de la madera en tarugo de incremento (corte transversal) de a) <i>Nothofagus dombeyi</i> y b) <i>Nothofagus macrocarpa</i> . ....	11
Figura 3. Cronología residual de a) <i>N. dombeyi</i> y b) <i>N. macrocarpa</i> (curva negra). La línea roja representa un filtro de 10 años para cada cronología. La zona gris, indica el periodo de la cronología que no fue considerado ( $EPS < 0,80$ ) y las líneas punteadas verticales indican años de supresión de crecimiento en común para ambas especies. En celeste se indica el número de series.....	15
Figura 4. Análisis temporal de correlación entre la variable precipitación (Pp) y el índice de ancho de anillo de a) <i>N. dombeyi</i> y b) <i>N. macrocarpa</i> . Junto al mes, la letra P corresponde al año calendario previo a la formación del anillo y la letra C corresponde al año calendario en curso. Los marcadores con color sólido indican significancia ( $p \leq 0,05$ ) para la ventana temporal que representan. El eje de las abscisas indica las ventanas temporales de 25 años, con un año de superposición.....	17
Figura 5. a) Número de árboles muertos y b) número de árboles con último punto de quiebre ( <i>breakpoint</i> ) negativo de crecimiento. ....	19
Figura 6. Ejemplo de patrón de crecimiento radial en árboles muertos de <i>N. dombeyi</i> (panel a) y de <i>N. macrocarpa</i> (panel b y c). Se indica el crecimiento radial (mm, curva negra), <i>breakpoints</i> (líneas punteadas negras verticales), líneas de regresión ajustada de modelos lineales (líneas rojas) y el intervalo de confianza de los puntos de quiebre (líneas rojas horizontales sobre el eje y). ....	20
Figura 7. Relación crecimiento radial medio y años que demoró en morir el árbol posterior al último punto de quiebre de tipo negativo en <i>N. dombeyi</i> (puntos negros). La curva roja representa el modelo exponencial. En la esquina superior derecha se indica el $R^2$ y el modelo exponencial asociado.....	21

Figura 8. Series de tiempo de a) la anomalía anual de precipitación acumulada de septiembre-octubre-noviembre, b) la anomalía anual de temperatura media de noviembre-diciembre-enero, c) la cronología residual *N. dombeyi* (azul) y *N. macrocarpa* (rojo) cada una con un filtro de 10 años y d) histograma anual de mortalidad total (*N. dombeyi* y *N. macrocarpa*). Las líneas verticales punteadas grises indican años con mayor número de árboles muertos. .... 23

## Índice de apéndices

<b>Apéndice 1.</b> Clases de diámetro a la altura del pecho (DAP) de los árboles vivos y muertos muestreados de a) <i>N. dombeyi</i> y b) <i>N. macrocarpa</i> . ....	39
<b>Apéndice 2.</b> <i>Breakpoints</i> negativos en árboles de <i>N. dombeyi</i> . Crecimiento radial anual (curva negra), puntos de quiebre abrupto (las líneas punteadas negras verticales), líneas de regresión ajustada de modelos lineales (líneas rojas) y el intervalo de confianza de los puntos de quiebre (líneas rojas horizontales inferiores). ....	40
<b>Apéndice 3.</b> <i>Breakpoints</i> negativos en árboles de <i>N. macrocarpa</i> . Crecimiento radial anual (curva negra), puntos de quiebre abrupto (las líneas punteadas negras verticales), líneas de regresión ajustada de modelos lineales (líneas rojas) y el intervalo de confianza de los puntos de quiebre (líneas rojas horizontales inferiores). ....	42
<b>Apéndice 4.</b> Series de tiempo (1901-2016) de a) precipitación acumulada (barras azules) y b) temperatura media anual (curva naranja) en el área de estudio (KNMI, 2020). La línea horizontal intercepta cada eje vertical en la media anual de la serie completa para cada variable. Las curvas de color azul y rojo presentan los datos con un filtro de 25 años para la precipitación y temperatura respectivamente. ....	43

## RESUMEN

A nivel mundial existe una tendencia de mortalidad y reducción del crecimiento radial de árboles causada por el cambio climático. En el bosque mediterráneo se han identificado episodios de mortalidad asociados a condiciones cálidas y secas, que han sido escasamente estudiados en Chile. En este contexto, se analizaron dos especies del bosque mediterráneo con fenología foliar diferente (*Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus macrocarpa*), para conocer los efectos de la variabilidad climática del último siglo en sus patrones de crecimiento radial y mortalidad. Se utilizaron tarugos de incremento de 64 árboles de ambas especies (44 vivos y 20 muertos) del Parque Nacional Radal Siete Tazas, que fueron analizadas dendrocronológicamente con el desarrollo de cronologías de ancho de anillos para cada especie y su correlación con variables climáticas. Se obtuvieron cronologías de crecimiento radial para cada especie que cubrieron los últimos 100 años (1917-2016). Se observó un periodo de reducción del crecimiento radial común a las especies desde finales de la década de 1970, que coincidió con el inicio en los aumentos de temperatura y disminución en la precipitación para el área de estudio. *N. macrocarpa* respondió a la sequía durante todo el periodo de análisis, además fue más sensible al clima que *N. dombeyi*, tanto en la cantidad de variables a las que respondió, como en la fuerza de sus correlaciones. Hacia la actualidad, *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* manifiestan sensibilidad al déficit hídrico y la influencia climática del año anterior desaparece. La mayoría de los árboles que murieron, disminuyeron su crecimiento radial de manera abrupta previo a su muerte. Los árboles muertos datados desde el quindenio de 1970 coincidieron con la disminución del crecimiento radial identificada para ambas especies desde mediados de 1970. Las altas temperaturas de primavera verano influyeron en la mortalidad de árboles en el bosque de *Nothofagus*, lo que aumentó la frecuencia de mortalidad posterior al año 2000. Los resultados revelaron la influencia de la variabilidad climática en dos procesos claves dentro de una población, el crecimiento y la mortalidad. En este contexto, y considerando los futuros escenarios de menor precipitación y mayor temperatura, se evidencia que las condiciones climáticas actuales y futuras seguirían gatillando la mortalidad de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* en el PN Radal Siete Tazas de la zona central de Chile, al contribuir a la disminución del crecimiento arbóreo y exacerbar eventos de mortalidad.

**Palabras clave:** Variabilidad climática, crecimiento radial, mortalidad, sensibilidad climática, dendrocronología, *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus macrocarpa*, sequía.

## ABSTRACT

Worldwide, there is a tendency to mortality and reduction of the radial growth of trees due to climate change. In the Mediterranean forest, episodes of mortality associated with warm and dry conditions have been identified, which have scarcely been studied in Chile. In this context, two species of the Mediterranean forest with different foliar phenology were analyzed (*Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus macrocarpa*), in order to know the effects of the climate variability of the last century in their radial growth and mortality patterns. Dowels of increment from 64 trees of both species were used (44 of them still alive and 20 of them already dead) from the Radal Siete Tazas National Park, which were subject to a dendrochronological analysis under the development of chronologies of ring width for each species and their correlation with climate variables. Chronologies for radial growth from each species were obtained, which covered the last 100 years (1917-2016). A period of radial growth decrease common for both species was observed since the end of the decade of 1970, which matched the beginning of rising temperatures and downsizing of rainfall in the study area. *N. macrocarpa* corresponded the drought for the whole analysis period, in addition to being more sensitive to weather conditions than *N. dombeyi* in relation to both the amount of variables to which it responded and the strength of its correlations. Closer to the present date, *N. dombeyi* and *N. macrocarpa* demonstrate sensitivity to hydric deficit, and the climate influence of the previous year disappears. Most of the trees that died abruptly reduced their radial growth before their perishment. Those dead trees that date back to the 1970s matched the radial growth decline identified for both species since that same period of time. The high temperatures of spring-summer seasons impacted the tree mortality rate in the *Nothofagus* forest, which increased the mortality frequency posterior to the year 2000. The results revealed the influence of climate variability in two key processes within one population: growth and mortality. In this context, and considering future scenarios of reduced rainfall and higher temperatures, it is evidenced that current and future climate conditions will keep on triggering the mortality of *N. dombeyi* and *N. macrocarpa* in the Radal Siete Tazas National Park from the central zone of Chile, for it contributes to the decline of arboreal growth and exacerbates events of mortality.

**Keywords:** Climate variability, radial growth, mortality, climate sensitivity, dendrochronology, *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus macrocarpa*, drought.

## INTRODUCCIÓN

La interferencia humana en el sistema climático ha causado el aumento en aproximadamente 1°C de calentamiento global,<sup>1</sup> por sobre los niveles preindustriales (IPCC, 2018). El calentamiento genera impactos en los sistemas humanos y naturales generalmente más intensos en zonas terrestres que en oceánicas (IPCC, 2014; IPCC, 2018). Según Allen et al. (2010) se han presentado episodios de mortalidad en bosques, estrés y disminución en el crecimiento radial arbóreo por el efecto del cambio climático.

La mortalidad episódica o irregular de árboles es causada entre otros factores, por perturbaciones ligadas al cambio climático como incendios, brotes de insectos o eventos de sequía (Mast y Veblen, 1994; Michaels y Hayden, 1987; Villalba y Veblen, 1998) y podría causar efectos rápidos, profundos y duraderos en la composición y estructura de bosques (Allen et al., 2010; IPCC, 1996). Dado lo anterior, en diversos ecosistemas forestales a nivel mundial, se han estudiado los patrones de mortalidad (*e.g.* Cailleret, et al., 2019; Suarez et al., 2004; Villalba y Veblen, 1998), siendo los bosques mediterráneos uno de los más afectados por las actuales condiciones secas y cálidas (Allen et al., 2010). A pesar de que los bosques chilenos de la zona mediterránea están dentro de un *hostspot* de biodiversidad y son considerados sensibles al cambio climático (IPCC, 2007; Myers et al., 2000), sus respuestas a dicho fenómeno y a los eventos intensos de sequía requieren ser mejor documentados (Venegas-González et al., 2018a).

Según Gardi et al. (2014) los árboles en el bioma de tipo mediterráneo encuentran su principal limitación de crecimiento en los cuatro meses (o más) de sequía estival, dadas las altas temperaturas. De esta forma, la estación de crecimiento se limita a los meses con suficiente humedad en el suelo, temperaturas cálidas y horas de luz adecuadas, particularmente durante la primavera y parte del otoño (Gardi et al., 2014). Los bosques mediterráneos de Chile se encuentran desde la latitud 30°S a la 38°S aproximadamente (Donoso, 1982), pero sus patrones de distribución natural se han visto significativamente alterados por la actividad humana (Gajardo 1994). Donoso (1982) clasifica los bosques de esta zona en dos grandes grupos: Bosques principalmente siempreverdes y Bosques principalmente deciduos o caducifolios. En ambos grupos destacan especies del género *Nothofagus*, descrito como un género relevante dentro de esta región (Donoso, 1975; Donoso, 1981) y que posee su distribución más septentrional en América del Sur (Ormazabal y Benoit, 1987). Recientemente se han identificado efectos sobre el crecimiento, establecimiento y desarrollo en árboles del género *Nothofagus* en Chile central, asociados a la disminución de las precipitaciones en la región mediterránea de Chile (Venegas-González et al., 2018a; Venegas-González et al., 2018b).

Garreaud et al. (2017) señalan que desde el año 2010 se han experimentado déficits anuales de precipitación que han alcanzado un 75%, afectando significativamente los valles y la cordillera de los Andes de la zona central de Chile (30-38°S). Así, la zona se ha visto afectada por un fenómeno de sequía extraordinario en cuanto a su intensidad, duración y extensión, en comparación con registros instrumentales históricos y paleoclimáticos de los últimos 1000 años (Garreaud et al., 2017). Adicionalmente, la

---

<sup>1</sup> Temperatura de la Superficie Global (GMST, por sus siglas en inglés).

variación climática interanual en la zona central de Chile está influenciada por la variabilidad climática local, regional y por la teleconexión con dos modos sobresalientes de variabilidad climática global, representados por El Niño-Oscilación Austral (ENSO) y la Oscilación Antártica (AAO) (Christie et al., 2011; Garreaud et al., 2009). Estudios previos en bosques mediterráneos chilenos (e.g. Venegas-González et al., 2019; Venegas-González et al., 2018b) revelan una relación de la variabilidad climática con las tendencias de crecimiento de los árboles. Sin embargo, no se ha evaluado su influencia en eventos de mortalidad arbórea.

Una forma de conocer las respuestas de los árboles a los cambios en las condiciones climáticas es a través de los anillos de crecimiento (Schweingruber, 1995). La mortalidad de los árboles está directamente relacionada con su crecimiento radial, y la dendrocronología a través de la datación de la fecha de muerte, se reconoce como un medio útil para describir patrones de mortalidad arbórea (Kozlowski et al., 1991; Mast y Veblen, 1994). Sumado a lo anterior, existen estudios que identifican a la zona central de Chile como ideal para estudios dendrocronológicos (e.g. Le Quesne et al., 2006; Christie et al., 2011; Venegas-González, 2018b), sin embargo, se ha explorado dicho potencial en un número limitado de especies arbóreas de Chile central (Venegas-González, 2018a).

Dado el contexto anterior, esta investigación estudiará dos especies del bosque mediterráneo con fenología foliar diferente (hojas perennes y caducas), para conocer los efectos de la variabilidad climática del último siglo en sus patrones de crecimiento radial y mortalidad.

## **Objetivo General**

Analizar la influencia de la variabilidad climática del último siglo sobre los patrones de crecimiento radial y mortalidad de un bosque de *Nothofagus* del Parque Nacional Radal Siete Tazas.

### **Objetivos específicos**

1. Desarrollar cronologías de crecimiento radial del bosque de *Nothofagus*.
2. Determinar los patrones temporales de mortalidad del bosque de *Nothofagus*.
3. Relacionar la variabilidad climática del último siglo con los patrones de crecimiento radial y de mortalidad de árboles de *Nothofagus*.



## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de Estudio

El área de estudio se localiza en el Parque Nacional Radal Siete Tazas (35°24'-35°30 S, 70°49'-71°03'O, Figura 1), declarado el año 2008, pero que cuenta con protección desde el año 1996. Posee una superficie de 4.138 ha y pertenece a la Provincia de Curicó en la Región del Maule (CONAF, 2008).

El parque se caracteriza por poseer un alto valor escénico y en diversidad biológica al encontrarse cercano al límite sur del macrobioclima mediterráneo, en la interfaz entre los ecosistemas mediterráneos de la zona central y los bosques andinos del sur de Chile (Luebert y Plissock, 2006). Cuenta con la presencia de las formaciones vegetacionales Matorral bajo de altitud y Bosque caducifolio (CONAF, 2008; RNAP, 2016; Luebert y Plissock 2017). Así, el lugar se destaca por albergar y proteger especies del bosque esclerófilo como *Quillaja saponaria* (quillay), *Lithraea caustica* (litre) y *Cryptocarya alba* (peumo), que se encuentran con especies de los bosques húmedos del sur de Chile como *Aextoxicon punctatum* (olivillo), *Laurelia sempervirens* (laurel), y en particular la exposición sur del parque presenta alta diversidad vegetal, destacándose especies del género *Nothofagus* como *Nothofagus alpina* (Raulí), *Nothofagus macrocarpa* (roble de Santiago) y *Nothofagus dombeyi* (coigüe) (CONAF, 2001; García y Ormazábal, 2008).

Se seleccionaron dos sitios de estudio que se encuentran en el sendero Chiquillanes, una ruta que posee una longitud de 7,9 Km y una altitud que varía desde los 1.000 a los 1.400 m s.n.m. aproximadamente, el cual destaca por la presencia de árboles de roble de Santiago y coigüe de grandes dimensiones (CONAF, 2019; Sociedad Geográfica de Documentación Andina, 2015). En dicho sendero la pendiente es mayor durante los primeros 2 km de la ruta, con 30° de inclinación aproximadamente, la cual coincide en su mayoría con los sitios de estudio (Sociedad Geográfica de Documentación Andina, 2015). Específicamente se muestrearon dos sitios, cada uno con dominancia de las dos especies a estudiar, *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus macrocarpa*. El primer sitio a 1.300 m s.n.m. con exposición predominantemente sur, y el segundo a una altitud de 1.400 m s.n.m. con exposición predominantemente suroeste (Figura 1).

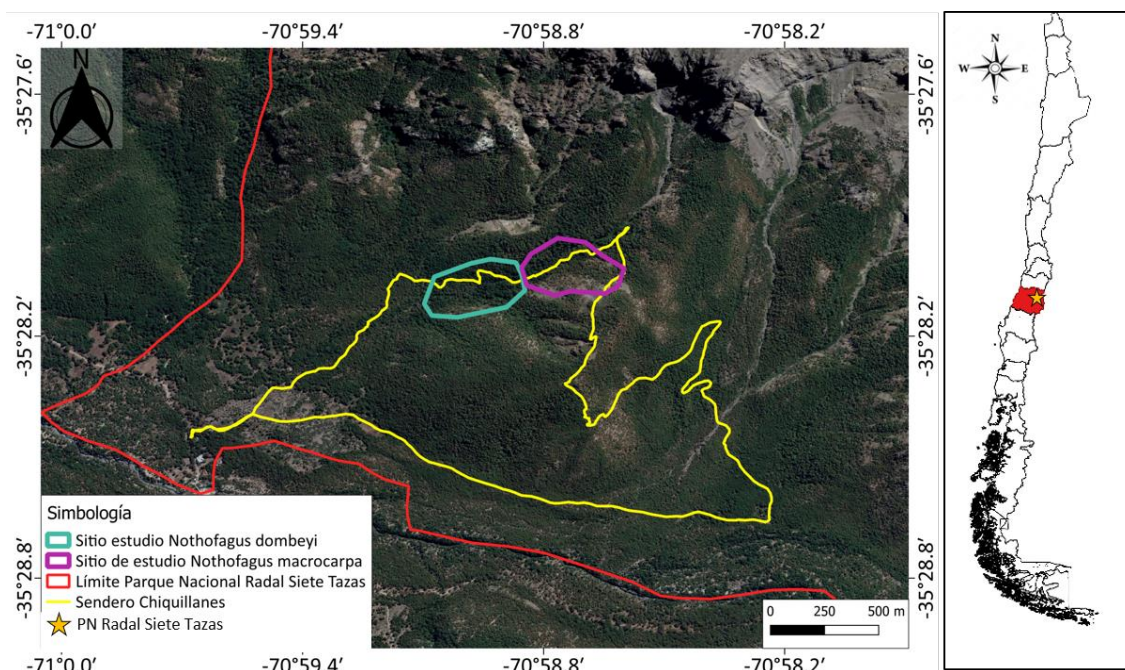


Figura 1. Sitios de estudio destacando los bosques de *Nothofagus macrocarpa* (roble de Santiago) y *Nothofagus dombeyi* (coigüe).

Las especies coigüe y roble de Santiago constituyen dos especies de interés en este sitio para la realización de un análisis de respuesta a la variabilidad climática, dado su endemismo, su ubicación y sus contrastantes características fenológicas. El coigüe corresponde a una especie endémica de la región sudamericana austral, es decir, se encuentra presente en Chile y Argentina (Ormazabal y Benoit, 1987) y su límite norte se encuentra en la provincia del Cachapoal en la sexta región de Chile (García y Ormazábal, 2008). Está categorizado en menor preocupación según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN; Barstow et al., 2017). Alcanza los 53 m de altura y hasta 4,2 m de diámetro de fuste en nuestro país (Gutiérrez, 2016) y es de hoja perenne (García y Ormazabal, 2008). Además, su temporada de crecimiento corresponde al periodo desde septiembre a mayo (Veblen et al., 1996).

El roble de Santiago es endémico de Chile, posee restringida distribución y su límite sur se encuentra por la Cordillera de Los Andes en el sector de Linares, séptima región (García y Ormazábal, 2008). Está categorizada como especie Vulnerable (VU) según la IUCN (Baldwin, 2018). Además, fue recientemente clasificada como especie Vulnerable según la lista de especies del Ministerio de Medio Ambiente en nuestro país (MMA, 2019). Corresponde a la especie más septentrional de su género en América, y sus individuos pueden alcanzar hasta 25 m de alto y 1,2 m de diámetro de fuste. Su temporada de crecimiento corresponde desde septiembre a abril (Venegas et al., 2018a), y contrario a coigüe, presenta hojas caducas (Alcaras, 2010; Ormazabal y Benoit, 1987).

El clima del área de estudio se caracteriza por ser de tipo templado-cálido, con una estación seca prolongada (CONAF, 2001). La temperatura media del mes más cálido corresponde a enero con 16°C y el más frío a julio con 4,4°C. La temperatura media anual corresponde a 10°C. En cuanto a las precipitaciones, estas alcanzan los 1.693 mm

anuales caídos principalmente entre los meses de abril y noviembre, según datos obtenidos para el periodo de 1979-2016 (CR2, 2018). Además, durante el invierno y primavera es usual el aporte nival en el parque, por lo que se encuentra cubierto de nieve generalmente desde mayo a noviembre (CONAF, 2013; Polivalente, 2015).

## Materiales

### Datos climáticos

**Datos climáticos locales.** Para relacionar el crecimiento radial de las poblaciones con el clima, se utilizaron datos climáticos locales de precipitación mensual acumulada y temperatura media mensual. Ambas variables fueron extraídas desde el explorador KNMI (<https://climexp.knmi.nl/>; KNMI, 2020) con una resolución espacial de 0,5°, para el periodo 1901-2016. El explorador KNMI es una aplicación que posee una colección completa de conjuntos de datos climáticos grillados mundiales, además de herramientas de análisis espaciales (Trouet y Van Oldenborgh, 2013).

A nivel local, además se utilizó el Índice de Precipitación-Evaporación Estandarizado (SPEI por sus siglas en inglés). El SPEI es útil para la detección y monitoreo de la sequía y ha sido ampliamente utilizado en estudios dendrocronológicos recientes para comprender la relación sequía-crecimiento (Venegas-González et al., 2018b; Vicente-Serrano et al., 2010). El índice es calculado a diferentes escalas temporales, es decir, incluyendo en el valor del mes actual, la influencia de los meses anteriores, permitiendo al índice adaptarse a la memoria del sitio de estudio. Por ejemplo, el SPEI12 corresponde al índice calculado para cada mes, con una ventana que incorpora la influencia del mes en curso más los once meses anteriores en dicho valor, mientras que SPEI3 es calculado con los datos del mes en curso más los dos meses anteriores. Los valores positivos de este índice indican periodos húmedos y valores negativos periodos más secos a los normales (Galleguillos et al., 2018; Venegas-González et al., 2018b). Para el presente estudio, se utilizaron datos de SPEI de tres (SPEI3) y doce (SPEI12) meses, y se obtuvieron del explorador KNMI, disponibles para el periodo 1901-2013 con una resolución espacial de 0,5° (KNMI, 2020). Para el periodo 2014-2016, los datos se obtuvieron desde el Monitor de Sequía Global SPEI, que presenta información actualizada del SPEI con una resolución espacial de 1° (Berguería et al., 2013).

**Datos climáticos globales.** La variación climática interanual en la zona central de Chile está influenciada por dos modos de variabilidad climática global, denominados El Niño-Oscilación Austral y la Oscilación Antártica (Christie et al., 2011; Garreaud et al., 2009). Para representar el primero, se utilizó el Índice Multivariado ENSO (MEI) durante el periodo 1950-2016. MEI corresponde al componente principal de seis variables observadas en el Pacífico Tropical: presión del nivel del mar, componentes zonales y meridionales del viento superficial, temperatura superficial del mar, temperatura superficial del aire y la nubosidad. Este índice posee valores bimensuales superpuestos (Diciembre/Enero, Enero/Febrero, Febrero/Marzo, Noviembre/Diciembre) con el objetivo de considerar la estacionalidad del ENSO y disminuir la variabilidad de alta frecuencia dentro de las estaciones. Por lo tanto, doce valores bimensuales abarcan un año, donde valores positivos representan la fase cálida (fenómeno El Niño) y valores negativos la fase fría (fenómeno La Niña) (ESRL, 2019; Wolter y Timlin, 2011).

Para la circulación troposférica se utilizó el Índice de Oscilación Antártica (índice AAO) o también denominado Modo Anular del Sur (SAM), considerado el principal conductor de variabilidad de la circulación troposférica al sur de los 20°S (Garreaud et al., 2009). Este índice, refleja las anomalías zonales de la presión del nivel del mar (PNM) media entre las latitudes 40°S y 65°S, representando el movimiento de la masa atmosférica a gran escala (Gong y Wang, 1999). La fase positiva de este índice se asocia a una disminución de la presión superficial en altas latitudes, hacia la Antártida (65°S) y un aumento en latitudes medias (45°S), lo que implica disminución de la precipitación. Durante la fase negativa, las condiciones son las inversas (Garreaud et al., 2009).

Los datos climáticos de gran escala del MEI<sup>2</sup> y del índice AAO<sup>3</sup> se obtuvieron desde la base de datos del explorador KNMI (KNMI, 2020). Dicho explorador sólo presentaba datos para el período 1979-2016 del AAO, dado esto, los datos previos (1948-1979) se obtuvieron desde el sitio web del Instituto Común para el Estudio de la Atmósfera y el Océano<sup>4</sup> (JISAO, por sus siglas en inglés).

## Método

### Colecta de tarugos de incremento

La colecta de tarugos de incremento se realizó durante los meses de septiembre y diciembre del 2017 para *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* respectivamente. Dado lo anterior, el último anillo formado es de 2016, según la convención de Schulmann (1956) para el hemisferio Sur, que asigna a cada anillo de árbol la fecha del año calendario en que inició su crecimiento.

<sup>2</sup> Datos disponibles en: <https://climexp.knmi.nl/getindices.cgi?WMO=NOAADATA/mei&STATION=MEI&TYPE=i&id=someone@somewhere>, obtenidos el 1 de septiembre de 2019.

<sup>3</sup> Datos disponibles en: [https://climexp.knmi.nl/getindices.cgi?WMO=NCEPData/cpc\\_aao&STATION=CPC\\_AAO&TYPE=i&id=someone@somewhere](https://climexp.knmi.nl/getindices.cgi?WMO=NCEPData/cpc_aao&STATION=CPC_AAO&TYPE=i&id=someone@somewhere), obtenidos el 1 de septiembre de 2019.

<sup>4</sup> Datos disponibles en: <http://research.jisao.washington.edu/data/aao/slp/>, obtenidos el 1 de septiembre de 2019.

La extracción de tarugos de incremento se realizó en dos sitios -uno para cada especie- (Figura 1) y desde aquellos árboles dominantes en el dosel y que estuviesen alejados de caminos y/o senderos para evitar el sesgo de influencias antropogénicas. En el caso de los árboles muertos, los tarugos de incremento se extrajeron de aquellos individuos muertos en pie, con ramas y presencia de corteza. La especie de los árboles se identificó en terreno a partir de la morfología de hoja y corteza para árboles vivos, y solo corteza para árboles muertos. Dadas las similitudes morfológicas de *Nothofagus macrocarpa* con *Nothofagus obliqua* (especie también presente en el área de estudio), fue necesaria la verificación en laboratorio a partir de muestras de ramillas con hojas<sup>5</sup> (García y Ormazábal, 2008).

A través de un barreno de Pressler, se extrajo dos o más tarugos de incremento a una altura de 1,3 metros del fuste por cada árbol. En total se muestrearon 64 árboles (26 de *N. dombeyi* y 38 de *N. macrocarpa*), incluyendo 10 árboles muertos para cada especie. Además, se registró el diámetro a la altura del pecho (DAP; Apéndice 1) y datos sobre el estado de cada árbol para clasificar las muestras según las condiciones de la madera, con el objetivo de definir la certeza del datado posterior (Kitzberger et al., 2000). Cabe mencionar que los tarugos de incremento no necesariamente representaron la edad de cada árbol, ya que la longitud del barreno de Pressler usado (40 cm) sólo permitió llegar a la médula de aquellos árboles con un DAP inferior a 80 cm y en la mayoría de los casos la médula estaba podrida. Finalmente, se registraron la posición y altitud de cada sitio de muestreo.

### Procesamiento y cofechado de las series

El tratamiento de los tarugos de incremento en laboratorio se realizó siguiendo técnicas dendrocronológicas descritas por Gärtner et al. (2015) y Stokes y Smiley (1968). Esto, consistió en el montaje de los tarugos sobre molduras acanaladas, de forma que la dirección de las fibras permitió una mayor visualización de los anillos al ser posteriormente cortados transversalmente con un micrótopo de deslizamiento. Se repitió el procedimiento de corte hasta reducir un tercio del diámetro del tarugo aproximadamente, lo cual entregó como resultado una muestra lisa y continua. Luego del corte, y para refinar aún más la planicie de los tarugos, se lijaron con papel lija de granulometría ascendente (entre 600 a 1.200 granos/cm<sup>2</sup>), para distinguir de mejor forma los límites del anillo de crecimiento (Gärtner et al., 2015; Stokes y Smiley, 1968). La especie de los individuos muertos colectados fue verificada a partir de un análisis anatómico de la madera, donde *N. dombeyi* presenta tonos más rosados y mayor homogeneidad entre la albura y duramen que *N. macrocarpa* (Díaz-Vaz, 1987; Figura 2).

Para medir los anchos de anillo de los árboles, en primer lugar, se procedió a identificar y marcar cada anillo de crecimiento a través de una lupa estereoscópica (Leica S8AP0). Posteriormente, se empleó una imagen escaneada de cada tarugo a una resolución de 2400 dpi con una escala de referencia a través del software IPWIN32 para las

---

<sup>5</sup> García, N. 2018, marzo. Identificación especie. [entrevista]. Santiago, Laboratorio de Sistemática y Evolución de Plantas, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Universidad de Chile.

mediciones (v4.5; Media Cybernetics Inc.). Finalmente, a través del software COFECHA se verificó la calidad de cruce de las mediciones a partir de correlaciones de series temporales segmentadas y se identificó errores durante la etapa de datación (Grissino-Mayer, 2001; Holmes et al., 1986).

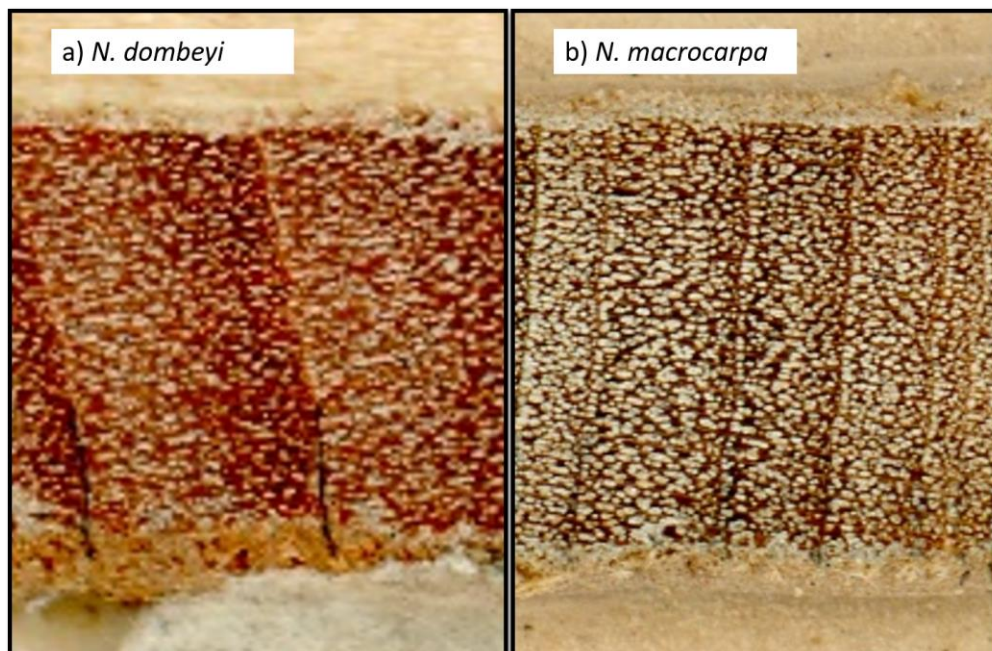


Figura 2. Anatomía de la madera en tarugo de incremento (corte transversal) de a) *Nothofagus dombeyi* y b) *Nothofagus macrocarpa*.

### Construcción de las cronologías de crecimiento radial

El desarrollo de la cronología de ancho de anillo (para cada especie) se realizó a partir de las series correctamente datadas usando la librería de programa de dendrocronología (dplR) (Bunn et al., 2019) en el software estadístico de libre acceso R (R Core Team, 2018) y su interfaz gráfico R Studio (Rstudio Team, 2018). La estandarización de las series se realizó ajustando cada una de las series a una curva de suavizado (*spline*) para remover la varianza no climática. Este método no realiza suposiciones sobre la forma de la curva que se utilizará para la estandarización (Cook y Peters, 1981). De las cronologías generadas, se utilizó la cronología residual, la cual preserva la señal de alta frecuencia (Fritts, 1976). La cronología residual, además remueve la autocorrelación existente entre el crecimiento radial asociado a un año y los años anteriores, y se obtiene del promedio estadístico de los residuos del modelo de autorregresión (Fritts, 1976; Holmes, 1983).

La cuantificación de la incertidumbre estadística en cronologías anuales de anillos de árboles se realiza principalmente mediante el uso de tres estadísticos, i) Señal expresada de la población (EPS, por sus siglas en inglés), ii) Intensidad de señal de la submuestra (SSS) y iii) Coeficiente de correlación medio ( $R_{bar}$ ) (Cook y Pederson, 2011), los cuales fueron utilizados para describir las cronologías desarrolladas. EPS estima un porcentaje de señal común entre las series de cada cronología; SSS cuantifica, en



porcentaje, la certidumbre cambiante en una cronología dado el tamaño de muestra cambiante; y  $R_{bar}$  corresponde a una estimación del porcentaje de varianza común entre series (Cook y Pederson, 2011; Cook y Kairiukstis, 1990; Wigley et al., 1984). Con el fin de robustecer dichos estadísticos, se incorporaron las series de árboles muertos a la cronología de ancho de anillo de árboles vivos (de cada especie). Finalmente, se consideró válido el periodo de cada cronología en que el EPS fue mayor a 0,80, lo cual indica una cronología cercanamente representativa de la variabilidad de la población, dada su fuerte señal común (Wigley et al., 1984).

Complementariamente, para los últimos 100 años de la cronología de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*, se realizó una medida de similitud entre las especies a partir de la prueba de *Gleichläufigkeit* (G). Esta prueba, a través de la diferencia entre anillos de años sucesivos, prueba si dos cronologías aumentan o disminuyen su crecimiento sincrónicamente (Eckstein y Bauch, 1969; Schweingruber, 1988; Speer, 1971). El nivel de similitud se expresa en porcentaje y es significativo cuando  $G > 62\%$  (Kaennel y Schweingruber, 1995; Tognetti et al., 2014).

### **Relación de crecimiento radial con variabilidad climática**

Para el análisis climático, se utilizaron los últimos 100 años (1917-2016) de las cronologías desarrolladas para cada especie, lo que corresponde al último siglo en función de la fecha de colecta. En esta etapa, se correlacionó los índices de ancho de anillo, con los datos climáticos locales (precipitación acumulada, temperatura media y SPEI) y globales (MEI y AAO), con el objetivo de identificar la relación del clima con el crecimiento radial de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*. Se utilizaron las cronologías de ancho de anillo de árboles vivos y muertos del último siglo para cada especie. La extensión de dichas cronologías, junto con la extensión de los datos climáticos disponibles para cada variable, determinó el periodo de años correlacionados.

El análisis de correlación consideró desde la temporada de crecimiento del año previo ( $T_p$ ), hasta la temporada de crecimiento del año en curso ( $T_c$ ) para ambas especies (21 meses), debido a que el crecimiento radial en cualquier año específico está influenciado por el clima del año actual ( $t$ ) y anterior ( $t-1$ ) (Fritts, 1976). Para dicho análisis dendroclimático, se utilizaron las librerías *Bootres* y *TreeClim* (Zang, 2019; Zang y Biondi, 2019) en el programa de libre acceso R Studio.

Para examinar las relaciones entre las variables climáticas y las cronologías de cada especie, se realizó un análisis de función de correlación, la cual entrega coeficientes de estimaciones del coeficiente de correlación de Pearson (Biondi and Waikul, 2004). Se realizaron análisis de correlación de tipo estática y móvil, con un nivel de confianza del 95% ( $p < 0,05$ ). La función estática, se aplicó con un análisis de resolución mensual y un análisis de resolución estacional. Para ello, se utilizó cada una de las variables climáticas, sin embargo, para el análisis estacional, fueron excluidas las variables SPEI3 y SPEI12, dado que estas ya poseen un efecto de memoria con mayor resolución. La función móvil, con una ventana de 25 años, se aplicó para los periodos y variables que mostraron correlación en el análisis anterior, para cada especie, con el objetivo de observar su comportamiento en el tiempo. Adicionalmente, se evaluó la influencia de las sequías en el crecimiento durante los años posteriores al evento, para lo cual se

realizó un análisis de épocas superpuestas, a través de correlaciones cruzadas (ccf; Gilbert y Plummer, s.f.). La influencia en el crecimiento se evaluó entre SPEI12 de diciembre (que refleja la sequía/humedad de todo el año) y la cronología de crecimiento radial de cada especie. Además, se evaluó la influencia de la sequía a través del SPEI12 del mes que mejor correlacionó con el crecimiento en el análisis con función estática.

### **Identificación de patrones de mortalidad**

Para determinar la fecha de muerte de los árboles analizados, se utilizó el anillo más externo del árbol, sin embargo, la confianza de la datación se vio influenciada por la condición de la madera, la presencia o ausencia de corteza en la muestra, y por la posibilidad de que los árboles no formen algún anillo durante uno o más de un año antes de morir (Amoroso y Daniels, 2010; Kitzberger et al., 2000). En este sentido, aquellas muestras que no presentaron corteza fueron descartadas del análisis, por la menor certeza de su datación. El año calendario del anillo más externo fue determinado por cofechado utilizando el software COFECHA (Holmes, 1983) con las series de crecimiento radial de árboles vivos desarrolladas para cada especie. Luego de fechadas las muertes de los árboles, se agruparon en cronologías de mortalidad, i.e. número de árboles muertos por periodo de diez o más años (Kitzberger et al., 2000), para disminuir la incerteza del datado.

Para analizar el comportamiento del crecimiento de los árboles previos a su muerte, se identificó la ocurrencia de cambios abruptos en el crecimiento radial de cada árbol. La detección de los cambios abruptos se realizó a través de un análisis de *breakpoints* (puntos de quiebre) de la librería *Strucchange*, que permite la estimación simultánea de múltiples puntos de corte en el crecimiento radial de los árboles (Zeileis et al., 2003). El procedimiento consiste en ajustar líneas de regresión horizontales lineales sobre segmentos de tasas de crecimiento comparables separadas por quiebres, para cada serie individual (Vanoni et al., 2016). Para dicho análisis, se utilizó una longitud mínima de 10 años para los segmentos entre los puntos de corte de cada serie. Adicionalmente, con el objetivo de identificar similitud en el crecimiento radial de los árboles muertos entre ambas especies, también se realizó la prueba *Gleichläufigkeit* (G) para las series de muertos, en el periodo común para *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*.

### **Relación de mortalidad con variabilidad climática**

En esta etapa fueron utilizadas las series de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* agrupadas, para analizar la respuesta a nivel de bosque y aumentar el número de muestras durante el análisis. El análisis de la influencia de la variabilidad climática y su posible desfase en la mortalidad del rodal estudiado se realizó con un análisis de épocas superpuestas, a través de correlaciones cruzadas (Gilbert y Plummer, s.f.). El análisis se realizó a una escala quinquenal (cinco años) y decadal (diez años) para disminuir el potencial error asociado al datado de los árboles muertos (Kitzberger et al., 2000, ver también sección anterior). La influencia del clima en la mortalidad se evaluó entre cada una de las variables climáticas y meses que correlacionaron significativamente con el crecimiento de ambas especies y la frecuencia de mortalidad total del rodal. Posteriormente se realizó una correlación no paramétrica de Spearman para la verificación de los coeficientes (Becke et al., 1988).



## RESULTADOS

### Crecimiento radial del bosque de *Nothofagus* y variabilidad climática

#### Cronologías de crecimiento radial del bosque de *Nothofagus*

Del total de 124 series medidas, se logró la datación cruzada del 81% de ellas (100 series), provenientes de 64 árboles colectados (Cuadro 1). Las cronologías residuales obtenidas cubrieron el periodo de 1822-2016 (195 años) para *N. dombeyi* y de 1831-2016 (186 años) para *N. macrocarpa*, con un mínimo de cuatro series por año (Figura 3). La cronología cortada a partir de un EPS > 0,8 cubrió el periodo del último siglo (1917-2016) para ambas especies, lo que reflejó una señal de crecimiento común robusta para el análisis climático de dicho periodo. Además, se obtuvo un SSS > 0,85 que reflejó una certidumbre aceptable dado el número cambiante de series a lo largo de cada cronología (Cuadro 1).

Cuadro 1. Resumen de características y estadísticos de las cronologías de ancho de anillo usadas para el análisis climático de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*. EPS: Señal expresada de la población; SSS: Intensidad de señal de la submuestra, Rbar: Coeficiente de correlación medio y Prueba G: Prueba *Gleichläufigkeit* entre el crecimiento radial de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*.

Especie	Periodo	Número de árboles		Número de series		EPS	SSS	Rbar	Prueba G (%)
		Vivos	Muertos	Medidas	Cofechadas				
<i>N. dombeyi</i>	1917-2016	16	10	54	40	0,85	0,97	0,19	54
<i>N. macrocarpa</i>	1917-2016	28	10	70	60	0,91	0,97	0,22	

En cuanto al crecimiento radial comparativo de ambas especies, la prueba de *Gleichläufigkeit* (G) realizada entregó una similitud de un 54% entre ambas cronologías para el periodo 1917-2016. Lo anterior indicó que, de los 100 años analizados, hubo 54 años en que *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* presentaron un aumento o disminución del crecimiento durante el mismo año. La prueba  $G < 62\%$ , reveló que la similitud no fue significativa entre las especies analizadas, para el último siglo. El número de árboles y series analizadas por especie permitió una adecuada detección de la respuesta media del grupo de árboles. Además, se alcanzó el máximo número de series en el periodo medio de las cronologías, entre las décadas de 1960 y 1990, con 34 series para *N. dombeyi* y 55 para *N. macrocarpa* (Figura 3).

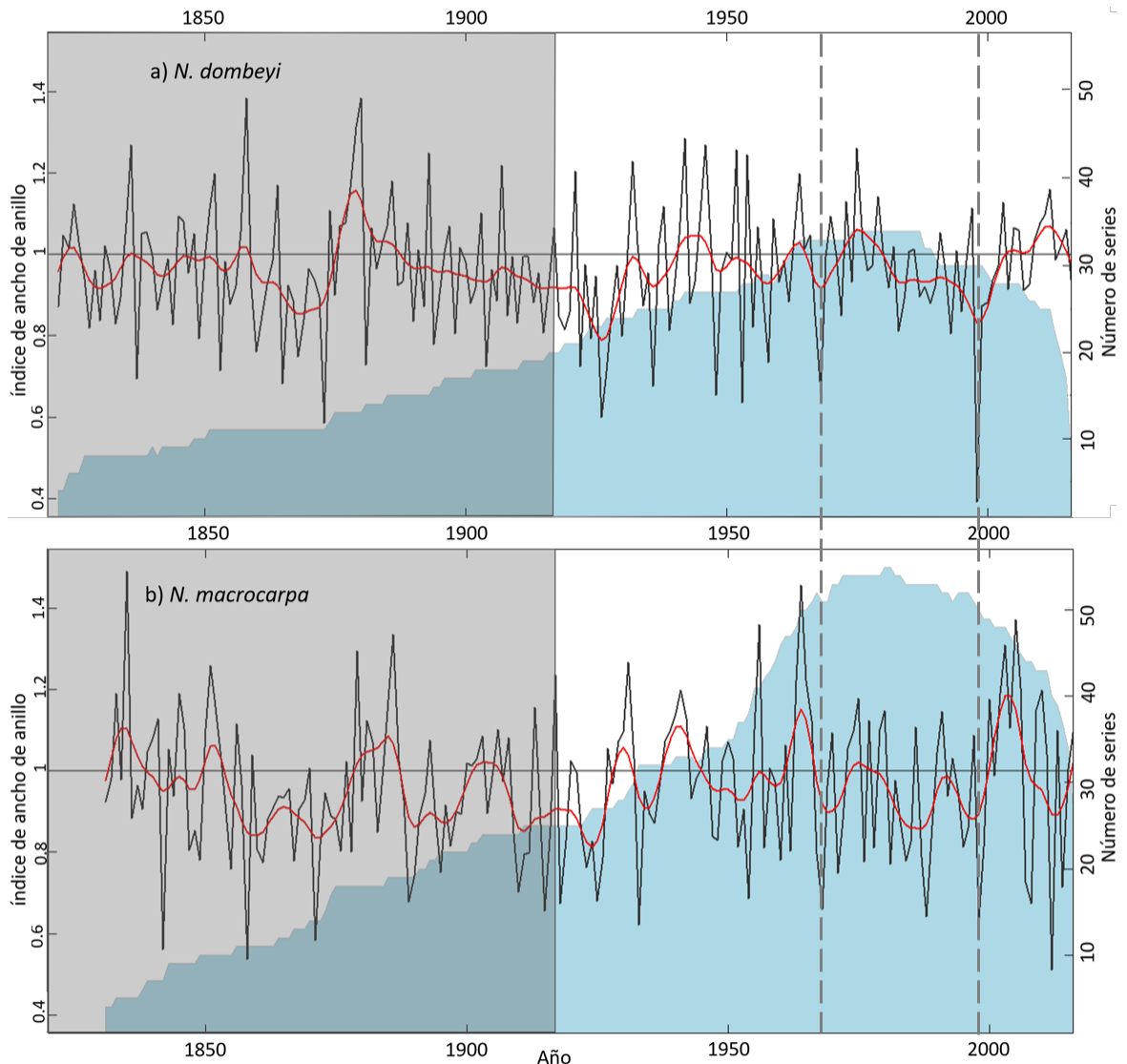


Figura 3. Cronología residual de a) *N. dombeyi* y b) *N. macrocarpa* (curva negra). La línea roja representa un filtro de 10 años para cada cronología. La zona gris, indica el periodo de la cronología que no fue considerado ( $EPS < 0,80$ ) y las líneas punteadas verticales indican años de supresión de crecimiento en común para ambas especies. En celeste se indica el número de series.

A partir del filtro de 10 años se observó un comportamiento de tipo sinusoidal a lo largo de todo el periodo, con una tendencia al aumento del crecimiento de *N. dombeyi*, y disminución en *N. macrocarpa* desde el año 2000 aproximadamente (línea roja en Figura 3). Se detectaron dos disminuciones importantes de crecimiento radial que ocurrió en ambas especies, en los años 1968 y 1998 (Figura 3). También, se observó a finales de la década de 1970, un periodo de crecimiento por debajo de la media para ambas especies, durante aproximadamente 20 años y que alcanzó su punto más bajo en el año 1998 para *N. dombeyi* (Figura 3a).

### Correlaciones de crecimiento radial y variabilidad climática del último siglo

Los niveles de correlación significativos ( $p \leq 0,05$ ) entre la variabilidad climática y el índice de ancho de anillo alcanzados por ambas especies, fueron inferiores a 0,30 para el último siglo ( $r = |0,20|$  a  $|0,24|$  en *N. dombeyi* y  $r = |0,19|$  a  $|0,26|$  en *N. macrocarpa*) (Cuadro 2). Mientras la correlación más alta en *N. dombeyi* ocurrió en enero de la temporada en curso al crecimiento para la temperatura media ( $r = 0,24$ ;  $p \leq 0,05$ ), en *N. macrocarpa* fue en noviembre de la temporada previa de crecimiento para la precipitación acumulada ( $r = 0,26$ ;  $p \leq 0,05$ ). Adicionalmente, noviembre de la temporada en curso al crecimiento correlacionó con el crecimiento de *N. macrocarpa* ( $r = 0,22$ ;  $p \leq 0,05$ ). Por otro lado, el análisis estacional mostró la influencia de la precipitación acumulada del invierno previo a la temporada de crecimiento ( $r = 0,21$ ;  $p \leq 0,05$ ) de *N. macrocarpa*. Los resultados obtenidos (Cuadro 2) mostraron que ambas especies respondieron con mayor crecimiento ante mayores precipitaciones durante la temporada primaveral previa al año crecimiento.

Cuadro 2. Coeficientes de correlaciones ( $r$ ) significativas ( $p \leq 0,05$ ) mensuales<sup>1</sup> y estacionales<sup>2</sup> de las variables climáticas locales con el índice de ancho de anillo de, a) *N. dombeyi* y b) *N. macrocarpa*. Las letras en las columnas indican la inicial de cada mes, desde septiembre (S) de la temporada previa de crecimiento, hasta marzo (M) de la temporada en curso. Los colores azul y rojo indican correlación positiva o negativa respectivamente. P: precipitación acumulada; T: temperatura media.

Meses	TEMPORADA PREVIA DE CRECIMIENTO										TEMPORADA EN CURSO DE CRECIMIENTO									
	S	O	N	D	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	E	F	M	A
<b>a) <i>N. dombeyi</i></b>																				
p <sup>1</sup>			0,21										0,20							
p <sup>2</sup>																				
T <sup>1</sup>																0,24				
T <sup>2</sup>																				
SPEI3																				
SPEI12																				
<b>b) <i>N. macrocarpa</i></b>																				
p <sup>1</sup>			0,26	0,20							0,19			0,22						
p <sup>2</sup>				---- 0,20 ----						---- 0,21 ----										
T <sup>1</sup>														0,24						
T <sup>2</sup>																				
SPEI3		0,23		0,23	0,22															
SPEI12										0,25										

El análisis móvil (temporal) de las correlaciones mostró niveles de correlación mayores que los obtenidos en el análisis de correlaciones estáticas. En ventanas de 25 años, se alcanzaron correlaciones de  $r = 0,46$  y  $r = 0,48$  para la precipitación de noviembre del año previo y de octubre del año en curso, respectivamente, en *N. dombeyi*, y de  $r = 0,55$  para la precipitación de diciembre en *N. macrocarpa* ( $p \leq 0,05$ ; Figura 4). El análisis temporal de las correlaciones mostró, para ambas especies, que hacia los años más recientes hubo una disminución en la influencia de las precipitaciones de la temporada

previa, sobre el crecimiento de los árboles. Se observó que para *N. dombeyi*, el periodo 1972-1996 marcó un cambio en las tendencias de influencia de la precipitación en el crecimiento de la especie, ya que, hasta dicho periodo, las precipitaciones de la temporada previa correlacionaron positivamente con su crecimiento ( $p \leq 0,05$ ). Sin embargo, posterior al periodo 1975-1999, fueron las precipitaciones de la temporada en curso a la formación del anillo las que correlacionaron positivamente con el crecimiento de *N. dombeyi* ( $p \leq 0,05$ ) (Figura 4a). Para *N. macrocarpa* se observó que, posterior al periodo 1945-1969, las correlaciones positivas de la precipitación durante la temporada previa de crecimiento dejaron de ser estadísticamente significativas ( $p \leq 0,05$ ). Por otro lado, desde el periodo 1974-1998, la precipitación de junio previo a la formación del anillo comenzó a tener significancia ( $p \leq 0,05$ ), influyendo positivamente en el crecimiento de la especie hacia los años más recientes (Figura 4b).

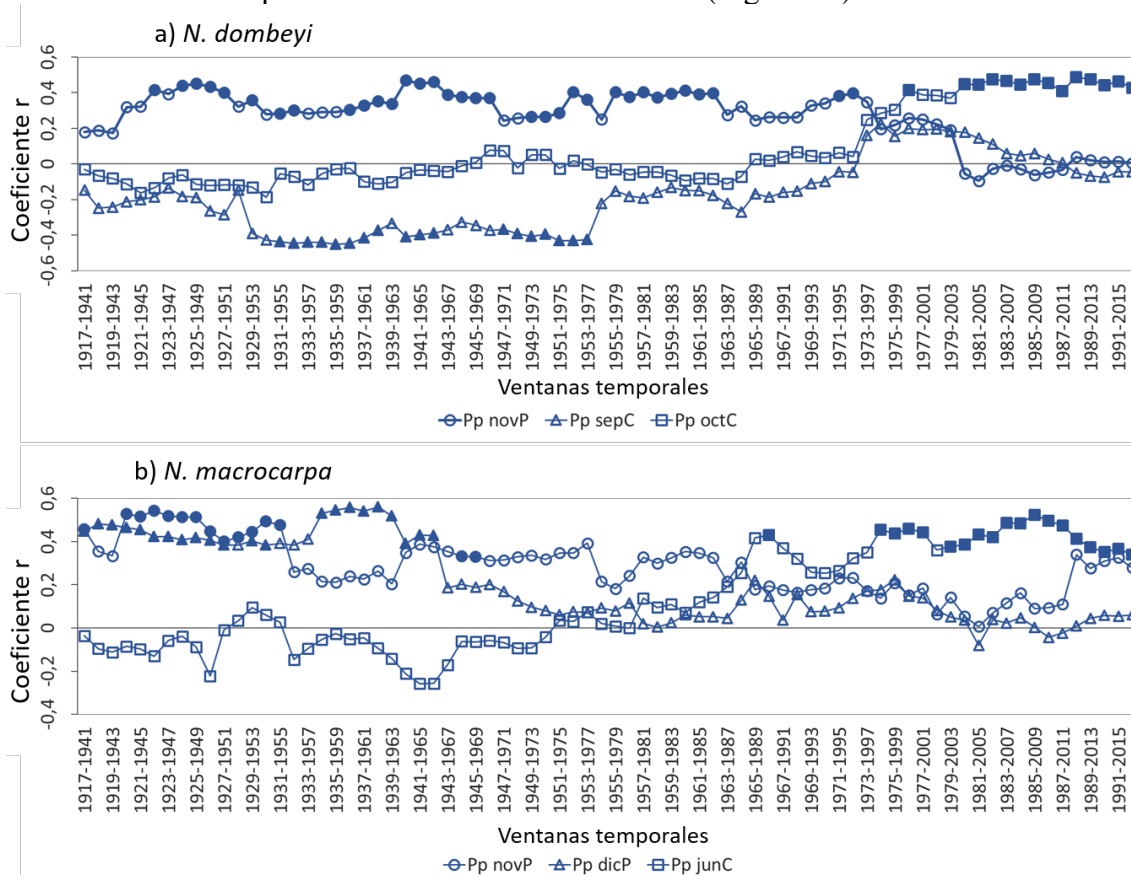


Figura 4. Análisis temporal de correlación entre la variable precipitación (Pp) y el índice de ancho de anillo de a) *N. dombeyi* y b) *N. macrocarpa*. Junto al mes, la letra P corresponde al año calendario previo a la formación del anillo y la letra C corresponde al año calendario en curso. Los marcadores con color sólido indican significancia ( $p \leq 0,05$ ) para la ventana temporal que representan. El eje de las abscisas indica las ventanas temporales de 25 años, con un año de superposición.

Respecto a la relación de los índices globales con el crecimiento radial de ambas especies, sólo se observó una correlación significativa del AAO con *N. macrocarpa* durante diciembre de la temporada de crecimiento en curso ( $r = -0,23$ ;  $p \leq 0,05$ ). En cuanto al SPEI, sólo se observó correlaciones significativas para *N. macrocarpa* en ambas escalas analizadas (Cuadro 2). Mientras el SPEI3 se correlacionó positivamente

durante la temporada previa de crecimiento, los meses de octubre, diciembre y enero, el SPEI12, se correlacionó de la misma forma con julio previo a la temporada en curso de crecimiento, tal y como se obtuvo en el análisis de correlaciones cruzadas.

En términos generales, se observó una menor sensibilidad climática de *N. dombeyi* respecto a *N. macrocarpa*, en cuanto a la cantidad de variables a las que respondió, a la escala (local y global) y a la fuerza de sus correlaciones con las variables analizadas. Sin embargo, ambas especies presentaron niveles de correlación por debajo de  $r = 0,30$ , es decir, niveles inferiores a 30% del crecimiento radial de las especies fue explicado por las variables climáticas analizadas.

### Patrones temporales de mortalidad del bosque de *Nothofagus* y variabilidad climática

#### Patrones temporales de mortalidad del bosque de *Nothofagus*

El total de los tarugos de incremento analizados correspondieron a series incompletas dado que los árboles se encontraban con pudrición central y en promedio se obtuvo un 55% y un 62% de representatividad del radio a partir de los tarugos de incremento obtenidos para *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*, respectivamente. Las clases de DAP de *N. dombeyi* fueron mayores a las de *N. macrocarpa*, sin embargo, los árboles colectados de ambas especies estaban en una posición dominante o superior en el dosel. El periodo común de todas las series de árboles muertos fue 1839-2014, con al menos una serie que representó cada especie en dicho periodo. La prueba G identificó una similitud de un 53%, es decir, de los 176 años del periodo común, hubo 93 años en que *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* presentaron un aumento o disminución del crecimiento durante el mismo año (Cuadro 3). La prueba  $G < 62\%$ , reveló que la similitud de crecimiento de árboles muertos no fue significativa entre las especies, para el periodo analizado.

Cuadro 3. Resumen de características de las series de ancho de anillos de árboles muertos por especie. ADM: Años que demoró en morir el árbol posterior al último *breakpoint* negativo (bkpN); DAP: Diámetro de fuste a 1.3 m de altura; Prueba G: Prueba *Gleichläufigkeit* entre el crecimiento radial de árboles muertos de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*.

Especie	Periodo	Número de árboles muertos	Número de árboles con último bkpN	ADM min-max	DAP min-max (cm)	% del radio que representa el tarugo (Media± DS)	Número de anillos min-max	Prueba G (%)
<i>N. dombeyi</i>	1816-2015	9	9	14-35	40-147	55±22	34-172	53
<i>N. macrocarpa</i>	1839-2014	10	6	13-42	21-45	62±27	25-176	

En cuanto a las fechas de muerte, se dataron un total de 20 árboles (10 para *N. dombeyi* y 10 para *N. macrocarpa*). En la década de 1930 se dató un árbol muerto con ausencia de corteza, perteneciente a *N. dombeyi*, el cual no fue incluido en el análisis. Las fechas

de muerte de todos los árboles analizados comenzaron desde el quindenio de 1970 (Figura 5a). La distribución de frecuencia de mortalidad indicó la mayor cantidad de árboles muertos en el último periodo, correspondiente al 2000-2015 (Figura 5a). En cuanto a las muertes por especie, se observó la mayor cantidad de árboles muertos (cinco) de *N. macrocarpa* en el quindenio 1985, y en el periodo 2000-15 con seis árboles de *N. dombeyi* (Figura 5a).

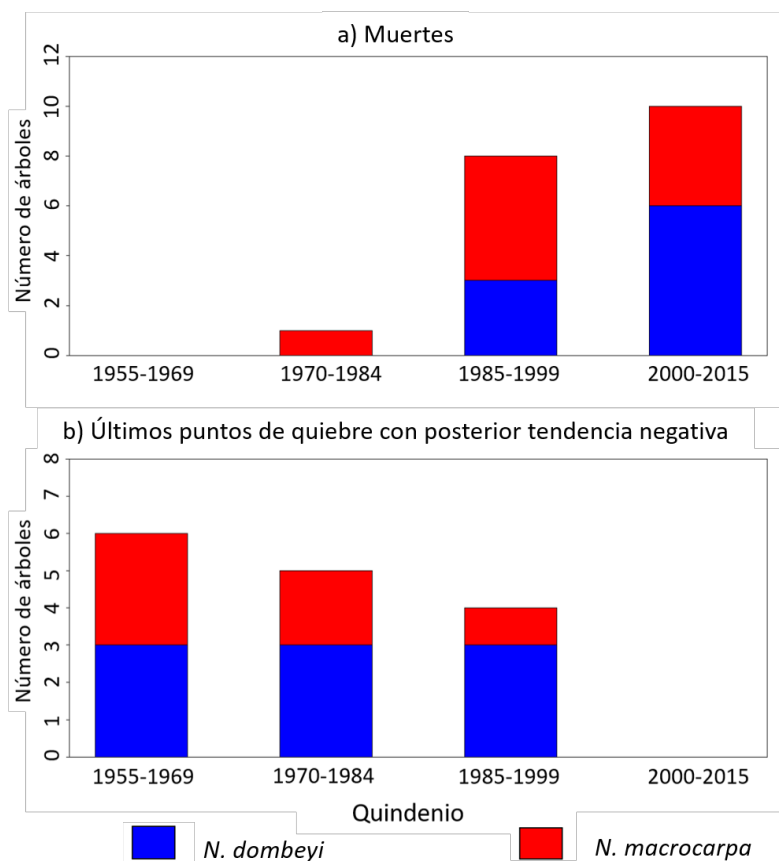


Figura 5. a) Número de árboles muertos y b) número de árboles con último punto de quiebre (*breakpoint*) negativo de crecimiento.

A partir del análisis de puntos de quiebre (*breakpoints*) se observó para ambas especies una tendencia a la disminución abrupta del crecimiento de los árboles previo a su muerte (Figura 5b). La tendencia de crecimiento previo a la muerte de cada árbol mostró un único patrón en *N. dombeyi* y dos patrones diferentes en *N. macrocarpa*. Mientras los nueve árboles analizados de *N. dombeyi* tuvieron un último punto de quiebre de tipo negativo previo a la muerte del árbol (Figura 6a), en *N. macrocarpa* se observó dicho patrón en seis de los diez árboles analizados (Figura 6c). Los cuatro árboles restantes de *N. macrocarpa* presentaron un punto de quiebre de tipo positivo previo a su muerte (Figura 6b). Es resumen, 15 de los 19 árboles analizados disminuyeron su crecimiento de manera abrupta previo a su muerte. Además, se observó una diferencia entre las especies en cuanto al rango de años que demoraron en morir los árboles, posterior al último punto de quiebre de tipo negativo. Así, *N. dombeyi* tuvo el rango menor con 21 años, en contraste a *N. macrocarpa* con un rango de 29 años (Cuadro 3). Las series con punto de quiebre negativo previo a su muerte se presentan en el Apéndice 2 y Apéndice 3 para *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*, respectivamente.

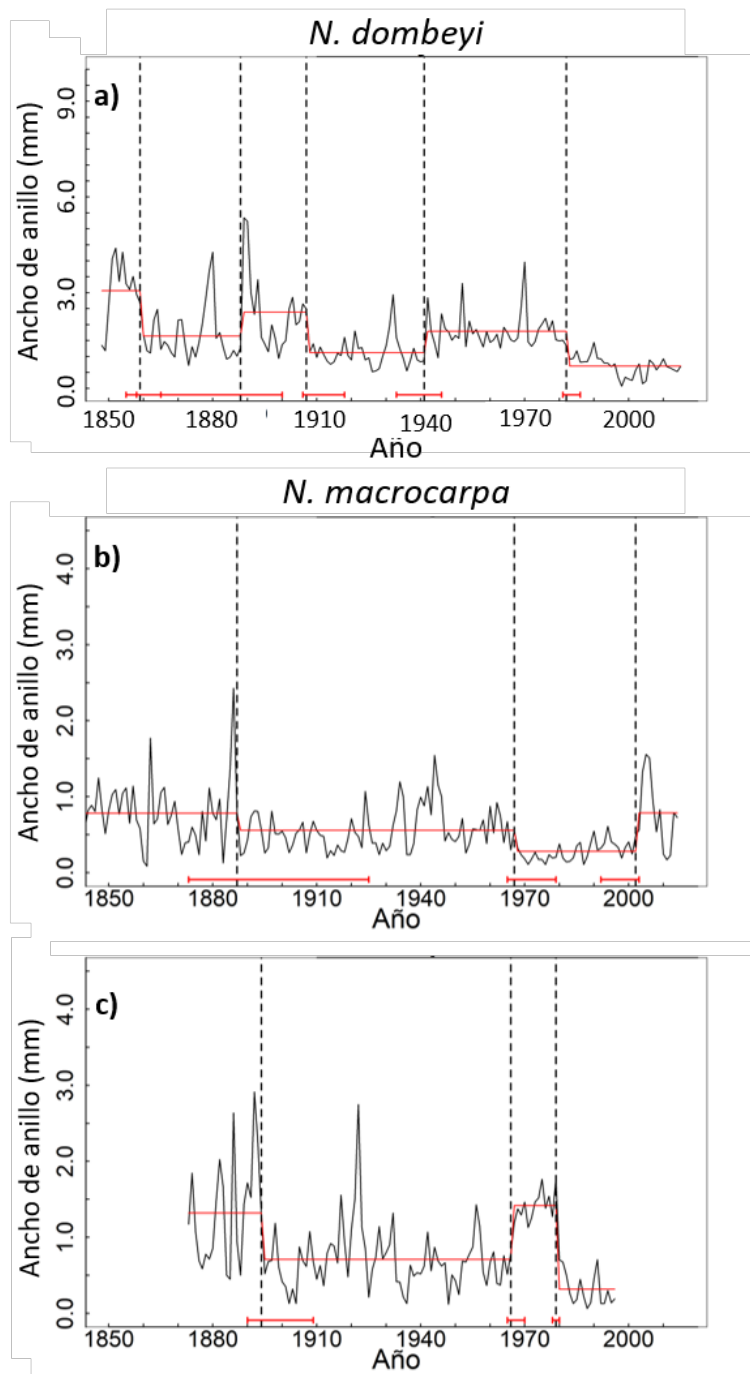


Figura 6. Ejemplo de patrón de crecimiento radial en árboles muertos de *N. dombeyi* (panel a) y de *N. macrocarpa* (panel b y c). Se indica el crecimiento radial (mm, curva negra), *breakpoints* (líneas punteadas negras verticales), líneas de regresión ajustada de modelos lineales (líneas rojas) y el intervalo de confianza de los puntos de quiebre (líneas rojas horizontales sobre el eje y).

Finalmente, en *N. dombeyi* se encontró una relación exponencial entre el crecimiento medio anual (mm)<sup>6</sup> y la cantidad de años que demoró en morir el árbol posterior al último punto de quiebre negativo. Se observó que, cuanto menor fue el crecimiento radial medio del árbol (mm), tardó más años en morir posterior al último punto de quiebre negativo (Figura 7). En *N. macrocarpa* no se identificó relación entre dichas variables.

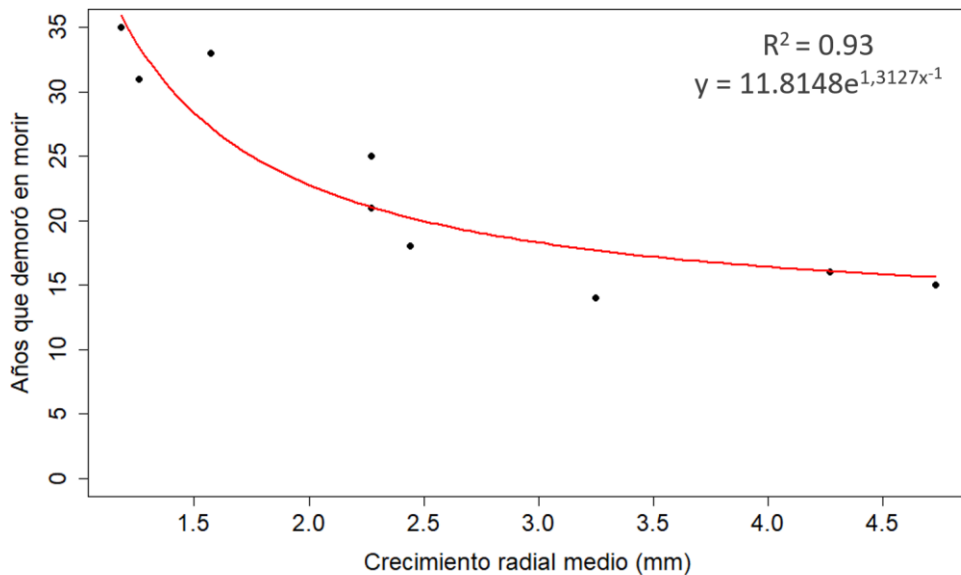


Figura 7. Relación crecimiento radial medio y años que demoró en morir el árbol posterior al último punto de quiebre de tipo negativo en *N. dombeyi* (puntos negros). La curva roja representa el modelo exponencial. En la esquina superior derecha se indica el  $R^2$  y el modelo exponencial asociado.

### **Influencia de la variabilidad climática sobre la mortalidad del bosque *Nothofagus***

El análisis de épocas superpuestas (1970-2015) y los coeficientes de correlación de Spearman coincidieron que la mortalidad de los árboles se correlacionó por quinquenios con altas temperaturas medias de octubre, noviembre y diciembre (Cuadro 4). Es decir, condiciones cálidas durante el final de primavera e inicio de verano se asociaron con mayor mortalidad arbórea. A pesar de tener altos niveles de correlación ( $\rho > 0,5$ ), estas no fueron significativas para la precipitación y el SPEI ( $p \geq 0,05$ ) dada la baja cantidad de muestras.

<sup>6</sup> Promedio anual de crecimiento de la serie completa de cada árbol (mm).



Cuadro 4. Correlaciones de *Spearman* (1970-2015) entre a) Media quinquenal de precipitación acumulada anual, b) Media quinquenal de la precipitación acumulada de septiembre, octubre y noviembre, c) Media decadal de la temperatura media anual, d) Media quinquenal de la temperatura media de octubre, noviembre y diciembre y e) SPEI3 de diciembre, con la frecuencia de árboles muertos total (*N. dombeyi* y *N. macrocarpa*) según el periodo de la variable climática (cinco y diez años). Los valores indicados corresponden al rho ( $\rho$ ) obtenido entre las variables. Los asteriscos indican correlaciones significativas al 95% de confianza.

Variable	Frecuencia mortalidad (periodo 5 años)	Frecuencia mortalidad (periodo 10 años)
a) Precipitación acumulada anual	-0.61	-
b) Precipitación acumulada primavera	-0,55	-
c) Temperatura media anual	-	0,67
d) Temperatura media primavera verano	0,84*	-
e) SPEI3 diciembre	-0,52	-

#### **Variabilidad climática del último siglo y patrones de crecimiento radial y mortalidad de árboles de *Nothofagus***

Cuatro procesos relevantes coincidieron desde la década de 1980, i) disminución de la precipitación de primavera (Figura 8a), ii) el inicio tendencias de aumento de la temperatura de primavera verano (Figura 8b), iii) crecimiento radial por debajo de la media para ambas especies (Figura 8c) y iv) el inicio de las fechas de muerte para los árboles analizados en el rodal (Figura 8d). Además, los años con mayor número de árboles muertos, correspondientes a 1987, 1996 y 2006 coincidieron con periodos de temperatura de primavera verano sobre la media y a bajos índices de ancho de anillo para ambas especies (Figura 8). La mayor frecuencia de árboles muertos, ocurrida en la década de 1990, además de que fue acompañada por altas temperaturas de primavera verano, se asoció a un periodo de precipitación de primavera por debajo de la media en el área de estudio, es decir, condiciones cálidas y secas.

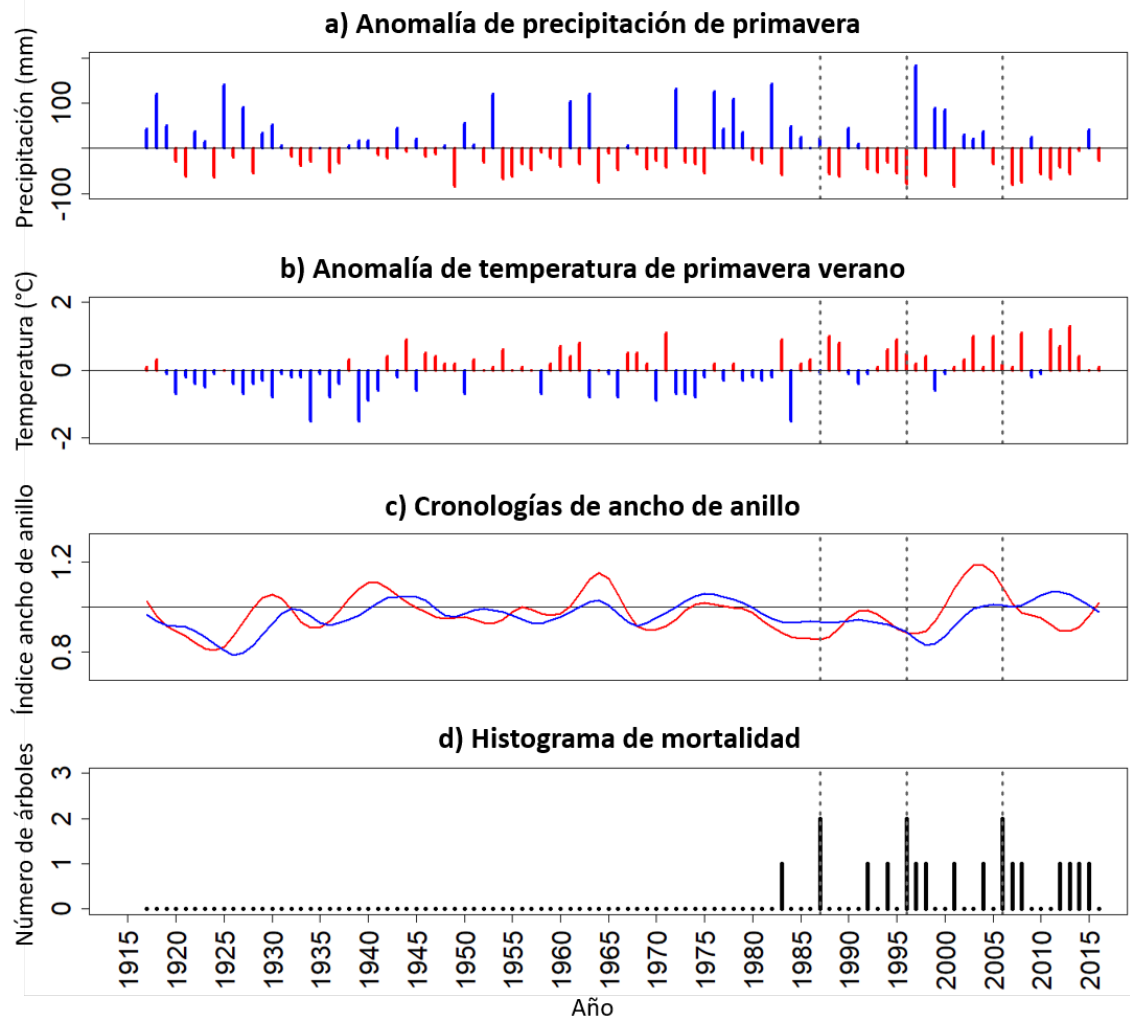


Figura 8. Series de tiempo de a) la anomalía anual de precipitación acumulada de septiembre-octubre-noviembre, b) la anomalía anual de temperatura media de noviembre-diciembre-enero, c) la cronología residual *N. dombeyi* (azul) y *N. macrocarpa* (rojo) cada una con un filtro de 10 años y d) histograma anual de mortalidad total (*N. dombeyi* y *N. macrocarpa*). Las líneas verticales punteadas grises indican años con mayor número de árboles muertos.

## DISCUSIÓN

Árboles en todo el mundo están experimentando disminuciones en su crecimiento y/o episodios de mortalidad a causa del cambio climático (Allen et al., 2010). Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que la variabilidad climática reciente influyó en el crecimiento radial y la mortalidad de dos especies del género *Nothofagus* en el Parque Nacional Radal Siete Tazas. En primer lugar, se encontraron diferencias significativas entre el crecimiento radial de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* (Cuadro 1), así como en sus respuestas a la variabilidad climática (Cuadro 2), lo cual se puede atribuir a sus fenologías foliares diferentes. En segundo lugar, se observó una menor sensibilidad climática de *N. dombeyi* respecto a *N. macrocarpa*, particularmente a las variables analizadas en esta investigación. Mientras *N. dombeyi* sólo respondió a la variabilidad climática local, *N. macrocarpa* respondió a la variabilidad climática local y global, disminuyendo su crecimiento frente a condiciones secas y cálidas, durante todo el periodo de análisis (Cuadro 2). En tercer lugar, se observó que los árboles de ambas especies disminuyeron su crecimiento radial antes de morir. Finalmente, se detectó un patrón de mortalidad arbórea del rodal analizado en el Parque Nacional Radal Siete Tazas en los últimos 15 años que fue particularmente influenciado por altas temperaturas durante la primavera y verano (Figura 5 y Cuadro 4).

Las cronologías de crecimiento radial desarrolladas en este trabajo fueron estadísticamente robustas para el último siglo. La señal común, el número de series utilizadas y la varianza común fueron aceptables (Wigley et al., 1984) para las cronologías de ambas especies, en mayor magnitud para *N. macrocarpa* que para *N. dombeyi* (Cuadro 1). Si bien, la cronología desarrollada para *N. macrocarpa* contó con un mayor número de series que *N. dombeyi* (Cuadro 1), ambas cronologías fueron estadísticamente aceptables para los últimos 100 años (EPS, SSS,  $R_{bar} > 0,85$ ; Cuadro 1; Wigley et al., 1984). Lo anterior permitió realizar el análisis sobre la influencia de la variabilidad climática del último siglo sobre los patrones de crecimiento radial en ambas especies (Fritts, 1976; Wigley et al., 1984).

Las cronologías de crecimiento radial de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa*, presentaron entre sí una similitud no significativa (Cuadro 1), lo cual se atribuye a la respuesta diferenciada de las especies a la variabilidad climática (Cuadro 2). La diferencia en el crecimiento de las especies posterior al año 2000 (Figura 3), se podría explicar dada las condiciones de mayor temperatura de las últimas décadas, aún más acentuadas sobre los 1.000 m.s.n.m. (CR2, 2015, Figura 8b). Mientras que altas temperaturas influyeron positivamente en el crecimiento radial de *N. dombeyi*, en *N. macrocarpa* generaron una disminución del crecimiento (Figura 8c). Los años 1968 y 1998, observados con disminuciones sustanciales de crecimiento radial para ambas especies (Figura 3), coincidieron con años de muy baja precipitación (352 mm menor a la media de 1901-2016) y catalogados como años con un déficit hídrico extremo según el SPEI12 de diciembre ( $SPEI12 < -2$ ), que representa el comportamiento de la sequía de todo el año (Galleguillos et al., 2018).

El crecimiento radial de *N. dombeyi* manifestó menor sensibilidad climática que *N. macrocarpa*, tanto en la cantidad de variables a las que respondió como a la fuerza de

sus correlaciones con las variables climáticas analizadas (Cuadro 2). Sin embargo, los árboles de ambas especies mostraron ser sensibles al clima en el sitio de estudio, comparado con los registros de Suarez et al. (2004) para *N. dombeyi* y de Venegas-González et al. (2018a) para *N. macrocarpa*, que muestran correlaciones en niveles de 0,30 en otros sitios de estudio. Adicionalmente, el análisis temporal de correlaciones entre el crecimiento de las especies y el clima destacó la existencia de variaciones en los resultados según el periodo de análisis, logrando correlaciones mayores en periodos de tiempo más cortos (Cuadro 2; Figura 4). Este fenómeno, denominado inestabilidad temporal entre las relaciones del clima y el crecimiento (Suarez et al., 2015), puede ser conducido por los cambios en el clima de las últimas décadas (Lebourgeois et al., 2012; Tardif et al., 2003; Zhang et al., 2008). En este sentido, aproximadamente desde la década de 1970 se observó una disminución en la influencia positiva que tuvo la precipitación de la temporada de crecimiento anterior sobre el crecimiento de ambas especies (Figura 4). Esto se podría explicar dado los déficits hídricos experimentados recientemente, que sumado a altas evapotranspiraciones causadas por aumentos en la temperatura (CR2, 2018; Garreaud et al., 2017; Lebourgeois et al., 2012), habrían disminuido las reservas de carbohidratos, y no perdurarían para el año siguiente (Bouriaud and Popa, 2009).

La sensibilidad a la variabilidad climática que mostró *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* en promedio para el último siglo, tuvo resultados diferentes entre sí (Cuadro 2). Mientras un aumento en el crecimiento radial de *N. dombeyi* se asoció a altas temperaturas y bajas precipitaciones durante la temporada de crecimiento, *N. macrocarpa* respondió con disminución de su crecimiento bajo las mismas condiciones climáticas. Estos resultados coinciden con los hallazgos de Venegas-González et al. (2018a, 2018b) para *N. macrocarpa*. Además, un aumento del crecimiento en condiciones de baja temperatura y alta humedad es asociado a la disminución de la evapotranspiración y reposición de la humedad del suelo (Fritts, 1976; Lebourgeois et al., 2012). Por otro lado, los resultados sobre la influencia positiva de la temperatura en *N. dombeyi* se podrían asociar a que el calentamiento durante la temporada de crecimiento favorece el deshielo, aumentando la disponibilidad de agua (Suarez et al., 2004). Considerando la existencia de un aporte nival importante en el área de estudio (Polivalente, 2015; CONAF, 2013) y que un fenómeno similar se ha observado en límites arbóreos de *Nothofagus pumilio* (Magnin, 2014).

En cuanto a la influencia negativa de la precipitación de primavera en el crecimiento de *N. dombeyi*, sólo se encontró un hallazgo similar en el estudio de Suarez et al. (2015) para el Lago Guillermo en Argentina, sin ahondar en sus posibles causas. Sin embargo, se observó a partir del análisis temporal de correlaciones, que la influencia negativa de la precipitación para el crecimiento de *N. dombeyi* se vuelve no significativa hacia la actualidad, apareciendo una influencia positiva de la precipitación hacia los años recientes, similar a la de *N. macrocarpa* (Figura 4). Finalmente, la mayor sensibilidad climática de *N. macrocarpa* se manifestó a partir de su respuesta a la variabilidad climática a escala local y global. Además, múltiples líneas de evidencia indicaron que el crecimiento de *N. macrocarpa* respondió a la sequía durante todo el periodo analizado (Cuadro 2), ya que esta especie disminuyó su crecimiento cuando i) SPEI3 y SPEI12 eran bajos (déficit hídrico), ii) ocurrió una baja precipitación durante el invierno previo y la primavera en curso y iii) cuando ocurrió una fase positiva del AAO.

La influencia de la variabilidad climática sobre los árboles también quedó en evidencia a través de los resultados obtenidos para los patrones de mortalidad del bosque de *Nothofagus*. La datación de árboles muertos analizados mostró que todos murieron a partir del quindenio 1970, aumentando su frecuencia hacia la actualidad (Figura 5). El quindenio de 1970 coincidió con el inicio de tendencias de crecimiento radial bajo la media identificadas para ambas especies (Figura 3; Figura 8d). Además, la mortalidad de árboles se correlacionó significativamente con la temperatura de primavera verano (Cuadro 4), variable que ha aumentado desde finales de 1970 para el área de estudio (CR2, 2018; Garreaud et al., 2017; Apéndice 4). Adicionalmente, la influencia cercanamente significativa de años secos sobre la mortalidad arbórea se puede atribuir al número de árboles analizados, que no permitieron captar la señal de manera significativa. Lo anterior se presume dado los estudios existentes que plantean la sequía como la causa primaria de mortalidad arbórea en contexto de cambio climático en varios ecosistemas a nivel mundial (Allen et al., 2010). Por otro lado, la señal obtenida sobre la influencia de la temperatura en la mortalidad puede ocurrir a través de otros procesos, como la denominada muerte por hambre o inanición de carbono, causada por foto inhibición o altas demandas respiratorias asociadas a aumentos de temperatura (McDowell et al., 2008; Taiz y Ziger, 2006).

Adicionalmente, destacó la tendencia a una disminución abrupta en el crecimiento de los árboles previo a su muerte, observada en ambas especies (Cuadro 3; Figura 6), tendencia que también ha sido identificada para diversas especies en todo el mundo (coníferas, caducifolias y siempreverdes; Bigler y Bugman (2004); Wyckoff y Clark 2002; Cailleret et al. 2019). Adicionalmente, la relación encontrada entre el crecimiento radial medio de *N. dombeyi* y la cantidad de años que demoró en morir posterior a una disminución abrupta del crecimiento, puede tener una relación con la estrategia de la historia de vida del árbol (Figura 7). En este sentido, aquellos árboles con mayor crecimiento radial han invertido menos energía en defensas (corteza gruesa y productos químicos defensivos), por lo tanto, aumentan su probabilidad de muerte siendo jóvenes (Brienen et al., 2020; Loehle, 1988), más aún ante situaciones de estrés por temperatura o sequía. Dado lo anterior, es importante considerar los efectos acumulativos de las sequías periódicas sobre la mortalidad de los árboles, que cambian su respuesta a los cambios en la variabilidad climática (Suarez et al., 2004; Stringer et al., 1989).

Las diferencias en las respuestas del crecimiento radial de cada especie a la variabilidad climática del último siglo parecen estar ligadas a los diferentes rasgos funcionales de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* (hojas perennes y caducas, respectivamente) y, por ende, en los mecanismos de adaptación al entorno de cada una (Mooney y Dunn, 1970; Suarez, et al., 2004). Sólo *N. macrocarpa* respondió a la sequía en todo el periodo analizado, sin embargo, *N. dombeyi* también manifestó una respuesta negativa frente a condiciones de déficit hídrico en las últimas décadas. En este sentido, ambas especies han desarrollado mecanismos fisiológicos y/o morfológicos de adaptación a periodos de déficit hídrico. Por un lado, los árboles de *N. dombeyi* que crecen en el límite biogeográfico seco han mostrado un comportamiento isohídrico, es decir, poseen un control estomático más adaptado, que permite resistencia al estrés hídrico (Díaz et al., 2018). Además, las especies de hoja perenne tienden a tener un sistema radicular profundo, que permite obtener agua del suelo durante los periodos de sequía (Mooney y Dunn, 1970). Por lo tanto, es posible que la sequía no haya jugado un rol tan relevante en el crecimiento

radial de *N. dombeyi* como lo fue para *N. macrocarpa* en el área de estudio. Por otro lado, *N. macrocarpa* posee mecanismos para evitar alcanzar el estrés hídrico, como lo es la abscisión temprana de las hojas, lo que permite a los árboles conservar el agua en periodos de déficit hídrico (Pacheco, 2008). Además, la especie posee una alta sensibilidad al cierre estomático, que permite disminuir las tasas de transpiración ante la falta de agua (Pacheco, 2008). Se destaca que este tipo de mecanismos que evitan el estrés hídrico en *N. macrocarpa* se dan justamente porque los árboles son muy sensibles a la deshidratación (Valladares et al., 2004), lo que coincide con la disminución del crecimiento en periodos secos demostrada en esta investigación. Futuras investigaciones podrían entender mejor la influencia de la sequía en *N. macrocarpa* evaluando la influencia de la intensidad de la sequía, su duración (e.g. Camarero et al. 2012 y Pasho et al. 2011) y sus efectos acumulativos en los árboles.

Es difícil predecir de manera exacta el comportamiento de las especies arbóreas mediterráneas frente al agravamiento de las condiciones de sequía. La migración, adaptaciones, plasticidad fenotípica y la extinción local son posibles respuestas (Levitt, 1980). Sin embargo, según las proyecciones de disminución de precipitación para el siglo XXI en escenarios de cambio climático intermedios, junto con las tendencias de aumento de temperatura (CR2, 2019), y la tendencia hacia la fase positiva del AAO desde 1960 (Garreaud et al., 2009), es más probable que se dé lugar a cambios en la dominancia de las especies y a extinciones locales (Valladares et al., 2004). En este sentido, se ha evidenciado una inclinación hacia el reemplazo de árboles siempreverdes a matorrales deciduos de verano en condiciones más xéricas (De Micco et al., 2008), en parte porque las especies caducifolias son capaces de aprovechar los pulsos de clima provechoso, principalmente durante la primavera (Valladares et al., 2004). Se sugiere ahondar en la investigación de los mecanismos fisiológicos tras la supervivencia y mortalidad de árboles por sequía (McDowell et al., 2008) particularmente para el caso de especies arbóreas dominantes en bosques mediterráneos de Chile. Más aún si se considera la amplia evidencia sobre la tendencia mundial a la disminución del crecimiento arbóreo, estrés y episodios de mortalidad ligados a la variabilidad climática en diversos ecosistemas, y asociados principalmente a la sequía en los bosques mediterráneos (Allen et al., 2010; Bigler y Bugmann 2004, Gea-Izquierdo et al. 2014). Por ende, estudios que permitan estudiar el comportamiento y causas climáticas de la mortalidad a nivel específico del bosque mediterráneo chileno podrían entregar información más precisa sobre su resiliencia a períodos de sequía como el de la última década.

Los eventos climáticos extremos pueden causar efectos profundos, rápidos y prolongados en los ecosistemas y paisajes forestales, más aún si se asocian a la muerte de muchos árboles de especies claves o dominantes (Suarez et al., 2004). Lo anterior, se suma al fenómeno de sequía que afecta a la zona central de Chile desde el año 2010 (Garreaud et al., 2017) y a las proyecciones de disminución de precipitación para el siglo XXI en escenarios de cambio climático intermedios en conjunto a las tendencias de aumento de temperatura (CR2, 2019). A partir de los resultados de este estudio sobre la influencia de la variabilidad climática en los patrones de crecimiento radial y mortalidad del bosque de *Nothofagus*, se evidencia la influencia del clima en dos tasas demográficas claves de una población, crecimiento y mortalidad. Para entender de manera integral las dinámicas poblacionales, debiera recabarse más información sobre

las tasas de regeneración del bosque (Ramos-Miranda et al., 2009). Es de esperar que las condiciones climáticas actuales y futuras pronuncien las disminuciones del crecimiento arbóreo y exacerben eventos de mortalidad, afectando la supervivencia de las especies *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* en el Parque Nacional Radal Siete Tazas.

## CONCLUSIONES

Este estudio evidencia la influencia de la variabilidad climática del último siglo en los patrones de crecimiento radial y mortalidad del bosque de *Nothofagus* del Parque Nacional Radal Siete Tazas.

*N. dombeyi* y *N. macrocarpa* presentan diferencias en sus patrones de crecimiento radial y en su respuesta al clima. Sin embargo, ambas especies tuvieron un periodo de crecimiento radial bajo la media entre las décadas de 1970 y 2000. Además, ambas especies mostraron sensibilidad a la variabilidad climática y sus disimilitudes se atribuyen a sus rasgos funcionales y fenología diferentes. A pesar de lo anterior, las últimas décadas han marcado un cambio en las tendencias de respuesta al clima para las especies analizadas. Desde aproximadamente 1970, *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* manifiestan sensibilidad al déficit hídrico y la influencia climática del año anterior desaparece. Ambos fenómenos se atribuyen a los déficits de precipitación experimentados en las últimas décadas, gatillados por el cambio de fase del AAO.

Los patrones de mortalidad analizados indicaron que los árboles murieron a partir del quindenio de 1970 y que posterior al año 2000 ocurrió la mayor frecuencia de mortalidad. Además, los árboles presentaron una disminución abrupta en el crecimiento radial previo a su muerte. A partir de ello, la mortalidad arbórea se interpretó como una respuesta a la disminución de crecimiento radial identificada para ambas especies desde finales de la década de 1970. Sin embargo, fueron las altas temperaturas de primavera verano las que se asociaron a la muerte de los árboles en el bosque de *Nothofagus* y una posible causa sería la inanición de carbono.

Las tendencias de mayor temperatura y disminución en las precipitaciones que afectan la zona central de Chile desde finales de la década de 1970 han generado disminuciones en el crecimiento y mortalidad arbórea de ambas especies. Es difícil predecir de manera exacta el comportamiento de *N. dombeyi* y *N. macrocarpa* frente a estas condiciones, sin embargo, basado en los resultados de esta memoria, es muy probable esperar que la mortalidad arbórea aumente. En consecuencia, es relevante ahondar en el entendimiento del efecto que podría tener la variabilidad climática actual en estas especies, particularmente en lo que respecta a sus tasas de regeneración. Por último, trabajos que permitan conocer con exactitud las variaciones en la morfología, anatomía y fisiología de los árboles como respuesta a los cambios en la variabilidad climática, permitirán generar predicciones y recomendaciones más precisas en torno a la gestión de los ecosistemas mediterráneos, en los cuales la sequía jugará un rol cada vez más determinante.



## BIBLIOGRAFÍA

- Alcaras, C. 2010. Caracterización de una población de *Nothofagus macrocarpa* (A.DC.) Vasq. & Rodr., en sector Granizo del Parque Nacional La Campana. Memoria de Ingeniero Forestal. Valdivia, Chile: Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales: Universidad Austral de Chile. 55p.
- Allen, C.; A. Macalady; H. Chenchouni; D. Bachelet; N. McDowell; M. Vennetier et al. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4): 660–684.
- Amoroso, M. and L. Daniels. 2010. Cambial mortality in declining *Austrocedrus chilensis* forests: implications for stand dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(5): 885-893.
- Baldwin, H. 2018. *Nothofagus macrocarpa*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T96478456A96480000.
- Barstow, M.; H. Baldwin and M. C. Rivers. 2017. *Nothofagus dombeyi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T34852A67806877.
- Becker, R. A.; J. M. Chambers and A. R. Wilks. 1988. The New S Language. Wadsworth & Brooks/Cole.
- Berguería, S; B. Latorre; F. Reig and S. Vicente-Serrano. 2013. Global Drought Monitor [en línea]. Recuperado en: <<https://spei.csic.es/map/maps.html#months=1#month=6#year=2019>>. Consultado el: 9 de septiembre de 2019.
- Bigler, C. and H. Bugmann. 2004. Predicting the time of tree death using dendrochronological data. *Ecological Applications*, 14(3): 902-914.
- Biondi, F. and K. Waikul. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computers & geosciences*, 30(3): 303-311.
- Bouriaud, O. and I. Popa. 2009. Comparative dendroclimatic study of Scots pine, Norway spruce, and silver fir in the Vrancea Range, Eastern Carpathian Mountains. *Trees*, 23(1): 95-106.
- Brienen, R. J. W.; L. Caldwell; L. Duchesne; S. Voelker; J. Barichivich; M. Baliva et al. 2020. Forest carbon sink neutralized by pervasive growth-lifespan trade-offs. *Nature Communications*, 11(1): 1-10.
- Bunn, A; M. Korpela; F. Biondi; F. Campelo; P. Mérian; F. Qeadan et al. 2019. dplR: Dendrochronology Program Library in R. R package version 1.6.9.

Cailleret, M.; V. Dakos; S. Jansen; E. M. Robert; T. Aakala; M. Amoroso et al. 2019. Early-warning signals of individual tree mortality based on annual radial growth. *Frontiers in plant science*, 9: 1964.

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

Christie, D.; J. Boninsegna; M. Cleaveland; A. Lara; C. Le Quesne; M. Morales et al. 2011. Aridity changes in the Temperate-Mediterranean transition of the Andes since AD 1346 reconstructed from tree-rings. *Climate Dynamics*, 36(7-8): 1505–1521.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2019. Parques Nacionales. [en línea]. Santiago, Chile: Corporación Nacional Forestal AF. Recuperado en: <<http://www.conaf.cl/parques-nacionales/>> Consultado el: 24 de Julio de 2019.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2013. Informe final: Plan de uso público Parque Nacional Radal Siete Tazas. 78 p.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2008. Plan de manejo: Parque Nacional Radal Siete Tazas. 156 p.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2001. Guía de Parques Nacionales y Áreas Silvestres Protegidas de Chile. 2ª ed. Santiago: G. Michea y M. I. Campodónico. 280p.

Cook, E. R. and N. Pederson. 2011. Uncertainty, emergence, and statistics in dendrochronology (cap. 4, pp.77-112). En: Hughes, M. K.; T. W. Swetnam and H. F. Diaz. *Dendroclimatology: Progress and Prospects*. 355 p.

Cook, E. R. and L. A. Kairiukstis. 1990. *Methods of Dendrochronology: Applications in the Environmental Sciences*. 393 p.

Cook, E. R. and K. Peters. 1981. The smoothing spline: a new approach to standardizing forest interior tree-ring width series for dendroclimatic studies. *Tree-ring Bulletin*, 41: 45-53.

CR2 (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia). marzo, 2019. Antropoceno en Chile: evidencias y formas de avanzar. Santiago, Chile. 36 p.

CR2 (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia). 2018. Explorador climático CR2. Consultado 28 jul. 2019. Recuperado en: <<http://www.cr2.cl/datos-productos-grillados/>>.

CR2 (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia). noviembre, 2015. Informe a la Nación: La megasequía 2010-2015: Una lección para el futuro. 28p.

De Micco V; G. Aronne and P. Baas. 2008. Wood anatomy and hydraulic architecture of stems and twigs of some Mediterranean trees and shrubs along a mesic-xeric gradient. *Trees-Struct Funct*, 22(5): 643–655.

Díaz-Vaz, J. E. 1987. Anatomía de madera de *Nothofagus dombeyi* (Mirbel) Oerstedt. *Bosque*, 8(1): 63-65.

Donoso, C. 1982. Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. *Bosque*, 4(2): 117–146.

Donoso, C. 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. (Doc. de Trabajo N° 38), Investigación y desarrollo Forestal (FAO).

Donoso, C. 1975. Distribución ecológica de las especies de *Nothofagus* de la zona mesomórfica. (Bol. Técn. N° 33), Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. Santiago, Chile. 30 p.

Eckstein, D. und J. Bauch. 1969. Beitrag zur Rationalisierung eines dendrochronologischen Verfahrens und zur Analyse seiner Aussagesicherheit. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 88(1): 230-250.

ESRL (Earth System Research Laboratory). 2019. Multivariate ENSO Index Version 2 (MEI.v2). New York, Estados Unidos. Recuperado en: <<https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/>>. Consultado el: 7 de agosto de 2019.

Fritts, H. C. 1976. Tree Rings and Climate. London, Academic Press: 567p.

Gajardo, R. 1994. La Vegetación Natural de Chile: clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago. 165 p.

Galleguillos, M.; M. Zambrano; C. Puelma y A. Jopia. 2018. Evaluación espacio-temporal del déficit hídrico para las cuencas de Chile a partir de información satelital. 72p.

García, N. y C. Ormazabal. 2008. Árboles nativos de Chile. Santiago, Chile: Enersis S.A. 202p.

Gardi, C.; M. Angelini; S. Barceló; J. Comerma; C. Cruz Gaistardo; A. Encina Rojas et al. 2014. Atlas de suelos de América Latina y el Caribe. Luxemburgo: Comisión Europea - Oficina de Publicaciones de la Unión Europea. 176 p.

Garreaud, R. D.; C. Alvarez-Garreton; J. Barichivich; J. P. Boisier; D. Christie; M. Galleguillos et al. 2017. The 2010-2015 megadrought in central Chile: impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology & Earth System Sciences*, 21(12).

Garreaud, R. D.; M. Vuille; R. Compagnucci and J. Marengo. 2009. Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281 (3–4): 180–195.

Gärtner, H.; P. Cherubini; P. Fonti; G. Von Arx; L. Schneider; D. Nievergelt et al. 2015. A Technical Perspective in Modern Tree-ring Research - How to Overcome Dendroecological and Wood Anatomical Challenges. *JoVE (Journal of visualized experiments)*, 97: 52337.

Gea-Izquierdo, G; B. Viguera; M. Cabrera and I. Cañellas. 2014. Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed mediterranean pine-oak woodlands. *Forest Ecology Management*, 320: 70-82.

Gilbert P. and M. Plummer, s.f. Extensive modifications and univariate case of pacf by B. D. Ripley.

Gong, D. and S. Wang. 1999. Definition of Antarctic oscillation index. *Geophysical Research Letters*, 26(4): 459–462.

Grissino-Mayer, H. 2001. Evaluating crossdating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57(2): 205-221.

Gutiérrez, A. 2016. Árboles monumentales: un patrimonio natural no reconocido en Chile. *Bosque (Valdivia)*, 37(3): 445-449.

Holmes, R.; R. Adams and H. Fritts. 1986. Tree-Ring Chronologies of Western North America: California, Eastern Oregon and Northern Great Basin with Procedures Used in the Chronology Development Work Including Users Manuals for Computer Programs COFECHA and ARSTAN. Tucson, Arizona: Laboratory of Tree-Ring Research. 182 p.

Holmes, R. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43: 51-67.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2018. Summary for Policymakers. En: Global Warming of 1.5°C: An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2014. Summary for policymakers. En: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2007. Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 1996. Climate Change 1995: Impacts, Adaptations, and Mitigation of Climate Change: Scientific-Technical Analyses. Contribution of Working Group II to the Second Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge.

Kaennel, M. and F. H. Schweingruber Compilers. 1995. Multilingual Glossary of Dendrochronology. Terms and Definitions in English, German, French, Spanish, Italian, Portuguese, and Russian. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. Berne, Stuttgart, Vienna, Haupt. 467 pp.

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

KNMI (Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut). 2020. KNMI Climate Explorer [en línea]. Recuperado en: <<https://climexp.knmi.nl>>. Consultado el: 1 de septiembre de 2019.

Kozłowski, T. T.; P. J. Kramer and S. G. Pallardy. 1991. The physiological ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, California, USA. 657 p.

Lara, A.; R. Villalba; A. Wolodarsky-Franke; J. C. Aravena; B. H. Luckman and E. Cuq. 2005. Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35 40'–55 S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography*, 32(5): 879-893.

Le Quesne, C.; D. Stahle; M. Cleaveland; M. Therrell; J. C. Aravena and J. Barichivich. 2006. Ancient Austrocedrus tree-ring chronologies used to reconstruct central Chile precipitation variability from AD 1200 to 2000. *Journal of Climate*, 19(22): 5731-5744.

Lebourgeois, F.; P. Mérian; F. Courdier; J. Ladier and P. Dreyfus. 2012. Instability of climate signal in tree-ring width in Mediterranean mountains: a multi-species analysis. *Trees*, 26(3): 715–729.

Levitt, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York. 10.

Luebert, F. y P. Plischoff. 2014. Clasificación de Pisos de Vegetación Luebert Plischoff. Santiago, Chile.

Luebert, F. y P. Plischoff. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial universitaria.

Magnin, A.; J. Puntieri and R. Villalba. 2014. Interannual variations in primary and secondary growth of *Nothofagus pumilio* and their relationships with climate. *Trees*, 28(5): 1463-1471.

Marshall, G. 2002. Trends in Antarctic geopotential height and temperature: A comparison between radiosonde and NCEP-NCAR reanalysis data. *J. Climate*, 15(6), 659-674.

Mast, J. N., and T. Veblen. 1994. A dendrochronological method of studying tree mortality patterns. *Physical Geography*, 15(6): 529–542.

McDowell, N.; W. Pockman; C. Allen; D. Breshears; N. Cobb; T. Kolb et al. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought?. *New phytologist*, 178(4): 719-739.

Media Cybernetics Inc. [en línea]. USA. Recuperado en: <<https://image-pro-plus-demo.software.informer.com/4.5/>>. Consultado el: 30 de junio de 2018.

Michaels, P. J. and B. P. Hayden. 1987. Modeling the climate dynamics of tree death. *BioScience*, 37(8) :603–610.

MMA. 2019. Reunión del Comité de Clasificación (16° proceso, 6 noviembre de 2019, Santiago, Chile). [en línea]. R. Avilés (Ed.). Santiago, Chile: MMA. 8 p. Recuperado en: <[https://clasificacionespecies.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2019/12/Acta\\_RCE\\_6\\_Decimosexto\\_Proc\\_6\\_noviembre\\_2019.pdf](https://clasificacionespecies.mma.gob.cl/wp-content/uploads/2019/12/Acta_RCE_6_Decimosexto_Proc_6_noviembre_2019.pdf)>. Consultado el: 8 de mayo de 2020.

Mooney, H. A. and E. L. Dunn. 1970. Photosynthetic systems of Mediterranean-climate shrubs and trees of California and Chile. *The American Naturalist*, 104(939): 447-453.

Muñoz, A. A.; J. Barichivich; D. A. Christie; W. Dorigo; D. Sauchyn; A. González-Reyes et al. 2014. Patterns and drivers of *Araucaria araucana* forest growth along a biophysical gradient in the northern Patagonian Andes: Linking tree rings with satellite observations of soil moisture. *Austral Ecology*, 39(2): 158-169.

Myers, N.; R. Mittermeier; C. Mittermeier; G. da Fonseca and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.

Ormazabal, C. e I. Benoit. 1987. El estado de conservación del género *Nothofagus* en Chile. *Bosque*, 8 (2): 109-120.

Pacheco, C. 2008. Respuestas hídricas y de crecimiento en un bosque secundario de *Nothofagus macrocarpa* ((A. DC.) Vázquez & Rodríguez) sometido a raleo en el sector de cerro El Roble, Región Metropolitana. Memoria. Memoria de Ingeniero Forestal. Santiago, Chile. Facultad de Ciencias Forestales: Universidad de Chile. 36p.

Polivalente (consultora). 2015. Servicio de formulación y evaluación socioeconómica de proyecto de desarrollo turístico en Parque Nacional Radal Siete Tazas. 419 p.

Pasho, E.; J. Camarero; M. de Luis and S.M. Vicente-Serrano. 2011. Impacts of drought at different time scales on forest growth across a wide climatic gradient in north-eastern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(12): 1800-1811.

R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [en línea]. Recuperado en: <<https://www.Rproject.org/>>. Consultado el: 20 de julio de 2019.

Ramos-Miranda, J.; K. Bejarano-Hau; D. Flores-Hernández and L. A. Ayala-Pérez. 2009. Growth, mortality, maturity, and recruitment of the star drum (*Stellifer lanceolatus*) in the southern Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas*, 35(3), 245-257.

Reunión Argentina de Ecología (28°, 29 de octubre al 2 de noviembre de 2018, Mar del Plata, Argentina). 2018. Al límite de lo tolerable: Respuestas adaptativas al déficit hídrico en *Nothofagus dombeyi* de los extremos del gradiente de precipitación. Díaz D. G.; P. Mathiasen y A. C. Premoli.

RNAP (Registro Nacional de Áreas Protegidas). 2016. Radal Siete Tazas (PN). Santiago, Chile: Registro Nacional de Áreas Protegidas. Recuperado en: <<http://bdrnap.mma.gob.cl/buscador-rnap/#/busqueda?p=6>> Consultado el: 23 de julio de 2019.

RStudio Team. 2018. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA. [en línea]. Recuperado en: <<http://www.rstudio.com/>>. Consultado el: 20 de julio de 2019.

Schulman, E. 1956. Dendroclimatic changes in semiarid America. Dendroclimatic Changes in semiarid América. Tucson, Arizona, Estados Unidos: University of Arizona Press. 142 p.

Schweingruber, F. 1995. Tree rings and environment: dendroecology. Berna, Suiza. 609p.

Schweingruber, F. 1988. Tree rings - basics and applications of dendrochronology. 276p.

Sociedad Geográfica de Documentación Andina. 2015. Andeshandbook: Parque Nacional Radal Siete Tazas - Chiquillanes. [en línea]. Santiago, Chile: Sociedad Geográfica de Documentación Andina. Recuperado en: <<http://www.andeshandbook.org/senderismo/ruta/jornadas/707/Chiquillanes>> Consultado el: 23 de junio de 2019.

Speer, J. H. 1971. Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press. 333p.

Stokes, M. A. and T. L. Smiley. 1968. An introduction to tree-ring dating. Chicago: University of Chicago Press. 73p.

Stringer, J.W. Kimmerer; T. W. Overstreet; J.C. and J. P. Dunn .1989. Oak mortality in eastern Kentucky. *Southern Journal of Applied Forestry*, 13(2): 86–91.

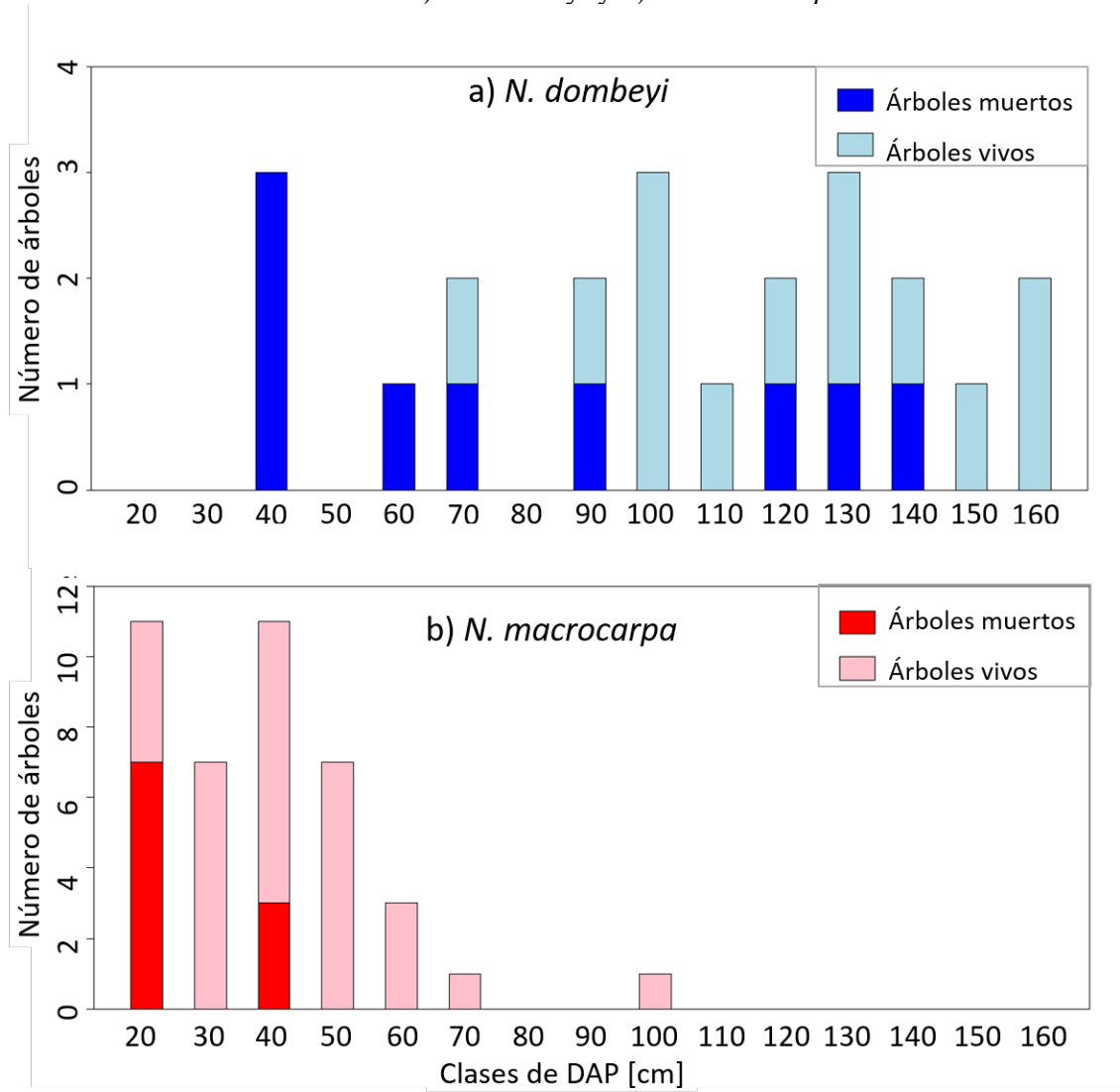
- Suarez, M. L.; R. Villalba; I. A. Mundo and N. Schroeder. 2015. Sensitivity of *Nothofagus dombeyi* tree growth to climate changes along a precipitation gradient in northern Patagonia, Argentina. *Trees*, 29(4): 1053-1067.
- Suarez M., S.; L. Ghermandi and T. Kitzberger. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* - site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, 92: 954-966.
- Taiz L. and E. Zeiger. 2006. Fisiología del estrés. En: Fisiología vegetal (Vol. II). 3ra Ed. Universitat Jaume I, Castelló de la Plana, España. 1338p.
- Tardif, J.; J. J. Camarero; M. Ribas and E. Gutiérrez. 2003. Spatiotemporal variability in tree growth in the Central Pyrenees: climatic and site influences. *Ecological Monographs*, 73(2): 241-257.
- Tognetti, R.; F. Lombardi; B. Lasserre; P. Cherubini and M. Marchetti. 2014. Tree-ring stable isotopes reveal twentieth-century increases in water-use efficiency of *Fagus sylvatica* and *Nothofagus* spp. in Italian and Chilean mountains. *PloS ONE*, 9(11): e113136.
- Trouet, V. and G. Van Oldenborgh. 2013. KNMI Climate Explorer: a web-based research tool for high-resolution paleoclimatology. *Tree-Ring Research*, 69(1): 3-13.
- University of Washington. 2016. Joint Institute for the Study of the Atmosphere and Ocean (JISAO) [en línea]. Recuperado en: <<https://jisao.uw.edu/>>. Consultado el: 1 de septiembre de 2019.
- Valladares, F.; A. Vilagrosa; J. Peñuelas; R. Ogaya; J. J. Camarero; L. Corcuera et al. 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía (cap. 6, pp.163-190). En: Valladares, F. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Madrid, España.
- Vanoni, M.; H. Bugmann; M. Nötzli and C. Bigler. 2016. Quantifying the effects of drought on abrupt growth decreases of major tree species in Switzerland. *Ecology and evolution*, 6(11): 3555-3570.
- Venegas-González, A.; F. Roig; A. Gutiérrez; K. Peña-Rojas y M. Tomazello. 2018a. Efecto de la variabilidad climática sobre los patrones de crecimiento y establecimiento de *Nothofagus macrocarpa* en Chile central. *Bosque*, 39(1): 81-93.
- Venegas-González, A.; F. Roig; A. Gutiérrez and M. Tomazello. 2018b. Recent radial growth decline in response to increased drought conditions in the northernmost *Nothofagus* populations from South America. *Forest Ecology and Management*, 409(2018): 94-104.
- Vicente-Serrano, S.; S. Begueria and J. Lopez-Moreno. 2010. A multiscalar drought index sensitive to global warming: the standardized precipitation evapotranspiration index. *Journal of climate*, 23(7): 1696-1718.



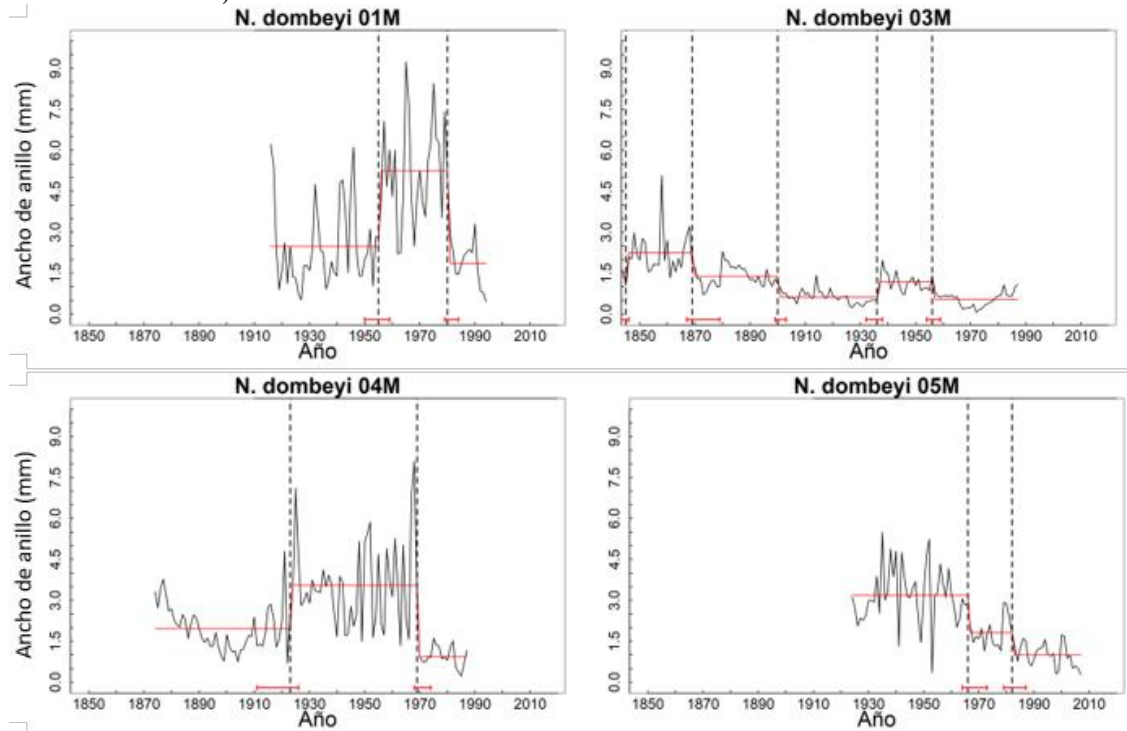
- Villalba, R., and T. Veblen. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, 79(8): 2624–2640.
- Wigley, T.; K. Briffa and P. Jones. 1984. On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of climate and Applied Meteorology*, 23(2): 201-213.
- Wolter, K. and M. Timlin. 2011. El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI.ext). *International Journal of Climatology*, 31(7): 1074-1087.
- Wyckoff, P. and J. Clark. 2002. The relationship between growth and mortality for seven co-occurring tree species in the southern Appalachian Mountains. *Journal of Ecology*, 90(4): 604–615
- Zang, C. 2019. bootRes: Bootstrapped Response and Correlation Functions. R package version 1.2.4.
- Zang, C. and F. Biondi. 2019. treeclim: Numerical Calibration of Proxy-Climate Relationships. R package version 2.0.3.
- Zeileis, A.; C. Kleiber; W. Krämer and K. Hornik. 2003. Testing and dating of structural changes in practice. *Computational Statistics & Data Analysis*, 44(1-2): 109-123.
- Zhang, Y.; M. Wilmking and X. Gou. 2008. Changing relationships between tree growth and climate in Northwest China. *Plant Ecology*, 201(1): 39-50.

## APÉNDICES

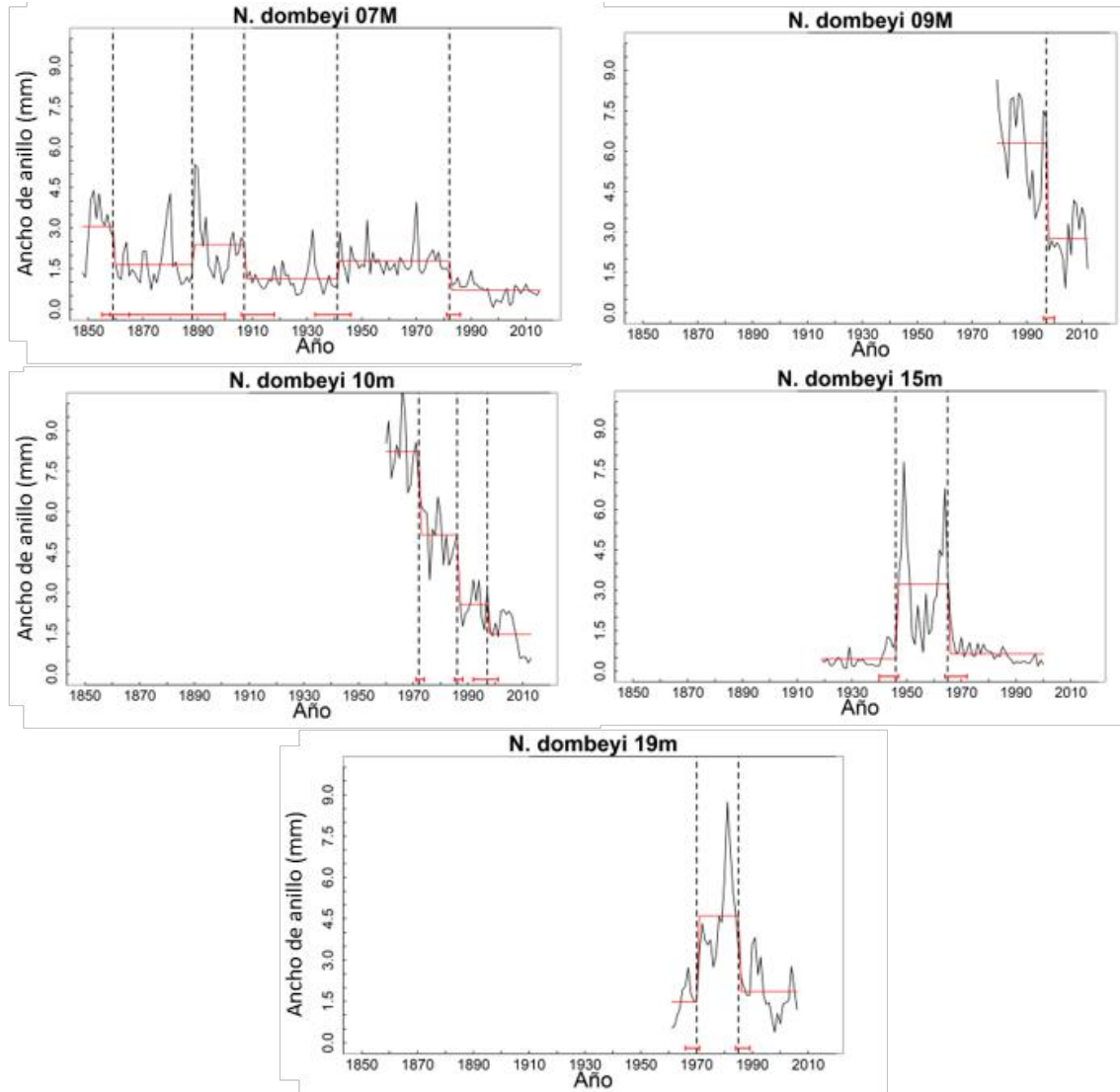
**Apéndice 1.** Clases de diámetro a la altura del pecho (DAP) de los árboles vivos y muertos muestreados de a) *N. dombeyi* y b) *N. macrocarpa*.



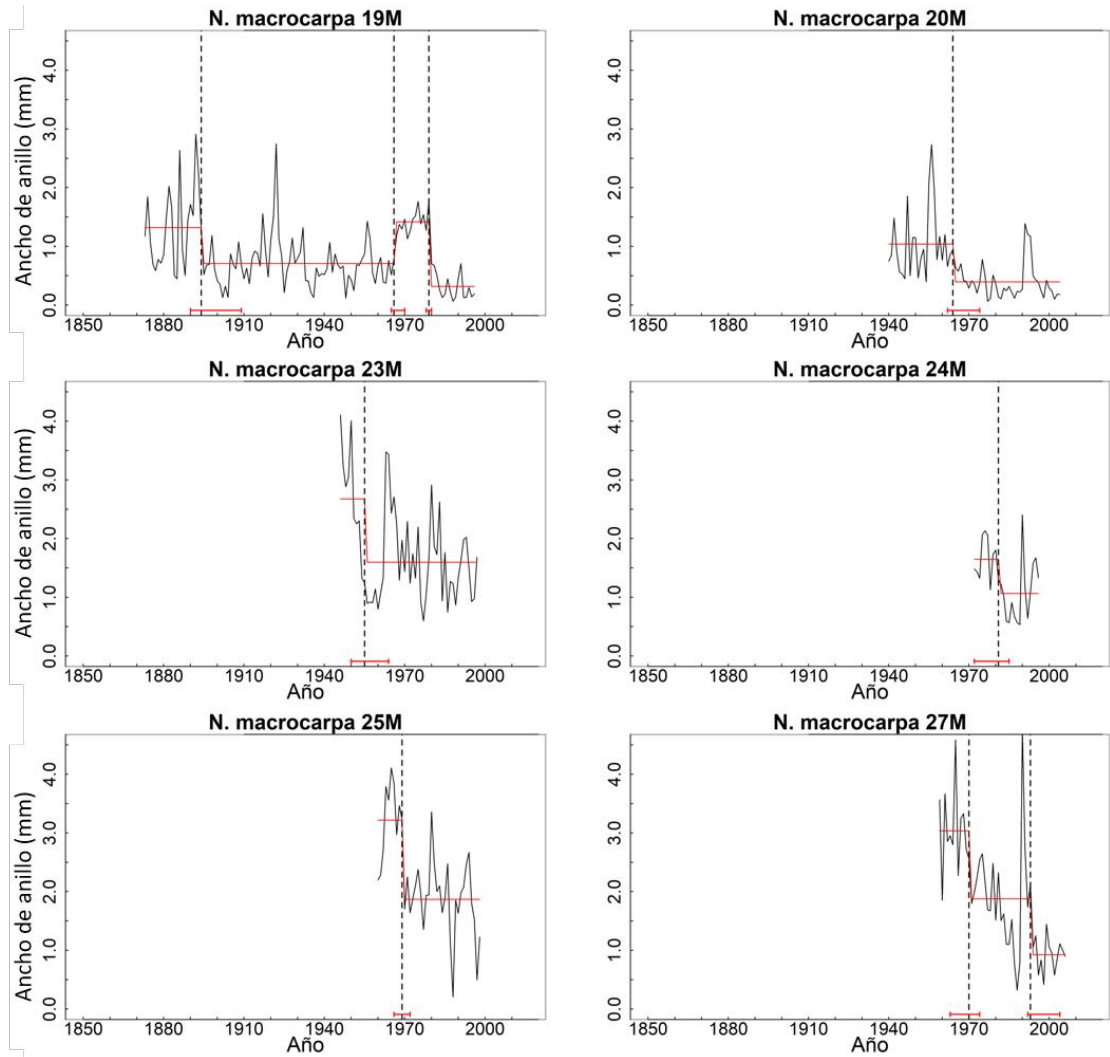
**Apéndice 2.** *Breakpoints* negativos en árboles de *N. dombeyi*. Crecimiento radial anual (curva negra), puntos de quiebre abrupto (las líneas punteadas negras verticales), líneas de regresión ajustada de modelos lineales (líneas rojas) y el intervalo de confianza de los puntos de quiebre (líneas rojas horizontales inferiores).



**Continuación.** *Breakpoints* negativos en árboles de *N. dombeyi*. Crecimiento radial anual (curva negra), puntos de quiebre abrupto (las líneas punteadas negras verticales), líneas de regresión ajustada de modelos lineales (líneas rojas) y el intervalo de confianza de los puntos de quiebre (líneas rojas horizontales inferiores).



**Apéndice 3.** *Breakpoints* negativos en árboles de *N. macrocarpa*. Crecimiento radial anual (curva negra), puntos de quiebre abrupto (las líneas punteadas negras verticales), líneas de regresión ajustada de modelos lineales (líneas rojas) y el intervalo de confianza de los puntos de quiebre (líneas rojas horizontales inferiores).



**Apéndice 4.** Series de tiempo (1901-2016) de a) precipitación acumulada (barras azules) y b) temperatura media anual (curva naranja) en el área de estudio (KNMI, 2020). La línea horizontal intercepta cada eje vertical en la media anual de la serie completa para cada variable. Las curvas de color azul y rojo presentan los datos con un filtro de 25 años para la precipitación y temperatura respectivamente.

