

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**ANÁLISIS DE LOS PATRONES TEMPORALES DE LA MORTALIDAD DE
NOTHOFAGUS DOMBEYI A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE ARIDEZ
EN SU DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA**

PALOMA CONSTANZA CALDERÓN MILLÁN

Santiago, Chile

2020

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

MEMORIA DE TÍTULO

**ANÁLISIS DE LOS PATRONES TEMPORALES DE LA MORTALIDAD DE
NOTHOFAGUS DOMBEYI A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE ARIDEZ
EN SU DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA**

**ANALYSIS OF THE TEMPORARY PATTERNS OF THE MORTALITY OF
NOTHOFAGUS DOMBEYI ALONG AN ARIDITY GRADIENT IN ITS
GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION**

PALOMA CONSTANZA CALDERÓN MILLÁN

Santiago, Chile

2020

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS AGRONÓMICAS
ESCUELA DE PREGRADO

**ANÁLISIS DE LOS PATRONES TEMPORALES DE LA MORTALIDAD DE
NOTHOFAGUS DOMBEYI A LO LARGO DE UN GRADIENTE DE ARIDEZ
EN SU DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA**

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

PALOMA CONSTANZA CALDERÓN MILLÁN

Profesor Guía

Álvaro G. Gutiérrez Ilabaca
Ingeniero Forestal, Dr.



Calificaciones

7,0

Profesores Evaluadores

Mauricio Galleguillos T.
Ingeniero Agrónomo, M.S., Dr.



6,5

Gerardo Soto M.
Ingeniero Forestal, M.S. Dr.

7,0

Santiago, Chile

2020

AGRADECIMIENTOS

Esta memoria de título es el proceso culmine de años de esfuerzo, aprendizaje, emociones, traspasos, nuevas experiencias y conocimientos adquiridos. El paso por la universidad no fue fácil y no hubiera sido posible lograrlo sola. Es por esto que quiero agradecer en primer lugar a mi familia, pilar importante en mi vida; mi madre, mi padre y mi hermana, por apoyarme durante todo el proceso, comprenderme y contenerme cuando lo necesitaba.

Agradezco además a mis amigas y amigos, sin ellos mi paso por la universidad no hubiera sido lo mismo. Gracias por el apoyo, la ayuda, las risas y las fiestas necesarias. A la Vinci y a la Cami, que soportaron mis niveles de estrés elevados y me ayudaron a encontrar el camino cuando me sentía perdida.

A todo el personal de la universidad, que amablemente me ayudaban y aconsejaban cuando lo necesitaba.

Agradezco a mi profesor guía, Álvaro Gutiérrez, por enseñarme, apoyarme y guiarme en el proceso de la memoria y al financiamiento obtenido a través del proyecto FONDECYT 11150835 "Patrones geoespaciales de mortalidad de árboles en bosques templados de América del Sur" por hacer posible realizar esta memoria de título.

Por último, agradezco profundamente a todos y todas las que no me presionaban para terminar la tesis, gracias a ustedes, hoy sigo cuerda.

“Los árboles y las plantas son nuestros aliados, seremos libres si aprendemos de ellos”

Vandana Shiva

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
Objetivo General	5
Objetivos específicos	5
MATERIALES Y MÉTODOS	6
1. Área de Estudio	6
Sillahur.....	7
Nahuel Huapi	8
Tinquilco.....	8
2. Datos climáticos	9
3. Recolección de muestras	10
4. Procesamiento dendrocronológico	11
Tratamiento de muestras.....	11
Medición de ancho de anillos	12
5. Determinación del año de muerte	12
6. Patrones temporales de mortalidad	13
Patrones del año de muerte	13
Patrones de crecimiento antes de morir	13
7. Relación entre eventos de mortalidad, crecimiento antes de morir y variabilidad climática	14
RESULTADOS.....	16
1. Fechado de árboles muertos	16
2. Patrones temporales de mortalidad	16
Patrones del año de muerte	16
Patrones de crecimiento antes de morir	19
3. Relación entre patrones de mortalidad, patrones de crecimiento antes de morir y variabilidad climática	21
DISCUSIÓN	28
CONCLUSIONES	33
BIBLIOGRAFÍA	34

Índice de cuadros

Cuadro 1. Descripción climática de los tres sitios por temporada y anual. scPDSI = Índice de sequía de Palmer auto-calibrado, VPD = Déficit de presión de vapor (por sus siglas en inglés), T°med = Temperatura media y Pp = Precipitación.	7
Cuadro 2. Valores del Índice de sequía de Palmer auto-calibrado.	10
Cuadro 3. Caracterización de los árboles muertos muestreados por sitio.	16

Cuadro 4. Cantidad y porcentaje de muestras observadas en cada patrón de crecimiento antes de morir por sitio. Los porcentajes en negrita corresponden a los valores más altos.	20
Cuadro 5. Coeficientes de correlaciones cruzadas entre las variables climáticas y la frecuencia de mortalidad por quinquenio. Sólo se muestran los valores significativos en negrita ($p < 0,05$) y los valores que presentan correlaciones altas ($> 0,5$), pero no significativas.	25
Cuadro 6. Coeficientes de correlaciones de Kendall (τ) entre las variables climáticas y los porcentajes de cambios en el crecimiento de cada sitio. Se muestran sólo los valores significativos ($p < 0,05$).	26

Índice de figuras

Figura 1. Localización de los sitios de estudio.	6
Figura 2. a, b, c) Ejemplos de anillos de <i>Nothofagus dombeyi</i> . La línea horizontal entre dos líneas verticales paralelas color rojo representa un anillo completo: a) 2 anillos completos, b) 7 anillos completos y c) 9 anillos completos. d) Erosión de la madera. e) Pudrición de la madera cercana a la médula y f) tarugo con corteza.	11
Figura 3. Años de muerte y frecuencia de mortalidad por sitio. a-c) Sillahur, d-f) Nahuel Huapi, g-i) Tinquilco. Los años de datación con las fechas de mortalidad de los árboles son indicados con ■ para los años que tuvieron la mayor correlación con la cronología de árboles vivos entre varias muestras. □ representa los años datados con menor correlación o donde solo se pudo datar una muestra por árbol. Para cada sitio se muestra la frecuencia de mortalidad de cada sitio con las fechas determinadas (figuras c, f, i) y la frecuencia considerando las fechas probables de mortalidad de los árboles (figuras b, e, h). Los sitios se ubican de mayor a menor aridez.	17
Figura 4. a) Frecuencia total de los años determinados, b) Frecuencia total considerando las fechas probables de mortalidad de los árboles y c) scPDSI de los tres sitios. Las líneas punteadas color naranja representan sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3). .	18
Figura 5. Ejemplos de patrones de crecimiento radial previo a la muerte en <i>N. dombeyi</i> . Se muestra sólo un árbol representativo por sitio de estudio donde se distinguieron los patrones de crecimiento.	19
Figura 6. Cronologías de porcentajes de cambios en el crecimiento en una ventana móvil de 10 años (%GC) en cada sitio para el período 1960-1990.	21
Figura 7. a) Frecuencia de mortalidad y b) Porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC) de <i>N. dombeyi</i> en Sillahur. La frecuencia de mortalidad representa las fechas probables de mortalidad de las muestras. La variabilidad climática se muestra en c), d) y e), con barras el scPDSI y la precipitación de verano y con líneas el déficit de presión de vapor (VPD) de verano. Las líneas punteadas del gráfico c) representan los valores del índice para sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3). En el gráfico e) la línea horizontal negra representa la media del VPD de verano y la línea punteada es el promedio de cinco años del VPD desde 1980.	22
Figura 8. a) Frecuencia de mortalidad y b) Porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC) de <i>N. dombeyi</i> en Nahuel Huapi. La frecuencia de mortalidad utilizada representa las fechas probables de mortalidad de las muestras. La variabilidad climática se muestra en c), d) y e), con barras el scPDSI y la precipitación de verano y con líneas el déficit de presión de vapor (VPD) de verano. Las líneas punteadas del gráfico c) representan los	

valores del índice para sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3). En el gráfico e) la línea horizontal negra representa la media del VPD de verano y la línea punteada es el promedio de cinco años del VPD desde 1980.....23

Figura 9. a) Frecuencia de mortalidad y b) Porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC) de *N. dombeyi* en Nahuel Huapi. La frecuencia de mortalidad utilizada representa las fechas probables de mortalidad de las muestras. La variabilidad climática se muestra en c), d) y e), con barras el scPDSI y la precipitación de verano y con líneas el déficit de presión de vapor (VPD) de verano. Las líneas punteadas del gráfico c) representan los valores del índice para sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3). En el gráfico e) la línea horizontal negra representa la media del VPD de verano y la línea punteada es el promedio de cinco años del VPD desde 1980.....24

Figura 10. Porcentaje de árboles muertos (a) y porcentaje de disminuciones significativas en el crecimiento (b) relacionados con años donde ocurrió una sequía (t). Los años de sequía corresponden a años donde el scPDSI tiene valores iguales o menores a - 0,5...27

RESUMEN

La mortalidad de los árboles es un proceso complejo que presenta factores interrelacionados. Recientemente se han observado crecientes eventos de mortalidad en bosques del mundo asociados directa e indirectamente a eventos extremos de sequía, y se espera que continúen ocurriendo como resultado del calentamiento global. En esta investigación, se analizaron los patrones temporales de mortalidad de *Nothofagus dombeyi* a través de un gradiente de aridez a lo largo de su distribución. Para esto se seleccionaron tres sitios de estudio ordenados según el gradiente de aridez: Sillahur (latitud 35°35' S, sitio más árido, Chile), Nahuel Huapi (latitud 41°10' S, Argentina) y Tinquilco (latitud 39°9' S, sitio más húmedo, Chile). Se utilizaron procedimientos dendrocronológicos para datar la fecha de muerte de los árboles colectados en los tres sitios y para analizar los patrones de crecimiento antes de morir. Además, para relacionar los eventos de mortalidad y el crecimiento antes de morir con el clima, se correlacionaron con variables climáticas de precipitación, temperatura, déficit de presión de vapor y el índice de sequía de Palmer auto-calibrado. Se observó que la mayor frecuencia de mortalidad a nivel de distribución de *N. dombeyi* ocurrió en el año 1999, luego de una sequía extrema, lo que tiene relación con un evento de sequía y mortalidad de árboles de distintas especies a nivel mundial. La mortalidad de árboles en Sillahur se relacionó con mayores valores del déficit de presión de vapor de verano, en Nahuel Huapi se relacionó con valores menores del índice de sequía de Palmer auto-calibrado y en Tinquilco con menores valores de precipitación de verano. Con respecto al crecimiento antes de morir, este fue mayormente negativo en los tres sitios de estudio y correlacionó principalmente con la precipitación de verano. La temperatura correlacionó de forma diferente dependiendo del sitio de estudio, demostrando la complejidad de las diversas respuestas de una especie arbórea a la variabilidad climática. Los eventos de mortalidad y las disminuciones significativas en el crecimiento antes de morir ocurrieron durante años secos en todos los sitios de estudio, por lo que *N. dombeyi* es una especie sensible a condiciones de sequía extremas y prolongadas. Comprender las respuestas de los árboles ante cambios en la variabilidad climática permite proyectar las consecuencias del cambio climático en la dinámica de los bosques, para así fundamentar la toma de decisiones para su manejo y conservación.

Palabras clave: Variabilidad climática, mortalidad, *Nothofagus dombeyi*, gradiente de aridez, sequía.

ABSTRACT

Tree mortality is a complex process that presents interrelated factors. Recently, increasing mortality events have been observed in forests around the world associated directly and indirectly with extreme drought events, and are expected to continue as a result of global warming. In this investigation, the temporal patterns of mortality of *Nothofagus dombeyi* were analyzed through an aridity gradient in its distribution. For this, three study sites were selected, ordered according to the aridity gradient: Sillahur (latitude 35 ° 35 'S, most arid place, Chile), Nahuel Huapi (latitude 41 ° 10' S, Argentina) and Tinquilco (latitude 39 ° 9 'S, wettest site, Chile). Dendrochronological procedures were used to assign the date of death of the trees collected in the three sites and to analyze growth patterns before death. Also, to relate mortality events and growth before death to the climate, it was correlated with climatic variables of precipitation, temperature, vapor pressure deficit and the Self-Calibrating Palmer Drought Index. It was observed that the highest frequency of mortality at the distribution level of *N. dombeyi* occurred in 1999, after an extreme drought, which is related to an event of drought and mortality of trees of different species in the world. Tree mortality in Sillahur was related to higher values of the summer vapor pressure deficit, in Nahuel Huapi it was related to lower values of the auto-calibrated Palmer Drought Index and in Tinquilco with lower values of summer precipitation. Concerning growth before death, this was mostly negative in the three study sites and correlated mainly with summer precipitation. Temperature correlated differently depending on the study site, demonstrating the complexity of the diverse responses of a tree species to climate variability. Mortality events and significant growth declines before death occurred during dry years in all study sites, so *N. dombeyi* is a sensitive species to extreme and prolonged drought conditions. Understanding the responses of trees to changes in climate variability allows projecting the consequences of climate change on the dynamics of forests, to inform decision-making for their management and conservation.

Keywords: *Climate variability, mortality, Nothofagus dombeyi, aridity gradient, drought.*

INTRODUCCIÓN

La mortalidad de los árboles es un factor clave para entender y predecir la dinámica de los bosques (Cailleret et al., 2019; Oliver y Larson, 1996; Veblen, 1986), pues impacta en las funciones y estructura de estos ecosistemas a corto y largo plazo (Anderegg et al., 2016; Millar y Stephenson, 2015). Aunque la mortalidad de los árboles se comprende poco debido a que está asociada a múltiples factores interrelacionados, se postula que la variabilidad climática juega un rol importante en el proceso de muerte (Allen, 2009). Esto, debido a que el aumento en la variabilidad climática puede producir un efecto acumulativo de estrés en los árboles, contribuyendo en los factores que dan origen a la mortalidad arbórea (Franklin et al., 1987). Además, perturbaciones relacionadas con el clima, como el fuego y las plagas de insectos y enfermedades inciden en la mortalidad de árboles (Allen, 2009; Villalba y Veblen, 1998).

La variabilidad climática se puede entender como las variaciones en el estado medio de las condiciones meteorológicas que definen el clima de una región (IPCC, 2018a). Desde la segunda mitad del siglo XX, se ha reportado una alteración espaciotemporal de estos patrones debido a la acción antrópica, lo que ha provocado un aumento en la variabilidad climática a través de una mayor frecuencia, intensidad y magnitud de eventos climáticos, aumentos en la temperatura global y cambios en la precipitación (IDEAM, 2016; Pinilla et al., 2012). Debido a esto, se han generado alteraciones en los sistemas humanos y naturales, causando cambios que afectan la dinámica de los ecosistemas terrestres como los bosques, que ejercen un importante control sobre el ciclo global del carbono e influyen en la hidrología y climatología regional. Estas alteraciones se pueden ver potenciadas, aún más, por la mortalidad de árboles y un aumento en las tasas de respiración (González et al., 2016; IPCC, 2018b; Peng et al., 2011). En este contexto, los bosques son afectados debido a la estrecha relación que existe entre su desarrollo y crecimiento con las temperaturas y precipitaciones, lo que los hace más vulnerables a las variaciones climáticas de las últimas décadas (Ipinza y Barros, 2011). Lo anterior, conlleva a que exista una disminución de la productividad de los bosques, cambios en la fenología, contracción de los rangos de distribución y un aumento en las plagas, enfermedades y mortalidad de los árboles (IPCC, 2014; IPCC, 2018b).

En los últimos años, la mortalidad de árboles ha ido en incremento en diferentes bosques y regiones del mundo (Allen, 2009; Bigler et al., 2006; Camarero et al., 2011; Rodríguez-Catón y Villalba, 2018). Hasta el año 2015, eventos como plagas de insectos, enfermedades y fenómenos meteorológicos extremos han dañado cerca de 40 millones de hectáreas de bosques a nivel mundial, principalmente en zonas templadas y boreales (FAO, 2020). Además, varios estudios han establecido un nexo entre el aumento de la mortalidad de árboles y una combinación de condiciones climáticas muy secas y/o cálidas en una variedad de tipos de ecosistemas (e.g. selva tropical, bosques mediterráneos de Europa y bosques xéricos) (Allen, 2009). Asimismo, Chile no está exento de este proceso de mortalidad arbórea. Varios estudios han demostrado que existe una relación entre el clima y el aumento de mortalidad de árboles en bosques de la Patagonia, bosques mediterráneos y en bosques templados del país (Gutiérrez et al., 2014; Navarro Cerrillo, 2008; Venegas-González et al., 2018). Pese a esto, aún existen brechas de conocimientos sobre los principales impulsores de la mortalidad, que permitan entender las respuestas del ecosistema ante estos cambios abruptos, para así poder proyectar las consecuencias de este cambio y realizar estrategias de mitigación (Aleixo et al., 2019; Allen, 2009; O'Brien et al., 2017).

Los bosques que se encuentran en el sur de Sudamérica (en Chile y Argentina, entre los 33° y 40°S), comprenden una transición de bioclima de tipo mediterráneo a templado, representando zonas de alto impacto humano y biodiversidad con una alta riqueza de especies endémicas (Donoso, 1993). Además, son uno de los más importantes en cuanto superficie, y por su ubicación, presentan particularidades adaptativas de polinización, dispersión de semillas e hibridismo (Arroyo et al., 2006; Donoso, 1993 y Myers et al., 2000). Debido a estas características, investigar y comprender las respuestas de este tipo de bosque ante el cambio climático es de gran importancia para su conservación.

Dentro de las especies encontradas en los bosques templados del sur de Sudamérica se encuentra *Nothofagus dombeyi* (coihue), especie arbórea que domina este tipo de bosques de Chile y Argentina, y extiende su distribución en zonas húmedas de los bosques mediterráneos. Esta especie se distribuye a lo largo de un fuerte gradiente de aridez en ambos países, entre los 34°37' y los 47°37' de latitud sur, ocupando parte de los bosques de la Cordillera de la Costa y de los Andes (tanto oriental como occidental), así como también el valle central de Chile (Díaz-Vaz, 1987; Donoso et al., 2004). Con respecto a sus características, *N. dombeyi* tiene resistencia protoplasmática a la sequedad, lo que le permite adaptarse a diferentes condiciones de aridez, pudiendo encontrarse en una mayor variedad de hábitats que otras especies del género *Nothofagus* (e.g. *N. nitida* y *N. obliqua*) (Donoso et al., 2004; Piper, 2007). Además, el coihue se puede encontrar en amplio rango de altitud (desde 0 a 1200 msnm.), teniendo la capacidad de tolerar un amplio rango de temperaturas (Donoso et al., 2004; Loewe et al., 1998), es intolerante a la sombra y se puede encontrar formando bosques puros o mixtos (Díaz-Vaz, 1987; Donoso et al., 1999). Es una especie pionera dominante de la Cordillera de los Andes debido a que se ve favorecida por los sitios abiertos generados por perturbaciones que permiten su establecimiento (Piper, 2007).

Pese a la característica de tolerancia al estrés hídrico que posee la especie, se han observado patrones de mortalidad de *N. dombeyi* causados por eventos extremos de sequía, viéndose en mayor cantidad en áreas orientales y de menor altitud de su distribución en Argentina (Suarez et al., 2004). Esto sugiere que las sequías son una fuerza impulsora en la dinámica de estos bosques, por lo que el aumento de estos eventos puede provocar cambios de composición y estructura en dichos ecosistemas forestales (Suarez et al., 2008).

Una forma de poder estudiar la mortalidad de árboles es a través de la dendrocronología, o el estudio de los anillos de árboles, ya que ofrece una oportunidad para comparar los árboles que murieron con los que han sobrevivido a distintos eventos climáticos (Pedersen, 1998; Ogle et al., 2000; Wyckoff y Clark, 2002). Se han utilizado enfoques dendroecológicos para estudiar diferentes aspectos del decaimiento forestal, que, debido al contexto climático actual, tiene creciente interés (Amoroso y Suarez, 2015). Lo anterior, ya que el crecimiento del árbol está influenciado por diferentes factores, principalmente el clima. Este factor es común a todos los árboles de una región determinada, por lo que su variabilidad a corto y largo plazo afecta a todos los individuos, dejando su huella en el patrón de crecimiento de estos (Gutiérrez, 2009). Actualmente existen pocos estudios dendrocronológicos de *N. dombeyi* que relacionen el crecimiento con las tendencias climáticas y menos aún que relacionen la mortalidad de la especie con la variabilidad climática reciente (e.g. Suarez et al., 2004, Suarez et al., 2008 y Montory, 2013).

En este contexto, la presente investigación utilizará técnicas dendrocronológicas para analizar los patrones de mortalidad de *Nothofagus dombeyi*, a través de un gradiente de aridez a lo largo de su distribución geográfica y su relación con la variabilidad climática de los últimos 30 años.

La importancia de estudiar la mortalidad de los árboles como consecuencia de los recientes eventos climáticos extremos radica en poder comprender la dinámica de los ecosistemas y el paisaje en respuesta a estos eventos climáticos, sobre todo si está asociado a la muerte de una gran cantidad de individuos de especies estructurales claves o dominantes (Gazol et al., 2017 y IPCC, 2018b). Conocer estas respuestas, permite apoyar la toma de decisiones destinadas a reforzar la resistencia y resiliencia de los bosques, para ayudar en su adaptación a las tendencias climáticas actuales (Allen, 2009).

Objetivo General

Analizar los patrones temporales de la mortalidad de *Nothofagus dombeyi* a través de un gradiente aridez en su distribución geográfica.

Objetivos específicos

1. Determinar los patrones temporales de mortalidad de poblaciones de *Nothofagus dombeyi*.
2. Relacionar los eventos de mortalidad de *Nothofagus dombeyi* con la variabilidad climática de los últimos 30 años.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Área de Estudio

Se seleccionaron tres sitios a lo largo de un gradiente de aridez, definido por el Índice de Aridez (Trabucco y Zomer, 2018), en la distribución geográfica de *Nothofagus dombeyi* (Figura 1). Los sitios de estudio se denominan Sillahur, Nahuel Huapi y Tinquilco (de mayor a menor aridez), compuestos por bosques maduros con presencia de coihue como especie dominante. Las características climáticas de los sitios de estudio se presentan en el Cuadro 1.

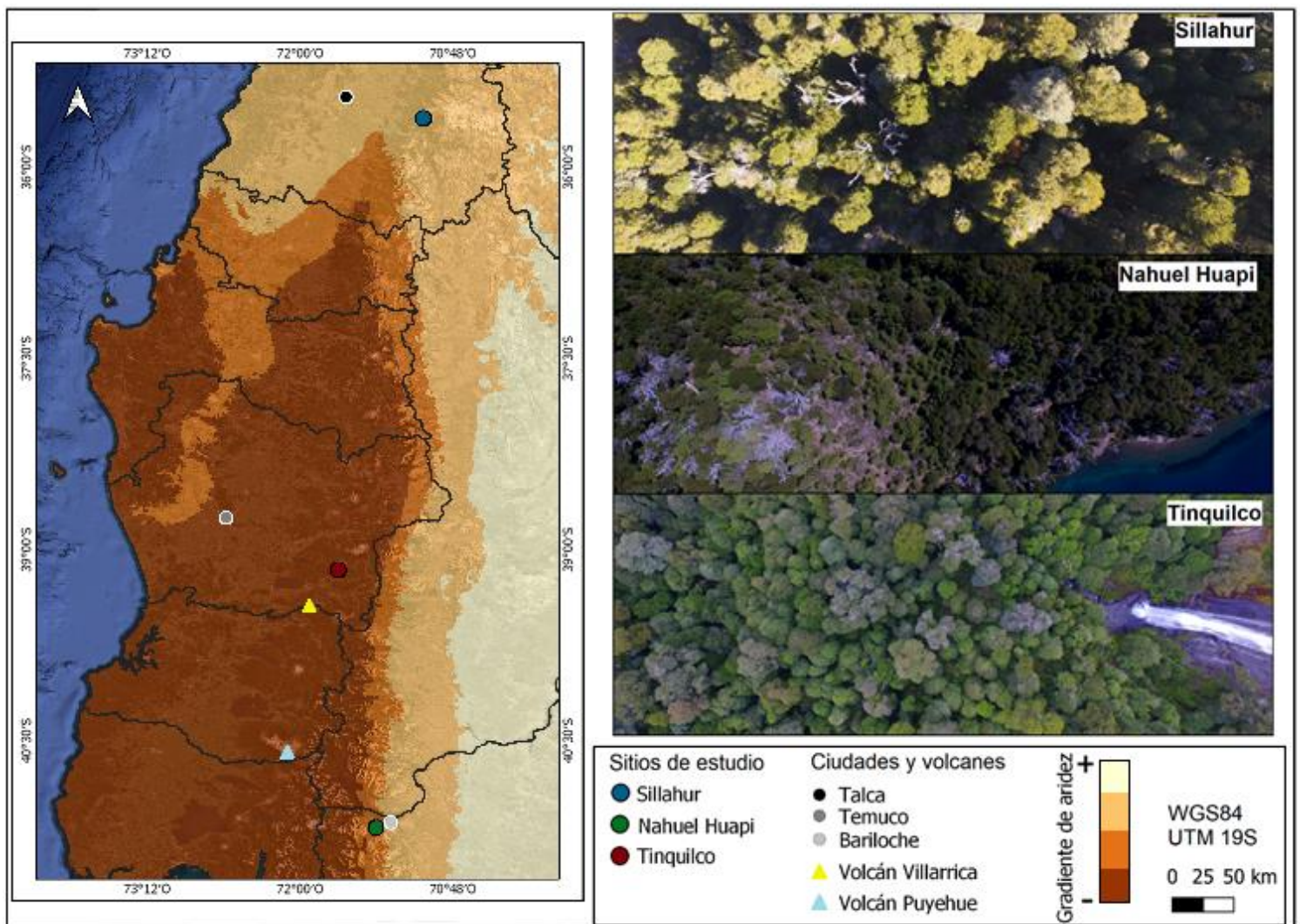


Figura 1. Localización de los sitios de estudio.

Cuadro 1. Descripción climática de los tres sitios por temporada y anual¹. scPDSI = Índice de sequía de Palmer auto-calibrado, VPD = Déficit de presión de vapor (por sus siglas en inglés), T°med = Temperatura media y Pp = Precipitación.

Variable climática	Sillahur 35°35' S 71°2' O	Nahuel Huapi 41°10' S 71°24' O	Tinquilco 39°9' S 71° 42' O	Fuente
Índice de aridez	0,7	0,9	1,6	Trabucco y Zomer, 2018
scPDSI	0,2	-0,7	-0,4	Morales et al., 2020
T°med anual	8,3	6,8	8	KNMI, 2009
T°med otoño	8,6	7,1	8	
T°med invierno	2,7	1,4	2,3	
T°med primavera	7,8	6,4	7,7	
T°med verano	14	12,2	13,8	
Pp anual	604,2	819,9	908	
Pp otoño	137,9	214,5	229,1	
Pp invierno	341	397,8	432,7	
Pp primavera	100,7	130,6	166,2	ECMWF, 2011
Pp verano	27,6	79,2	81	
VPD anual	1,52	0,76	0,77	
VPD otoño	1,63	0,75	0,79	
VPD invierno	1,06	0,49	0,5	
VPD primavera	1,23	0,70	0,65	
VPD verano	2,14	1,07	1,11	

Sillahur

Se encuentra ubicado en la Región del Maule, provincia de Talca, en la comuna de San Clemente cercano a la Reserva Nacional Altos de Lircay (CONAF, 2018), en las coordenadas 35°35'S y 71°2'O. Según Luebert y Plischoff (2017), presenta el piso vegetacional de Bosque caducifolio mediterráneo andino de *Nothofagus obliqua* y *Austrocedrus chilensis*, caracterizado por ser un bosque caducifolio mixto con presencia de algunas especies esclerófilas. Además de lo descrito por los autores, en el sitio se encontraron especies arbustivas como *Azara serrata* y árboles como *Nothofagus dombeyi* y *Lomatia hirsuta*. Los suelos de la zona poseen influencia de volcanismo y la orografía del lugar presenta una disminución de las alturas con respecto a las zonas vecinas (Börgel, 1983).

Según Köppen (1948), el clima predominante de la zona es Templado cálido con lluvias invernales (Csb), el que es influenciado por condiciones anticiclónicas (CONAF, 1998). Además, el índice de aridez clasifica a este sitio como seco subhúmedo (Trabucco y Zomer, 2018).

Antes de que la zona adyacente se convirtiera en Reserva Nacional (en 1996), existía ganadería, introducción de especies herbáceas y extracción de leña para uso local en el sector, sin embargo, estas actividades dejaron de ser permitidas en la Reserva, por lo que

¹ Los promedios entregados están realizados para el período 1970-2000, exceptuando el Déficit de presión de vapor que se realizó para el período 1979-2000.

disminuyeron (CONAF, 1998). Con respecto a los incendios, el último ocurrido en la zona antes de la colecta de muestras fue en el año 2016, y antes de eso, se han visualizado evidencias de incendios de hace más de 30 años (CONAF, 1998; CONAF, 2016). En el sitio muestreado, se encontraron árboles con heridas de incendios antiguos. Además, no se detectaron evidencias de algún otro tipo de disturbio antropogénico en el lugar, pero sí se descubrieron *N. dombeyi* con daño foliar producto de las sequías.

Nahuel Huapi

Está ubicado en Argentina, entre las provincias de Neuquén y Río Negro dentro del Parque Nahuel Huapi (APN, 2016), en las coordenadas 41°10' S y 71°24' O. El sitio se encuentra dentro de la Ecorregión Valdiviana, en la unidad biogeográfica de Bosques Patagónicos que presentan bosques cerrados, altos y formados principalmente por *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus alpina* (APN, 2019; Gross, 2017). De las especies mencionadas, en el sitio sólo se encontró *N. dombeyi*, acompañado por especies como *Aristotelia chilensis*, *Lomatia hirsuta*, *Schinus patagonicus* y *Maytenus boaria*. El relieve de la zona es principalmente montañoso y los suelos son de tipo volcánico, producto de las cenizas provenientes de las erupciones volcánicas del territorio chileno, que son depositadas por la acción del viento en dicho lugar (APN, 2019).

El clima de este sitio es de tipo Templado frío con veranos secos (Csc) (Köppen, 1948) y de acuerdo con Trabucco y Zomer (2018), el índice de aridez lo clasifica como zona húmeda. Dentro de los disturbios que han ocurrido en la zona está el uso ganadero y la erupción del complejo volcánico formado por el volcán Puyehue y el cordón Caulle en el 2011, que produjo daños económicos y a la población por la emisión de cenizas. Los últimos eventos de incendios dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi se registraron entre los años 1998-1999, 2011-2012 y 2013-2014 (APN, 2019), es decir, antes de la recolección de muestras. El sitio muestreado se encuentra cercano a un sendero y presenta árboles con señales de incendios.

Tinquilco

Se encuentra ubicado en la Región de la Araucanía, provincia de Cautín, entre las comunas de Cunco y Pucón (CONAF, 2013). Más específicamente, este sitio de estudio se encuentra en el acceso al Parque Nacional Huerquehue en las coordenadas 39°9' S y 71° 42' O. La vegetación presente pertenece al piso vegetacional Bosque caducifolio templado andino de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus dombeyi* caracterizado por ser un bosque caducifolio mixto multietáneo y con regeneración permanente (Luebert y Plischoff, 2017). Sin embargo, en el sitio no se encontró *N. alpina*, aunque sí se encontraron especies arbóreas como *Saxegothaea conspicua*, *Laureliopsis philippiana* y la especie trepadora *Hydrangea serratifolia*. Los suelos de la zona contienen depósitos volcánicos y presentan una topografía ondulada, con fuertes pendientes y afloramientos rocosos en algunos sectores (CONAF, 1999).

Con respecto al clima, se presentan dos tipos: Templado cálido sin estación seca (Cfb) y Frio de hielo por altura (EFH) (Köppen, 1948). Además, el índice de aridez clasifica el sitio como húmedo (Trabucco y Zomer, 2018).

El sitio donde se colectaron las muestras no tiene señales de actividad antrópica dentro de él. Sin embargo, en el sector donde está ubicado, sí existieron disturbios por introducción de

ganado, tala de bosque y un mal empleo del fuego por parte de algunas personas que buscaban habilitar terrenos para actividades agropecuarias, antes de que la zona cercana se convirtiera en el Parque Nacional Huerquehue (CONAF, 1999). Además, a aproximadamente 36 km. se encuentra el volcán Villarrica, cuyo registro da cuenta de erupciones volcánicas en diferentes años y con diferentes intensidades (e.g. 1963, 1964, 1971, 1977, 1989, 1983, 1984 y 1985) (Municipalidad de Pucón, 2017). Con respecto a los incendios, los últimos registros antes de la fecha de colecta son de los años 1942-1945 y ocurrieron en zonas cercanas al sitio de estudio (CONAF, 1999). Se identificaron varios individuos de *N. dombeyi* con daño foliar producto de la sequía dentro del sitio muestreado.

2. Datos climáticos

Para relacionar la mortalidad de *Nothofagus dombeyi* con la variabilidad climática se utilizaron cuatro variables. La precipitación, temperatura media y déficit de presión de vapor se utilizaron por temporadas (invierno, otoño, primavera y verano) y anualmente, mientras que el Índice de Sequía de Palmer auto-calibrado sólo se usó de forma anual.

La precipitación se puede definir como la fuente de agua procedente de las nubes que llega a la superficie (Cornejo, 2011). A su vez, la temperatura media se entiende como un índice indicativo del calentamiento o enfriamiento del aire resultante del intercambio de calor entre la atmósfera y la tierra (INIA, 2015). Estas variables, sumado a la intensidad lumínica y la duración del día, son determinantes para el crecimiento y desarrollo de los árboles (Duval et al., 2015). Además, dependiendo de la distribución de la especie (en latitud y altitud), la precipitación y la temperatura pueden ser factores limitantes del crecimiento de los árboles (Fritts, 1976). Actualmente, se han encontrado relaciones entre períodos de altas temperaturas y bajas precipitaciones de verano vinculados a mortalidad de árboles y disminución del crecimiento (Gipoulou, 2018; Marcotti, 2019; Suarez et al., 2004; Viguera, 2012). Ambas variables climáticas se obtuvieron de la base de datos del Centro Climático de la Universidad East Anglia (Climatic Research Unit CRU TS4.03), con una resolución espacial de 0.5° para el período de 1960-2015. Estos datos se consiguieron a través del explorador climático KNMI (<https://climexp.knmi.nl/>).

Para el caso del déficit de presión de vapor (VPD), se obtuvo de ERA-Interim, un reanálisis atmosférico global producido por el Centro Europeo de Previsiones Meteorológicas a Medio Plazo (ECMWF por sus siglas en inglés). Estos datos se consiguieron para el período de 1979-2015. El VPD se puede definir como la diferencia entre la presión de saturación de vapor y la presión real de vapor (Rawson et al., 1977). Cambios en esta variable son importantes para la estructura y función del ecosistema terrestre. Al respecto, se conoce que existe una relación entre el aumento de VPD y la disminución del crecimiento de la vegetación, así como con la mortalidad de los árboles (Williams et al., 2013; Yuan et al., 2019).

El índice de sequía de Palmer auto-calibrado (scPDSI) permite medir intensidad, duración y extensión espacial de la sequía (Cuadro 2). Se calcula a partir de la precipitación, temperatura y parámetros fijos que tienen relación con las características del suelo en cada ubicación (ORA, 2011). Actualmente, se tiene registro de diferentes fenómenos de decaimiento forestal asociados a sequías y se espera que en las regiones templadas-mediterráneas estos eventos

extremos aumenten, pudiendo producirse un aumento en la pérdida de biodiversidad (Marcotti, 2019; Rodríguez-Catón y Villalba, 2018).

El índice de sequía de Palmer auto-calibrado se obtuvo de dos fuentes: para los años 1960-2000 se utilizaron los datos de scPDSI del Atlas hidroclimático anual en América del Sur (Morales et al., 2020), y para el periodo de 2001-2015 se utilizaron los datos de scPDSI del Centro Climático de la Universidad East Anglia (Climatic Research Unit CRU TS3.26), obtenidos a través del explorador climático KNMI. Ambos tienen una resolución de 0,5°.

Cuadro 2. Valores del Índice de sequía de Palmer auto-calibrado.

Valores del índice	Categorías
> 4	Condición húmeda extrema
3 - 3,99	Condición muy húmeda
2 - 2,99	Condición húmeda moderada
1 - 1,99	Condición húmeda suave
0,5 - 0,99	Condición húmeda incipiente
0,49 - -0,49	Condiciones normales
-0,5 - -0,99	Sequía incipiente
-1 - -1,99	Sequía suave
-2 - -2,99	Sequía moderada
-3 - -3,99	Sequía severa
< -4	Sequía extrema

Fuente: ORA, 2011.

3. Recolección de muestras

La recolección de muestras se realizó en dos campañas: en los sitios Sillahur y Tinquilco se colectaron en diciembre del 2017 y para Nahuel Huapi en enero del 2018. Cada sitio de muestreo se caracterizó por presentar un bosque homogéneo en su estructura y composición, teniendo a la especie *N. dombeyi* como dominante del dosel. En cada uno de los sitios, se eligió una población de *N. dombeyi* que presentara árboles vivos y muertos en pie, y que tuvieran una nula o mínima influencia antropogénica. Esta elección se realizó a partir de un análisis del estado de decaimiento del follaje utilizando imágenes de alta resolución obtenidas a través de vuelos con un aparato no tripulado (drone Phamton 3), que ayudó a determinar áreas de bosque con presencia de potenciales árboles muertos. Luego de este análisis, se realizaron validaciones en terreno donde se tomaron muestras de tarugos de incremento de cada árbol vivo y muerto, así como el diámetro a la altura del pecho para la especie *N. dombeyi*. Se muestrearon como mínimo diez individuos de cada estado sanitario (vivo y muerto), con dos tarugos de incremento por cada uno, debido a que esta cantidad es la mínima necesaria para detectar la respuesta media de un grupo de árboles (Roig, 2002). La extracción de los tarugos se realizó a una altura de 1,3 metros del fuste.

Para la colecta, se utilizaron sondas de Pressler de 40 cm de largo para extraer tarugos de incremento de árboles de la especie (Grissino-Mayer, 2001). En cada sitio se registraron datos para caracterizar el bosque como pendiente, exposición, altura y cobertura del dosel. Además,

en cada bosque se hicieron parcelas de muestreo donde se tomó el diámetro a la altura del pecho (DAP) y las coordenadas geográficas de cada árbol muestreado.

Los radios de los árboles colectados fueron en su mayoría superiores al largo de la sonda utilizada y algunas muestras de árboles muertos presentaban pudrición hacia el centro del tronco (Figura 2e), por lo que no se pudo llegar al núcleo de las muestras. Esto imposibilitó calcular la edad completa de la mayoría de las muestras extraídas.

4. Procesamiento dendrocronológico

Tratamiento de muestras

Luego de extraer las muestras en terreno, cada tarugo se procesó siguiendo las técnicas dendrocronológicas descritas por Gärtner (2015) y Stokes y Smiley (1968). Este consistió en pegar cada tarugo en una montura de madera con las fibras perpendiculares al soporte, para luego cortarlas transversalmente con un micrótomomo de deslizamiento hasta que la muestra quedara lisa y continua. Una vez hecho esto, todas las muestras fueron lijadas con lijas de diferentes granulometrías para rellenar con aserrín las cavidades de la madera, este proceso permite distinguir de forma óptima los anillos de crecimiento. Además, se verificó la especie colectada a partir de un análisis de la anatomía de la madera. *Nothofagus dombeyi* (Figura 2a, 2b, 2c), presenta un duramen heterogéneo café claro y una albura un poco más clara. Posee anillos de crecimiento visibles y bien delimitados con vasos pequeños y solitarios (Díaz-Vaz, 1987).

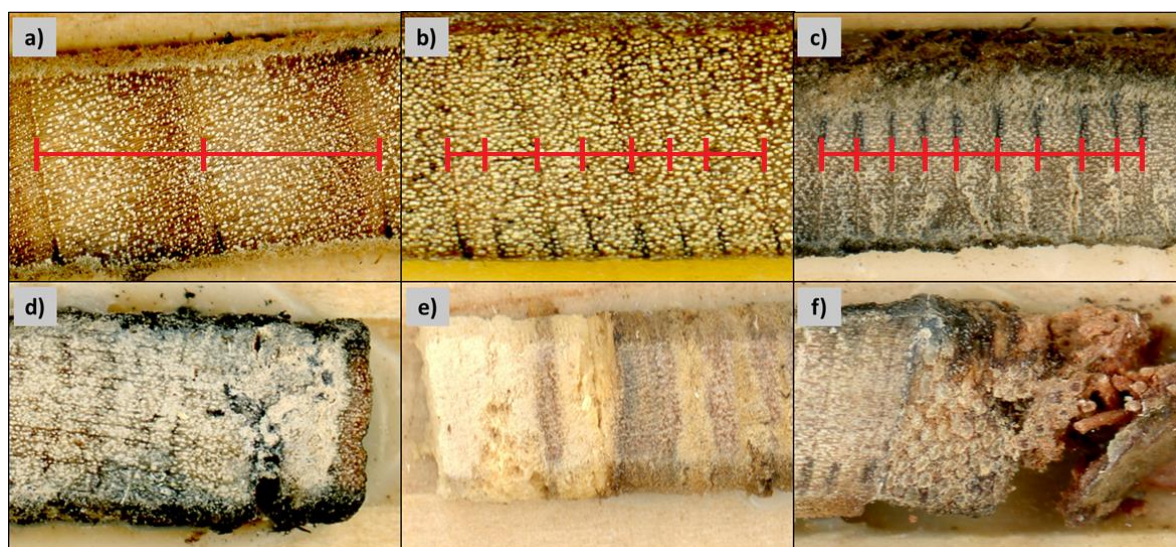


Figura 2. a, b, c) Ejemplos de anillos de *Nothofagus dombeyi*. La línea horizontal entre dos líneas verticales paralelas color rojo representa un anillo completo: a) 2 anillos completos, b) 7 anillos completos y c) 9 anillos completos. d) Erosión de la madera. e) Pudrición de la madera cercana a la médula y f) tarugo con corteza.

Medición de ancho de anillos

Con los anillos visibles, se procedió a fechar y contar cada anillo de crecimiento a través de una lupa estereoscópica (Leica S8AP0), identificando anillos punteros que indicaran algún patrón diferente en el crecimiento de los árboles muestreados. Teniendo las muestras con los anillos identificados, estos fueron escaneados a una resolución de 2400 dpi y se midieron los anchos de los anillos de cada árbol a través del programa CooRecorder 7.8.1. Finalmente, estas series de mediciones se introdujeron en el software COFECHA, para identificar errores en la datación y validar a través de estadística el cruce de mediciones de cada árbol por población de estudio (Holmes et al., 1986).

Para el caso de las muestras vivas, al haber sido recolectadas en diciembre del 2017 y enero del 2018, se les asignó a los últimos anillos completos visibles de cada muestra el año 2016, según lo indicado en la convención de Schulman (1956) para el hemisferio sur, donde a cada anillo de un árbol se le asigna la fecha del año calendario que inició el crecimiento. A través del proceso descrito se correlacionaron y validaron las series de ancho de anillo de los árboles vivos en COFECHA, para luego continuar con la datación de árboles muertos.

5. Determinación del año de muerte

Se asignó la fecha de muerte de los árboles muertos como la correspondiente a la fecha del anillo más externo de cada tarugo de incremento. Cabe destacar, que la confianza de la fecha determinada está influenciada por la erosión de los anillos exteriores (Figura 2d), presencia (Figura 2e) o no de corteza en la muestra y por la posibilidad de que los árboles no formen anillos años antes de morir (Amoroso y Daniels, 2010). Para determinar a qué año calendario corresponde la muerte de cada árbol, se utilizaron metodologías visuales y cuantitativas. Respecto a la primera, se usaron observaciones visuales a través de anillos punteros para tomar decisiones con respecto la datación cruzada. Por su parte, cuantitativamente se utilizó el software COFECHA, para cruzar cada serie de ancho de anillo de un árbol muerto con las series de árboles vivos para cada sitio de estudio (Villalba y Veblen, 1998). Además, se obtuvo dos a tres muestras por árbol y se aseguró que las muestras obtenidas fueran la mejor posible de obtener, por lo que la decisión final sobre una correcta datación cruzada dependió de encontrar un coeficiente de correlación para una fecha que sea mucho más alto que para cualquier otra fecha posible (Mast y Veblen, 1994).

Las técnicas de datación de los anillos de árboles, como la descrita en esta metodología, se han utilizado cada vez más como una forma de fechar eventos como perturbaciones o mortalidad, debido a que proporcionan información valiosa sobre los patrones pasados de mortalidad de los árboles (Mast y Veblen, 1994).

6. Patrones temporales de mortalidad

Patrones del año de muerte

Para conocer los patrones temporales de mortalidad, se agruparon todas las muestras datadas contemplando el sitio de estudio y los años de dichas muertes (Suarez y Kitzberger, 2010, Villalba y Veblen, 1998). Además, para reconocer las diferencias en datación que se pudieron haber producido por las características de la madera datada (e.g. tarugos sin corteza o con presencia de erosión) se consideraron los diferentes años de muerte encontrados para cada árbol como fechas probables de mortalidad.

Luego, para detectar diferencias entre los años en que murieron los árboles de cada sitio de estudio se realizó la prueba Kruskal-Wallis utilizando la librería “Stats” en R (R Core Team, 2019). Esta es una prueba no paramétrica que permite detectar si existen diferencias significativas entre poblaciones, es decir, si los años de mortalidad de cada sitio son diferentes o similares. Las diferencias son estadísticamente significativas cuando el valor de p es menor a 0,05 ($p < 0,05$) (Amat, 2016; Rodríguez-Catón y Villalba, 2018).

Patrones de crecimiento antes de morir

Los patrones de crecimiento antes de morir se analizaron desde 1960 en adelante, con el fin de poder relacionarlos con las variables climáticas, integrando los cambios climáticos ocurridos en la década de los 70s (Garreaud, 2011). Además, de esta forma se pudo tener un período mínimo de 30 años antes de morir para todos los árboles muertos datados.

Se estandarizó cada serie de ancho de anillo con un ajuste de línea recta horizontal a través de la media, eliminando el crecimiento relacionado con la edad (Fritts y Swetnam, 1989), a través de la librería “dplR” en R (Bunn et al., 2019). Esto permitió realizar una comparación visual de todos los patrones de crecimiento antes de morir, pudiendo identificar las diferencias y semejanzas entre muestras y entre sitios.

Además, para cuantificar los patrones de crecimiento antes de morir, se calculó el porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC por sus siglas en inglés) a través de la librería “Trader” en R (Fibich, 2017). El %GC permite identificar aumentos y disminuciones en el crecimiento radial y eliminar las tendencias de las relaciones entre edad y tamaño en las mediciones de ancho de anillos (Mundo, 2011; Nowacki y Abrams, 1997). Para realizarlo, se escogió una ventana temporal de 10 años, debido a que este período de tiempo puede promediar las respuestas del crecimiento a corto plazo relacionadas con el clima (como la reducción de anillos de árboles inducido por la sequía y la posterior recuperación) (Leak, 1987).

De acuerdo con Nowacki y Abrams (1997), el porcentaje de cambio en el crecimiento se calculó a partir de la ecuación 1:

$$\%GC = \frac{M2 - M1}{M1} * 100 \quad (\text{Ecuación 1})$$

donde M1 es el promedio de ancho de anillos de los 10 años previos (incluyendo el año calculado) y M2 es el promedio de ancho de anillos de los 10 años siguientes.

Se observó la tendencia de cambio en el crecimiento 10 años antes de morir de cada sitio a través del promedio del último %GC de todas las muestras por sitio. Para comparar si existía diferencia en esta tendencia entre sitios, se realizó la prueba Kruskal-Wallis descrita anteriormente.

7. Relación entre eventos de mortalidad, crecimiento antes de morir y variabilidad climática

Para analizar la relación entre los eventos de mortalidad y la variabilidad climática, se realizó un análisis de correlación cruzada a través de la librería “stats” de R (R Core Team, 2019). Este análisis permite cuantificar el grado de interdependencia de dos series univariadas (x, y), tomando en consideración que la serie “y” puede estar relacionada con lags² pasados de la serie “x” (Shumway y Stoffer, 2000). Esta correlación se realizó por quinquenios con un lag desde -5 a 0, tomando así en consideración, la probabilidad de que un año de mortalidad datado tenga un margen de error.

La relación entre el crecimiento antes de morir y la variabilidad climática se analizó a través de una correlación de Kendall (Rodríguez-Catón y Villalba, 2018). Esta es una prueba no paramétrica que utiliza los rangos de cada variable dentro del conjunto, para calcular un coeficiente de correlación que puede ir entre -1 a +1. La correlación será significativa, es decir, tendrá una relación real no debida al azar, cuando el valor de p sea menor a 0,05 ($p < 0,05$) (Morales y Rodríguez, 2016). Para realizar esta prueba, se utilizó el promedio de %GC de cada sitio y se correlacionó con las variables precipitación, temperatura y scPDSI, en un período en común. El VPD no se pudo utilizar debido a que no coincide mayormente el período donde se obtuvo la variable (1979-2015) con el período calculado de crecimiento antes de morir (1960-1990). Cada variable climática utilizada se convirtió a un formato similar al del porcentaje de cambio en el crecimiento, siguiendo la ecuación 2 para el caso de la precipitación (Pp), ecuación 3 para el scPDSI (Nowacki y Abrams, 1997) y ecuación 4 para la temperatura (T°).

$$Pp = \frac{V2 - V1}{V1} \quad (\text{Ecuación 2})$$

donde V1 es el promedio de la variable de los 10 años previos (incluyendo el año calculado) y V2 es el promedio de la variable climática de los 10 años siguientes.

$$scPDSI = P2 - P1 \quad (\text{Ecuación 3})$$

donde P1 es el promedio del scPDSI de los 10 años previos (incluyendo el año calculado) y P2 es el promedio del scPDSI de los 10 años siguientes (Nowacki y Abrams, 1997).

$$(\text{Ecuación 4})$$

² “Lag” se puede definir como el intervalo de tiempo que se considera en una función de correlación. Por ejemplo, una autocorrelación de lag = k, es la correlación entre valores que están desfazados por k períodos de tiempo (Shumway y Stoffer, 2000).

$$T^{\circ} = T2 - T1$$

donde T1 es el promedio de la variable de los 10 años previos (incluyendo el año calculado) y T2 es el promedio de la variable climática de los 10 años siguientes.

Además, se analizó el efecto de la sequía a través del Índice de sequía de Palmer auto-calibrado, comparando los años que correspondieran a valores menores o iguales a -0,05 (i.e. desde una sequía incipiente a una sequía extrema, Cuadro 2) con los eventos de mortalidad y de cambios negativos en el crecimiento. Se consideraron los eventos ocurridos el mismo año de la sequía, así como los ocurridos uno, dos y más de dos años después de la sequía. Lo anterior, debido a que el efecto del clima en el crecimiento de un árbol puede no ser inmediato, si no que puede estar influenciado por el clima de años anteriores y la mortalidad puede ocurrir después de estar sometido a un proceso de estrés intenso o duradero (Cailleret et al., 2017; Fritts, 1976).

Para el caso de los eventos de mortalidad, se compararon los árboles muertos considerando las fechas probables de mortalidad, obteniendo la frecuencia de ocurrencia de mortalidad en años de sequía. Con respecto a las disminuciones significativas en el crecimiento, estos fueron calculados a partir del %GC para la ventana de 10 años. Se consideró una disminución significativa en el crecimiento, aquel cambio en el crecimiento que fuera menor o igual a -25% y que perdurara por al menos tres años (Mundo, 2011). Para relacionarlos con la sequía, sólo se tomaron en consideración las últimas disminuciones significativas en el crecimiento de cada muestra por sitio, lo que permitió obtener la frecuencia de disminuciones significativas en el crecimiento durante años de sequía antes de morir.

RESULTADOS

1. Fechado de árboles muertos

Se colectaron en total 129 muestras de 76 árboles. De estos, 43 muestras corresponden a 31 árboles vivos y 86 muestras son de 45 árboles muertos para los tres sitios. Se pudieron datar un 46% del total de muestras de árboles muertos (Cuadro 3). Para los árboles vivos, se obtuvieron correlaciones en COFECHA de 0,53 en Sillahur, 0,49 en Nahuel Huapi y 0,36 en Tinquilco. Con respecto a la correlación de los árboles muertos datados con las series de ancho de anillos utilizadas en COFECHA, esta fue de 0,42 para el caso de Sillahur, 0,36 para Nahuel Huapi y 0,33 para Tinquilco. (Cuadro 3) La muestra de árbol muerto que posee la mayor correlación se encontró en Sillahur con una correlación de 0,59.

El ancho de anillo promedio de los árboles muertos de los tres sitios es mayor en Nahuel Huapi y es menor en Tinquilco, variando en 0,9 mm entre estos. Con respecto al DAP, Tinquilco presenta árboles muertos de mayor DAP, seguido por Sillahur y finalmente Nahuel Huapi. Debido a lo anterior, el período máximo datado en los árboles muertos se obtuvo en Tinquilco, registrándose anillos desde 1802 al año 2013 (Cuadro 3).

Cuadro 3. Caracterización de los árboles muertos muestreados por sitio.

Sitio	Sillahur	Nahuel Huapi	Tinquilco
N° Árboles colectados	16	10	19
N° Árboles datados	14	8	14
DAP promedio (cm)*	87,1 (40,8-150)	66,2 (40-138)	122,9 (68,2-174)
Periodo máximo datado	1837-2008	1879-2004	1802-2013
Ancho de anillo medio (mm)*	1,43 (0,12-8,79)	2,01 (0,09-10,12)	1,11 (0,07-10,74)
Correlación COFECHA*	0,42	0,36	0,33

*Los valores dentro del paréntesis corresponden a los mínimos y máximos de cada categoría y sitio.

2. Patrones temporales de mortalidad

Patrones del año de muerte

El período de muerte de los árboles datados ocurrió desde 1990 en adelante, siendo los árboles de Tinquilco los que tuvieron fechas de muertes más actuales, con el último árbol muerto en el año 2013 (Figura 3). Las mayores frecuencias de árboles muertos ocurrieron para el caso de Sillahur entre los años 1997 a 2000 y luego en el 2003 (Fig. 3b), para Nahuel Huapi en 2004 (Fig. 3e) y para Tinquilco entre los años 1999 a 2001 (Fig. 3h). La mayor mortalidad ocurrió sincrónicamente en 1999 para los sitios Sillahur y Nahuel huapi, y en el año 2000 en Tinquilco (Fig. 3c, f, i).

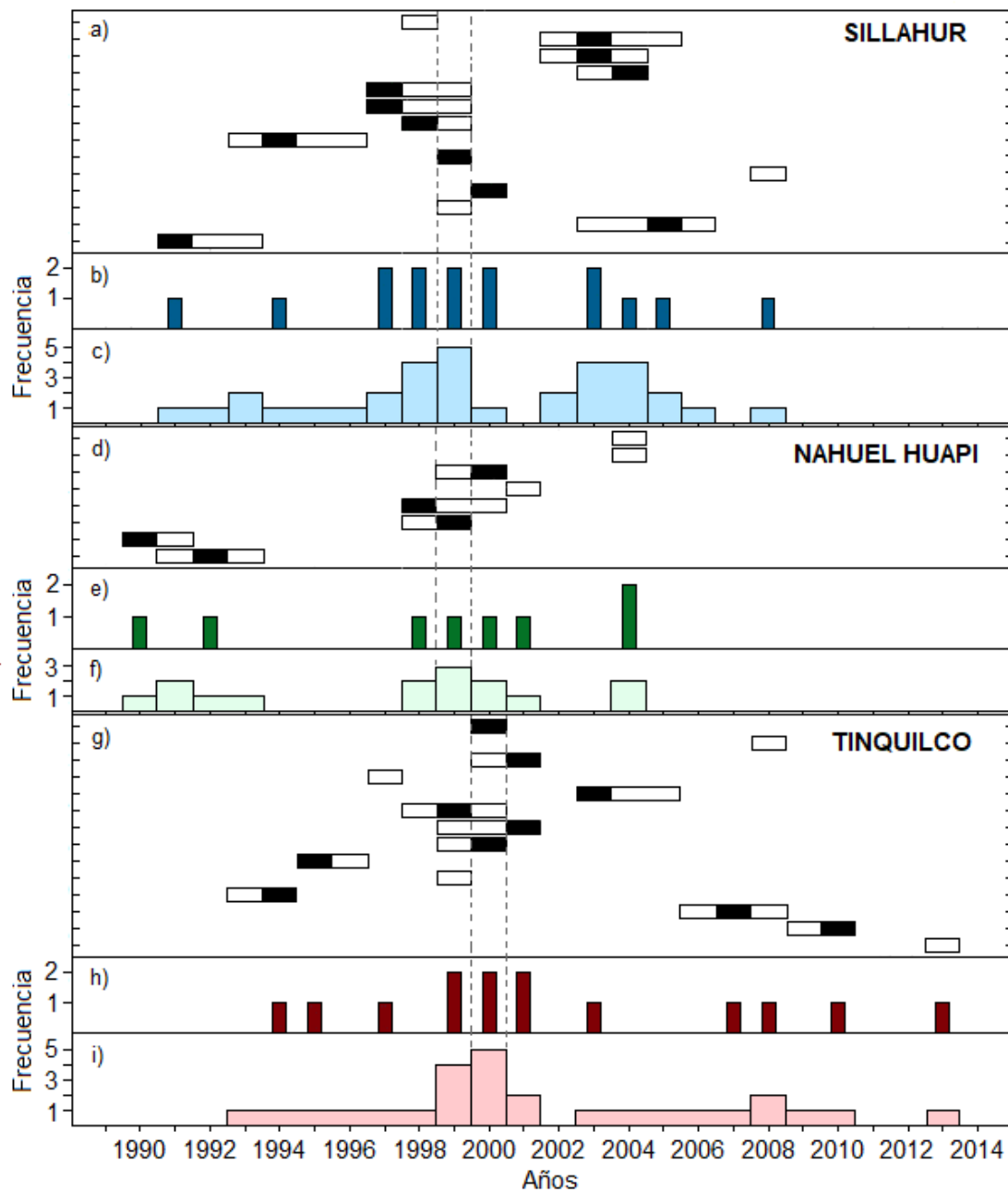


Figura 3. Años de muerte y frecuencia de mortalidad por sitio. a-c) Sillahir, d-f) Nahuel Huapi, g-i) Tinquilco. Los años de datación con las fechas de mortalidad de los árboles son indicados con ■ para los años que tuvieron la mayor correlación con la cronología de árboles vivos entre varias muestras. □ representa los años dados con menor correlación o donde solo se pudo datar una muestra por árbol. Para cada sitio se muestra la frecuencia de mortalidad de cada sitio con las fechas determinadas (figuras c, f, i) y la frecuencia considerando las fechas probables de mortalidad de los árboles (figuras b, e, h). Los sitios se ubican de mayor a menor aridez.

Al analizar la frecuencia acumulada de mortalidad en todos los sitios estudiados (Figura 4), la mayor frecuencia de mortalidad ocurrió en el año 1999. Este patrón se observó tanto para la frecuencia de mortalidad de las fechas determinadas (Fig. 4a), como para la frecuencia de las fechas probables de mortalidad (Fig. 4b). Cabe destacar que en la mayor frecuencia datada

(1999), los tres sitios fueron predominantes, en cambio, en el año 2004 tuvo mayor predominancia Sillahur. No se encontraron diferencias significativas entre los años de mortalidad por sitios (prueba Kruskal-Wallis, H: 2.37, p-value: 0.31).

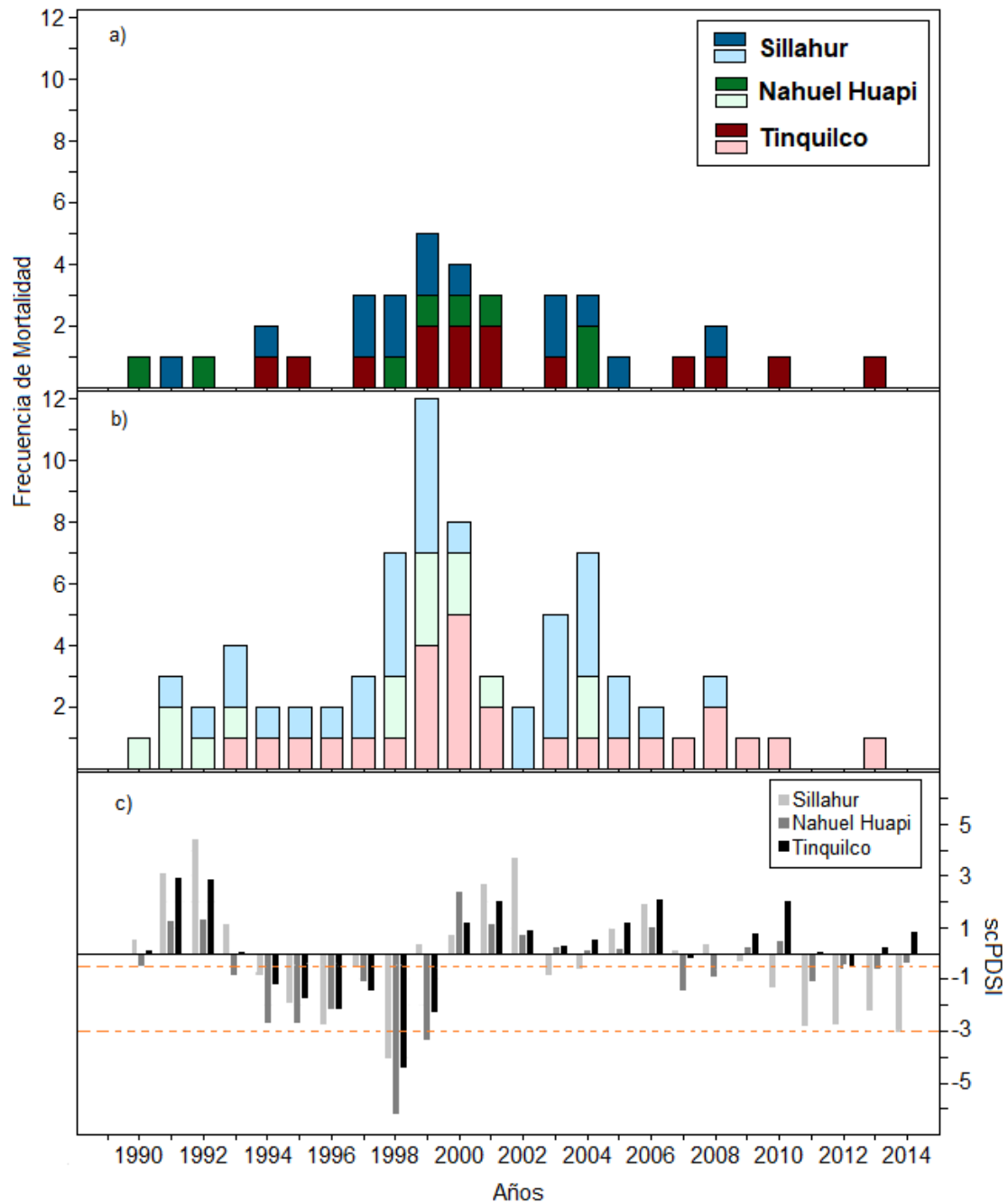


Figura 4. a) Frecuencia total de los años determinados, b) Frecuencia total considerando las fechas probables de mortalidad de los árboles y c) scPDSI de los tres sitios. Las líneas punteadas color naranja representan sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3).

Patrones de crecimiento antes de morir

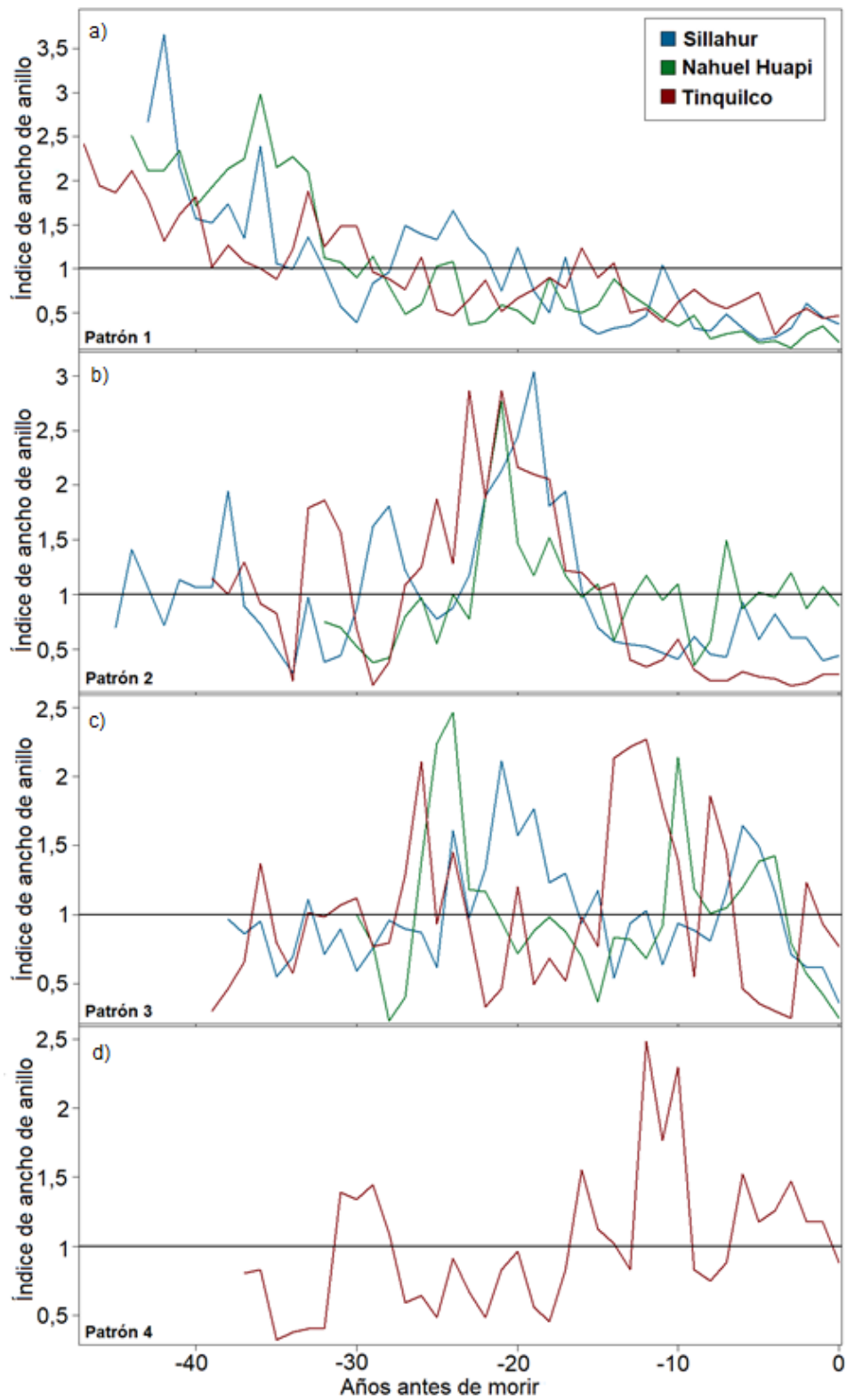


Figura 5. Ejemplos de patrones de crecimiento radial previo a la muerte en *N. dombeyi*. Se muestra sólo un árbol representativo por sitio de estudio donde se distinguieron los patrones de crecimiento.

Los árboles muestreados de *N. dombeyi* presentaron cuatro patrones distintivos antes de morir (desde el año 1960 en adelante). De estos, tres se observaron en todos los sitios y uno se visualizó sólo en Tinquilco (Figura 5).

El Patrón 1 observado (Fig. 5a), se caracterizó por presentar una tendencia gradual y constante en la disminución del crecimiento, estando por debajo de la media 20-25 años antes de morir. El Patrón 2 (Fig. 5b) presentó un crecimiento cercano a la media que se ve interrumpido por un pulso de liberación, aproximadamente 20 años antes de morir, para luego disminuir el crecimiento, permaneciendo bajo la media 10 años antes de morir. El Patrón 3 se caracterizó por presentar sucesivos pulsos de liberaciones en el crecimiento, ocurridas en diversos años antes de morir (Fig. 5c) y el Patrón 4 presentó una tendencia de crecimiento positiva (Fig. 5d), pasando de un crecimiento bajo la media, a uno por sobre la media aproximadamente 10 años antes de morir, para luego morir repentinamente.

De los cuatro patrones encontrados, el que tuvo mayor representación en el total de las muestras es el Patrón 1, con un 52,8%, seguido del Patrón 2 con un 25% del conjunto de muestras. Esta tendencia se encontró también en Sillahur, donde los patrones 1 y 2 fueron los más observados. En el caso de Nahuel Huapi, el Patrón 1 es el que contó con mayor presencia y tanto los patrones 2 y 3 tuvieron la misma cantidad de muestras encontradas. Tinquilco, presentó la misma tendencia que Nahuel Huapi. Sin embargo, sólo en este sitio se encontró el Patrón 4, con el 14,29% de las muestras del lugar (Cuadro 4).

Cuadro 4. Cantidad y porcentaje de muestras observadas en cada patrón de crecimiento antes de morir por sitio. Los porcentajes en negrita corresponden a los valores más altos.

Sitios	Patrón 1	Patrón 2	Patrón 3	Patrón 4	N° total de muestras
Sillahur	50%	35,7%	14,3%	0%	14
Nahuel Huapi	75%	12,5%	12,5%	0%	8
Tinquilco	42,7%	21,4%	21,4%	14,3%	14
Total	52,9%	25%	16,7%	5,6%	36

Al calcular el porcentaje de cambio en el crecimiento de todos los patrones vistos anteriormente para una ventana de 10 años, se observa que en los tres sitios estudiados existe un porcentaje de cambio en el crecimiento negativo 10 años antes de morir. Al respecto, Nahuel Huapi tuvo la mayor caída en el crecimiento con un -28,5% (Desviación Estándar = 0,20), seguido de Tinquilco con un -27,20% (Desviación Estándar = 0,28) y luego Sillahur con un -25,70% (Desviación Estándar = 0,24). A través de la prueba de Kruskal-Wallis (p-value: 0,99, H: 0,01) se estableció que no existen diferencias significativas entre los porcentajes de cambios en el crecimiento de los tres sitios.

Se observó un crecimiento negativo 10 años antes de morir en los tres sitios estudiados pero las cronologías de los porcentajes de cambio en el crecimiento evidenciaron comportamientos distintos (Fig. 6). El crecimiento en Sillahur comenzó a disminuir en el año 1970 y se acentuó en los años que siguen (Fig. 6). En el caso de Nahuel Huapi, luego de un porcentaje de cambio en el crecimiento positivo, este decayó abruptamente en 1962 hasta hacerse negativo en 1966. Se puede observar que a partir de los 1970s hubo una tendencia al aumento en el %GC de este sitio, el que sin embargo no logró alcanzar un porcentaje positivo (Fig. 6). Tinquilco por su parte, presentó un %GC positivo cercano a cero y en el año 1969 comenzó a aumentar y se

mantiene cercano al 20%, sin embargo, en el año 1979 empezó a disminuir el porcentaje de cambio en el crecimiento positivo y ya en el año 1982 se hizo negativo (Fig. 6).

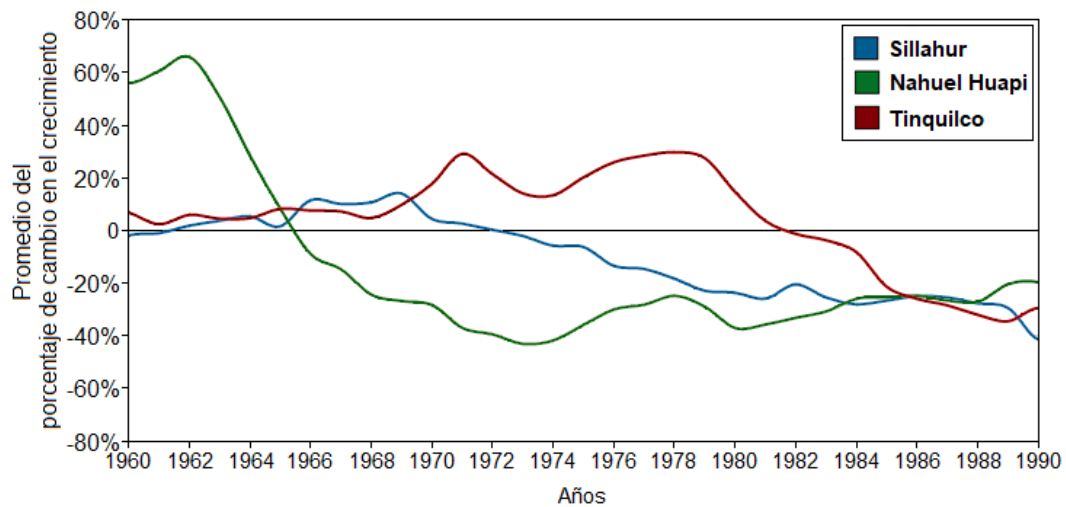


Figura 6. Cronologías de porcentajes de cambios en el crecimiento en una ventana móvil de 10 años (%GC) en cada sitio para el período 1960-1990.

3. Relación entre patrones de mortalidad, patrones de crecimiento antes de morir y variabilidad climática

Los patrones de mortalidad y los patrones de crecimiento antes de morir observados en cada sitio presentan diferencias y semejanzas en su relación con la variabilidad climática.

Sillahur, el sitio de mayor aridez, presentó un porcentaje de cambio en el crecimiento que decae desde 1968 y se va haciendo cada vez más negativo hasta dar paso a los eventos de mortalidad de árboles (Figura 7b, 7a). Este patrón en el crecimiento de los árboles que murieron coincidió con un período de tres años de sequía (entre 1967 y 1969) y a finales de la década de 1980, con un período de anomalías negativas en la precipitación (Fig. 7c, 7d). Con respecto a la muerte de árboles, en Sillahur ocurrieron dos eventos relevantes: la mortalidad de 1998–1999 y 2003–2004 (Fig. 7a). Ambos procesos ocurrieron cuando hubo un $scPDSI < -0,5$ y anomalías de precipitaciones de verano bajo la media (Fig. 7c, 7d). El VPD de verano del sitio presenta valores por sobre la media en el período de 1995–2004, época donde también se observan las mayores frecuencias de mortalidad de árboles (Fig. 7e).

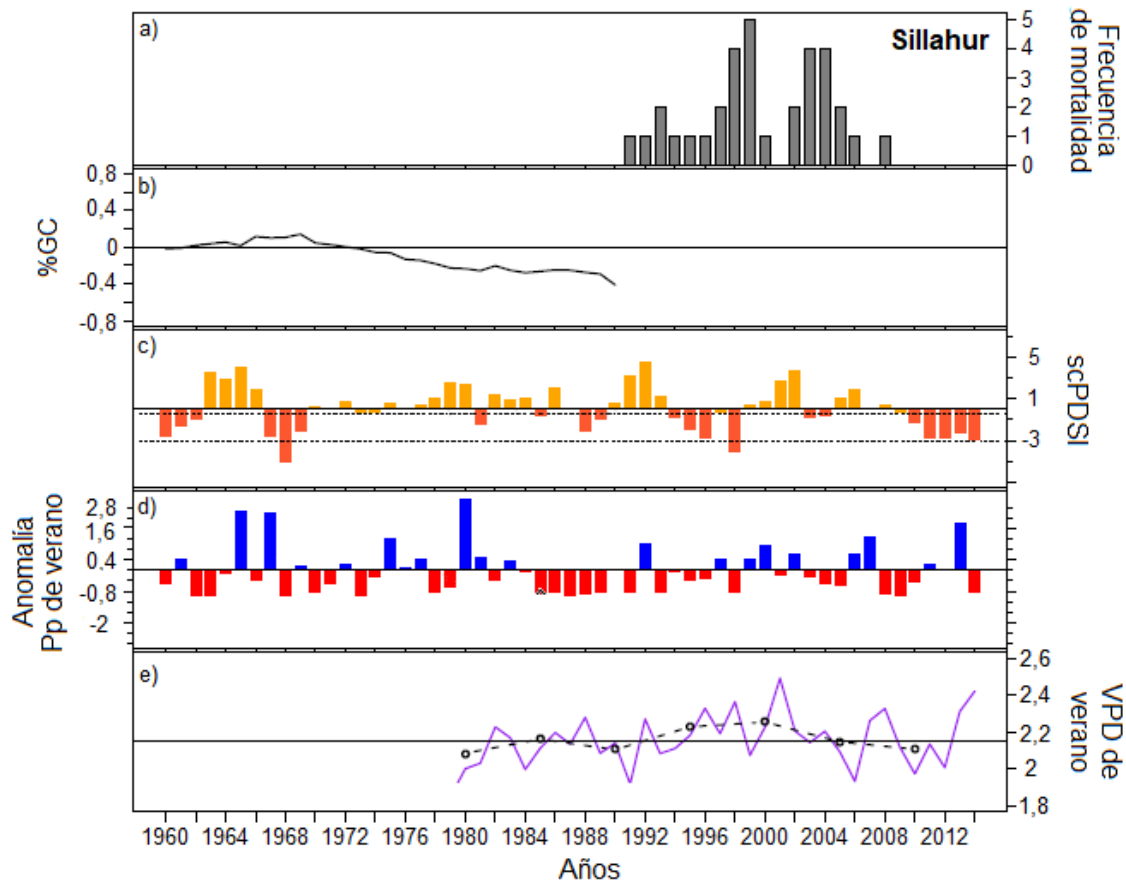


Figura 7. a) Frecuencia de mortalidad y b) Porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC) de *N. dombeyi* en Sillahur. La frecuencia de mortalidad representa las fechas probables de mortalidad de las muestras. La variabilidad climática se muestra en c), d) y e), con barras el scPDSI y la precipitación de verano y con líneas el déficit de presión de vapor (VPD) de verano. Las líneas punteadas del gráfico c) representan los valores del índice para sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3). En el gráfico e) la línea horizontal negra representa la media del VPD de verano y la línea punteada es el promedio de cinco años del VPD desde 1980.

En Nahuel Huapi, la disminución del %GC de los árboles muertos comenzó después de tres años de sequías consecutivas, donde el año 1962 fue categorizado como una sequía severa (Morales et al., 2020), y fue negativo hasta 1990, época donde empezaron los eventos de mortalidad (Fig. 8b, 8c). En la Figura 8c, se identificaron dos periodos de varios años de sequía; a final de la década de 1980 y entre 1993-1999. Estos periodos coincidieron con los años de mayor frecuencia de mortalidad de árboles de *N. dombeyi* en 1991 y entre 1998-2000. Sumado a esto, las anomalías de precipitación de verano en este sitio fueron negativas en los años de mayor frecuencia de mortalidad (Fig. 8d). Con respecto al déficit de presión de vapor de verano (Figura 8e), este tuvo un promedio por sobre la media desde el año 2000 en adelante, lo que coincidió con los años de muerte de los árboles registrados (Figura 8a).

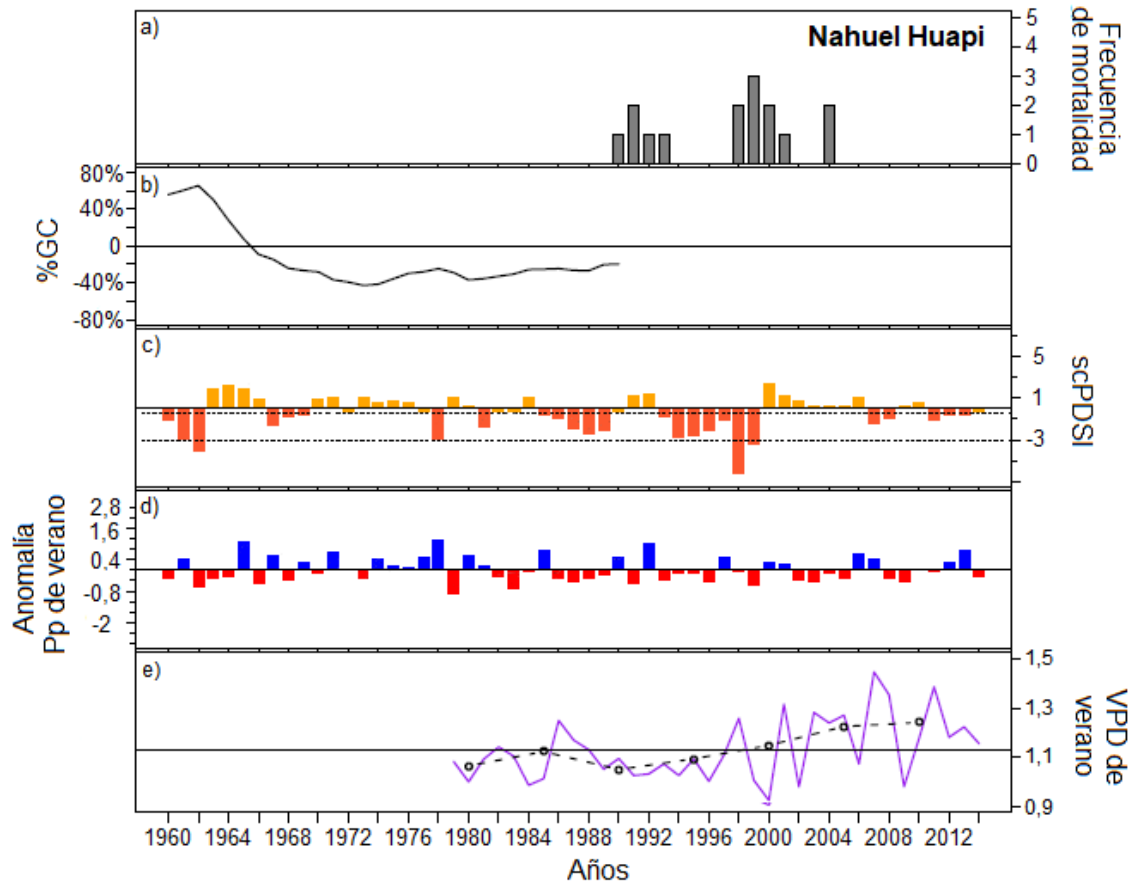


Figura 8. a) Frecuencia de mortalidad y b) Porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC) de *N. dombeyi* en Nahuel Huapi. La frecuencia de mortalidad utilizada representa las fechas probables de mortalidad de las muestras. La variabilidad climática se muestra en c), d) y e), con barras el scPDSI y la precipitación de verano y con líneas el déficit de presión de vapor (VPD) de verano. Las líneas punteadas del gráfico c) representan los valores del índice para sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3). En el gráfico e) la línea horizontal negra representa la media del VPD de verano y la línea punteada es el promedio de cinco años del VPD desde 1980.

Tiniquilco, el sitio más húmedo, presentó un %GC que se ve disminuido desde 1982 (Figura 9b). Esta disminución ocurrió en un período de nueve años con sequía, siendo la más fuerte la sequía moderada de 1988 (Morales et al., 2020) y una tendencia de anomalías negativas en precipitación de verano en la misma época (Figura 9c, 9d). Con respecto a la mortalidad, esta ocurrió mayormente en el período de años secos entre 1994 -1999 y posterior a este (Figura 9a). En este mismo período y hasta el año 2004, el VPD de verano se observó levemente por sobre la media y las anomalías de precipitación de verano fueron mayormente negativas (Fig. 9e, 9d), coincidiendo con los períodos donde se fecharon muertes de árboles (Fig. 9a).

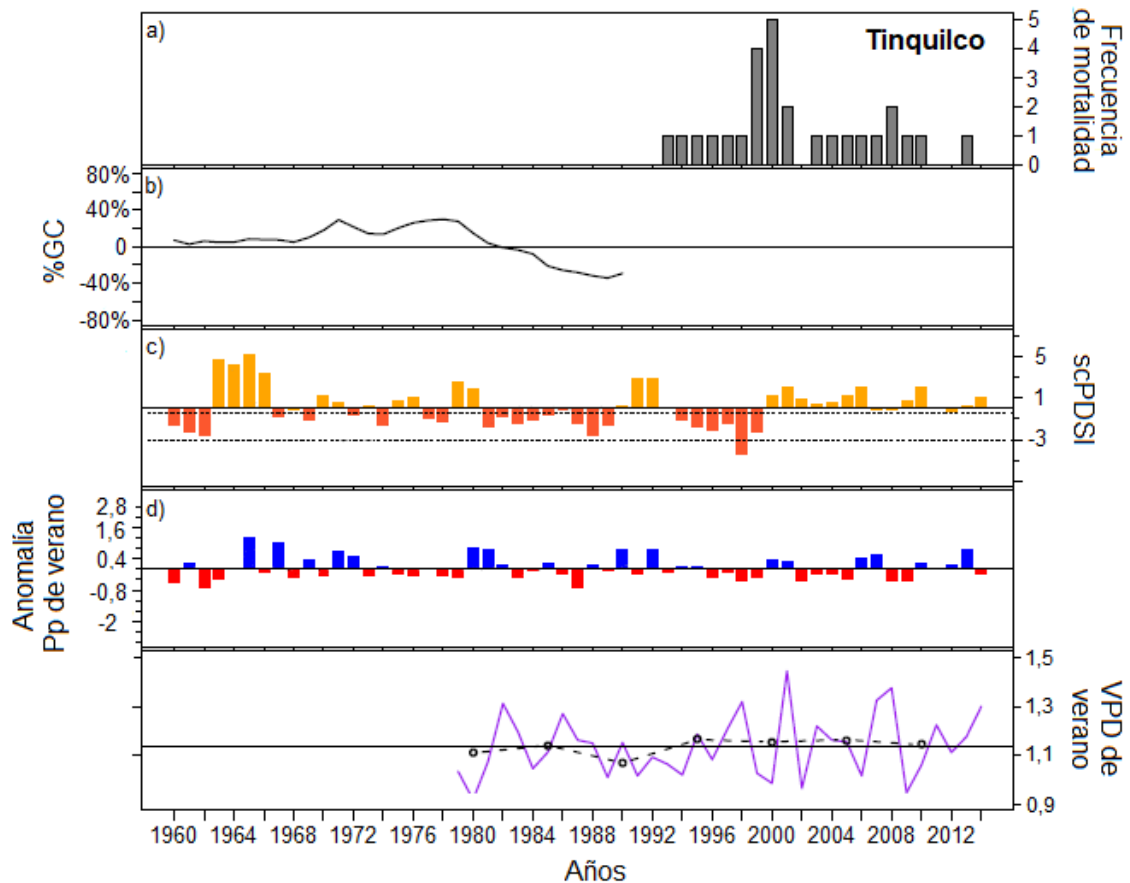


Figura 9. a) Frecuencia de mortalidad y b) Porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC) de *N. dombeyi* en Nahuel Huapi. La frecuencia de mortalidad utilizada representa las fechas probables de mortalidad de las muestras. La variabilidad climática se muestra en c), d) y e), con barras el scPDSI y la precipitación de verano y con líneas el déficit de presión de vapor (VPD) de verano. Las líneas punteadas del gráfico c) representan los valores del índice para sequía incipiente ($\leq -0,5$) y sequía severa (≤ -3). En el gráfico e) la línea horizontal negra representa la media del VPD de verano y la línea punteada es el promedio de cinco años del VPD desde 1980.

Se observó que en la variabilidad climática de la escala de distribución representada, existen algunas similitudes en las tendencias y su relación con los patrones de mortalidad y crecimiento antes de morir. El porcentaje de cambio en el crecimiento de los tres sitios fue negativo antes de morir, lo que coincidió con diferentes años donde hubo sequías comunes entre los sitios, pero que variaron en duración e intensidad dependiendo de la ubicación (1960-1962, 1967-1969, 1981, 1985, 1988-1989). Con respecto a la mortalidad de árboles de *N. dombeyi*, esta se encuentra mayormente entre 1998-2001, años que coincidieron con el fin de un período de sequías que ocurrió entre 1994 – 1998, donde en 1998 ocurrió una sequía extrema en los tres sitios (Figura 4c) y además, con años de anomalías negativas de precipitación de verano. Sumado a esto, el promedio del déficit de presión de vapor de verano se encontró por sobre la media en el período de 2000-2004 en los tres sitios de muestreo.

Las correlaciones cruzadas muestran como diferentes variables climáticas y diferentes épocas influyen significativamente en la mortalidad de *Nothofagus dombeyi*, dependiendo del sitio de muestreo (Cuadro 5). En Sillahur, el déficit de presión de vapor anual tuvo una influencia

significativa en la mortalidad, en el mismo quinquenio cuando ocurrió la muerte. Estas correlaciones son positivas, es decir, un aumento en los niveles de déficit de presión de vapor se correlaciona con un aumento en la mortalidad de *N. dombeyi* en este sitio (Cuadro 5). Para el caso de Nahuel Huapi, la mortalidad se vio influenciada significativamente por el scPDSI con una correlación negativa, un quinquenio antes de la mortalidad de árboles. Esto quiere decir que, valores más negativos del índice (que reflejan un estado de sequía) se relacionan con un aumento de la mortalidad hasta cinco años después (Cuadro 5). En Tinquilco, la precipitación de verano tuvo una correlación negativa en el mismo año donde ocurrió la muerte, es decir, menores niveles de precipitación aumentan la mortalidad de la especie en este sitio (Cuadro 5). Cabe destacar, que se encontraron otras correlaciones altas ($> 0,5$, Cuadro 5) pero no significativas en los tres sitios.

Cuadro 5. Coeficientes de correlaciones cruzadas entre las variables climáticas y la frecuencia de mortalidad por quinquenio. Sólo se muestran los valores significativos en negrita ($p < 0,05$) y los valores que presentan correlaciones altas ($> 0,5$), pero no significativas.

	Sillahir			Nahuel Huapi		Tinquilco	
Lags	-2	-1	0	-1	0	-1	0
scPDSI				-0,84			
T°med anual		0,55				0,55	0,67
T°med verano							0,55
Pp anual				-0,53			
Pp verano	-0,61				-0,58		-0,78
VPD anual			0,82				
VPD verano			0,82				0,56

Con respecto a las correlaciones con el porcentaje de cambio en el crecimiento, estas muestran algunas diferencias respecto a la frecuencia de mortalidad (Cuadro 6). Para el caso del sitio más seco (Sillahir) y más húmedo (Tinquilco), el porcentaje de cambio en el crecimiento se correlacionó con la precipitación anual, mientras que para el caso de Nahuel Huapi se correlacionó con la precipitación de verano. Esto quiere decir que cambios positivos en la precipitación influyen en %GC positivos de los árboles muertos de *N. dombeyi* (Cuadro 6).

La temperatura media anual y de la estación estival correlacionan negativamente con el %GC de Sillahir y Nahuel Huapi. En cambio, el %GC de Tinquilco, presenta una correlación positiva con la temperatura media de verano (Cuadro 6).

El scPDSI tiene una correlación positiva en Nahuel Huapi y negativa en Tinquilco con el porcentaje de cambio en el crecimiento, mientras que en Sillahir no hay correlación significativa con esta variable (Cuadro 6).

Cuadro 6. Coeficientes de correlaciones de Kendall (τ) entre las variables climáticas y los porcentajes de cambios en el crecimiento de cada sitio. Se muestran sólo los valores significativos ($p < 0,05$).

	Sillahur	Nahuel Huapi	Tiniquilco
scPDSI		0,49	-0,40
T°med anual	-0,56	-0,58	
T°med verano	-0,40	-0,72	0,37
Pp anual	0,45		0,71
Pp verano		0,39	

Al comparar la mortalidad con los años de sequía, se evidenció que la mortalidad de los individuos muestreados está relacionada con años secos, donde un 43% murió el mismo año en que hubo un $\text{scPDSI} \leq -0,5$ (i.e. desde una sequía incipiente a extrema), un 20% murió un año después y el 11% murió dos años después de un evento de sequía. Por otra parte, un 27% murió después de más de dos años de haber ocurrido una sequía. Con respecto a los sitios, Sillahur es el sitio que tuvo la mayor cantidad de árboles muertos el mismo año en que ocurrió un evento de sequía y Nahuel Huapi es el que tuvo la menor cantidad (Fig. 10a).

La relación entre disminuciones significativas en el crecimiento anual (i. e. cuando ocurre una disminución $\leq -25\%$ del crecimiento) y los años de sequía muestran una tendencia similar a la relación entre la mortalidad de árboles y la sequía (Figura 10), con un 59% de los árboles mostrando una disminución en el crecimiento en un año seco, un 15% un año después y un 6% dos años después. Por otra parte, un 21% tuvo una disminución significativa en el crecimiento después de más de dos años de haber ocurrido una sequía. Observando cada sitio, Tiniquilco tuvo la mayor cantidad de muestras con una disminución en el crecimiento cuando ocurrió un año seco, seguido de Nahuel Huapi y finalmente Sillahur (Fig. 10b).

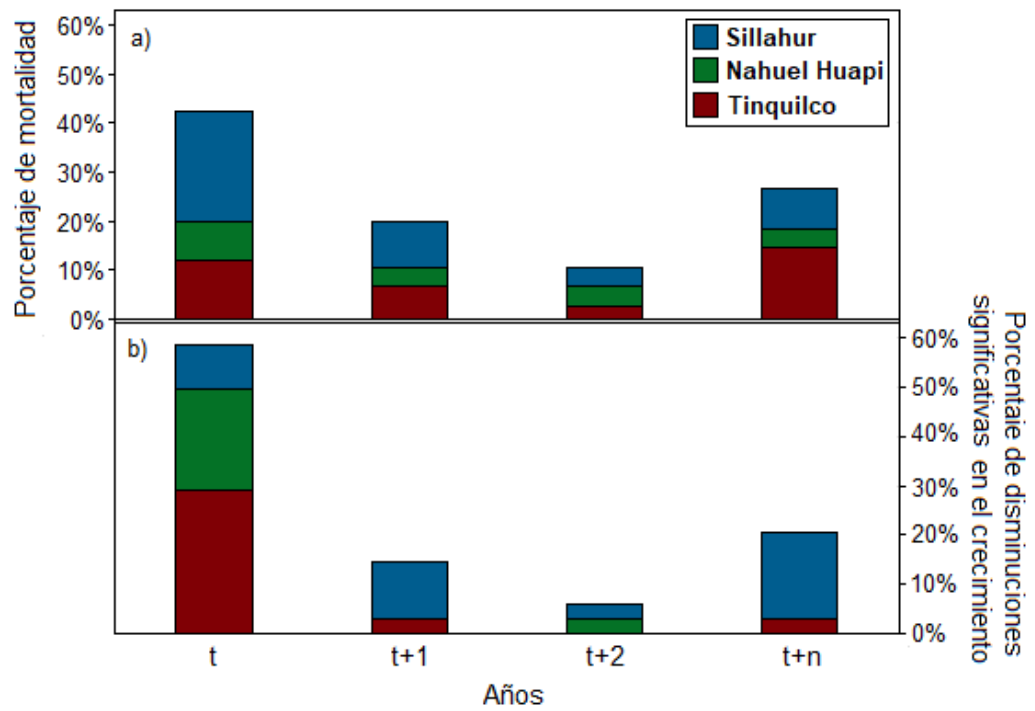


Figura 10. Porcentaje de árboles muertos (a) y porcentaje de disminuciones significativas en el crecimiento (b) relacionados con años donde ocurrió una sequía (t). Los años de sequía corresponden a años donde el scPDSI tiene valores iguales o menores a - 0,5.

DISCUSIÓN

El proceso de mortalidad puede tener múltiples causas interrelacionadas (Franklin et al., 1987), pero actualmente se considera que los factores de estrés ligados al clima juegan un rol preponderante en la mortalidad de árboles en diferentes tipos de bosques del mundo (Allen, 2009). La presente investigación da cuenta de la relevancia de la variabilidad climática en el patrón temporal de mortalidad para *N. dombeyi*. La mayoría de los árboles de *N. dombeyi* investigados murieron en 1999 (Figura 4) y sus patrones de crecimiento antes de morir presentaron, en su mayoría, una tendencia negativa en el crecimiento que se pudo observar hasta 40 años antes de su muerte (Figura 5). Además, al relacionar estos patrones con la variabilidad climática, se observó que la sequía de 1998 fue clave en la mortalidad de árboles de la especie a nivel de su distribución geográfica y que, diferentes variables climáticas tuvieron mayor relación con la mortalidad y el crecimiento antes de morir en cada uno de los sitios. Por otra parte, los resultados mostraron que muchos árboles de *N. dombeyi* murieron o disminuyeron su crecimiento cuando hubo un periodo de sequía, y en un rango de dos años después de ocurrida dicha sequía (Figura 10).

El patrón total de frecuencia de mortalidad para *N. dombeyi* da cuenta de dos periodos con una mayor frecuencia de muerte: 1998-2000 y 2003-2004 (Figura 4). Al respecto, Allen et al. (2010) muestran que hubo un alza en los eventos de mortalidad de árboles dentro del mismo período, indicando que estos aumentaron en el año 1998 y se fueron acumulando en la década del 2000 en diferentes partes del mundo. Especies como *Pinus sylvestris* y *Abies lasiocarpa* en Europa, *Abies cilicicia* en Turquía y *Austrocedrus chilensis* en Argentina, han presentado episodios de mortalidad en el mismo rango de años, teniendo la sequía como anomalía climática vinculada a la muerte arbórea (Amoroso et al., 2015; Bigler et al., 2007; Navarro Cerrillo et al., 2007; Semerci et al., 2008). Las fechas de las muertes de *N. dombeyi* detectadas en esta investigación son consistentes con este período, es decir, están relacionadas con este evento a nivel global. Las frecuencias de árboles muertos por sitio indican que en el periodo de 2003-2004, la mayor cantidad de árboles que murieron son del sitio más árido (Sillahur), por lo que también se hace relevante observar las condiciones locales que dieron origen a este período de mortalidad. Al respecto, el scPDSI muestra una condición de sequía incipiente en esos años solo en Sillahur. Esta situación ocurre también en bosques de *Cedrus atlantica* ubicados en el borde más árido de su distribución geográfica en países como Algeria y Morocco, donde se encontraron episodios de mortalidad vinculadas a la sequía en la década del 2000 (Bentouati y Bariteau, 2006; El Abidine, 2003).

Con respecto al crecimiento antes de morir de la especie, aunque se visualizaron cuatro patrones diferentes, la mayoría de las muestras en los tres sitios tuvo una tendencia negativa de crecimiento antes de morir (Figura 5 y Cuadro 4). Esta tendencia negativa se observó hasta 40 años antes de morir. Lo anterior, es congruente con Bigler y Bugmann, (2004) y Cailleret et al., (2017) que indican que la mayoría de los eventos de mortalidad ocurren con tasas de crecimiento reducidas. Además, de acuerdo con Cailleret et al., (2017), las especies tolerantes a la sequía (como *N. dombeyi* que es relativamente tolerante al estrés hídrico) presentan reducciones del crecimiento a largo plazo (e.g. de hasta 50 años) antes de morir, similarmente a lo encontrado en la presente investigación (Figura 5). Este patrón también ha sido observado en bosques de la Patagonia Argentina, con árboles adultos muertos de *Nothofagus dombeyi* y

Austrocedrus chilensis que presentaban un crecimiento en declive antes de su muerte (Amoroso et al., 2015; Suarez et al., 2004; Vega, 2018)

La variabilidad climática actual juega un rol importante en los procesos de mortalidad arbórea. En la presente investigación se demuestra que la mortalidad de árboles de *N. dombeyi* en los años 1998 – 2000 (Figura 4, 7, 8 y 9) está asociada a la sequía extrema ocurrida en el año 1998, lo que también concuerda con una investigación realizada en la Patagonia Argentina (Suarez et al., 2004). Diversos estudios han documentado la relación directa e indirecta entre la mortalidad de árboles y el aumento de eventos extremos de sequía, y se espera que esta dinámica continúe como resultado del calentamiento global (Cook et al., 2014; Suarez et al., 2004; Villalba y Veblen, 1998). Actualmente, desde el año 2010 existen condiciones de sequía entre la región de Coquimbo y la Araucanía, siendo el evento climático de mayor duración y extensión territorial del que se tiene registro instrumental en Chile (CR2, 2015). Interesantemente, las muestras colectadas en este estudio de árboles muertos de *N. dombeyi*, aunque presumiblemente indicaban muertes producto de este evento denominado como megasequía, las fechas de muerte obtenidas indican que no ocurrieron dentro de este periodo. Lo anterior, se puede explicar debido a que los árboles pueden sobrevivir largos periodos (de hasta 50 años) con un crecimiento bajo, teniendo cambios en su función y estructura, por lo que el efecto de la sequía puede no ser inmediato (Das et al., 2008). Sumado a esto, la mortalidad arbórea está influenciada por la duración, intensidad y frecuencia del factor de estrés (en este caso la sequía) lo que puede provocar diferentes procesos de muerte de árboles, que pueden ser abruptos o graduales (Cailleret et al., 2017). Al respecto, los valores del índice scPDSI vistos en esta investigación para el periodo de la megasequía son menores al que hubo en 1998 (Figura 4c), por lo que se esperaría que la mortalidad ocurra durante los próximos años en aquellos árboles sobrevivientes al evento climático de 1998 que quedaron debilitados. Además, debido a la distribución geográfica de los tres sitios de estudio, Sillahur es el único sitio que se encuentra en un estado de sequía grave para el periodo post 2010, por lo que se puede proponer que la mortalidad arbórea podría ser mayor en este sitio durante los próximos años.

La relación con la sequía también se observa con los patrones antes de morir. El comienzo del periodo de disminución del crecimiento ocurrió de manera sincrónica o algunos años después del registro de una sequía en los tres sitios de estudio (Figura 7, 8 y 9). Esto se suma a las tendencias climáticas que vienen desde la segunda mitad del siglo XX (Pinilla et al., 2012), caracterizadas por una disminución de las precipitaciones y un aumento de la temperatura que se agudiza en la estación estival, teniendo como consecuencia un aumento del déficit de presión de vapor. Sin embargo, durante los periodos donde disminuyó el crecimiento, también ocurrieron otros eventos extremos, como el megaterremoto de 1960 en Valdivia, año donde también ocurrió una erupción del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle (Memoria Chilena, 2020) y las erupciones del volcán Villarrica en los años 1963, 1964, 1971, 1977, 1989, 1983, 1984 y 1985 (Municipalidad de Pucón, 2017). Estos disturbios pueden alterar el crecimiento de un árbol, pudiendo disminuir abruptamente su crecimiento luego de un evento sísmico y tener efectos negativos sobre la mecánica y fisiología de los árboles, producto de la caída de tefra luego de una erupción volcánica (Machuca, 2005; Montiel et al., 2016). Debido a lo anterior, la disminución del crecimiento de los árboles muertos de *N. dombeyi* fechados en esta investigación pudo haber sido provocada por un efecto sinérgico entre la variación climática y los disturbios mencionados, debilitando a los árboles sobrevivientes, que quedaron más susceptibles a próximos eventos climáticos extremos.

Los resultados de esta investigación sugieren que la muerte de los árboles de *N. dombeyi* ocurrió en un período de sequías en común en los sitios estudiados, a pesar que los patrones de mortalidad y crecimiento antes de morir para cada sitio se correlacionaron significativamente con diferentes variables climáticas (Cuadro 5 y Cuadro 6). Estos resultados se pueden explicar por las diferencias de aridez entre los sitios. Por ejemplo, Sillahur es el sitio más árido y tiene en promedio, valores más altos de déficit de presión de vapor que los otros dos sitios (Figuras 7, 8 y 9), por lo que el aumento del VPD pudo provocar que la especie cruzara el umbral de sensibilidad a esta variable, provocando daños en su fisiología y llevando a los árboles de la especie a la muerte (Sanginés de Cárcer et al., 2017). El sitio argentino fue el único en el que se correlacionó significativamente la mortalidad con el scPDSI. Esto se puede explicar debido a que desde 1970, la zona se encuentra categorizada con una sequía incipiente (en promedio, Cuadro 1), por lo que en Nahuel Huapi ha habido un proceso de aridización mayor que en los otros dos sitios estudiados. Este mayor período con sequías en Nahuel Huapi se puede relacionar a variables climáticas globales como el SAM (Oscilación Antártica), que desde la década de 1960 se encuentra en fase positiva, disminuyendo la precipitación en el cordón de la latitud cercana a 40°S (Garreaud et al., 2009). Otros autores, señalan que las posibles causas de la sequía en Argentina se relacionan con la actividad del anticiclón del océano Atlántico, el anticiclón del océano Pacífico y la ubicación de la corriente del chorro en esta zona que, por su posición, influyen en la disminución de precipitación (Campetella, 2015; Minetti et al., 2010). Finalmente, la mortalidad en Tinquilco correlacionó negativamente con la precipitación de verano (Cuadro 5), lo que pareciera indicar que los árboles de *N. dombeyi* en este sitio son más sensibles a esta variable, por lo que su disminución pudo provocar la muerte de árboles que se encontraban debilitados.

Se han observado relaciones entre la mortalidad de árboles y períodos de altas temperaturas estivales en otros bosques templados del mundo (Gipoulou, 2018; Marcotti, 2019; Scharnweber et al., 2011; Viguera, 2012). En este estudio, sin embargo, no se encontraron relaciones significativas entre la mortalidad y la temperatura estival, aunque en Tinquilco, existe una correlación positiva no significativa por sobre 0,5 con esta variable (Cuadro 5). Este resultado pareciera estar condicionado por la cantidad de muestras colectadas. Además, en el caso de Sillahur y Nahuel Huapi, aunque no existen correlaciones significativas con la temperatura, se obtuvieron correlaciones con el scPDSI y el VPD, variables que son calculadas usando en su ecuación la temperatura, por lo que el proceso de mortalidad puede ser causa de la acción de varias variables climáticas en conjunto.

Las distintas condiciones ambientales entre sitios inducen diferencias en las relaciones entre el crecimiento de los árboles y el clima. Sin embargo, y como se aprecia en esta investigación (Cuadro 6), el crecimiento antes de morir de *N. dombeyi* se relacionó con el déficit de agua debido a la disminución de la precipitación de, principalmente, la temporada de verano. Estos resultados, son consistentes con Suarez et al. (2015), que indican que el déficit hídrico de primavera-verano, es el forzante ambiental común en la región de la Patagonia, siguiendo un gradiente de precipitación. Sumado a estas correlaciones, en Sillahur y Tinquilco, se observaron relaciones con la precipitación en otras temporadas.

Con respecto a la temperatura, Suarez et al., (2015) indican que temperaturas por encima de la media afectaron negativamente el crecimiento de los árboles. Esto se puede observar para el caso de Sillahur y Nahuel Huapi. Por el contrario, en Tinquilco hubo una correlación

positiva con la temperatura de verano (Cuadro 6). Esto se puede explicar por el deshielo que el aumento de temperatura estival puede causar, provocando que exista un mayor aporte hídrico en estos bosques (Suarez et al., 2004). El scPDSI se correlacionó positivamente con el cambio en el crecimiento de los bosques de Nahuel Huapi y negativamente con el crecimiento de bosques de Tinquilco (Cuadro 6). De acuerdo con Suarez et al. (2015), el índice de sequía de Palmer auto-calibrado correlaciona más fuertemente en los sitios más secos y más débil en los sitios más húmedos, por lo que la relación con Nahuel Huapi, que es un sitio húmedo, se puede deber al proceso de aridización que se observa en este sitio desde 1970. En contraste, en Tinquilco existe un proceso de aridización menor al de Nahuel Huapi (Cuadro 1). La correlación del sitio más húmedo (Tinquilco) con el scPDSI puede estar más relacionado a la temperatura que a la precipitación (Cuadro 6). Esto se puede deber a que el aumento de la temperatura conlleva a una mayor disponibilidad hídrica por el derretimiento de la nieve lo que sumado a la precipitación que en el período analizado se encuentra cercana a las condiciones normales (Figura 9), hizo que, aunque el scPDSI fluctuara entre valores normales a secos, existía un %GC positivo en el mismo período.

La mayor cantidad de disminuciones significativas en el crecimiento y de mortalidad se generó en años secos (o años donde el scPDSI es menor o igual a -0,5) (Figura 10), esto confirma la vulnerabilidad de la especie frente a las sequías a lo largo de su distribución, donde la disminución del crecimiento antes de morir y la mortalidad de *N. dombeyi* no sólo se limita a las áreas más secas (Choat et al., 2012). Este resultado se condice con lo encontrado por Vanoni et al. (2016), donde disminuciones abruptas en el crecimiento se produjeron inmediatamente o poco después de una sequía en especies como *Picea abies*, *Abies alba* y *Fagus sylvatica* en Suiza. Respecto a la diferencia por sitios, mientras pareciera ser que la mortalidad en Sillahur es más sensible a los efectos relativamente inmediatos de la sequía, en Tinquilco se observa que este evento extremo reduce el crecimiento de forma inmediata, pero no provoca en todo momento la mortalidad de la especie (Figura 10). Al respecto, dependiendo de la severidad de la sequía y de la condición fisiológica en que se encuentre el árbol, este puede morir durante este evento o permanecer vivo algunos años más. De esta forma, algunos árboles pueden sufrir varias reducciones en el crecimiento debido a sequías y morir en una sequía posterior (Cailleret et al., 2017, Vanoni et al., 2016).

Los cambios en la variabilidad climática producto de las acciones antrópicas han tenido consecuencias en los bosques de *Nothofagus dombeyi*. De acuerdo con Suarez et al. (2004), en los bosques mixtos de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* las brechas inducidas por la mortalidad de árboles producto de la sequía, producen aberturas difusas en el dosel que aumentarían el crecimiento de árboles jóvenes en el sotobosque, sobre todo de *N. dombeyi*, especie intolerante a la sombra. Sin embargo, la mortalidad de estos árboles jóvenes genera que la distribución del diámetro de *N. dombeyi* se desplace a clases más grandes, cambiando la composición de la regeneración a favor de *A. chilensis* (Suarez et al., 2004).

Con respecto a esto, la variabilidad climática es una fuerte fuerza impulsora de la dinámica de los bosques, y la sequía, puede producir cambios a largo plazo, alterando los bosques actuales por bosques dominados por especie más tolerante al clima xérico (Veblen et al., 1992). Debido a lo anterior, es importante conocer la dinámica de estos procesos de mortalidad y su relación con el clima, para fundamentar las acciones de protección y manejo de bosques (Trigueros et al., 2014).

Las proyecciones del clima pronostican un escenario con cambios aún más pronunciados durante las próximas décadas. Temperaturas más elevadas y una disminución de las precipitaciones pueden hacer variar la disponibilidad de agua para la vegetación (Allen, 2009). La muerte masiva de árboles relacionada con la sequía puede cambiar la composición y la distribución de los bosques a nivel mundial (Beniston et al. 2007; Martin-Benito y Pederson 2015; Zang et al. 2014). Williams et al., (2013) indica que la frecuencia y severidad de las sequías aumentarán tanto en las zonas áridas como en las zonas mésicas y que los árboles se verán cada vez más afectados por la falta de precipitación o por el aumento de la demanda de evaporación.

Debido al cambio climático, los bosques de *Nothofagus dombeyi* y de otras especies deben afrontar el reto de adaptarse a los cambios en la variabilidad climática y los eventos extremos (como incendios forestales, tormentas y plagas de insectos) (COPA-COGECA, 2019). Factores como la tolerancia de los individuos al estrés climático, la plasticidad fenotípica y la variabilidad fenotípica dentro de las poblaciones son mecanismos que pueden contribuir en la adaptación de especies arbóreas (Lloret et al., 2015). Además, mecanismos que aumenten el crecimiento de los supervivientes y la regeneración (e.g. la disminución de la competencia por la mortalidad de un árbol o mejores condiciones de hábitats por el incremento de recursos que resulta de la pérdida de biodiversidad de árboles adultos) pueden aportar en la resiliencia de los bosques (Franklin et al., 1987). Sin embargo, la capacidad de adaptarse es limitada, por lo que el aumento de eventos climáticos extremos y los cambios en la variabilidad climática pueden conducir a traspasar los rangos de tolerancia de algunas especies, provocando cambios en la composición de los bosques (Lloret et al., 2015).

Se hace necesario continuar con investigaciones dendrocronológicas sobre la relación de la mortalidad y el crecimiento de los árboles de diferentes especies nativas con la variabilidad climática, así como realizar un monitoreo continuo de bosques, para comprender como están respondiendo los árboles de diferentes características y estados de regeneración a las nuevas condiciones climáticas (Venegas et al., 2019). Además, seguir con el mejoramiento de los modelos que relacionan la mortalidad y el crecimiento, que permitan predecir de manera fiable y anticipada cuándo y dónde es probable que ocurra una mortalidad masiva de bosques (Bigler et al., 2004; Cailleret et al., 2016). Esto ayudará a una toma de decisiones fundamentada para la adaptación de los bosques en mayor riesgo ante el escenario actual del cambio climático.

CONCLUSIONES

La presente investigación informa respecto a los patrones temporales de mortalidad de *Nothofagus dombeyi* y su relación con distintas variables climáticas locales a través de un gradiente de aridez. Al respecto, se encontraron patrones de mortalidad y de crecimiento antes de morir que son similares en los tres sitios de estudio, pero al correlacionarlas con las diferentes variables climáticas utilizadas, se obtuvieron algunas diferencias.

La mortalidad de *Nothofagus dombeyi* ocurrió mayormente entre los años 1998 y 2000, período que coincide con varios años de sequía, donde 1998 fue un año categorizado como sequía extrema en los tres sitios de estudio. Además, durante ese mismo período se encontró mortalidad de árboles de otras especies en el mundo, por lo que el evento de mortalidad del año 1998 corresponde a un evento global. Con respecto a la tendencia en el crecimiento, esta fue mayormente negativa antes de morir, teniendo patrones que presentaban una disminución en su crecimiento hasta 40 años antes de la muerte.

Diferentes variables climáticas que condicionan la sequía se relacionaron con la mortalidad de la especie. El aumento del déficit de presión de vapor pudo generar la mortalidad en Sillahur, mientras que el proceso de aridización que está ocurriendo en Nahuel Huapi pudo haber causado la muerte de *N. dombeyi* en este sitio. En Tinquilco, la disminución de la precipitación de verano pudo haber gatillado la muerte de los árboles. Por otra parte, el crecimiento antes de morir confirma que la precipitación de verano es fundamental para el crecimiento de la especie. Se visualizaron diferentes comportamientos con la temperatura para el período 1960-1990 dependiendo del sitio de estudio. Esto demuestra la complejidad de las diversas respuestas de una especie arbórea a la variabilidad climática.

Tanto los eventos de mortalidad como las disminuciones significativas en el crecimiento de la especie antes de morir ocurrieron durante años secos en los tres sitios de estudio. Lo anterior, muestra la sensibilidad de *N. dombeyi* a condiciones de sequía extremas y prolongadas. Sin embargo, dependiendo de la condición fisiológica (i.e. tendencias de crecimiento) y de la severidad de la sequía, los árboles son más o menos susceptibles a la mortalidad.

Se espera que eventos de mortalidad se repitan en el mundo debido al cambio climático. Continuar con las investigaciones sobre la mortalidad, el crecimiento de los árboles y su respuesta ante la variabilidad climática es esencial para informar y respaldar la toma de decisiones sobre la adaptación de los bosques al cambio climático.

BIBLIOGRAFÍA

- Aleixo, I.; D. Norris; L. Hemerik; A. Barbosa; E. Prata; F. Costa et al. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. *Nature Climate change*, 9(5).
- Allen, C. 2009. Muerte regresiva del bosque inducida por el clima: ¿Un fenómeno mundial en aumento? *Unasylva*, 60 (231/232).
- 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.
- Amat, J. 2016. Kruskal-Wallis Test. [en línea]. Recuperado en: <https://rpubs.com/Joaquin_AR/219504> Consultado el: 28 de febrero de 2019.
- Amoroso, M. y L. Daniels. 2010. Cambial mortality in declining *Austrocedrus chilensis* forests: implications for stand dynamics. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(5): 885-893.
- Amoroso, M.; L. Daniels; R. Villalba y P. Cherubini. 2015. Does drought incite tree decline and death in *Austrocedrus chilensis* forests? *Journal of Vegetation Science*, 26 (6).
- Amoroso, M.M. y M.A. Suarez. 2015. La aplicación de los análisis de los anillos de crecimiento a interrogantes ecológicos: Un breve repaso de la Dendroecología en Hispanoamérica. *Ecosistemas*, 24 (2): 1-6.
- Anderegg, W.R.; J. Martínez-Vilalta; M. Cailleret et al. 2016. When a tree dies in the forest: scaling climate -driven tree mortality to ecosystem water and carbon fluxes. *Ecosystems*, 19: 1133 -1147.
- APN (Administración de Parques Nacionales). 2016. Parque Nacional Nahuel Huapi. [en línea]. Recuperado de: <https://www.nahuelhuapi.gov.ar/notas_principal/pnnh.html> Consultado el: 12 de septiembre de 2018.
- APN (Administración de Parques Nacionales). 2019. Plan de Gestión del Parque Nacional Nahuel Huapi. San Carlos de Bariloche, Argentina. 266p.
- Arroyo, M.; P. Marquet; C. Marticorena; J. Simonetti; L. Cavieres; F. Squeo et al. 2006. El hotspot chileno, prioridad mundial para la conservación. Santiago, Chile: Ocho Libros Editores Ltda. 6p.
- Beniston, M.; D. Stephenson; O. Christensen; C. T. Ferro; C. Frei; S. Goyette et al. 2007. Future extreme events in European climate: an exploration of regional climate model projections. *Clim. Change*, 81:71–95.
- Bentouati, A.y M. Bariteau. 2006. Réflexions sur le dépérissement du cèdre de l'Atlas des Aurès (Algérie). *Forêt Méditerranéenne*, 27: 317–322.

- Bigler, C. and H. Bugmann. 2004. Predicting the time of tree death using dendrochronological data. *Ecological Applications*, 14(3): 902–914.
- Bigler, C.; D. Gavin; C. Gunning and T. Veblen. 2007. Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos*, 116: 1983-1994.
- Bigler, C.; J. Gricar; H. Bugmann & K. Cufar. 2004. Growth patterns as indicators of impending tree death in silver fir. *Forest Ecology and Management*, 199(2-3), 183–190.
- Bigler, C.; O. Ulrich; H. Bugmann; M. Dobbertin y A. Rigling. 2006. Drought as an Inciting Mortality Factor in Scots Pine Stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, 9: 330-343.
- Börgel, O.R. 1983. Geomorfología. Geografía de Chile. Tomo II. Instituto Geográfico Militar. Santiago, Chile. 182p.
- 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.; C. Bigler; H. Bugmann; J. Camarero; K. Cufar; H. Davi et al. 2016. Towards a common methodology for developing logistic tree mortality based on ring-width data. *Ecol. Appl.*, 26 (6): 1827-1841.
- Cailleret, M.; S. Jansen; E. M. R. Robert; L. Desoto; T. Aakala; J. A. Antos et al. 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. *Global Change Biology*, 23 (4): 1675-1690.
- Cailleret, M.; V. Dakos; S. Jansen; E.M.R. Robert; T. Aakala; M.M. Amoroso et al. 2019. Early-Warning Signals of Individual Tree Mortality Based on Annual Radial Growth. *Frontiers in Plant Science*, 9.
- Camarero, J. J.; C. Bigler; J.C. Linares y E. Gil-Pelegrín. 2011. Synergistic effects of past historical logging and drought on the decline of Pyrenean silver fir forests. *Forest Ecology and Management*, 262(1): 759–769.
- Campetella, E. 2015. Comprensión de situaciones meteorológicas que facilitan la ocurrencia de incendios forestales. *Desde la Patagonia*, 12 (19).
- Choat, B.; S. Jansen; T. J. Brodribb; H. Cochard; S. Delzon; R. Bhaskar et al. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 49:752–755.
- CONAF (Corporación Nacional Forestal). 1998. Plan de Manejo Parque Nacional Altos de Lircay. Unidad de Gestión de Patrimonio Silvestre. Chile. 145p.
- CONAF (Corporación Nacional Forestal). 1999. Plan de Manejo Parque Nacional Huerquehue. Chile. 177p.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2013. Parque Nacional Huerquehue. [en línea]. Recuperado en: <<http://www.conaf.cl/parques/parque-nacional-huerquehue/>> Consultado el: 12 de septiembre de 2018.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2016. CONAF informa que está contenido incendio forestal Armadillo. [en línea]. Recuperado en: <<https://www.conaf.cl/conaf-informo-que-esta-contenido-incendio-forestal-armerillo/>> Consultado el: 11 de julio de 2020.

CONAF (Corporación Nacional Forestal). 2018. Reserva Nacional Altos de Lircay. [en línea]. Recuperado en: <<http://www.conaf.cl/parques/reserva-nacional-altos-de-lircay/>> Consultado el: 12 de septiembre de 2018.

Cook, B.I.; J.E. Smerdon; R. Seager y S. Coats. 2014. Global warming and 21st century drying. *Climate Dynamics*, 43: 2607-2627.

COPA-COGECA. 2019. Los bosques y el cambio climático. Unión Europea. 4p.

Cornejo, C. 2011. Análisis de la distribución temporal de las precipitaciones en la región del Maule. Tesis para optar al título de Ingeniero Forestal. Talca, Chile: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Talca. 77h.

CR2. 2015. La megasequía 2010-2015: Una lección para el futuro. Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia. Santiago, Chile. 28p.

Das, A.; J. Battles; P.J. van Mantgem and N.L. Stephenson. 2008. Spatial elements of mortality risk in old - growth forests. *Ecology*, 89: 1744 -1756.

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

Donoso, C. 1993. Clasificación e historia de los bosques templados sudamericanos. (cap. 8). En: *Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica*. Santiago: Universitaria. 493p.

Donoso, C.; A. Premoli; L. Gallo y R. Ipinza. 2004. Variación en *Nothofagus siempreverdes* sudamericanos. (Cp. 8). En: *Variación intraespecífica en especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Santiago: Universitaria. 420p.

Donoso, P.; C. Cabezas; A. Lavanderos y C. Donoso. 1999. Desarrollo de renovales de coihue común (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerstedt.) en la Cordillera de la Costa y de los Andes de la provincia de Valdivia en sus primeros 25 años. *Bosque*, 20 (2): 9-23.

Duval, V.; G. Benedetti y A. Campo. 2015. Relación clima-vegetación: adaptaciones de la comunidad del jarillal al clima semiárido, Parque Nacional Lihú Calel, provincia de La Pampa, Argentina. *Boletín del Instituto de Geografía*, 2015 (88): 33-44.

- ECMWF (European Centre for Medium Range Weather Forecasts). 2011. ERA – Interim. [en línea]. Recuperado en: <<https://www.ecmwf.int/en/forecasts/datasets/reanalysis-datasets/era-interim>> Consultado el: 31 de agosto de 2020.
- El Abidine, A.Z. 2003. Forest decline in Morocco: causes and control strategy. *Science et changements planétaires/Sécheresse*, 14: 209–218.
- FAO. 2020. Evaluación de los recursos forestales 2020 – Principales Resultados. [en línea]. Recuperado en: <<https://doi.org/10.4060/ca8753es>> Consultado el: 8 de julio de 2020.
- Fibich, P. 2013. Trader. Tree ring Analysis of Disturbance Events in R. R package version 1.2-3.
- Franklin, J.; H. H. Shugart and M. Harmon. 1987. Tree Death as an Ecological Process. *BioScience*; 37 (8): 550-556.
- Fritts, H. C. 1976. Dendrochronology and Dendroclimatology. (cap. 1). En: Fritts, H. C. *Tree Rings and Climate*. New York, USA: Academic Press Inc. 1-54.
- Fritts, H.C. y T. W. Swetnam. 1989. Dendroecology: A Tool for Evaluating Variations in Past and Present Forest Environments. *Advances in Ecological Research*, 19: 111-188.
- Garreaud, R. D.; M. Vuille; R. Compagnucci and J. Marengo. 2009. Present-day South American climate. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 281 (3–4): 180–195.
- Garreaud, R. 2011. Cambio climático: Bases Físicas e Impactos en Chile. *Revista Tierra adentro*, 93.
- 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.
- Gazol, A., Camarero, J.J., Anderegg, W.R.L., Vicente-Serrano, S.M., 2017. Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 26: 166–176.
- Gipoulou, T. 2018. Evaluación del efecto de la mega sequía sobre el crecimiento radial de individuos de *Araucaria araucana* afectados por daño foliar. Magister en Ciencias Mención en Bosques y Medioambiente. Valdivia, Chile: Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile. 53h.
- González, M.; A. Lara y C. Little. 2016. Efectos del Cambio Climático en nuestro bosque nativo. Santiago: Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia. 65p.
- Grissino-Mayer, H. 2001. Evaluating cross dating accuracy: A manual and tutorial for the computer program COFECHA. *Tree-Ring Research*, 57(2): 205-221.

Gross, M. 2017. PN Nahuel Huapi – Tipos de Vegetación. [en línea]. Recuperado de: <http://mapas.parquesnacionales.gob.ar/layers/geonode%3Aposgar94_nh_ecoveg_utf8#more> Consultado el: 30 de octubre de 2018.

Gutiérrez, AG; JJ. Armesto; MF. Díaz y A. Huth. 2014. Increased Drought Impacts on Temperate Rainforests from Southern South America: Results of a Process-Based, Dynamic Forest Model. PLoS ONE, 9(7): e103226.

Gutiérrez, E. 2009. La dendrocronología: métodos y aplicaciones (pp. 309-322). En: Cau, M., F. Nieto. Arqueologia nàutica mediterrània. España: Centre d'Arqueologia Subacuàtica de Catalunya. 690p.

Holmes, R.; R. Adams; H. C. 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. Natural History Reports.

IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales). 2016. Conocer: El primer paso para adaptarse. Guía básica de conceptos sobre el Cambio Climático. Bogotá, Colombia: Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales. 47p.

INFOR (Instituto Forestal). 2020. El cambio climático estaría afectando el crecimiento de los bosques de roble. [en línea]. Recuperado en: <<https://infor.cl/index.php/noticias/625-el-cambio-climatico-estaria-afectando-el-crecimiento-de-los-bosques-de-roble>> Consultado el: 20 de septiembre de 2020.

INIA (Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria). 2015. Temperatura del aire atmosférico. [en línea]. Recuperado en: <http://www.inia.org.uy/disciplinas/agroclima/le/cc_tempe.htm> Consultado el: 31 de agosto de 2020.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2014. Observed Changes and their causes. En: Climate change 2014: Synthesis Report. Cambridge and New York: Cambridge University Press. 80p.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2018a. Annex I: Glossary. 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. Cambridge y New York: Cambridge University Press.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 2018b. Chapter 3: Impacts of 1.5°C Global Warming on Natural and Human Systems. 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. Cambridge y New York: Cambridge University Press.

Ipinza, R. y S. Barros. 2011. El cambio climático, los bosques y la silvicultura. Santiago: Instituto Forestal. 139p.

KNMI (Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut). 2009. KNMI Climate Explorer [en línea]. Recuperado en: <<https://climexp.knmi.nl>>. Consultado el: 5 de octubre de 2019.

Köppen, W. 1948. Climatología: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica. México. 496p.

Leak, W. B. 1987. Comparison of standard and actual tree-growth trends for deciduous and coniferous species in New Hampshire. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(10): 1297-1300.

Lloret, F.; A. Escudero; J.M. Iriondo; J. Martínez-Vilalta y F. Valladares. 2015. Mecanismos de estabilización y resiliencia de la vegetación frente a eventos climáticos extremos. (Cap. 31, 369-375). En: Herrero, A. y M.A. Zavala. Los Bosques y la Biodiversidad frente al Cambio Climático: Impactos, Vulnerabilidad y Adaptación en España. Madrid, España: Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente.

Loewe, V.; M. Camelio; C. López; M. Toral y E. Urquieta. 1998. Monografía de coigüe: *Nothofagus dombeyi*. CONAF, Infor. 113p.

Luebert, F. y P. Plischoff. 2017. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. 2da edición. Santiago: Editorial Universitaria. 381p.

Machuca, G. 2005. Subsistencia cosísmica y levantamiento intersísmico en un estuario del sur de Chile mediante estudios dendrocronológicos. Licenciatura en Educación. Universidad de Concepción, Facultad de Educación, Concepción, Chile. 43h.

Marcotti, E. 2019. Respuesta del crecimiento de *Austrocedrus Chilensis* a las variaciones climáticas en el norte de la Patagonia: implicancias frente al cambio climático. Doctorado en Ciencias Biológicas. Jujuy, Argentina: Instituto de Ecorregiones Andinas, Universidad Nacional de Jujuy.

Martin-Benito, D. and N. Pederson. 2015. Convergence in drought stress, but a divergence of climatic drivers across a latitudinal gradient in a temperate broadleaf forest. *J. Biogeogr.*, 42:925–937.

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

Memoria Chilena. 2020. El complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle. [en línea]. Recuperado en: <<http://www.memoriachilena.gob.cl/602/w3-article-93464.html>> Consultado el: 02 de noviembre de 2020.

Millar, C. I. y N. L. Stephenson. 2015. Temperate forest health in an era of emerging mega disturbance. *Science*, 349: 823 -826.

- Minetti, J. L.; W. M. Vargas; A. G. Poblete y M. E. Bobba. 2010. Regional drought in the southern of South America - physical aspect. *Revista Brasileira de Meteorología*, 25 (1): 88-102.
- Montiel, M; M. González y C. Crisafulli. 2016. Caída de tefra y su influencia sobre la estructura y dinámica de los andinos de *Nothofagus* en el Parque Nacional Puyehue, Chile. *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 44 (3): 5-11.
- Montory, P. 2013. Cambios multicentenarios en el crecimiento arbóreo en bosques de altura de *Nothofagus dombeyi* en los Andes Valdivianos. Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales. Valdivia, Chile: Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile. 27h.
- Morales, M. S.; E. R. Cook; J. Barichivich; D. A. Christie; R. Villalba; C. LeQuesne et al. 2020. Six hundred years of South American tree rings reveal an increase in severe hydroclimatic events since mid-20th century. *PNAS*, 117 (29): 16816-16823.
- Morales, P. y L. Rodríguez. 2016. Aplicación de los coeficientes correlación de Kendall y Spearman. Universidad Nacional Experimental de los Llanos occidentales “Ezequiel Zamora”, Venezuela.
- Mundo, I. 2011. Historia de incendios en bosques de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch de Argentina a través de un análisis dendroecológico. Tesis de Doctor en Ciencias Naturales. La Plata, Argentina: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 163h.
- Municipalidad de Pucón. 2017. Plan de emergencia volcánica comuna de Pucón. Departamento de Comunicaciones, Municipalidad de Pucón: Pucón, Chile. 71p.
- Myers, N.; R. Mittermeier; C. Mittermeier; G. da Fonseca; J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.
- Navarro Cerrillo, R.; M. Rosenfeld; J. Pérez-Aranda; E. Padrón; J. Guzmán; C. Hernández et al. 2008. Evaluación de la mortalidad de bosques de ñirre (*Nothofagus antártica*) en la Patagonia chilena mediante imágenes Landsat TM y ETM+. *Bosque (Valdivia)*, 29(1), 65-73.
- Navarro Cerrillo, R.M.; M.A. Varo; S. Lanjeri y R. Hernández. 2007. Cartografía de defoliación en los pinares de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.) y pino salgareño (*Pinus nigra* Arnold.) en la Sierra de los Filabres. *Ecosistemas*, 16 (3): 160-168.
- Nowacki, G. y M. Abrams. 1997. Radial-Growth Averaging Criteria for Reconstruction Disturbance Histories from Presettlement-Origin Oaks. *Ecological Monographs*, 67(2): 225-249.
- O'Brien, M. J.; B. M. J. Engelbrecht; J. Joswig; G. Pereyra; B. Schuldt; S. Jansen et al. 2017. A synthesis of tree functional traits related to drought-induced mortality in forests across climatic zones. *Journal of Applied Ecology*, 54(6), 1669–1686.

- Ogle, K.; T. Whitham; N. Cobb. 2000. Tree-ring variation in Pinyon predicts likelihood of death following severe drought. *Ecology*, 81(11): 3237-3243.
- Oliver, C. D. y B. C. Larson. 1996. *Forest stand dynamics*. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- ORA (Oficina de Riesgo Agropecuario). 2011. Índice de Severidad de la Sequía de Palmer. Ministerio de Agricultura, ganadería y pesca, Argentina.
- Pedersen, B. 1998. The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology*, 79(1): 79-93.
- Peng, C.; Z. Ma; X. Lei et al. 2011. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Clim Change*, 1: 467-471.
- Pinilla, M.; J. Sánchez; A. Rueda y C. Pinzón. 2012. Variabilidad climática y cambio climático: Percepciones y procesos de adaptación espontánea entre campesinos del centro de Santander, Colombia. En: Congreso Internacional de la Asociación Española de Climatología (VIII, 2012, Salamanca). Cambio climático. Extremos e impactos. Salamanca, España: Asociación Española de Climatología. 998p.
- Piper, F. 2007. Rasgos de *Nothofagus dombeyi* y *N. nitida* vinculados al desempeño en gradientes de disponibilidad hídrica y lumínica: Consistencia en sus patrones de distribución. Tesis Doctor en Ciencias Biológicas. Concepción, Chile: Departamento de Botánica, Universidad de Concepción. 112h.
- R Core Team. 2019. *Stats. R package version 3.6.1*.
- 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.
- Rawson, H. M.; J. E. Begg y R. G. Woodward. The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta*, 134: 5-10.
- Rodríguez-Catón, M.; R. Villalba. 2018. Indicadores del decaimiento en bosques de *Nothofagus pumilio* en el norte de la Patagonia, Argentina. *Madera y Bosques*, 24 (2).
- Roig, F. 2002. *Dendrocronología en América Latina*. Mendoza, Argentina: EDIUNC. 434p.
- Sanginés de Cárcer, P.; Y. Vitasse; J. Peñuelas; V. E. J. Jassey; A. Buttler y C. Signarbieux. 2017. Vapor-pressure deficit and extreme climatic variables limit tree growth. *Global change Biology*, 24 (3): 1108-1122.
- Scharnweber, T.; M. Manthey; C. Criegee; A. Bauwe; C. Schröder and M. Wilmking. 2011. Drought matters declining precipitation influences growth of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. in north eastern Germany. *For. Ecol. Manage*, 262: 947-961.

Schulman, E. 1956. Dendroclimatic changes in semiarid America. University of Arizona Press.

Semerçi, A.; B.N Sanlı; O. Sahin; O. Celik; G.B. Balkız; S. Ceylan et al. 2008. Examination of tree mortalities in semi-arid central Anatolian region of Turkey during last six-year period (2002–2007). Poster presentation at: International Conference “Adaptation of Forests and Forest Management to Changing Climate with Emphasis on Forest Health: A Review of Science, Policies, and Practices”. Umea, Sweden, FAO/IUFRO, 25–28 August 2008.

Shumway, R. and D. Stoffer. 2000. Characteristics of Time Series. (cap. 1, pp. 1-38). In: Time Series Analysis and Its Applications. Springer. 558p.

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

Suarez, M. L.; R. Villalba; I. A. Mundo y 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. y T. Kitzberger. 2008. Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian J. of Forest Research*, 38: 3002-3010.

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

Suarez, M.; L. Ghermandi y T. Kitzberger. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus*– site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, 92: 954-966.

Trabucco, A y R. Zomer. 2018. Global Aridity Index and Global Potential Evapo-Transpiration (ET0) Climate Database v2. [en línea]. CGIAR Consortium for Spatial Information. Recuperado de: < <https://cgiarcsi.community/> > Consultado el: 30 de octubre de 2019.

Trigueros, A.; R. Villavicencio y A. Santiago-Pérez. 2014. Mortalidad y reclutamiento de árboles en un bosque templado de pino-encino en Jalisco. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 5: 160-183.

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.

Veblen, T. T. 1986. Age and size structure of subalpine forests in the Colorado Front Range. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 113:225–240.

Veblen, T.T; T. Kitzberger y A. Lara. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 3: 507–520.

- Vega, L. 2018. Variación en los patrones de crecimiento de individuos muertos de *Austrocedrus chilensis* a los largo de un gradiente pluviométrico en el Norte de la Patagonia Andina. Título de Ingeniera en Recursos Naturales Renovables. Mendoza, Argentina: Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo. 52h.
- Venegas, A.; F. Roig; K. Peña-Rojas; M. A. Hadad; I. Aguilerra-Betti and A. Muñoz. 2019. Recent Consequences of Climate Change Have Affected Tree Growth in Distinct *Nothofagus macrocarpa* (DC.) FM Vaz & Rodr Age Classes in Central Chile. *Forests*, 653 (10).
- Venegas-González, A.; F. Roig; A. Gutiérrez y M. Tomazello. 2018. Recent radial growth decline in response to increased drought conditions in the northernmost *Nothofagus* populations from South America. *Forest Ecology Management*, 409: 94-104.
- Viguera, B. 2012. Análisis dendroecológico de las tendencias de crecimiento de árboles muertos y su aplicabilidad para la detección del declive de masas forestales como respuesta al cambio global. Máster en Investigación en Ingeniería para la Conservación y Uso Sostenible de Sistemas Forestales. Palencia, España: Escuela Técnica Superior de Ingenierías Agrarias, Universidad de Valladolid. 45h.
- Villalba, R y T. Veblen. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, 79 (8): 2624-2640.
- Williams, A.; C. Allen; A. Macalady; D. Griffin; C. Woodhouse; D. Meko et al. 2013. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3 (3): 292-297.
- Wyckoff, P. y 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.
- Yuan, W.; Y. Zheng; S. Piao; P. Ciais; D. Lombardozzi; Y. Wang et al. 2019. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. *Science Advances*, 5 (8).
- Zang, C.; C. Hartl-Meier; C. Dittmar; A. Rothe, and A. Menzel. 2014. Patterns of drought tolerance in major European temperate forest trees: climatic drivers and levels of variability. *Glob. Chang. Biol.*, 20:3767–3779.