

Efecto de la variabilidad climática sobre los patrones de crecimiento y establecimiento de *Nothofagus macrocarpa* en Chile central

Effects of climate variability on growth and establishment patterns of *Nothofagus macrocarpa* in central Chile

Alejandro Venegas-González ^{a,e*}, Fidel Roig Juñent ^b, Alvaro G Gutiérrez ^c, Karen Peña-Rojas ^d, Mario Tomazello Filho ^a

*Autor de correspondencia: ^aUniversidad de São Paulo, Departamento de Ciências Florestais, Piracicaba, Brasil, tel.: 56-9-79515293, avenegasgon@gmail.com

^bIANIGLA, CONICET-Mendoza, Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental, Mendoza, Argentina.

^cUniversidad de Chile, Facultad de Ciencias Agronómicas, Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales Renovables, Santiago, Chile.

^dUniversidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Departamento de Silvicultura y Conservación de la Naturaleza, Santiago, Chile.

^e Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Instituto de Geografía, Valparaíso, Chile.

SUMMARY

An increase in drought conditions over the last century has been documented in Central Chile, a fact that could affect the Mediterranean forests, especially the northernmost *Nothofagus* populations from South America (*Nothofagus macrocarpa*). For this reason, it is key to study the climate influence on radial growth and trees establishment to design strategies of conservation and mitigation in the face of a climate change situation. In this study, 10 trees populations of *N. macrocarpa* were selected across natural distribution for a dendroecological analysis. The relationship between droughts and radial growth was analyzed annually, while the influence of water favorable conditions in trees establishment was evaluated in periods of 10 years. Results identified three growth patterns: (i) most degraded populations of the Coastal Mountains (young trees predominate), (ii) low-intervened forests found at a higher altitude in the Coastal Mountains and (iii) low-intervened forests of the Andes Mountains. All populations showed positive correlations with the SPEI-drought index during winter-spring, being sensitive up to 36 months after a dry period. More than 64% of the years with lowest growth are associated with historical droughts in all the chronologies, whereas trees establishment linked to humid periods was found especially in the less degraded forests (37-41% trees). These results provide an ecological vision of the climatic sensitivity of the Chilean Mediterranean forest and can contribute to the design restoration, conservation and mitigation actions in situations of global warming.

Key words: tree rings, Chilean Mediterranean forest, climate change, droughts, oak of Santiago.

RESUMEN

Se ha documentado un aumento de las condiciones de sequía durante el último siglo en Chile central, que estaría afectando al bosque mediterráneo, especialmente a los bosques septentrionales del género *Nothofagus* en América (*Nothofagus macrocarpa*). Por esta razón resulta imprescindible estudiar la influencia del clima en el crecimiento radial y establecimiento de árboles a fin de diseñar estrategias de conservación y mitigación al cambio climático. Diez poblaciones de *N. macrocarpa* fueron seleccionadas para analizar la relación entre las sequías y el crecimiento radial anual y la influencia de condiciones hídricas en el establecimiento. Se identificaron tres patrones de crecimiento: (i) poblaciones más degradadas de la Cordillera de la Costa, (ii) bosques poco intervenidos y que se encuentran a una mayor altitud de la Cordillera de la Costa, y (iii) poblaciones poco intervenidas de la Cordillera de Los Andes. Todas las poblaciones presentaron correlaciones positivas con el índice de sequía SPEI (índice estandarizado de precipitación-evapotranspiración) durante invierno-primavera, siendo sensibles hasta 36 meses después de un período seco. Más del 64 % de los años con bajo crecimiento en todas las cronologías fue asociado a sequías históricas. Se observó mayor establecimiento de *N. macrocarpa* vinculado a períodos húmedos especialmente en los bosques poco degradados. Estos resultados entregan una visión ecológica sobre la sensibilidad climática del bosque mediterráneo de Chile y pueden contribuir en el diseño de proyectos de restauración, conservación y mitigación frente al calentamiento global.

Palabras clave: anillos de crecimiento, bosque mediterráneo chileno, cambio climático, sequías, roble de Santiago, dinámica de la regeneración, dendroecología.

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas forestales de Chile central (30° a 35° S) son los únicos bosques mediterráneos de América del Sur. Estos bosques contienen una alta diversidad de plantas endémicas, por lo que han sido declarados *hotspot* de biodiversidad, es decir, un área biogeográfica de gran riqueza biológica con necesidad de conservación (Myers *et al.* 2000). Históricamente han sufrido un gran impacto antrópico, lo que ha provocado una considerable disminución de su cobertura vegetal, principalmente debido a la sustitución por cultivos agrícolas y forestales, expansión urbana, sobrepastoreo, tala no sustentable e incendios forestales (Donoso 1982). En este sentido, estudios sobre la dinámica de crecimiento de los bosques y su relación y adaptación a las variaciones climáticas son fundamentales para entender su evolución ecológica, al mismo tiempo, son claves para diseñar estrategias de conservación y mitigación al cambio climático (*e.g.* Daniels y Veblen 2004, Camarero y Gutiérrez 2007). No obstante, la historia de estos bosques y su relación con condiciones de sequía y respuesta al cambio climático ha sido débilmente investigada. Dentro de este ecosistema forestal se destacan los bosques de *Nothofagus macrocarpa* [(DC.) Vásquez *et* Rodr.], especie endémica de Chile, los cuales son considerados relictos del período cuaternario y representan en América del Sur el límite norte de la distribución del género *Nothofagus* (Gajardo 2001).

Los anillos de crecimiento de los árboles permiten estudiar la variabilidad del crecimiento a resolución anual, estimar el año de establecimiento de los árboles y su respuesta a la variabilidad climática, entre otras funciones (dendroecología, Schweingruber 1996). Por lo tanto, estos estudios permiten evaluar la incidencia del cambio climático en los ecosistemas forestales. Diversos estudios dendroecológicos han identificado el efecto negativo que ejercen las sequías en el crecimiento y mortalidad de árboles en diferentes bosques mediterráneos del mundo (*e.g.* Gea-Izquierdo *et al.* 2014; Allen *et al.* 2015). A pesar de que las sequías han aumentado en las últimas décadas en Chile central (Garreaud *et al.* 2017), la incidencia de este fenómeno sobre el bosque mediterráneo ha sido pobremente estudiado.

La influencia de períodos húmedos en la dinámica de establecimiento de árboles se ha investigado en varias especies en bosques mediterráneos europeos (*e.g.*, Camarero y Gutiérrez 2007). Sin embargo, se ha estudiado levemente el éxito de la regeneración a largo plazo en Chile central, las cuales se han concentrado en la región norte (Gutiérrez *et al.* 2008, Holmgren *et al.* 2006). Particularmente, la importancia de los pulsos de precipitación en el establecimiento de la vegetación puede tener un impacto significativo en los ciclos de agua y nutrientes, y en la diversidad de plantas y animales (Holmgren *et al.* 2006).

Existen estudios que indican que Chile central es una región clave para estudios dendrocronológicos (*e.g.*, Le Quesne *et al.* 2006, Christie *et al.* 2011). Sin embargo, no

se ha explorado todo el potencial dendrocronológico de su diversidad arbórea. Por otra parte, estudios de anillos de crecimiento han sido ampliamente utilizados en bosques de *Nothofagus* spp. en Chile y Argentina (*e.g.*, Lara *et al.* 2005), pero aún es poco explorado el potencial dendroecológico de *N. macrocarpa*. En este sentido, la distribución de *N. macrocarpa* cubre aproximadamente la distribución latitudinal del bosque mediterráneo de Sudamérica (Gajardo 2001), por lo que puede ser considerada una especie clave para entender la respuesta y adaptación de este bioma *hotspot* a la variabilidad climática regional en América del Sur. Esta especie se encuentra tanto en la Cordillera de la Costa como de Los Andes, siendo las poblaciones de la Costa las más perturbadas por el hombre (Gajardo 2001).

Considerando que los bosques de *N. macrocarpa* se encuentran en diferente estado de conservación (*e.g.*, Donoso 1982, Gajardo 2001) y afectados por condiciones de sequía persistente en los últimos años (*e.g.*, Garreaud *et al.* 2017), las hipótesis de este estudio son: a) las poblaciones estudiadas tienen patrones de crecimiento diferente según su ubicación, b) el aumento de las sequías en las últimas décadas están afectando negativamente la dinámica de crecimiento de los árboles, especialmente en las poblaciones más degradadas, c) los períodos favorables de humedad controlan el establecimiento de los árboles, principalmente en poblaciones con menos influencia antropogénica. Por lo tanto, el objetivo principal de esta investigación es estudiar la respuesta de los bosques de *Nothofagus macrocarpa* al cambio climático reciente en la región, tanto en crecimiento radial como establecimiento.

MÉTODOS

Área de estudio. Este estudio fue realizado en poblaciones de *N. macrocarpa* ubicadas en la zona central de Chile (32°57' - 34°51' S, 71°07'-70°40' W), tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes (figura 1). Esta región está caracterizada por un clima mediterráneo típico, con inviernos lluviosos y fríos (junio a agosto) y veranos secos y calurosos (diciembre a marzo). La precipitación anual en esta región es muy variable e influenciada por la variabilidad de El Niño Oscilación del Sur (ENSO). Situaciones cálidas (frías) de la temperatura de superficie del mar (SST) en el Pacífico ecuatorial central se asocian a condiciones húmedas (secas) en Chile central (Quintana 2000). Los suelos a lo largo de la Cordillera de Los Andes se desarrollan a partir de rocas volcánicas o graníticas y de sedimentos glaciales, mientras que en la Cordillera de la Costa predominan los suelos graníticos, poco desarrollados y con frecuentes afloramientos rocosos (Donoso 1982).

En esta región, la vegetación está dominada por matorrales, estepas de plantas con espinas y bosques caducifolios de *N. macrocarpa*, comúnmente conocido como roble de Santiago (Gajardo 2001). Las estepas, matorrales y espinos cubren la mayor parte de las laderas y piede-

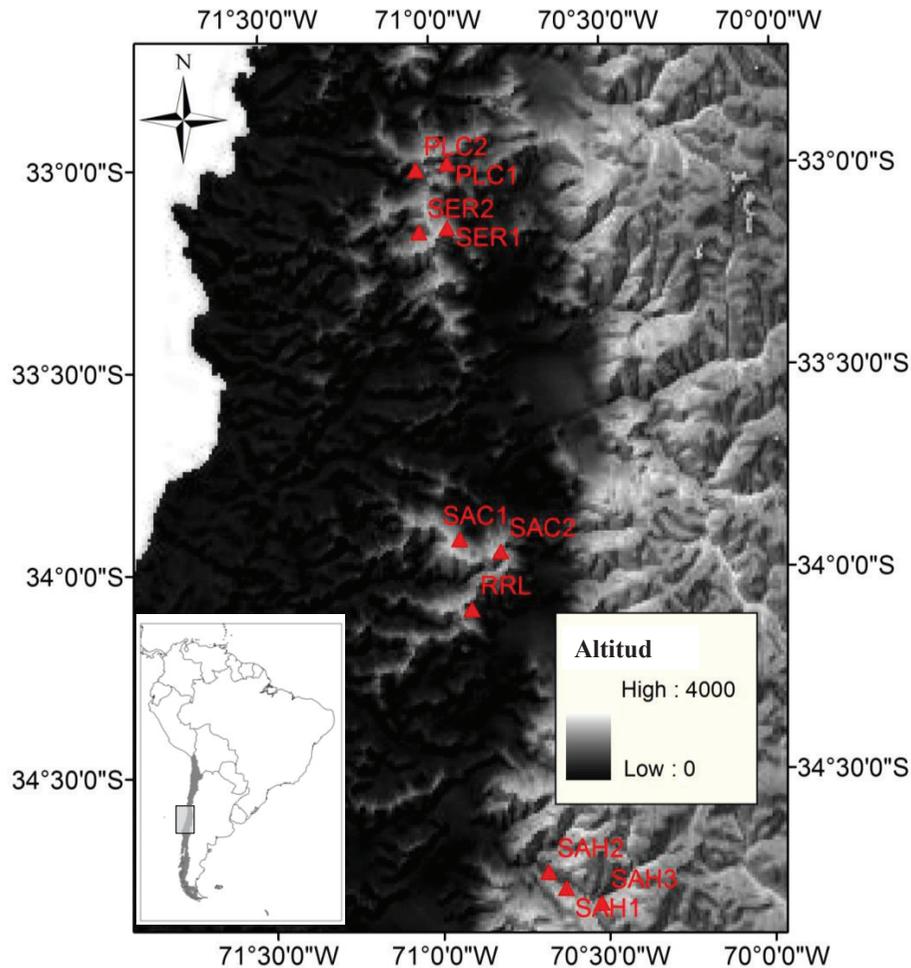


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las 10 poblaciones de *Nothofagus macrocarpa* en el centro de Chile.
Study area and locations of the populations of *Nothofagus macrocarpa* in central Chile.

montes inferiores, caracterizadas por un bosque abierto de especies perennes y esclerófilas (Donoso 1982), principalmente en laderas de exposición sur. Los bosques de *N. macrocarpa* se localizan en las elevaciones más altas de las montañas (1.000-1.800 m) y representan poblaciones aisladas a lo largo de su área de distribución tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes. La fisonomía de los bosques de *N. macrocarpa* generalmente incluye un estrato arbóreo alto (> 16 m) de individuos dispersos, remanentes de una estructura anterior que probablemente fue intervenida por fuego o tala. Bajo el dosel superior se establece un segundo estrato conformado por individuos de la misma especie (8-16 m). En situaciones donde hay menores densidades de copa y en el límite altitudinal inferior, es posible distinguir un estrato arbustivo esclerófilo (1-3 m de altura), muy variable en densidad y composición de especies (Gajardo 2001).

Muestreo. Se seleccionaron cinco sitios de bosques de *N. macrocarpa* que cubrieran su distribución natural. Estos

sitios correspondieron bosques dentro del Parque Nacional La Campana (PLC), Santuario de la Naturaleza El Roble (SER), Santuario de la Naturaleza Altos Cantillana (SAC), Reserva Nacional Roblería del Cobre de Loncha (RRL) y Santuario de la Naturaleza Alto Huemul (SAH). Los cuatro primeros sitios se ubicaron en la Cordillera de la Costa y el restante en la Cordillera de Los Andes (cuadro 1, figura 1). En cada sitio se muestrearon dos o tres subpoblaciones, excepto en RRL donde se muestreó solo una población. En total se analizaron 10 poblaciones de *N. macrocarpa* (cuadro 1). La finalidad de muestrear más de una población por sitio fue aumentar la representatividad del muestro, asegurando de esta manera mejores estimadores estadísticos en los diversos análisis. Las poblaciones de la Cordillera de la Costa correspondieron a bosques secundarios con evidencias de intervención humana, a excepción del sitio SAC donde se encontraron bosques antiguos con poca intervención, correspondiendo a las poblaciones que se encuentran a mayor altitud (~1.800 m), sin acceso a caminos. En las poblaciones de la Cordillera de Los Andes se

Cuadro 1. Descripción de los sitios de *Nothofagus macrocarpa* considerados en este estudio.

Description of *Nothofagus macrocarpa* sites studied.

Variables descriptivas	PLC	SER	SAC	RRL	SAH
Tipo de cordillera	Costa	Costa	Costa	Costa	Los Andes
Área silvestre protegida	Parque	Santuario	Santuario	Reserva	Santuario
Año de inicio de protección	1967	2000	2010	1996	1996
Altitud promedio de los sitios	1.280	1.600	1.800	1.090	1.550
Estado de degradación	Alto	Alto	Bajo	Medio	Bajo
DAP ± EE (cm)	27,8 ± 1,9	35,6 ± 2,2	47,5 ± 4,8	35,4 ± 2,0	46,5 ± 6,5
Bosques puros o mixtos	Puro	Puro	Puro	Mixto*	Mixto**

*Mixto con algunas especies de árboles y arbustos esclerófilos; **Mixto con *Austrocedrus chilensis* y algunas especies de árboles esclerófilos. DAP: Diámetro promedio de los árboles muestreados a 1.3 m de altura de fuste, EE: Error estándar.

encontraron bosques antiguos (SAH1-SAH2) y secundarios (SAH3), pero con aparente poca intervención humana.

En abril y mayo del año 2015 fueron colectados entre 10 y 20 árboles por población en un área de 0,5-1 ha. Se realizó un muestreo aleatorio de árboles con el objetivo de incluir individuos de diferente edad y tamaño. Fueron extraídos entre dos y cuatro tarugos de madera a una altura de 1,30 m del suelo, usando taladro de incremento tipo Pressler. Los tarugos fueron preparados y cofechados usando la metodología convencional en dendrocronología (Stokes y Smiles 1996). La datación fue corroborada con el programa COFECHA (Holmes *et al.* 1986), lo cual permitió estimar el año de establecimiento de los árboles cuando las muestras presentaron médula.

Construcción de cronologías de crecimiento y establecimiento de árboles. Las cronologías de ancho de anillos fueron estandarizadas a partir de las series cofechadas, utilizando el programa ARSTAN, siendo seleccionadas las cronologías residuales (Holmes *et al.* 1986). Esta metodología permite remover la tendencia de la serie de tiempo asociada a la edad biológica de los árboles individuales (Holmes *et al.* 1986). Se utilizó la cronología residual para eliminar la autocorrelación temporal de primer orden de las series (Holmes *et al.* 1986). Para describir las cronologías generadas se calculó la intercorrelación (r), la cual representa el coeficiente de correlación de Pearson entre las series de crecimiento; la sensibilidad media (SM), que indica el cambio del porcentaje medio de la variabilidad del crecimiento de un año a otro; el coeficiente de correlación medio para todas las combinaciones posibles de series de anillos en un período común ($Rbar$), el que estima el porcentaje de la varianza común entre las series; la señal expresada de la población (EPS), que es una medida de la confianza de la señal común de las cronologías resultantes y que verifica una cronología teórica infinitamente replicada (Holmes *et al.* 1986).

Un análisis de componentes principales fue realizado en el período común de las 10 cronologías utilizadas en este estudio, para identificar modos comunes de variabilidad en el crecimiento radial anual. Las cronologías con mayor similitud fueron agrupadas y creadas nuevas cronologías regionales llamadas “grupos”. Para esto, fueron estandarizadas las series de cada grupo mediante la media binaria robusta de todos los índices de anillos de crecimiento disponibles en un año determinado (Holmes *et al.* 1986).

Para estimar el año de establecimiento del árbol se utilizaron las muestras que tenían médula visible o curvatura del anillo inicial, más la tasa de crecimiento de los años iniciales (Abrams y Orwig 1996). Se usaron clases de 10 años de reclutamiento de árboles para facilitar la comparación con los datos climáticos, considerando como variable la frecuencia relativa por década. El agrupamiento de clases de años es usado en estudios dendroecológicos de establecimiento, debido a que aumenta el número de muestras en un período, facilitando así el análisis con las condiciones hídricas del suelo y mitigando cualquier inexactitud potencial derivada de algún error en la datación de las muestras (Abrams y Orwig 1996).

Datos climáticos. Se utilizaron datos instrumentales de precipitación de 20 estaciones meteorológicas cercanas a los sitios de estudio, los que fueron extraídos del Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2 2017). Fueron construidas series regionales de precipitación con al menos dos estaciones por cronología, siendo el período común 1943-2014. Sin embargo, estas 20 estaciones climáticas tenían series incompletas o cortas de temperatura, por lo que se utilizó además el conjunto de datos modelados de la base de datos del Centro Climático de la Universidad East Anglia (Climatic Research Unit CRU TS3.24). Para estudiar la relación entre el balance hídrico y el crecimiento radial de los árboles se utilizó el índice de sequía SPEI (índice de precipitación - evapotranspiración estandarizado), el cual

se basa en una combinación de datos de precipitación y temperatura de la misma base de datos modelados por el CRU. La evaluación de la sequía se realiza a través de un cálculo básico del balance hídrico climático, es decir, la diferencia entre precipitación y evapotranspiración potencial, el cual puede tener diferente resolución temporal (Vicente-Serrano *et al.* 2010). Por ejemplo, el SPEI-12 sería el índice calculado, para cada mes, con una ventana que incluye el mes corriente más los once meses anteriores. Los datos de temperatura y SPEI fueron extraídos de la base de datos globales del sitio KNMI Climate Explorer, con resolución espacial de 0,5° (Trouet y Van Oldenborgh 2013).

Se utilizó la cronología de la precipitación reconstruida por Le Quesne *et al.* (2006) (período entre 955 y 2000) y de la temperatura reconstruida por Rohde *et al.* (2013) (período 1855-2014) para Chile central con el objetivo de compararlos con el crecimiento radial y establecimiento de árboles, desde el inicio de las cronologías de anillos de crecimiento (antes del establecimiento de datos instrumentales). Estos valores fueron estandarizados y agregados a la cronología de los datos instrumentales/CRU y, posteriormente, comparados con las cronologías de anillos y establecimiento.

Influencia del clima regional sobre el crecimiento radial y establecimiento de árboles. Para analizar la respuesta del crecimiento radial al clima regional, se realizó un análisis de correlación de Pearson entre las variables climáticas mensuales (precipitación, temperatura y SPEI) correspondiente a la región central de Chile y las cronologías residuales de ancho de anillos (Schweingruber 1996).

Para identificar el efecto de la sequía sobre el crecimiento radial, se utilizaron los años de sequías significativas en Chile central identificados por Le Quesne *et al.* (2006) y Garreaud *et al.* (2017) y que corresponden a los siguientes años: 1863, 1879, 1886, 1892, 1908, 1916, 1917, 1924, 1938, 1943, 1945, 1946, 1955, 1962, 1964, 1967, 1968, 1969, 1973, 1976, 1985, 1988, 1990, 1994, 1996, 1998, 2003, 2007, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014. Para identificar el efecto de periodos húmedos en el establecimiento de árboles, se consideró una década con condiciones favorables de humedad cuando la anomalía de la precipitación reconstruida por Le Quesne *et al.* (2006) fue por encima de la media y durante periodos de al menos 10 años. Esto correspondió a las décadas: 1790, 1830, 1840, 1850, 1880, 1890, 1900, 1950, 1970, 1990.

Para estimar el porcentaje de años/árboles que fueron sensibles significativamente a la sequía/periodos húmedos, se calculó la media y la desviación estándar de cada cronología (crecimiento/establecimiento). Se consideró un año significativo con menor crecimiento radial, cuando el valor del índice del anillo de crecimiento fue de 0,5 desviaciones estándares bajo la media. Luego, esos años con menores valores del crecimiento radial fueron contabilizados y comparados con los años de sequía identificados. Es decir, si se contaron 20 años significativos, y de los cuales

15 coincidieron con años de sequías, significa que el 75 % de los años con crecimiento bajo la media se asoció a eventos de sequía. En relación a la sequía se consideró el año del evento y el siguiente. Esto último se relaciona al hecho de que el ancho del anillo de crecimiento formado en un año t tiene influencia en las características del anillo que se formará en $t+1$ (Schweingruber 1996). Para el establecimiento se usó la misma lógica anterior, pero en lugar de los índices anuales de anillos se usó la frecuencia relativa del número de árboles establecidos en una década. En ambos casos se utilizaron las estadísticas como estimadores del éxito en el establecimiento de los árboles asociados a periodos húmedos.

Se utilizó el programa EVENT para realizar un análisis de épocas superpuestas (Holmes y Swetnam 1994), con el objetivo de comparar si tanto los años de sequías como décadas húmedas, tuvieron incidencia en el crecimiento radial y establecimiento de árboles, respectivamente. Es decir, los índices de crecimiento/frecuencia de reclutamiento para los años/décadas anteriores, durante y posteriores a los eventos (sequía/periodo húmedo), fueron promediados superponiendo los eventos identificados en un determinado periodo. Se calcularon sus desviaciones respecto a los índices esperados para observaciones realizadas al azar y los intervalos de confianza ($P < 0,05$) de estas desviaciones, a partir de 1000 simulaciones realizadas sobre las propias cronologías mediante un método bootstrap (Holmes y Swetnam 1994).

RESULTADOS

Características de las cronologías. En el cuadro 2 se indica un resumen de las estadísticas de las 10 cronologías de ancho de anillos de *Nothofagus macrocarpa* desarrolladas. Un total de 146 árboles fueron estudiados, con edades entre 18 y 225 años. Muchos árboles gruesos (DAP > 60 cm) no presentaron médula en las muestras colectadas, lo cual sugiere que podrían alcanzar edades superiores a las informadas en este trabajo. El periodo común entre cronologías fue de 77 años (1938-2014). Las poblaciones del norte (PLC y SER) fueron las más jóvenes, mientras que los bosques de SAC y SAH las más antiguas. La media anual del ancho de anillo de crecimiento varió entre 1,0 y 2,1 mm/año, con una desviación estándar $\pm 0,1-1,5$, siendo los mayores valores encontrados en los bosques antiguos de SAC.

Las cronologías tuvieron alta intercorrelación entre series con una media de coeficiente de correlación de 0,51 y una sensibilidad media de las cronologías de 0,44. Esto indica un buen nivel de sincronización del crecimiento radial entre individuos de una misma población y que el crecimiento de los árboles muestran sensibilidad respecto de su variabilidad anual de crecimiento. El coeficiente de correlación medio (R_{bar}) varió entre 0,24 (SAH1) y 0,41 (SER1) y todas las cronologías tuvieron un valor de EPS promedio > 0,92, indicando cronologías de alta calidad (cuadro 2).

Cuadro 2. Estadística descriptiva de las cronologías de ancho de anillos desarrolladas para los bosques de *Nothofagus macrocarpa*. *r*: intercorrelación, SM: sensibilidad media, Rbar: coeficiente de correlación medio, EPS: señal expresada de la población, DE: desviación estándar, ES: error estándar.

Descriptive statistics of *Nothofagus macrocarpa* chronologies.

Código	Nº árboles*	Período con ≥ 3 árboles	Nº anillos Mínimo-Máximo**	Media ± DE (mm)	<i>r</i>	SM	Rbar ± ES	EPS promedio
PLC1	15/15	1929-2014	55-86	1,2 ± 0,3	0,63	0,42	0,33 ± 0,01	0,96
PLC2	15/14	1925-2014	32-111	1,7 ± 0,4	0,54	0,49	0,30 ± 0,02	0,94
SER1	15/15	1921-2014	63-170**	1,0 ± 0,1	0,48	0,48	0,42 ± 0,01	0,93
SER2	15/14	1938-2014	34-99	1,9 ± 0,4	0,58	0,53	0,40 ± 0,01	0,95
SAC1	15/13	1837-2014	24-224**	1,5 ± 0,8	0,50	0,43	0,33 ± 0,01	0,93
SAC2	12/11	1840-2014	18-195**	2,1 ± 1,5	0,52	0,51	0,28 ± 0,02	0,92
RRL	24/23	1890-2014	19-157**	1,7 ± 0,9	0,47	0,40	0,25 ± 0,01	0,95
SAH1	20/18	1851-2014	73-164**	1,3 ± 0,4	0,42	0,40	0,24 ± 0,02	0,93
SAH2	14/13	1832-2014	46-225**	1,2 ± 0,7	0,46	0,36	0,27 ± 0,01	0,92
SAH3	10/10	1910-2014	32-154**	1,8 ± 0,4	0,52	0,41	0,38 ± 0,02	0,92

* Número de árboles muestreados/considerados en la cronología.

** Corresponde a la edad mínima de los individuos del sitio considerando que las muestras de los árboles seleccionados no siempre presentaron los anillos centrales o la médula.

Patrones de crecimiento. El análisis de componentes principales de las 10 cronologías residuales de anillos de crecimiento mostró que PC1 y PC2 contribuyen con el 47,36 % de la variabilidad de los datos, permitiendo tres niveles de agrupamiento o grupo (figura 2). El grupo I lo componen las poblaciones más degradadas y más jóvenes de la Cordillera de la Costa (PLC1-PLC2-SER1-SER2-RRL). El grupo II lo integran las poblaciones poco intervenidas y más altas de la Cordillera de la Costa (SAC1-SAC2) y las poblaciones de la Cordillera de Los Andes (SAH1-SAH2-SAH3) se identifican en el grupo III. El período de la cronología del ancho de anillos de crecimiento fue 1890-2014 para el grupo I, 1837-2014 para el grupo II y 1832-2014 para el grupo III.

Sensibilidad climática del crecimiento radial. El análisis de correlación muestra similitud entre la respuesta climática de los árboles en todas las cronologías, siendo afectadas positivamente por la precipitación antes de la estación de crecimiento ($r = 0,24$ a $0,44$, $P < 0,05$), mientras que la temperatura presentó correlaciones negativas durante la estación de crecimiento ($r = -0,24$ a $-0,47$, $P < 0,05$) (figura 3). Sin embargo, se destacan variaciones en la significancia estadística entre las poblaciones del norte y las del sur. Los árboles de las cuatro poblaciones del límite norte (PLC y SER) más RRL son especialmente sensibles a las precipitaciones y SPEI-1 de invierno e inicio de primavera, verificado por las correlaciones significativas en la mayoría de los meses entre mayo y noviembre. Por otra parte, los árboles de las poblaciones del sur (Andes) responden negati-

vamente a las altas temperatura de noviembre y diciembre, con altos valores de correlación ($r \sim -0,40$, $P < 0,01$).

En general, todas las cronologías agrupadas muestran correlaciones positivas con las precipitaciones de los meses lluviosos y primavera, siendo el mes de junio el más significativo en los tres grupos ($r \geq 0,34$, $P < 0,01$). Mientras que la temperatura tiene una correlación negativa con el crecimiento radial, especialmente en noviembre ($r \leq -0,24$, $P < 0,05$) (figura 4). Al analizar por meses agrupados, se observa que la precipitación acumulada de mayo a noviembre y la temperatura media de octubre a diciembre, constituyen las variables climáticas más relacionadas al crecimiento radial de los árboles de *N. macrocarpa*.

Utilizando el índice de sequía SPEI a diferente escala temporal, se encontró que las cronologías de anillos tienen una sensibilidad positiva al balance hídrico durante la estación de crecimiento, inclusive con SPEI-36, es decir, 35 meses anteriores al mes corriente ($r \sim 0,20$) (figura 5). El grupo I muestra los valores de correlación más alto con SPEI, entre SPEI-3 y SPEI-18 ($r \sim 0,60$), es decir, los árboles son fuertemente afectados por sequías hasta 18 meses de ocurrida una disminución importante en la disponibilidad hídrica para los árboles. Igualmente los grupos II y III tienen una relación positiva con SPEI 18 ($r \sim 0,40$), especialmente entre octubre y marzo de la estación de crecimiento.

Efecto de las sequías en el crecimiento radial. Los tres grupos analizados mostraron que todas las poblaciones tienen una alta sensibilidad a los años de sequía (al menos > 64 %

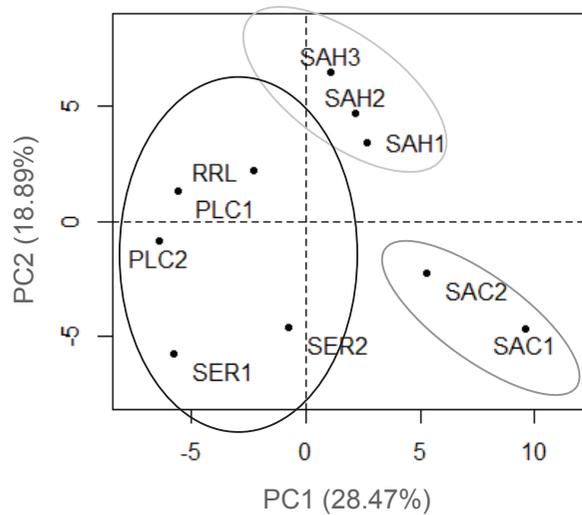


Figura 2. Posiciones relativas de las 10 cronologías de *Nothofagus macrocarpa* de acuerdo a los dos componentes principales para el período 1938-2014. Los círculos representan el agrupamiento de las poblaciones utilizando como función distancia 1-correlación de Pearson (correlación cofenética = 0,913). Fueron definidos tres grupos: (i) bosques degradados de la Cordillera de la Costa (grupo I: círculo negro), (ii) bosques poco degradados de la Cordillera de la Costa (grupo II: círculo gris); (iii) bosques poco degradados de la Cordillera de Los Andes (grupo III: círculo gris claro). Los porcentajes de los ejes indican cuánta variación de los datos fue explicada por las componentes principales.

Relative positions of 10 residual chronologies of *N. macrocarpa* according to the two principal components for the period 1938-2014. Circles represent the clustering of populations used as a function 1-Pearson's correlation (cophenetic correlation = 0,913). Three groups were defined: (i) most degraded forests of the Coastal Mountains (cluster I: black circle), (ii) low-intervened forests of the Coastal Mountains (Cluster II: gray circle), (iii) low-intervened forests of the Andes Mountains (Cluster III: light gray circle). Percentages by axes indicate how much variation is explained by the principal components.

de los años con bajo crecimiento radial coincidieron con años de sequía) (figura 6A, B, C). Sin embargo, los bosques antiguos menos degradados que se ubican en la Cordillera de la Costa (SAC1-SAC2) fueron más sensibles a la sequía en comparación a todas las poblaciones analizadas, ya que un 71 % de los árboles muestreados respondieron negativamente a este evento. Cabe destacar que en las últimas tres décadas se han intensificado significativamente las sequías en Chile central, causadas por un aumento de la temperatura y disminución de la precipitación en la región (figura 6D, E).

El análisis de épocas superpuestas indicó que en el año de ocurrencia de las sequías, el crecimiento radial sufrió una disminución significativamente mayor, en los tres grupos analizados, respecto de los años sin ocurrencia de sequías, con un intervalo de confianza del 99 % para el grupo I y 95 % para el grupo II y III (figura 7A).

Efecto de periodos húmedos en el establecimiento de N. macrocarpa. Se observó reclutamiento de árboles entre el período 1840-1990, 1790-2014 y 1780-2014 para el grupo I, II y III, respectivamente, considerando solo los árboles con anillos visibles cercanos a la médula. Cabe destacar que 15 árboles no tenían médula visible, pero tenían > 100 anillos de crecimiento (SER = 2, SAC = 2, SAH = 11). Las poblaciones del grupo I presentaron árboles más jóvenes que las otras poblaciones, con establecimientos de árboles principalmente entre las décadas de 1920 y 1980, y con una sola cohorte de edad establecida a partir de 1900. El grupo II incluyó árboles establecidos en los siglos XIX y XX, observándose tres pulsos de establecimiento: 1820-1850, 1870-1910 y 1950-1990. Por último, el grupo III tuvo una distribución más heterogénea del establecimiento de árboles, pero de todas formas se observaron tres pulsos de establecimiento principalmente entre 1780-1820, 1880-1910 y 1930-1980 (figura 6).

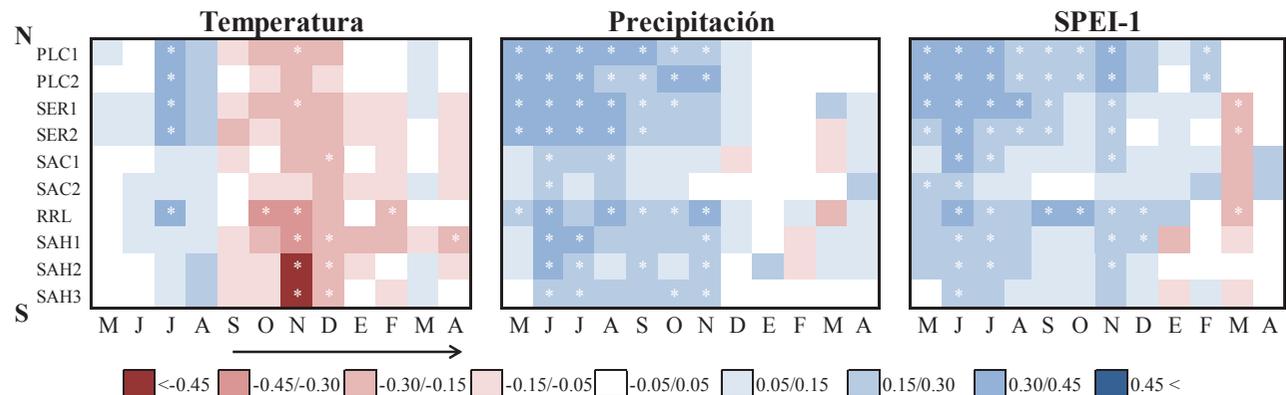


Figura 3. Análisis de correlación entre las 10 cronologías agrupadas y las variables climáticas mensuales (precipitación acumulada, temperatura media y SPEI-1), desde mayo a abril y durante el período 1943-2014. Asteriscos indican significancia estadística al nivel de confianza de 95 % ($r = \pm 0,23$). La flecha indica estación de activo crecimiento de los árboles. Las cronologías están ubicadas de norte a sur.

Correlation between the 10 grouped chronologies and monthly climatic variables (cumulative precipitation, mean temperature and SPEI-1) between May and April, during the period 1943-2014. Asterisk indicates statistical significance at the 95 % confidence level ($r = \pm 0,23$). Arrow indicates growing season. The chronologies are located from north to south.

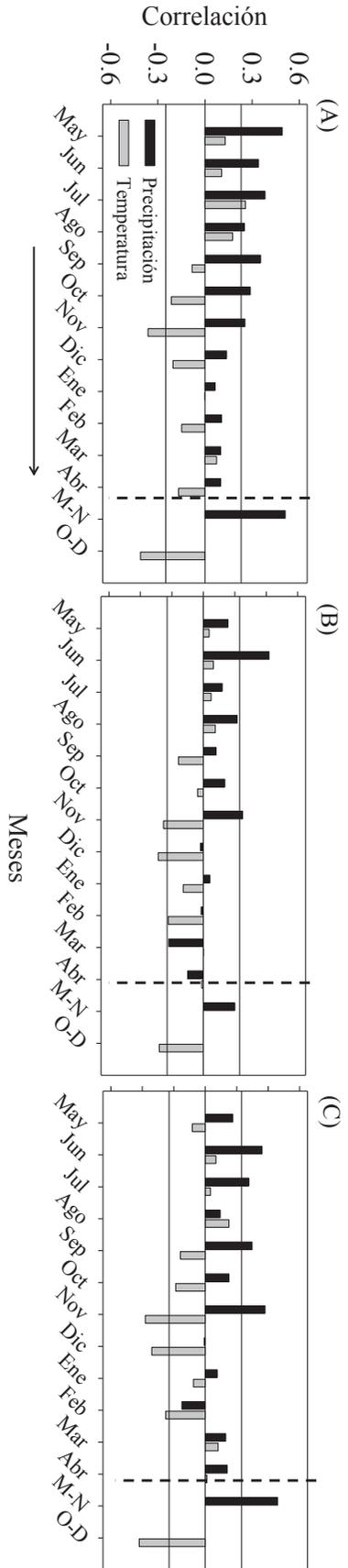


Figura 4. Análisis de correlación entre las tres cronologías agrupadas y las variables climáticas mensuales (precipitación acumulada y temperatura media), durante el periodo 1943-2014. (A) Grupo I, (B) Grupo II y (C) Grupo III. M-N (mayo a noviembre) y O-D (octubre a diciembre) representan las mayores correlaciones de los meses agrupados en relación a precipitación y temperatura, respectivamente. La línea horizontal indica significancia estadística al nivel de confianza de 95 % ($r = \pm 0,23$). La flecha indica estación de activo crecimiento de los árboles.

Correlation among the three grouped chronologies and the monthly climatic variables (accumulated precipitation and average temperature) during the period 1943-2014. (A) Cluster I and (C) Cluster III. M-N (May to November) and O-D (October to December) represent the highest correlations of the pooled months for precipitation and temperature, respectively. Horizontal line indicates statistical significance at the 95 % confidence level ($r = \pm 0,23$). Arrow indicates growing season.

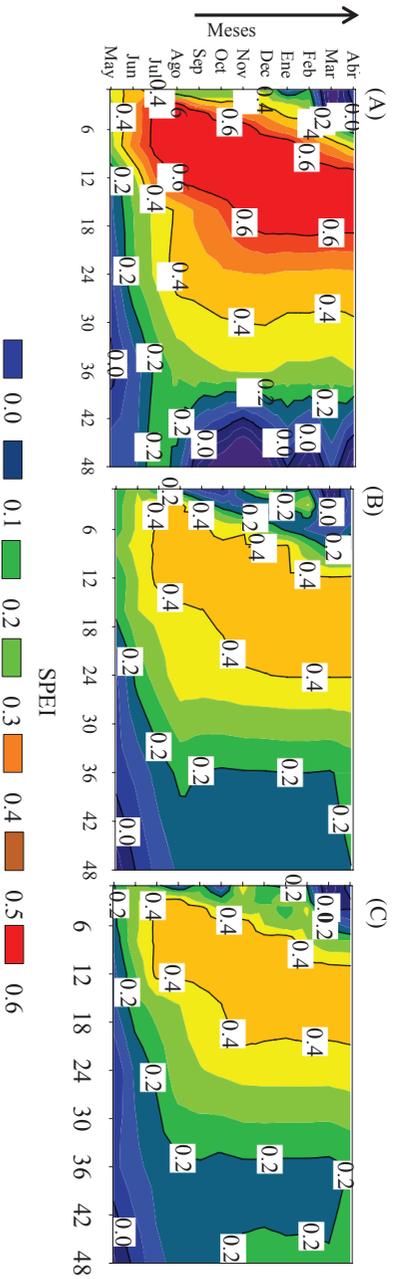


Figura 5. Análisis de correlación entre las tres cronologías agrupadas y el Índice de Precipitación - Evapotranspiración Estandarizado (SPEI), durante el periodo 1943-2014. (A) Grupo I, (B) grupo II y (C) grupo III. El índice SPEI fue calculado con una escala temporal de 1-48 meses. Valores de correlación son significantes con $r > 0,20$ ($P < 0,05$). Flecha indica estación de crecimiento de los árboles.

Correlation between Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index (SPEI) and three grouped chronologies and the monthly climatic variables (accumulated precipitation and average temperature) during the period 1943-2014. (A) Cluster I, (B) Cluster II and (C) Cluster III. The SPEI index was calculated at time scale of 1-48 months. Correlation values are significant at $r > 0,20$ ($P < 0,05$). Arrow indicates growing season.

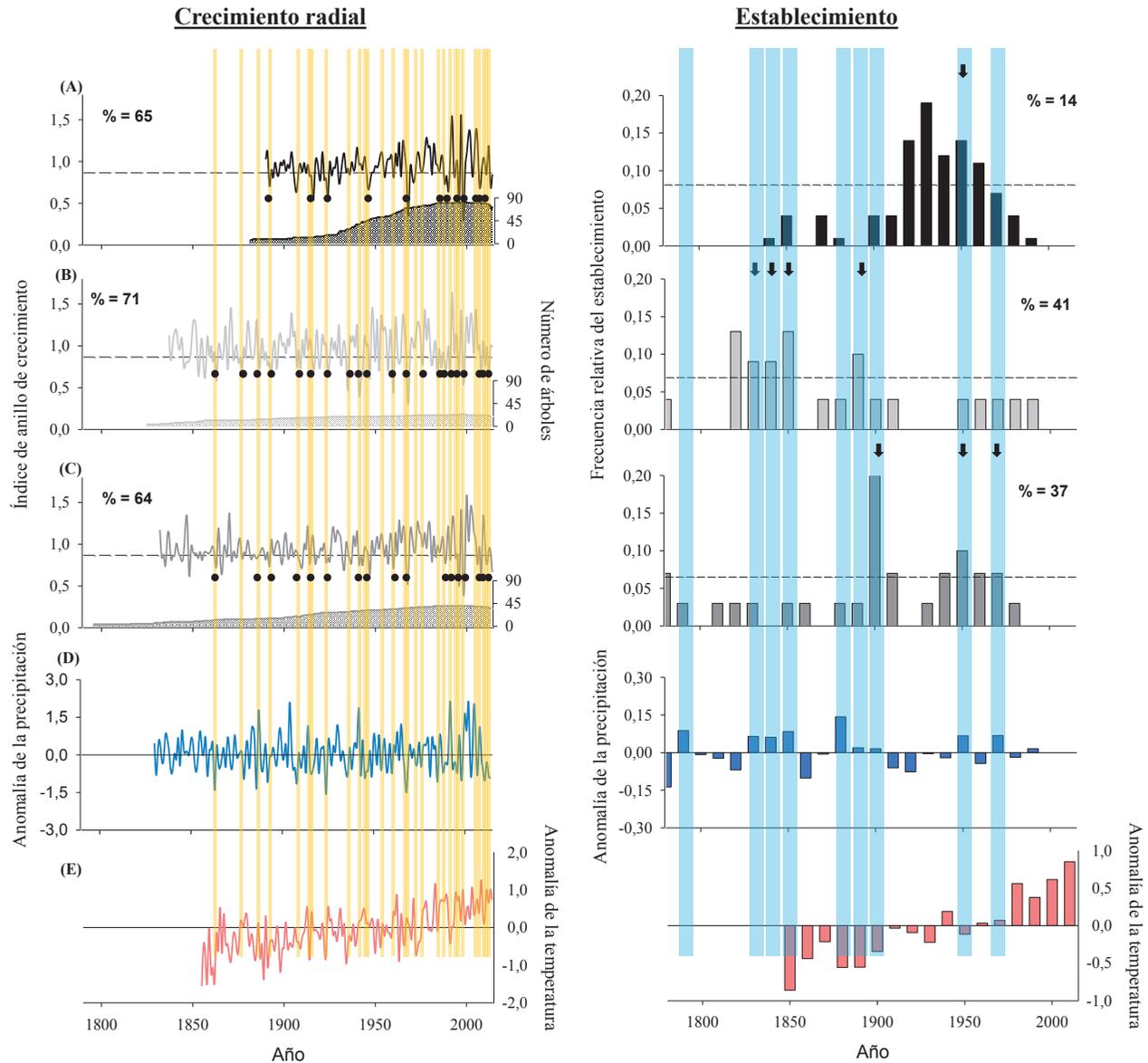


Figura 6. Influencia de la variabilidad climática regional en el crecimiento radial y establecimiento de árboles de *Nothofagus macrocarpa*. En cada cronología se muestra el porcentaje de años/árboles que fueron sensibles significativamente a la sequía/periodos húmedos. (A) Grupo I (cronología período 1890-2014). (B) Grupo II (cronología período 1837-2014). (C) Grupo III (cronología período 1832-2014). (D) Anomalías de las precipitaciones según reconstrucción de Le Quesne *et al.* (2006). (E) Anomalías de las temperaturas según reconstrucción de Rohde *et al.* (2013). El panel de la izquierda representa las cronologías del crecimiento radial anual (índice), mientras que el panel de la derecha muestra la cronología de establecimiento (frecuencia relativa) en clases de 10 años. Líneas amarillas y rectángulos azules indican sequías y décadas húmedas, respectivamente (ver también metodología). Círculos negros indican una disminución del crecimiento radial asociada a las sequías, mientras que flechas negras indican un aumento del establecimiento de árboles asociados a décadas con condiciones de humedad favorables.

Influence of regional climate variability on radial growth and trees establishment of *Nothofagus macrocarpa*. In each chronology the percentage of years/trees that were significantly sensitive to drought/wet periods is shown. (A) Cluster I (chronology period 1890-2014). (B) Cluster II (chronology period 1837-2014). (C) Cluster III (chronology period 1832-2014). (D) Precipitation anomalies according to Le Quesne *et al.* (2006). (E) Temperature anomalies according to Rohde *et al.* (2013). The left panel represents the chronologies of tree-ring width (index) and the right panel the establishment chronology (relative frequency) in classes of 10 years. Yellow lines and blue rectangles indicate droughts and wet decades, respectively (see methodology). Black circles indicate a decrease in radial growth associated with droughts, while black arrows indicate an increase in the establishment of associated trees for decades with favorable humidity conditions.

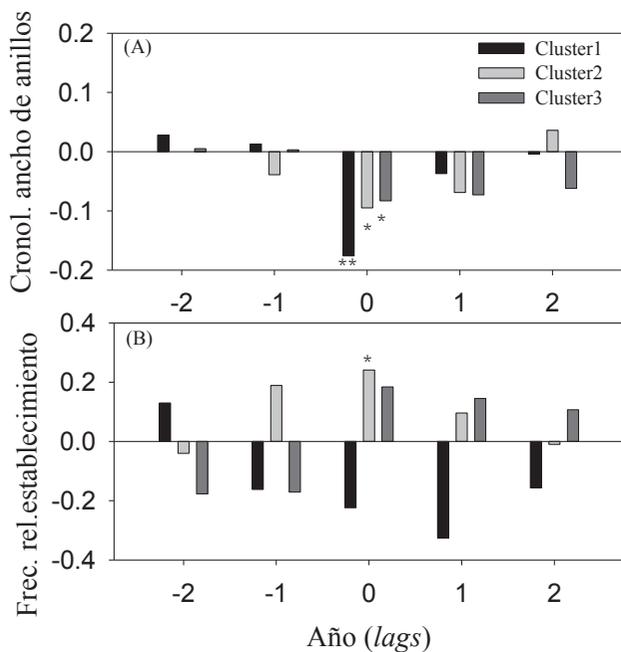


Figura 7. Resultado del análisis de épocas superpuestas comparando (A) cronologías del ancho de anillo de crecimiento con los años de sequías, y (B) cronología de la frecuencia relativa del establecimiento de árboles con las décadas húmedas. El eje X representa cinco años, dos años antes y dos años después del evento, mientras que el eje Y indica las anomalías de las variables analizadas. Asteriscos representan la significancia estadística (* 95 IC, ** 99 IC).

Results of superposed epoch analysis comparing (A) chronologies of tree-ring width with drought years, and (B) chronologies of establishment relative frequency with wet decades. The X axis represents five years, two years before and two years after the event, while the Y axis indicates the anomalies of the variables analyzed. Asterisks represent statistical significance (* 95 CI, ** 99 CI).

Los períodos húmedos tuvieron una influencia positiva en el establecimiento de árboles de *N. macrocarpa*, siendo esta tendencia más marcada en los bosques antiguos poco degradados, tanto de la Cordillera de la Costa (grupo II) como la de Los Andes (grupo III) (al menos 37 % de los árboles se establecieron en décadas húmedas). En cambio, en los bosques degradados de la Cordillera de la Costa mostraron que solo el 14 % del establecimiento de árboles pudo ser atribuido a años con mayor precipitación. Se observa que desde la década de 1980 hay un aumento de la temperatura y disminución de la precipitación con consecuencias en la disminución del establecimiento de árboles (figura 6 D, E).

El análisis de épocas superpuestas mostró que el establecimiento de los árboles es influenciado significativamente por las décadas húmedas durante el período sólo en el grupo II. Los resultados del grupo III tuvieron tendencias similares al grupo II, pero no alcanzó a ser significativos; en cambio en el grupo I las décadas húmedas indicaron una incidencia negativa durante el evento y el año siguiente, pero sin alcanzar niveles significativos (figura 7B).

DISCUSIÓN

Sensibilidad climática del crecimiento radial de N. macrocarpa. La sensibilidad climática detectada para el crecimiento radial y el establecimiento de *N. macrocarpa* expande el número de especies que se pueden utilizar para estudios dendrocronológicos que buscan entender la relación entre la variabilidad climática y la dinámica de los bosques en Chile central. La novedad de esta investigación es que considera cronologías de toda la distribución natural de *N. macrocarpa*, tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes, que además se corresponde con el área biogeográfica del bosque mediterráneo de América del Sur. Lo anterior permite inferir patrones biogeográficos en el impacto de las tendencias recientes del clima en la distribución de una especie que entrega información sobre las respuestas del bosque mediterráneo. Por ejemplo, el agrupamiento de las cronologías tiene un origen biogeográfico, donde las poblaciones del sur (Andes, grupo III) se diferencian del norte (grupo I y grupo II), de acuerdo al análisis de componentes principales (figura 3). Otros estudios más al sur de Chile demuestran que la similitud en los patrones de crecimiento de diferentes poblaciones tiene explicación biogeográfica (e.g., Lara *et al.* 2005, Muñoz *et al.* 2013), verificando la importancia de considerar un gradiente geográfico y climático en estudios dendroecológicos. Además del gradiente climático predominante en la distribución geográfica de *N. macrocarpa*, las tendencias recientes de crecimiento radial y establecimiento se pueden explicar por el grado de perturbación de las poblaciones. Las cronologías provenientes de bosques degradados (grupo I) son las más jóvenes entre las poblaciones estudiadas (figura 5), las cuales tienen un patrón de crecimiento similar demostrado por el PC1 (figura 2). Cabe señalar que los bosques de *N. macrocarpa* del Parque Nacional de La Campana, Santuario de la Naturaleza el Roble y Reserva Nacional Roblería del cobre de Loncha se encuentran cercanos a caminos que lo conectan a grandes ciudades, lo que facilitó las perturbaciones antropogénicas aunque actualmente se encuentren protegidos (desde 1969 para PLC, 1996 para RRL y 2000 SER) (cuadro 1). Ello evitaría su explotación y degradación antrópica en el futuro, pero no su decaimiento forestal asociado a los cambios en la variabilidad climática regional predicha para las próximas décadas de acuerdo a los escenarios climáticos propuestos por el Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (Collins *et al.* 2013).

Las estadísticas descriptivas de las cronologías demuestran una variación similar en el patrón de crecimiento de árboles en cada uno de los sitios (cuadro 2), indicando una sincronización del crecimiento radial entre individuos de la misma especie. Ello se podría atribuir a la formación de madera anual como respuesta a las variaciones climáticas (Schweingruber 1996). El análisis dendroclimático demostró que todas las cronologías del ancho de anillos de crecimiento responden positivamente a la oferta de agua

en el suelo entre mayo y noviembre (figura 3). Sin embargo, un aumento de la temperatura durante los primeros meses de la estación de crecimiento (octubre-diciembre) promovería un aumento de la evapotranspiración, causando una disminución del crecimiento de los árboles en estos bosques mediterráneos. Por lo tanto, años con otoños/inviernos lluviosos sumado a primaveras/veranos con temperatura media bajo el promedio provocaría condiciones favorables para el crecimiento radial de *N. macrocarpa*. Resultados similares se han documentado en otras especies forestales de clima mediterráneo en Chile central (e.g., Le Quesne *et al.* 2006, Gutiérrez *et al.* 2008, Barichivich *et al.* 2009), demostrando que la estación lluviosa es clave para el crecimiento de los árboles del bosque mediterráneo en Chile central.

Efecto de las sequías en el crecimiento radial. En general, los años de sequías regionales tuvieron un efecto negativo en el crecimiento radial en más del 64 % de los árboles de *N. macrocarpa*, a partir de 1863. Por lo tanto, los grandes desvíos de condiciones húmedas/secas que afectan a Chile central causan impactos regionales en el crecimiento de los bosques de *N. macrocarpa* tanto en la Cordillera de la Costa como en la de Los Andes, siendo las sequías de 1892, 1924, 1967, 1968, 1988, 1996 y 1998, 2007, 2010, 2011, 2012 las que afectaron a todas las cronologías representadas en los diferentes grupos (figura 6). En este contexto, las grandes sequías de los años 1968, 1996 y 1998 no solo causaron severas restricciones en el suministro de agua que afectaron la vegetación mediterránea sino que además ejercieron una incidencia negativa en la producción de energía hidroeléctrica con dramáticos impactos negativos en la economía chilena (Quintana 2000).

En general, los árboles caducifolios responden a las sequías alterando su fenología foliar, modificando el sistema radicular para la captación de agua en suelos más profundos y aumentando su resistencia a la cavitación (Allen *et al.* 2015). Sin embargo, estos cambios modificarían las tasas de respiración y fotosíntesis, afectando los procesos de crecimiento radial del árbol, siendo las embolias el riesgo funcional extremo que puede ser causado por una sequía severa (Choat *et al.* 2012). Basado en los resultados de esta investigación se propone que a este riesgo están sometidos los bosques mediterráneos del centro de Chile.

El análisis de épocas superpuestas mostró que las grandes sequías afectaron el crecimiento radial solo durante el año del evento, lo que significa que no hay una disminución significativa del crecimiento post sequía. Sin embargo, el análisis de correlación entre el índice de sequía SPEI y las cronologías muestran alta sensibilidad de *N. macrocarpa* hasta 36 meses luego del evento de sequía (figura 5). Esta respuesta negativa del crecimiento a las sequías es un fenómeno preocupante en ecosistemas mediterráneos a nivel mundial, ya que se ha verificado en bosques mediterráneos europeos el decaimiento y mortandad causados por un efecto simultáneo de disminuciones en la precipita-

ción y aumento de la temperatura (e.g. Gea-Izquierdo *et al.* 2014). Recientemente se ha propuesto un fenómeno global emergente de una mayor mortalidad de árboles y disminución del crecimiento, atribuido al aumento de sequías y déficit hídrico en diferentes ecosistemas boscosos, lo que se puede exacerbar en un futuro cercano (Allen *et al.* 2015).

Los eventos de sequía en Chile central han sido catalogados como fenómenos sin precedentes durante el siglo pasado en el contexto de los seis siglos anteriores, tomando gran relevancia durante el siglo XX (Christie *et al.* 2011). Por otra parte, se observa una tendencia negativa del crecimiento en los últimos años de cada cronología (figura 6A, B, C), que estaría asociada a la disminución de las precipitaciones y un aumento de la temperatura durante los últimos años (figura 6D, E). Se ha documentado una disminución histórica de la precipitación entre el período 2010-2015, la cual no tiene antecedentes en los registros instrumentales locales, la que parece estar impulsada por el cambio climático y antropogénico (Garreaud *et al.* 2017). Tales predicciones y la relevancia global de los bosques demandan profundizar en el entendimiento de la resiliencia de los bosques de *Nothofagus macrocarpa* y otros ecosistemas forestales mediterráneos de Chile central a los incrementos en las condiciones de sequía (e.g. bosque esclerófilo).

Efecto de décadas húmedas en el establecimiento de árboles. Los bosques poco degradados, tanto de la Cordillera de la Costa (grupo II) como la de Los Andes (grupo III), fueron los que mejor respondieron a períodos húmedos (al menos > 37 % del establecimiento de árboles es asociado a períodos húmedos de 10 años) (figura 6B, C). No obstante, el establecimiento de árboles asociados a décadas húmedas se comprobó solamente en las poblaciones del Santuario de la Naturaleza Altos Cantillana, utilizando el análisis de épocas superpuestas (figura 7B). Otros estudios en América del Sur indican que períodos húmedos inducen a un mayor establecimiento de especies arbóreas latifoliadas. Por ejemplo, Holmgren *et al.* (2006) mostraron que lluvias intensas provocan un aumento de la regeneración en *Prosopis* spp. en Perú y en Chile (30° S), lo que demuestra que años de evento de El Niño (lluvias sobre lo normal) generaría una oportunidad para regenerar el bosque. Resultados similares se han reportado en bosques de neblina de *Aextoxicon punctatum* Ruiz *et Pav.* en la zona semiárida de Chile (30° S, Gutiérrez *et al.* 2008).

Por otra parte, los resultados muestran que a partir de la década de 1980 la temperatura se ha incrementado respecto de las décadas anteriores (figura 6E), coincidiendo con menores tasas de establecimiento de árboles. Se observa además la nula presencia de regeneración por semillas de las especies que componen el dosel arbóreo de la comunidad, especialmente en las poblaciones del grupo I (observación *in situ*). En bosques mediterráneos europeos también se ha observado que durante las décadas más cálidas del siglo XX (1990) el reclutamiento disminuyó, a

pesar de la disponibilidad de sitios adecuados para el establecimiento y la presencia de individuos reproductores (Camarero y Gutiérrez 2007).

En los tres grupos se observan cohortes de árboles de edades uniformes, con más de una cohorte en los grupos II y III (figura 6). Sin embargo, en el grupo I se observa una sola cohorte no asociada a condiciones favorables de humedad, lo que es característico de bosques afectados por disturbios (Cullen *et al.* 2001). Esto último indicaría que su establecimiento estaría relacionado a otras variables, posiblemente asociadas a la intervención humana que tuvieron en el siglo XX, causando degradación y fragmentación de estos bosques (Donoso 1982). La menor variación entre los diámetros de los individuos del grupo I (error estándar < 2,2, cuadro 1) también sugiere una condición coetánea entre los árboles, lo que probablemente es consecuencia de la alteración provocada por la intensa explotación a la que estuvieron sometidas estas poblaciones en el siglo pasado (Gajardo 2001). Por otra parte, en el grupo II predominan los árboles viejos (70 % de los árboles se estableció antes de 1900), sin embargo, se observa establecimiento en las décadas de 1950, 1960, 1970, 1980 y 1990. Esta población es una de las que se encuentra con menor intervención humana debido a su difícil acceso, por lo que el éxito del establecimiento de la regeneración se debe principalmente a la resiliencia a factores naturales bióticos (competencia intra e inter específica) y clima, siendo el factor humano menos incidente que en las otras poblaciones.

También se debe considerar en toda la distribución de *N. macrocarpa*, que el éxito de la regeneración depende del daño producido por conejos (*Oryctolagus cuniculus*) y liebres (*Lepus europaeus*), los cuales depredan su regeneración de plántulas en Chile central (Holmgren *et al.* 2006). Se ha observado poco éxito de la regeneración natural y de plantaciones de *N. macrocarpa* en el Santuario de la Naturaleza El Roble debido al ataque de lagomorfos y roedores¹. Por lo tanto, es importante conocer los patrones de establecimiento de árboles antes de la llegada de estas especies invasoras. En este sentido, los grupos I y III mostraron significancia en el siglo XX, mientras que en el grupo II, las décadas húmedas del siglo pasado no tuvieron incidencia en el establecimiento de árboles (figura 6), por lo que el poco éxito de la regeneración podría deberse en parte al ataque de estos herbívoros.

CONCLUSIONES

Este estudio proporciona evidencia empírica del estado de conservación y vulnerabilidad al cambio climático del bosque mediterráneo de América del Sur, proporcionando una visión ecológica sobre la sensibilidad climática de las poblaciones de *N. macrocarpa* a lo largo de toda su distribución geográfica. En todas las poblaciones se observa un efecto negativo de las sequías en el crecimiento radial,

acentuándose a partir de 1980. Las poblaciones del norte, más la de Loncha, son las más jóvenes y coetáneas, lo que sería explicado por la mayor perturbación antropogénica respecto de las otras poblaciones analizadas. Además, se observa que el crecimiento radial de estas poblaciones tiene una mayor sensibilidad a la variabilidad hídrica que las de Los Andes y las que se encuentran a más altitud de la Cordillera de la Costa. Por otra parte, se comprueba que décadas húmedas están asociadas a pulsos de establecimiento, a excepción de lo que se observa en los bosques más degradados de la Cordillera de la Costa. Por lo tanto, las poblaciones de *N. macrocarpa* del límite norte de la Cordillera de la Costa deben tener prioridad para programas de conservación, restauración ecológica y mitigación a efectos del cambio climático. El hecho de encontrarse en áreas silvestres protegidas no garantiza su preservación dada las respuestas a la variabilidad climática reciente de incremento en las sequías. Estos resultados entregan una visión ecológica sobre la respuesta del bosque mediterráneo de América del Sur a los cambios ambientales recientes, los cuales deberían ser complementados con estudios genéticos, isotópicos, y demográficos, entre otros.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Carlos Le Quesne por facilitar la reconstrucción de la precipitación de la región central de Chile. A Pablo Fresia, Claudio Anholetto Junior, Christian Díaz, Julio Vergara, Fernanda Romero por su apoyo en la colecta de muestra y logística en terreno. A los guardaparques de CONAF del Parque Nacional “La Campana” y Reserva Nacional “Roblería del Cobre de Loncha”. A los funcionarios del Santuario de la Naturaleza “Altos Cantillana” y a la comunidad “Capilla de Caleu”. Este estudio fue financiado por la agencia *Rufford Small Grants for Nature Conservation* (RSGA 16502-1). Además, el primer autor del trabajo recibió una beca de doctorado del programa BecasChile de CONICYT (CONICYT-PAI/INDUSTRIA79090016) y una beca CAPES-Brasil (88887.116430/2016-00) para la realización de una estadía científica en el IANIGLA del CCT CONICET-Mendoza. AGG agradece el financiamiento de FONDECYT 11150835 y al Programa de Becas del Programa Bosques Andinos y Agencia Suiza para el Desarrollo y la Cooperación – COSUDE. También agradecemos a los revisores anónimos que invirtieron tiempo para mejorar este manuscrito.

REFERENCIAS

- Abrams MD, DA Orwig. 1996. A 300-year history of disturbance and canopy recruitment for co-occurring white pine and hemlock on the Allegheny Plateau, USA. *Journal of Ecology* 84(3): 353-363.
- Allen CD, DD Breshears, NG McDowell. 2015. On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere* 6(8): 1-55.

¹ Peña-Rojas K. Comunicación personal.

- Barichivich J, DJ Sauchyn, A Lara. 2009. Climate signals in high elevation tree-rings from the semiarid Andes of north-central Chile: responses to regional and large-scale variability. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281(3): 320-333.
- Camarero J, E Gutiérrez. 2007. Response of *Pinus uncinata* recruitment to climate warming and changes in grazing pressure in an isolated population of the Iberian system (NE Spain). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 39(2): 210-217.
- Christie D, J Boninsegna, M Cleaveland, A Lara, C Le Quesne, M Morales, M Mudelsee, D Stahle, R Villalba. 2011. Aridity changes in the Temperate-Mediterranean transition of the Andes since AD 1346 reconstructed from tree-rings. *Climate Dynamics* 36(7-8): 1505-1521.
- Choat B, S Jansen, TJ Brodribb, H Cochard, S Delzon, R Bhasakar, SJ Bucci, TS Field, SM Gleason, UG Hacke, AL Jacobsen, F Lens, H Maherali, J Martínez-Vilalta, S Mayr, M Mencuccini, PJ Mitchell, A Nardini, J Pittermann, RB Pratt, JS Sperry, M Westoby, IJ Wright, AE Zanne. 2012. Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491(7426): 752-755.
- Collins M, R Knutti, J Arblaster, JL Dufresne, T Fichetef, P Friedlingstein, X Gao, WJ Gutowski, T Johns, G Krinner, M Shongwe, C Tebaldi, AJ Weaver, M Wehner. 2013. Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility. In *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, Reino Unido. Cambridge University Press. 108 p.
- CR2 (Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia, Chile). 2017. Explorador climático CR2. Consultado 30 oct. 2017. Disponible en <http://explorador.cr2.cl/>
- Cullen L, G Stewart, R Duncan, J Palmer. 2001. Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics. *Journal of Ecology* 89(6): 1061-1071.
- Daniels L, T Veblen. 2004. Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology* 85(5): 1284-1296.
- Donoso C. 1982. Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. *Bosque* 4(2): 117-146.
- Garreaud R, C Alvarez-Garreton, J Barichivich, JP Boisier, D Christie, M Galleguillos, C Le Quesne, J McPhee, M Zambrano. 2017. The 2010-2015 mega drought in Central Chile: Impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology and Earth System Sciences* 21(12): 6307.
- Gajardo R. 2001. Antecedentes sobre el «roble de Santiago» o «roble blanco» (*Nothofagus macrocarpa*) y sus problemas de conservación. *Revista Bosque Nativo* 28: 3-7.
- Gea-Izquierdo G, B Viguera, M Cabrera, I Cañellas. 2014. Drought induced decline could portend widespread pine mortality at the xeric ecotone in managed mediterranean pine-oak woodlands. *Forest Ecology Management*. 320: 70-82.
- Gutiérrez AG, O Barbosa, DA Christie, E Del-Val, HA Ewing, CG Jones, A Marquet, KC Weathers, JJ Armesto. 2008. Regeneration patterns and persistence of the fog-dependent Fray Jorge forest in semiarid Chile during the past two centuries. *Global Change Biology* 14: 161-176.
- Holmes R, R Adams, H Fritts. 1986. Quality control of cross-dating and measuring: a users manual for the program COFECHA. In *University of Arizona, Laboratory of Tree-Ring Research ed. Tree-ring chronologies of western North America: California, eastern Oregon and northern Great Basin*. Tucson, EE.UU. 9 p.
- Holmes R, T Swetnam. 1994. Program EVENT users manual: superposed epoch analysis in fire history. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona, USA.
- Holmgren M, BC Lopez, J Gutierrez, F Squeo. 2006. Herbivory and plant growth rate determine the success of El Niño Southern Oscillation-driven tree establishment in semiarid South America. *Global Change Biology* 12(12): 2263-2271.
- Lara A, R Villalba, A Wolodarsky-Franke, JC Aravena, BH Luckman, E Cuq. 2005. Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35 40'-55 S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 32(5): 879-893.
- Le Quesne C, D Stahle, M Cleaveland, M Therrell, JC Aravena, J Barichivich. 2006. Ancient *Austrocedrus* tree-ring chronologies used to reconstruct central Chile precipitation variability from AD 1200 to 2000. *Journal of Climate* 19(22): 5731-5744.
- Myers N, RA Mittermeier, CG Mittermeier, G da Fonseca, J Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403(6772): 853-858.
- Muñoz AA, J Barichivich, DA Christie, W Dorigo, D Sauchyn, A González-Reyes, R Villalba, A Lara, N Riquelme, ME González. 2013. Patterns and drivers of *Araucaria araucana* forest growth along a biophysical gradient in the northern Patagonian Andes: Linking tree rings with satellite observations of soil moisture. *Austral Ecology* 39(2): 158-169.
- Rohde R, R Muller, R Jacobsen, S Perlmutter, A Rosenfeld, J Wurtele, J Curry, C Wickhams, S Mosher. 2013. Berkeley Earth Temperature Averaging Process. *Geoinformatics & Geostatistics: An Overview* 13: 20-100.
- Quintana J. 2000. The drought in Chile and la Niña. *Drought Network News* 12: 3-6.
- Schweingruber F. 1996. Tree rings and environment: dendroecology. Berna, Suiza. Paul Haupt. 609 p.
- Stokes M, T Smiles. 1996. An introduction to tree-ring dating. Tucson, USA. University of Arizona Press. 73 p.
- Trouet V, G Van Oldenborgh. 2013. KNMI Climate Explorer: a web-based research tool for high-resolution paleoclimatology. *Tree-Ring Research* 69(1): 3-13.
- Vicente-Serrano SM, S Begueria, J Lopez-Moreno. 2010. A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *Journal of Climate* 23(7): 1696-1718.

Recibido: 02.08.17
Aceptado: 03.01.18

