



Universidad Nacional de Cuyo

Facultad de Ciencias Agrarias

**Estructura y dinámica de un bosque de Lenga (*Nothofagus pumilio*  
(Poepp. et Endl.) Krasser) bajo disturbios naturales en el valle del Río Toro,  
provincia de Santa Cruz, Argentina: una apreciación dendrocronológica**

**Tesina para optar al título de Ingeniería en Recursos Naturales Renovables**

Tesista: Ana Paula Blazina

Director: Dr. Mariano Martín Amoroso

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

Centro Científico Tecnológico Mendoza – CONICET

2014

## Resumen

El empleo de técnicas dendroecológicas fue efectivo para evaluar las variaciones temporales y espaciales de disturbios naturales, como los volteos por vientos y las avalanchas de nieve de un bosque de *Nothofagus pumilio* en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz, Argentina. Se realizó un muestreo de 264 árboles en dos transectas de 1750 m de longitud con una diferencia altitudinal de 148 m, paralelas entre sí dispuestas en forma perpendicular a la pendiente. Los bosques a diferentes altitudes no presentaron diferencias significativas en las proporciones de individuos vivos y muertos, ni en el estado del fuste muerto al momento del muestreo. La distribución de las clases de edad de los árboles muertos indicó que la mortalidad es independiente a la longevidad de los árboles. El intervalo promedio entre eventos de mortalidad fue de 4,5 y 8,2 años para el bosque de mayor y menor altitud, respectivamente. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la altura, el diámetro y la edad en dichos bosques. El bosque situado a menor altitud presentó árboles con mayores edades, de mayor altura y diámetros superiores. A su vez, este bosque presentó mayores tasas de crecimiento y área basimétrica por hectárea y se caracterizó por una menor densidad de árboles y de renovales. En ambos bosques, se observaron frecuencias máximas de establecimientos de individuos durante el período 1850-1860. La construcción de cronologías de disturbios determinó que la frecuencia y la magnitud de los eventos de disturbios en los bosques variaron según la altitud.

*Palabras clave: anillos de crecimiento, edad de los árboles, incremento radial, mortalidad, cronología de disturbios.*

## Abstract

Dendroecological techniques were effective to evaluate the temporal and spatial variations of natural disturbances such as wind and snow avalanches of a *Nothofagus pumilio* forest in the Rio Toro valley, Santa Cruz, Argentina. Sampling of 264 trees was conducted in two transects of 1750 m long each with a difference in altitude of 148 m, arranged parallel to each other and perpendicular to the slope. The forests at different altitudes presented no significant differences in the proportions of living and dead individuals, or in the condition of the stems of death trees at sampling time. The distribution of age classes of dead trees indicated that the mode of death was independent of the longevity of trees. The average interval between mortality events was 4.5 and 8.2 years for major and minor forests altitude, respectively. However, significant differences in height, diameter and age were found in these forests. The forest located at lower altitudes exhibited older, taller and larger diameter trees. In turn, this forest had higher growth rates and basal per hectare and was characterized by a lower density of trees and saplings. In both forests, maximum frequencies of establishment were observed during the period 1850-1860. The construction of disturbance chronologies determined that the frequency and magnitude of the disturbance events in forests varied with the altitude.

*Keywords: growth rings, tree age, radial growth, mortality, disturbances history.*

## Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mi director de tesis, Dr. Mariano Martín Amoroso por su importante seguimiento y dedicación en las diferentes etapas de este trabajo, que me permitirá finalmente concluir con la Carrera de Ingeniería en Recursos Naturales Renovables.

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

A los evaluadores de la tesina de grado, Ana Srur, Ignacio Mundo y Juan Bustamante por sus importantes aportes, los mismos ayudaron a mejorar la versión final de este trabajo.

A Ricardo Villalba, Ana Srur, Aliénor Lavergne, Valeria Aschero, Mariano Amoroso, Alberto Ripalta y a Claudia Guerrido por los muestreos de campo.

A Milagros Rodríguez Catón, Marcos Radins y a Evangelina Vettese, por su apoyo en los métodos dendrocronológicos.

A mis compañeros de la Facultad y futuros colegas, que siempre estuvieron conmigo durante todo el cursado de la Carrera, Micaela, Paula, Emilia y Germán.

A mi familia y a mis amigas por brindarme su importante apoyo.

A Lidio López por su constante apoyo y por haberme guiado durante el desarrollo de la Carrera.

Sinceramente, muchas gracias a todos!!!

## Índice

1.	Introducción _____	1
2.	Objetivos _____	5
2.1	Objetivo general _____	5
2.2	Objetivos particulares _____	6
3.	Materiales y Métodos _____	6
3.1	Área de Estudio _____	6
3.2	Distribución de la especie _____	8
3.3	Características de la especie _____	9
3.4	Muestreo dendrocronológico _____	10
3.5	Procesamiento de las muestras _____	13
3.6	Análisis de los datos _____	14
3.6.1	Características estructurales _____	14
3.6.2	Dinámica _____	15
4.	Resultados _____	19
4.1	Características estructurales _____	19
4.2	Dinámica _____	25
5.	Discusión _____	33
6.	Conclusiones _____	41
7.	Bibliografía _____	43

## Índice de tablas

Tabla 1. Número de individuos adultos y renovales por hectárea _____	25
Tabla 2. Proporción y duraciones promedio y máxima de cambios en el crecimiento mayores al 50 y 100% _____	30

## Índice de figuras

Figura 1. Mapas de ubicación del sitio de estudio en la Patagonia Argentina _____	7
Figura 2. Estructuras morfológicas de <i>N. pumilio</i> _____	10
Figura 3: Posición y dirección de las transectas en el sitio de muestreo _____	11
Figura 4. Esquema del método de los cuadrantes centrados en un punto de Cottam y Curtis ____	12
Figura 5. Serie de ancho de anillo (mm) para un individuo de <i>N. pumilio</i> _____	18
Figura 6. Proporción de árboles de vivos y muertos _____	19
Figura 7. Proporción del estado del fuste muerto al momento del muestreo _____	20
Figura 8. Distribución de individuos muertos por fecha de mortalidad _____	21
Figura 9. Distribución de clases de alturas _____	22
Figura 10. Distribución por clases diamétricas _____	23
Figura 11. Distribución de clases etarias _____	24
Figura 12. Fechas de establecimientos _____	26
Figura 13. Incremento radial promedio anual _____	27
Figura 14. Crecimiento radial acumulado por edad biológica _____	28
Figura 15. Cronologías de disturbios basadas en el crecimiento radial de los árboles del dosel superior de un bosque de <i>N. pumilio</i> _____	32

## 1. Introducción

En ecología de bosques, un disturbio es definido como cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura de la población, comunidad o ecosistema cambiando la disponibilidad de recursos, sustrato o el ambiente físico (Pickett y White, 1985). Las diversas especies y las comunidades forestales han estado permanentemente bajo la influencia de diversos regímenes de disturbio. En consecuencia, los disturbios naturales forman parte fundamental de los ecosistemas, ya que son eventos que crean condiciones para el establecimiento y el crecimiento de nuevos individuos (Sousa, 1984; Pickett y White, 1985; Oliver y Larson, 1990). Los disturbios en ecosistemas boscosos pueden ser diversos incluyendo los incendios, los ataques de insectos, las sequías, las inundaciones, las actividades agrícolas o el aprovechamiento forestal, entre otros (Oliver y Larson, 1996).

Los bosques Andino-patagónicos del sector sur de la Patagonia Argentina presentan características en su estructura que dan cuenta de la continua presencia de diversos disturbios (Veblen et al., 2004). Para los bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser, particularmente, los principales disturbios de gran escala que tienen influencia sobre la dinámica de estos comprenden a los incendios forestales, las avalanchas de nieve y las caídas masivas por viento (Eskuche, 1973). A pesar de los efectos que tienen sobre los bosques, el viento y las avalanchas han tenido menor atención que otros disturbios como por ejemplo los incendios forestales (Rebertus et al., 1997; Puigdefábregas et al., 1999; González, 2002; Frangi et al., 2005). En los bosques de *N. pumilio* los disturbios naturales como las caídas de árboles por vientos y las avalanchas de nieve son eventos frecuentes (Veblen, 1985a; Veblen, 1985b; Veblen et al., 1996a), por lo tanto, en algunos estudios se enfatiza el papel que cumplen dichos eventos en la dinámica de estos bosques (Mundo et al., 2007; Casteller et al., 2011; Amoroso et al., 2013).

El efecto que los vientos ejercen sobre los bosques varía en función de la magnitud (severidad e intensidad), la frecuencia de los mismos y la extensión del área afectada. En función de estos atributos es posible distinguir tres grandes tipos de efectos del viento en los bosques como las caídas masivas de árboles (del inglés *blowdown*), ondas de mortalidad (*waves*) y las caídas individuales (*treefall*) (Veblen et al., 1996b; Puigdefábregas et al., 1999; Fajardo y de Graaf, 2004; González et al., en prensa). Los bosques Andino-patagónicos son afectados por disturbios a pequeña escala, como la caída individual de árboles (*treefall*) generando una dinámica de claros (Veblen et al., 1977; Veblen et al., 1996b; Rebertus et al., 1997). Asimismo, los disturbios provocados por vientos también ocasionan caídas masivas de árboles (*blowdown*) donde las áreas con claros pueden alcanzar superficies de hasta 1 km<sup>2</sup> (Rebertus y Veblen, 1993). En estos claros, posteriormente, se establece una densa regeneración que crece vigorosamente en altura hasta colonizar por completo el área disturbada, quedando en pie algunos individuos aislados remanentes del rodal original. Teóricamente en el caso de caídas masivas por viento, donde la nueva generación puede establecerse a partir de la regeneración preexistente, podrían originarse rodales extremadamente coetáneos (Bava, 1997). Los primeros antecedentes del estudio de los disturbios producidos por viento en los bosques de *Nothofagus* en Argentina fueron realizados en Sierra de las Pinturas, en la provincia de Tierra del Fuego (Rebertus et al., 1997). También, en la bahía del Buen Suceso en la provincia del Tierra del Fuego, se estudió la ocurrencia de ondas de mortalidad producidas por los volteos por vientos en bosques maduros de *Nothofagus betuloides* y se describió la mortalidad como bandas paralelas entre sí y perpendiculares a la dirección de los vientos predominantes (Puigdefábregas et al., 1999). Recientemente, se estudió la dinámica y la historia de volteos por vientos de bosques de *N. pumilio* en la provincia de Santa cruz, en los valles del Río Toro y del Río de las Vueltas (Ruiz, 2013).



Por su parte, los efectos que producen las avalanchas de nieve en la dinámica de los bosques depende del tipo y el tamaño de la avalancha (Burrows y Burrows, 1976). A lo largo de su recorrido, las grandes avalanchas producen daños en los bosques, a causa de la nieve, rocas y fragmentos de vegetación que impactan en los árboles. Asimismo, las pequeñas avalanchas pueden inclinar o arrasar árboles y además quebrar las ramas laterales de los árboles (Casteller, 2009). Las avalanchas de nieve son disturbios naturales que generalmente alteran la estructura y la dinámica de los bosques de *N. pumilio* en la Patagonia Argentina (Mundo et al., 2007; Casteller, 2009). La ocurrencia de avalanchas en los bosques de *N. pumilio* puede constatarse a través de cicatrices y cambios en los patrones del crecimiento radial en los árboles, entre otros (Mundo et al., 2007). Específicamente, la utilidad de *N. pumilio* para datar avalanchas de nieve fue estudiada inicialmente en el valle Martial en la provincia de Tierra del Fuego (Mundo et al., 2007). Paralelamente se reconstruyó la ocurrencia de eventos de avalanchas de nieve en los bosques de *N. pumilio* en la Loma de las Pizarras y el Lago del Desierto, ambos situados en la provincia de Santa Cruz (Casteller et al., 2009).

Dado que los disturbios alteran la estructura y la composición florística de los bosques, es importante determinar y comprender la respuesta natural de la vegetación a estas alteraciones. A veces no existe la posibilidad de evaluar los cambios de la vegetación a través del tiempo, por esta razón, en el diseño de muchos estudios se incluyen bosques de diferentes edades dentro de una misma área para construir una cronosecuencia (Fredericksen y Mostacedo, 2000). Los parámetros más comunes que se utilizan para describir la estructura de un bosque son las distribuciones diamétricas o diámetros a la altura del pecho, el área basal, la biomasa, la altura total de los árboles, las edades y la densidad poblacional de un rodal (Husch et al., 2002). Las parcelas permanentes, por su parte, son útiles para las actividades de monitoreo a largo plazo, ya que permiten conocer la estructura y la dinámica actual del rodal (Contreras et al., 1999).

Sin embargo, la utilización de métodos dendroecológicos, ofrece mayores posibilidades, ya que permite obtener información precisa acerca de la dinámica del rodal, de la influencia y el régimen de los disturbios en tiempos pasados (Veblen, 1989; Bergeron et al., 2002; Pollman, 2003). Otras aplicaciones específicas de los métodos dendroecológicos, es el estudio de las liberaciones o supresiones del crecimiento provocadas por disturbios (Kitzberger et al., 2000).

En numerosas regiones de América del Sur, los anillos de crecimiento han sido exitosamente empleados para determinar la edad de los árboles, las tasas de crecimiento y las relaciones clima-crecimiento (Lara y Villalba, 1993; Villalba et al., 1998; Villalba et al., 2003). Asimismo, los anillos de los árboles fueron empleados para reconstruir la historia de diversos disturbios en diferentes sectores de los Andes Patagónicos (Kitzberger et al., 1997; Villalba y Veblen, 1998; Veblen et al., 1999; Villalba, 2000; González, 2002; Casteller et al., 2009; Paritsis et al., 2009; Casteller et al., 2011; Palacios, 2013; Ruiz, 2013). Estas reconstrucciones han permitido, en algunas situaciones, estudiar la dinámica de poblaciones y comunidades arbóreas, a través del estudio de la estructura etaria, los patrones temporales y espaciales de establecimiento de individuos. A pesar de todo esto, se desconoce de la existencia de cronologías de disturbios desarrolladas a partir de los cambios en el crecimiento de los árboles del dosel para los bosques Andino-patagónicos. Una cronología de disturbios es una escala de registros que indica la frecuencia y la magnitud de los disturbios en un determinado rodal, como así también los individuos que se establecieron en claros (Lorimer y Frelich, 1989). Existen varios ejemplos recientes de la aplicación de métodos dendroecológicos en estudios que se han centrado en la reconstrucción de eventos de disturbios provocados por la acción de diferentes agentes a través de la construcción de cronologías de disturbios en los bosques templados de Europa y de Norte América (Lorimer y Frelich, 1989; Splechtna et al., 2005; Nagel et al.,

2007; Firm et al., 2009; Svoboda et al., 2012); sin embargo su utilidad no ha sido puesta a prueba en los bosques del sector sur de la Patagonia Argentina.

El conocimiento de los diferentes regímenes de disturbios y su efecto en la estructura y dinámica en los bosques de *N. pumilio* en el sector sur de la Patagonia Argentina es incipiente. Determinar los efectos y las causas de los disturbios (volteos por vientos y avalanchas de nieve) en sitios de particular importancia ayudará a comprender mejor la dinámica de esta especie a lo largo de la Patagonia Argentina. Asimismo, conocer los efectos de los disturbios como los volteos por vientos y las avalanchas de nieve que tienen sobre la estructura y la dinámica puede ayudar a determinar la frecuencia y los principales factores de estos eventos. Es de gran interés entonces contar con un conocimiento completo sobre estos procesos. Continuar adquiriendo conocimientos sobre los fenómenos que afectan al funcionamiento de los bosques, permitirá tomar decisiones acertadas sobre el manejo y la conservación de los bosques de *N. pumilio* en áreas montañosas del sur de la Patagonia Argentina.

## 2. Objetivos

### 2.1 Objetivo general

El objetivo del trabajo propuesto es reconstruir, empleando técnicas dendroecológicas, el efecto de las variaciones temporales y espaciales de disturbios como las avalanchas de nieve y los volteos por viento, sobre la estructura y dinámica de los bosques de *Nothofagus pumilio* a diferentes altitudes en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz, Argentina.

La hipótesis que guía el presente estudio establece que la diferente intensidad y frecuencia de los disturbios, como los volteos por viento y las avalanchas de nieve, provocan profundos cambios en la estructura, funcionamiento y dinámica en los bosques

de *N. pumilio* en áreas montañosas de la Patagonia Argentina, y que su vez esto varía a diferentes altitudes.

## 2.2 Objetivos particulares

Para lograr el objetivo general propuesto se plantean los siguientes objetivos específicos:

- a) Describir la estructura del bosque, incluyendo la proporción de individuos vivos/muertos y el estado del fuste muerto al momento del muestreo, las distribuciones por clases diamétricas, de alturas, de edades, la densidad del rodal, y la presencia de renovales en el sotobosque.
- b) Determinar, a través del fechado y medición del ancho de los anillos, las tasas de crecimiento radial de los individuos y los patrones de establecimiento y mortalidad en el tiempo.
- c) Emplear técnicas dendroecológicas para cuantificar el establecimiento de árboles en claros y los cambios en los patrones de crecimiento de los árboles del dosel, y así construir cronologías de disturbios.

## 3. Materiales y Métodos

### 3.1. Área de Estudio

El área de estudio se encuentra ubicado en los Andes patagónicos del sector sur, específicamente en los bosques de *Nothofagus pumilio*, en el valle del Río Toro (49°22' S; 72°55' O), provincia de Santa Cruz, Argentina (Figura 1).

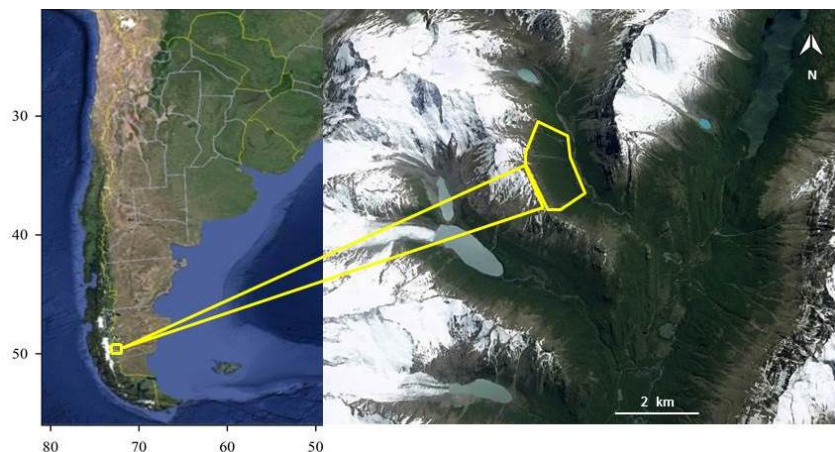


Figura 1. Mapas de ubicación del sitio de estudio en la Patagonia Argentina. A la izquierda se indica la ubicación en la República Argentina y a la derecha en más detalle, delimitada por un área de líneas de color amarillo, se indica la ubicación específica del sitio de muestreo en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz.

Estos bosques se extienden a lo largo un gradiente altitudinal que varía de este a oeste, entre los 500 a los 1150 m de altitud. El relieve es abrupto y escarpado, representado por montañas, valles glaciares, ríos y arroyos en pronunciadas pendientes y numerosos lagos. En áreas englazadas y sus alrededores, se producen avalanchas de roca, detritos y nieve (Villegas et al., 2004). Los suelos generalmente son de textura franco arcillosa y se caracterizan por la ausencia de horizontes en su perfil (Villegas et al., 2007). El clima de esta región es templado a frío y húmedo con nevadas invernales y heladas durante casi todo el año. En general, a 40° de latitud sur y a lo largo de sólo 80 km, la precipitación puede variar de 3000 mm/año en el lado oeste de los Andes a menos de 500 mm/año sobre el ecotono bosque/estepa. La precipitación total anual del sitio más cercano al área de estudio registrada en la estancia Los Huemules (460 msnm) es mayor a los 1000 mm y la temperatura media anual alcanza los 6° C (período 2007-2012). Por otra parte, la temperatura varía tanto en forma latitudinal como altitudinal en el valle del Río Toro. A lo largo de este gradiente, la temperatura media anual varía de 6°C a 760 m

de altitud a menos de 2°C a 1100 m de altitud y se registra una humedad relativa promedio del 63 al 79 % (Srur et al., 2008).

### 3.2 Distribución de la especie

El género *Nothofagus* forma parte de la familia Nothofagaceae (Zuloaga y Morrone, 1999), estrechamente emparentado con las “hayas” del género *Fagus*, conocidas en el Hemisferio Norte. De hecho, su nombre latín significa “falsa haya”. Este género con un total de 40 especies en el mundo, habita exclusivamente los continentes de Oceanía y América. En América del Sur se encuentran nueve especies, todas ellas formando el bosque Andino-patagónico distribuido en Argentina y Chile (Dimitri, 1982).

La especie *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (“Lenga”), abarca un amplio rango de distribución, particularmente en ambientes altoandinos de la Patagonia Argentina. Esta especie puede encontrarse desde el paralelo 36° 41' hasta el 54° 53'S (Donoso, 1993; Unidad del Sistema de Evaluación Forestal (UMSEF), 2002). En Argentina esta especie se distribuye en una estrecha franja desde el centro de la provincia de Neuquén hasta el archipiélago de Tierra del Fuego, ocupando una superficie aproximada de 1200000 hectáreas de bosque (Bava, 1997). Los árboles de *N. pumilio* se distribuyen desde los 1700-1800 msnm en el norte de la Patagonia, hasta los 600-700 msnm en Tierra del Fuego (Tortorelli, 1956; Barrera et al., 2000; Cuevas, 2002). Los árboles de *N. pumilio* tienden a formar estrechos ecotonos en su límite oriental, a lo largo de su amplia distribución geográfica (Donoso, 1993). Esta especie se caracteriza por presentar una multietaneidad formada por bosquetes coetáneos, observándose en algunos casos rodales hasta con 3 o 4 estratos, correspondiendo cada uno a una generación de árboles con edades y estados de desarrollo similar (Rebertus y Veblen, 1993). En el área de estudio propuesta, *N. pumilio* puede alcanzar diferentes tasas de crecimiento radial promedio, estas varían de 0,63 a 1 mm/año (Srur et al., datos inéditos). Estas

características hacen que esta especie sea de gran importancia forestal por la buena calidad de su madera siendo sus principales usos la construcción y carpintería (Rechene y Gonda, 1992).

### 3.3 Características de la especie

La especie *N. pumilio*, es un árbol monoico, caducifolio, de hojas alternas coriáceas, obtusas, de borde crenado, de 2-3 cm de largo y provistas de una escotadura internerval (Parodi, 1987). Durante el otoño, las hojas varían de color verde oscuro a tonalidades rojo-morados, hasta que se desprenden con las primeras nevadas. La corteza de su tronco es de color gris oscura con grietas longitudinales. Las flores femeninas y masculinas son solitarias, estas últimas contienen entre 15 a 20 estambres y florecen en primavera. Los frutos son trígonos pubescentes que se encuentran protegidos por una cápsula bivalva con segmentos lineares (Parodi, 1987).

Los árboles de *N. pumilio* varían ampliamente de aspecto y tamaño en respuesta a los factores climáticos y a la altitud, encontrándose individuos de gran tamaño en áreas más bajas y disminuyen consistentemente en altura a medida que asciende por las laderas, hasta llegar a individuos enanos o achaparrados (Figura 2) (Veblen et al., 1977). Esta especie en su crecimiento achaparrado puede alcanzar un metro de altura, mientras que en su desarrollo arbóreo se encuentran ejemplares de hasta 30 m de altura y con diámetros de hasta 1,5 m (Donoso, 1978). *N. pumilio* es una especie relativamente longeva que puede alcanzar una edad de más de 400 años (Rebertus y Veblen, 1993; González, 2002). Los árboles de *N. pumilio* poseen anillos de crecimiento bien definidos y generalmente el fuste tiene una buena uniformidad circular. Estas características hacen que esta especie haya sido empleada en múltiples estudios dendroecológicos, ya que sus anillos son sensibles a las variaciones climáticas y registran diferentes disturbios (Boninsegna, 1992). A través de técnicas dendrocronológicas, en los bosques Andino-

patagónicos se identificó con precisión anual distintos eventos como volteos de árboles por vientos fuertes, incendios, avalanchas de nieve, ataques de orugas defoliadoras y decaimiento forestal (Puigdefábregas et al., 1999; González, 2002; Casteller et al., 2009; Palacios, 2013; Ruiz, 2013; Rodríguez Catón, 2014).



Figura 2. Estructuras morfológicas de *N. pumilio* creciendo en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz, Argentina. La imagen de la izquierda corresponde a bosque de menor altitud, con árboles de fuste alto y recto. En el centro, está representado un rodal en una ladera con ejemplares achaparrados. A la derecha, ejemplares en un bosque de transición (situado entre el bosque a menor altitud y el límite altitudinal).

### 3.4 Muestreo dendrocronológico

En un bosque de *N. pumilio* situado en el valle del Río Toro, se tomaron mediciones dasonómicas y muestras dendrocronológicas dentro de un bosque de aproximadamente 6 hectáreas. La metodología de muestreo utilizada fue la de dos transectas paralelas entre sí, dispuestas en forma perpendicular a la pendiente y a la dirección de los vientos predominantes en el área de estudio (Figura 3). Se estableció un punto inicial al azar en el extremo occidental del área de muestreo desde donde se ubicó una transecta de aproximadamente 1750 m de longitud y a una altitud promedio de



aproximadamente 886 msnm. Paralela a dicha transecta inicial se estableció otra a una altitud promedio de 738 msnm y con una distancia de 1600 m de largo.

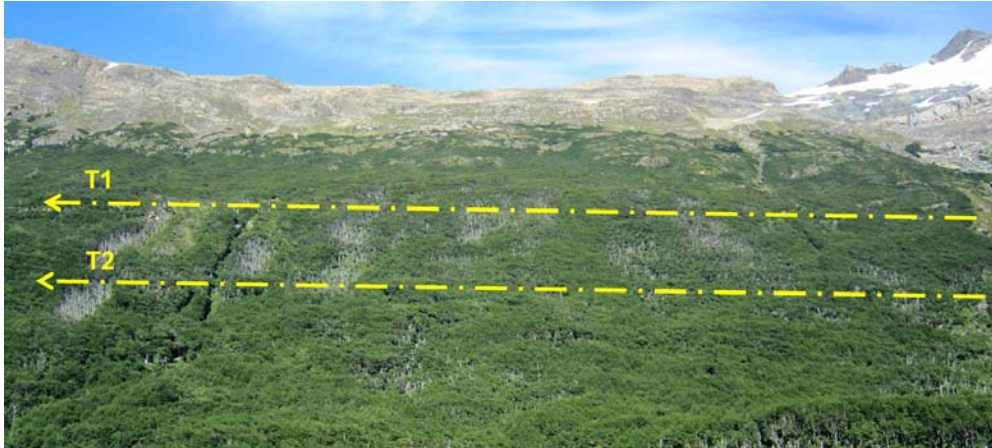


Figura 3: Posición y dirección de las transectas en el sitio de muestreo. Las flechas de color amarillo indican la ubicación de las dos transectas de muestreo en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz. La flecha superior corresponde a la transecta 1 (T1) y la inferior a la transecta 2 (T2).

El diseño de muestreo fue el del método de los cuadrantes centrados en un punto o método de distancia a un punto (Cottam y Curtis, 1956). En las dos transectas se establecieron puntos de muestreo cada 50 m totalizando 65 puntos de muestreo (34 en la transecta 1 y 31 en la transecta 2). En cada uno de los puntos de muestreo se dividió la zona que rodea al mismo en cuatro partes iguales o cuadrantes (en direcciones N-S y E-O), y en cada cuadrante se tomó cuenta del árbol más cercano al punto central con una altura superior a los 1,30 m (Figura 4). Para cada uno de los árboles se recolectó la siguiente información: 1) punto de muestreo y número de cuadrante, 2) la orientación y la distancia al punto de muestreo, 3) la especie y el número de ejemplar muestreado, 4) el diámetro a la altura del pecho (DAP), 5) la altura total del árbol estimada a través de un hipsómetro, y 6) si el ejemplar muestreado se encontraba vivo o muerto. Además se

tomaron datos describiendo el estado del fuste de los individuos muertos al momento del muestreo, si se encontraban en pie, partidos o volteados, y la existencia de daños en la copa. Por cada individuo muestreado se obtuvieron entre una o dos muestras leñosas (tarugos) utilizando un barreno de incremento de Pressler. Las muestras fueron tomadas aproximadamente a 0,40 m del nivel del suelo. En el caso de los árboles muertos se extrajeron un mínimo de dos muestras para garantizar la presencia de corteza o del último anillo de crecimiento; de no ser posible el empleo de barreno, se tomaron secciones transversales con la ayuda de un serrucho. En el centro de cada punto de muestro se ubicó además una parcela 1 m<sup>2</sup> en donde se documentó el número de renovales (individuos con una altura inferior a los 1,30 m) de las principales especies leñosas.

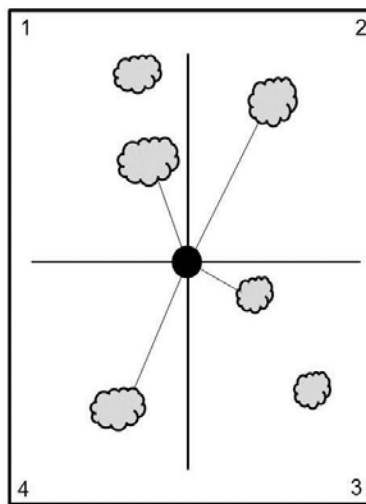


Figura 4. Esquema del método de los cuadrantes centrados en un punto de Cottam y Curtis (1956). El círculo de color negro indica el punto central ubicado en la transecta. Las líneas en forma de cruz dividen los cuatro cuadrantes y las líneas de color gris desde el punto central al individuo más cercano, representan las distancias calculadas.

### 3.5 Procesamiento de las muestras

Las muestras obtenidas con barrenos de incrementos se montaron sobre placas de madera en el laboratorio de dendrocronología. Las mismas, junto a las secciones transversales, fueron posteriormente pulidas con lijas de granulometría de densidad creciente (80 a 600 granos/cm<sup>2</sup>), obteniéndose superficies lisas y sin imperfecciones hasta lograr una correcta visualización del arreglo anatómico que determina la delimitación de los anillos de crecimiento (Stockes y Smiley, 1968). El fechado visual se realizó con ayuda de una lupa binocular iniciando la datación de los anillos desde la corteza hacia la médula. Los anillos anuales de crecimiento fueron correctamente datados al año de comienzo de formación del leño siguiendo la convención para el hemisferio sur de Schulman (1956), para el cual se designa a cada anillo el año calendario en el cual este comienza a formarse. Finalmente se procedió a medir el ancho de los anillos de crecimiento. Los mismos fueron medidos en dirección perpendicular a los tejidos radiales desde la médula hacia la corteza en una tableta Velmex UniSlide conectada a un contador digital con una precisión de 0,001 mm. Para verificar la calidad del fechado visual se utilizaron anillos marcadores y el programa COFECHA (Holmes, 1983a), este software permitió controlar la calidad de las series medidas y establecer relaciones estadísticas entre el espesor de los anillos indicando los posibles errores en el procedimiento de fechado, la falta de anillos, la presencia de falsos anillos o paquetes de anillos. Se utilizó la librería de programas dendrocronológicos Dendrochronology Program Library (DPL), como el programa EDT, para editar y aplicar posibles correcciones a las mediciones (Holmes, 1983b). En las muestras en donde la médula estaba ausente se estimó el número de anillos faltantes según las fórmulas y procedimientos descritos por Duncan (1989). Para la aplicación de este método se midió el arco y el ancho del primer anillo incompleto y la medición conjunta de los tres anillos siguientes en la muestra. En las muestras donde la médula

estuvo ausente se calcularon los anillos faltantes en 110 árboles y no se pudieron estimar en 13 árboles por deformidades en el leño.

### 3.6 Análisis de los datos

#### 3.6.1 Características estructurales

Para el total de los individuos muestreados de las dos transectas, se cuantificó la proporción de árboles vivos y muertos. Asimismo se cuantificó las proporciones del estado del fuste al momento del muestreo en árboles muertos en pie, partidos y volteados. El estado de fuste muerto al momento del muestreo fue calificado en categorías y se cuantificó en proporciones (Mitchell, 2007). También se procedió a calcular los promedios de las alturas de los árboles vivos, los diámetros, las edades, el área basal por hectárea, la densidad poblacional de renovales y de árboles vivos y muertos. La densidad de los individuos adultos en cada punto de muestreo se estimó de la siguiente manera:

$$\text{Árboles/ha} = \frac{10000}{\left[ \frac{(D1 + D2 + D3 + D4)}{4} \right]^2}$$

donde D1, D2, D3 y D4 son las distancias respectivas desde el punto de muestreo a los árboles vivos y muertos mayores a 1,30 m de altura.

Para los árboles muertos, y a través de la datación del último anillo próximo a la corteza, se determinaron los años con eventos de mortalidad. Del total de 31 árboles muertos, no se determinaron las fechas de mortalidad en 5 árboles por la ausencia de corteza o podredumbre de los anillos cercanos a la misma.

Para una mejor interpretación de los resultados, se construyeron para cada transecta gráficos de barras verticales de las proporciones de árboles vivos y muertos, como así también de las proporciones del estado del fuste muerto al momento del muestreo (en pie, partidos y volteados). La estructura de una población de árboles puede inferirse a partir de la distribución de frecuencias de individuos en clases de edades,

también llamadas estructuras etarias. Por lo tanto, se construyeron histogramas de clases de edades de los ejemplares muestreados, como así también de la distribución de las clases de alturas y diamétricas. Asimismo, se elaboraron histogramas de las fechas de mortalidad, con el objetivo de reconstruir los patrones de mortalidad en el tiempo.

Para el análisis estadístico se utilizó el programa INFOSTAT (Di Rienzo et al., 2013). Se efectuó un análisis de Chi-cuadrado para estimar las diferencias de las proporciones de árboles vivos y muertos entre transectas. En las categorías cualitativas del estado del fuste de los árboles muertos en pie, partidos y volteados, las diferencias de proporciones entre las dos transectas se estimaron con una prueba exacta de Fisher. Para analizar las diferencias de los valores medios de edades y de alturas de árboles vivos, diámetros y área basal de árboles vivos y muertos de las dos transectas, se utilizó el test t- de student. El nivel de significancia para todos los análisis estadísticos fue de 0,05.

### 3.6.2 Dinámica

Utilizando las muestras correctamente fechadas y las mediciones de los anillos de crecimiento, se determinaron los años de establecimiento y el incremento radial por año de los árboles (vivos y muertos) de ambas transectas, los cuales fueron graficados. Se procedió a la construcción de curvas de crecimiento radial acumulado, empleando el programa AGE. Este programa forma parte de la Librería de Programas para Dendrocronología (DPL) (Holmes, 1983b).

Finalmente se construyeron cronologías de disturbios a partir del estudio de las tasas iniciales de crecimiento y de los cambios abruptos en el crecimiento de los árboles de ambas transectas (Lorimer y Frelich, 1989; Fraver y White, 2005; Splechtna et al., 2005; Firm et al., 2009). Una cronología de disturbios es una escala de registros que indica la frecuencia y la magnitud de los disturbios en un determinado rodal a partir de los

cambios en el crecimiento radial de los árboles del dosel, como así también los individuos que se establecieron en claros (Lorimer y Frelich, 1989).

La cuantificación de los aumentos en el crecimiento radial o “liberaciones” en los individuos se realizó utilizando la técnica propuesta por Nowacki y Abrams (1997) y el programa JOLTS del DPL (Holmes, 1999). La metodología utilizada por Nowacki y Abrams para detectar liberaciones de los individuos remanentes calcula el porcentaje de cambio en el crecimiento (PCC) año a año sobre las series individuales utilizando la siguiente ecuación:

$$PCC = \frac{M2 - M1}{M1} \times 100$$

donde M1, es el promedio de ancho de anillos de los 10 años previos incluyendo el año calculado y M2 es el promedio de los 10 años siguientes. Se calcularon los porcentajes de cambio en el crecimiento en cada serie de anillos de los árboles, a excepción de los primeros y últimos diez años.

Con el fin de reconstruir los eventos pasados de disturbios que producen aperturas en el dosel, se trabajó con los porcentajes de cambio en el crecimiento radial (liberaciones) en el ancho de los anillos de *N. pumilio*. La determinación del criterio de liberación se realizó mediante diferentes vías de análisis. En una primera instancia, se graficaron las series individuales de cada árbol de *N. pumilio* muestreado (Figura 5). Esto permitió una exploración del grado de liberaciones encontradas en los individuos, así como también el tiempo durante el cual el período de liberación resultaba sostenido. A pesar de que el método de la media móvil (Nowacki y Abrams, 1997) tiende a eliminar cambios en el crecimiento no asociados a disturbios en el dosel, liberaciones sostenidas por unos pocos años o “falsas liberaciones “ pueden ocurrir por las tendencias climáticas a corto plazo (Rubino y McCarthy, 2004). La inspección visual de las series de ancho de anillos confirmaron que liberaciones sostenidas por menos de 4 años de duración

podieron haber sido el resultado de la variabilidad en el crecimiento del árbol relacionadas a eventos climáticos extremos y por lo tanto no estuvieron relacionadas con perturbaciones en el dosel del bosque (Amoroso y Larson, 2010). En este estudio se consideraron como indicadores de disturbios a las liberaciones donde el porcentaje de cambio en el crecimiento superó el 50 y el 100 % y además se mantuvieron al menos por cuatro años consecutivos. Las liberaciones mayores al 50 % se consideraron moderadas y las superiores al 100 % correspondieron a liberaciones severas (Firm et al., 2009).

En el sotobosque de los bosques puros de *N. pumilio*, se encuentran bancos de renovales que aprovechan los recursos que se liberan al producirse una apertura del dosel debido a disturbios naturales (Skrut et al., 1997; Cuevas y Arroyo, 1999). Para identificar a los árboles que se establecieron en claros, se aplicó la metodología utilizada en otros estudios, basada en la detección de altas tasas iniciales de crecimiento (Lorimer y Frelich, 1989; Splechtna et al., 2005; Nagel et al., 2007; Svoboda et al., 2012). La aplicación de este método consiste en agrupar a todos los árboles muestreados en dominantes y suprimidos a través de su altura y calcular para cada uno el crecimiento promedio de los últimos diez años. El valor del crecimiento promedio correspondiente al percentil 95 de la serie de los árboles suprimidos (0,96 mm/año) se toma posteriormente como umbral para determinar el establecimiento de individuos nuevos en claros a partir de la comparación del mismo con la tasa promedio inicial de crecimiento (Lorimer y Frelich, 1989). Para esto se calculó posteriormente el crecimiento inicial promedio desde el año 6 al 15 (10 años) y se lo comparó con el umbral anteriormente obtenido (Fraver y White, 2005). Los árboles que superaron la tasa de crecimiento inicial promedio de 0,96 mm/año fueron considerados como establecidos en claros. A estos se les determinó la fecha de establecimiento y fueron agrupados cronológicamente por década (Lorimer y Frelich, 1989; Fraver y White, 2005).

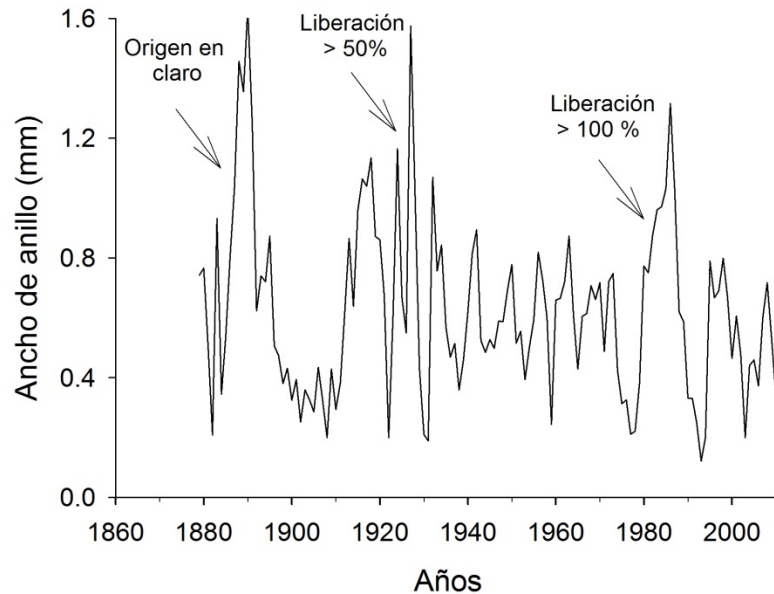


Figura 5. Serie de ancho de anillo (mm) para un individuo de *N. pumilio* en el valle del Río Toro. Las flechas indican a) origen en claros como resultado de las altas tasas de crecimiento inicial y b) liberaciones mayores al 50 y al 100 % resultado de los cambios abruptos en el crecimiento luego de la ocurrencia de un evento de disturbio en el dosel.

Finalmente, y para construir la cronología de disturbios de ambas transectas, se determinó para cada década el número total de árboles que presentaron liberaciones moderadas (50 %) y severas (100 %) y aquellos originados en claros. Seguido, se determinó el porcentaje de estos eventos con respecto al total de árboles establecidos en el tiempo (Lorimer y Frelich, 1989). Se graficaron los porcentajes de árboles que mostraron liberaciones (50 y 100 % respectivamente) y origen en claros en un gráfico de barras verticales superpuestas agrupados por décadas, configurando de esta forma la cronología de disturbios (Lorimer y Frelich, 1989; Splechtna et al., 2005; Svoboda et al., 2012).



## 4. Resultados

### 4.1 Características estructurales

La proporción de individuos vivos y muertos fueron aparentemente similares para las transectas estudiadas. Mientras que la transecta 1 presentó una proporción de 0,87 árboles vivos y 0,13 de árboles muertos, en la transecta 2, esta proporción varió entre 0,90 y 0,10 árboles vivos y muertos, respectivamente (Figura 6). Sin embargo, ambas transectas no presentaron diferencias significativas ( $X^2 = 0,58$ ; g.l. = 1.;  $p$ -valor = 0,89).

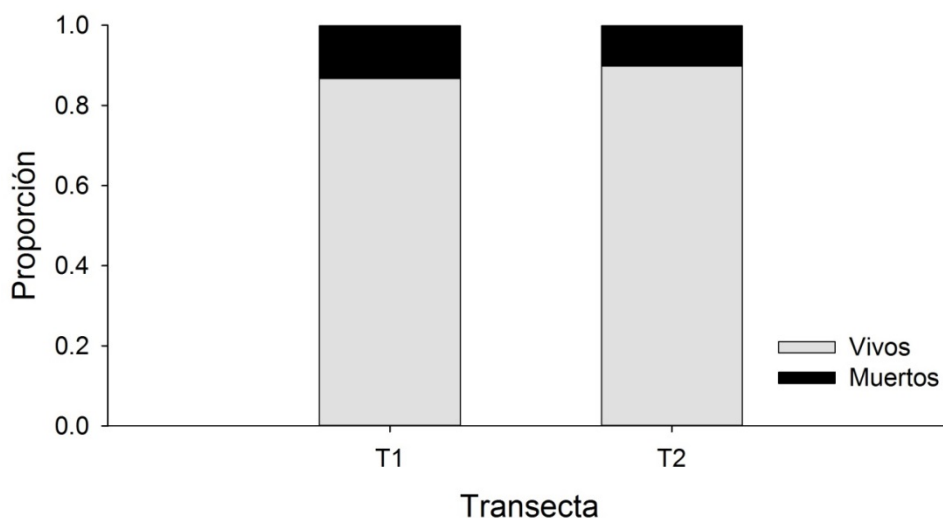


Figura 6. Proporción de árboles de *N. pumilio* vivos (color gris) y muertos (color negro) en dos transectas ubicadas en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz.

Las proporciones del estado del fuste muerto al momento del muestreo fue diferente en las transectas estudiadas (Figura 7). En la transecta 1, la proporción de árboles muertos en pie, fue de 0,89 y el 0,11 correspondió a árboles muertos partidos, cabe destacar que en esta transecta no se encontraron árboles muertos volteados (Figura 7). En la transecta 2, por su parte, el 0,54 correspondió a árboles muertos en pie, mientras que, el 0,31 a muertos partidos y sólo el 0,15 a muertos volteados (Figura 7).

Sorprendentemente, las diferencias entre transectas no fueron significativas ( $p$ -valor Fisher = 0,09).

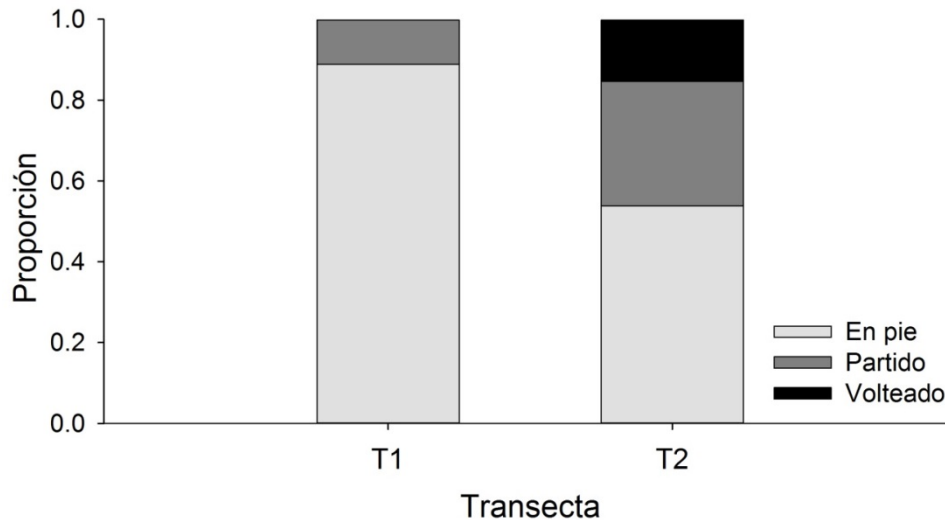


Figura 7. Proporción del estado del fuste muerto al momento del muestreo en dos transectas en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz. Las barras de color gris claro, gris oscuro y negras representan a los individuos muertos en pie, muertos partidos y muertos volteados, respectivamente.

El intervalo promedio entre eventos de mortalidad fue de 4,5 y 8,2 años en la transecta 1 y 2, respectivamente. En la transecta 1 la frecuencia de los eventos de mortalidad varió desde un año hasta 11 años, mientras que la transecta 2 registró una frecuencia mínima de un año y una máxima de 15 años (Figura 8). En la transecta 1 se observaron fechas de mortalidad durante el período 1955-2011. Mientras que se registró la muerte de dos individuos en los años 1989, 1990, 2004, 2008 y 2011, sólo se registró la muerte de un solo individuo para el resto de las fechas (Figura 8). En la transecta 2, se observaron eventos de mortalidad de solamente un individuo durante el período 1942-2008, sin registrarse la muerte de dos o más árboles en un mismo año (Figura 8). Las

fechas de los eventos de mortalidad en ambas transectas sólo coincidieron para el año 2008.

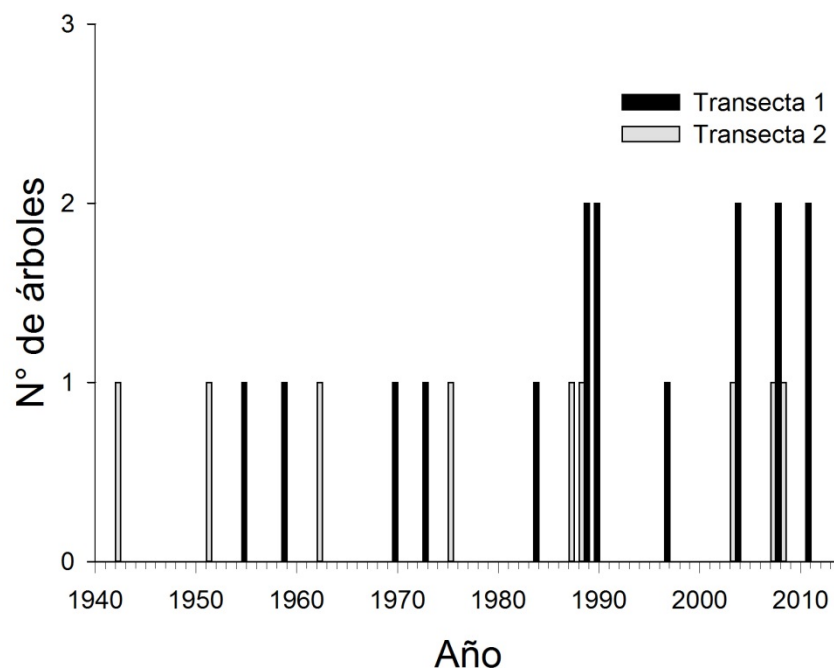


Figura 8. Distribución de individuos muertos por fecha de mortalidad en dos transectas ubicadas en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz.

El promedio de la altura para ambas transectas resultó de 6,7 m. En la transecta 2 los árboles alcanzaron alturas promedio de 8,2 m, mientras que en la transecta 1 sólo lograron 5,3 m, siendo estas diferencias significativas ( $t$ -valor = 7,62;  $p < 0,012$ ) (Figura 9). En la transecta 1, los árboles vivos alcanzaron la clase de altura de 14 m, la máxima frecuencia se observó en la clase de altura 6 y la mínima correspondió a la clase de 14 m (Figura 9). Para la transecta 2, la frecuencia de clases de alturas fue hasta los 16 m de altura. La máxima frecuencia se observó en la clase de altura 10 y la mínima correspondió a la clase de 16 m (Figura 9).

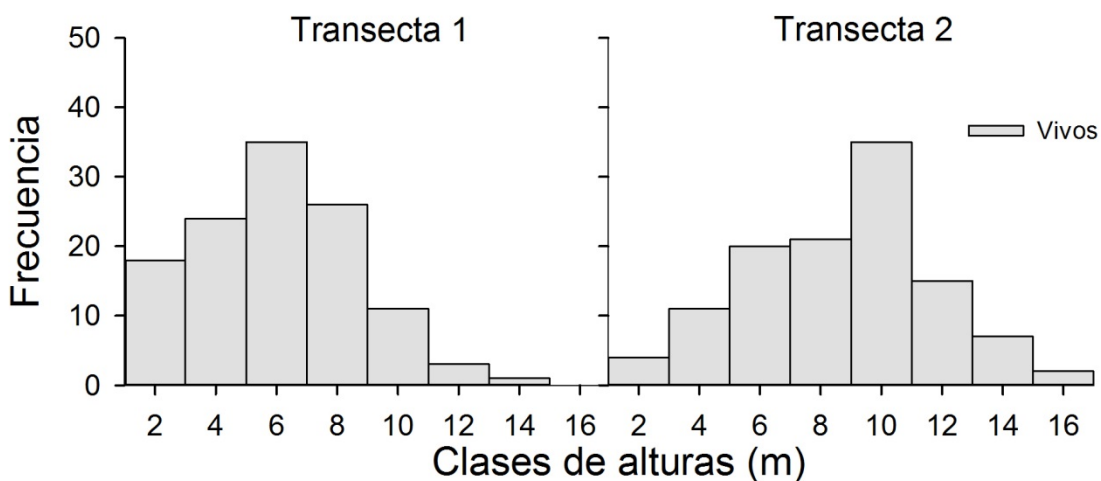


Figura 9. Distribución de clases de alturas para los árboles vivos (gris) en dos transectas ubicadas en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz. Las clases de alturas indican el límite superior del intervalo (clase 2  $\leq$  2 m, clase 4 = 2,01 - 4 m, etc.).

La marcada tendencia de mayor altura promedio en la transecta 2, también se observó en los diámetros promedio. Mientras que la transecta 2 obtuvo un valor de 24,8 cm, la transecta 1 alcanzó un diámetro promedio de 16 cm resultando estos valores significativamente diferentes ( $t$ -valor = 5,47;  $p < 0,001$ ). El diámetro promedio para las dos transectas en conjunto, por su parte, resultó de 20,4 cm. La frecuencia de clases diamétricas en ambas transectas presentó distribuciones diferentes (Figura 10). En la transecta 1, la mayor frecuencia para los árboles vivos correspondió a la clase diamétrica de 10 cm y la de menor frecuencia fue la clase diamétrica de 70 cm. En esta misma transecta, la máxima frecuencia de árboles muertos se observó en la clase diamétrica de 20 cm (Figura 10). En la transecta 2, los árboles vivos con mayor frecuencia correspondieron a la clase diamétrica de 30 cm, mientras que la de menor frecuencia fue la clase diamétrica de 80 cm, siendo este valor el máximo alcanzado en esta transecta. La

máxima frecuencia de árboles muertos se observó en la clase diamétrica de 30 cm (Figura 10).

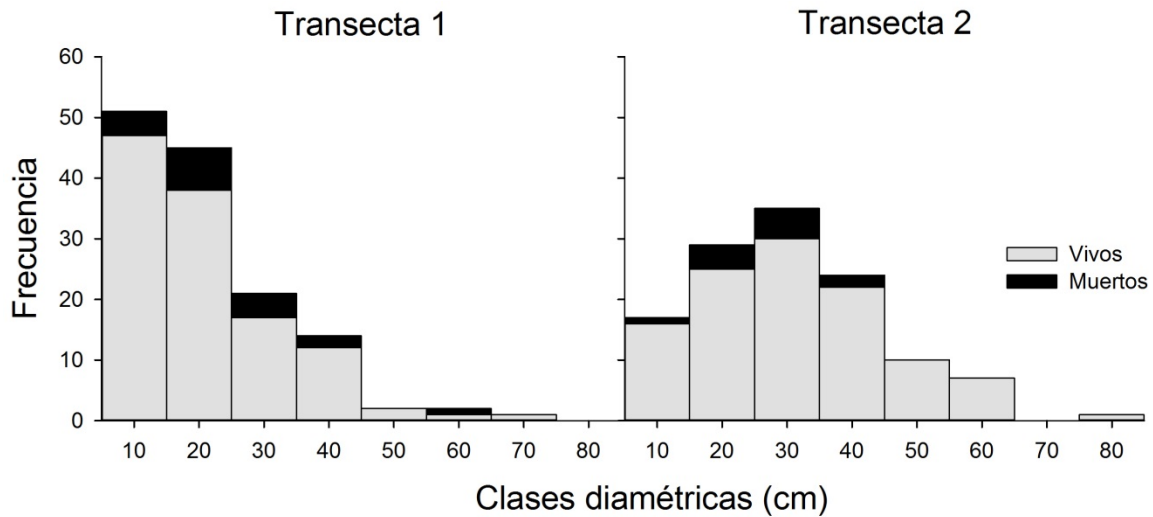


Figura 10. Distribución por clases diamétricas de los árboles vivos (gris) y muertos (negro) en dos transectas ubicadas en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz. Las clases diamétricas indican el límite superior del intervalo (clase 10  $\leq$  10 cm, clase 20 = 10,01 - 20 cm, etc.).

La edad promedio del bosque fue de 137 años, alcanzando la misma un valor de 128 años para la transecta 1 y un valor de 145 años para la transecta 2; resultando significativamente diferentes entre sí ( $t$ -valor = 2,14;  $p$  = 0,03). Las distribuciones etarias de ambas transectas, por su parte, presentaron un amplio rango de edades (Figura 11). En la transecta 1, la edad máxima alcanzada por los árboles vivos fue de 390 años y la mayor frecuencia de árboles vivos correspondió a la clase de edad de 125 años. En cambio, la distribución de clases de edades para los árboles muertos abarcó desde 75 hasta 310 años. (Figura 11). Para la transecta 2, la edad máxima alcanzada por los árboles vivos fue de 281 años. En esta transecta la máxima frecuencia de árboles vivos

se encontró en las clases de edades 145 y 155 años. En tanto que la distribución de clases de edades para los árboles muertos fue desde 65 hasta 165 años (Figura 11).

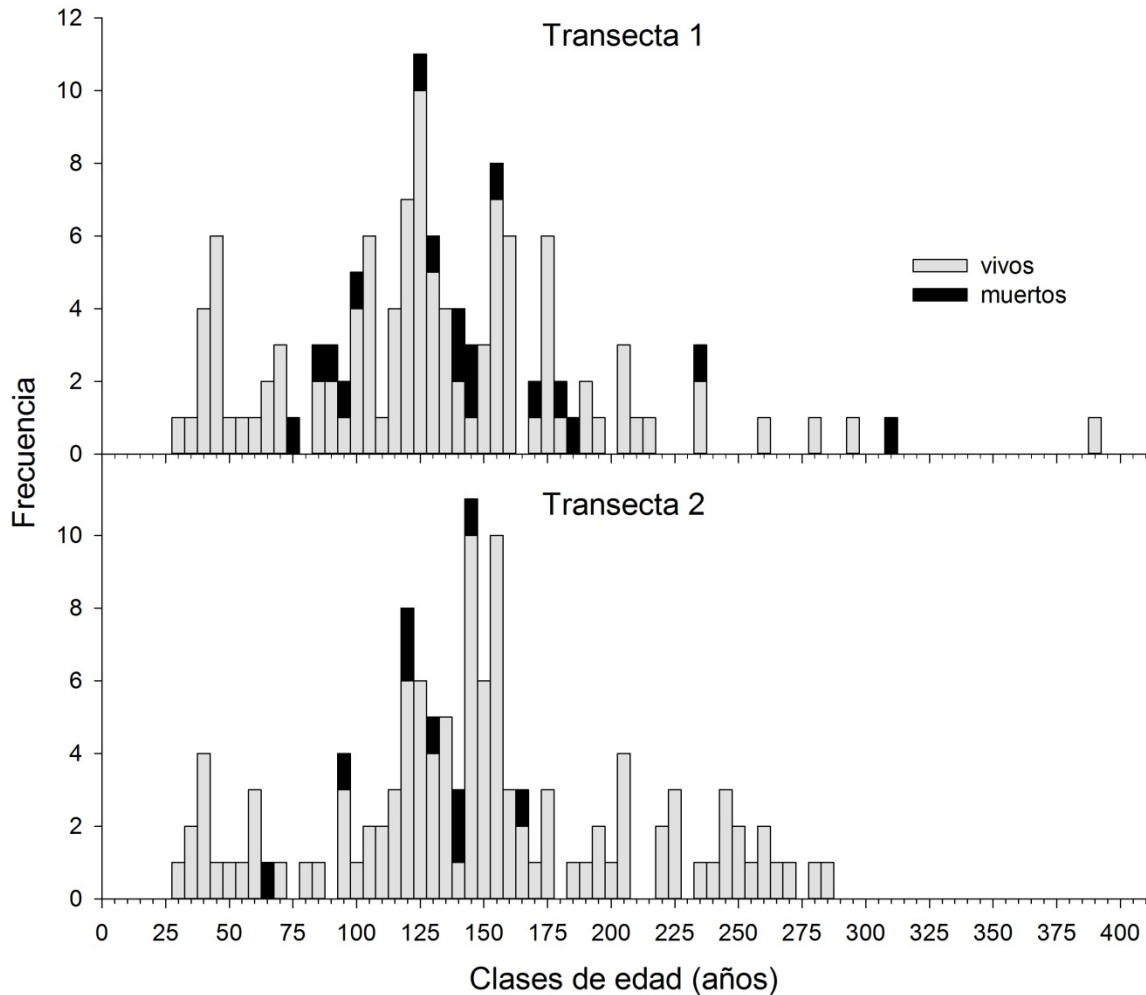


Figura 11. Distribución de clases etarias para los árboles vivos (gris) y muertos (negro) de las dos transectas ubicadas en un bosque de *N. pumilio* en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz. Las clases de edad indican el límite superior del intervalo (clase 30 = 26 - 30 años, clase 35 = 31 - 35 años, etc.).

La principal característica poblacional de un bosque es la densidad que se definió como el número de individuos por unidad de superficie. La densidad promedio de árboles adultos y de renovales alcanzó valores mayores en la transecta 1, situada a mayor altitud

(Tabla 1). Sin embargo, se observaron marcadas diferencias de densidad dentro de cada transecta (Tabla 1).

Tabla 1. Número de individuos adultos y renovales por hectárea (árboles vivos y muertos) en dos transectas ubicadas en un bosque de *N. pumilio* en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz.

		Promedio	Desvío estándar	Máximo	Mínimo
<b>Transecta 1</b>	árboles	6455	8063	35266	878
	renovales	11765	31668	140000	0
<b>Transecta 2</b>	árboles	4580	12854	56689	404
	renovales	343	11222	70000	0
<b>Promedio</b>	<b>árboles</b>	<b>5517</b>			
	<b>renovales</b>	<b>7601</b>			

El área basal por hectárea (árboles vivos y muertos) en el bosque estudiado fue en promedio de 80,5 m<sup>2</sup>/ha. La transecta 2 presentó un valor de área basal promedio significativamente mayor al de la transecta 1, 85,9 y 75, 1 m<sup>2</sup>/ha, respectivamente (t-valor = 7,45;  $p < 0,0001$ ).

#### 4.2 Dinámica

Las fechas de establecimiento de individuos en el tiempo presentaron algunas diferencias entre transectas (Figura 12). En ambas transectas se observó un aumento relativo del establecimiento de individuos a partir de la década de 1750, alcanzando valores máximos en 1850 y 1860 en la transecta 1 y 2, respectivamente. Posterior a estas décadas, el establecimiento de individuos disminuyó en forma abrupta hasta la década de

1930 cuando no se registró establecimiento de individuos. El establecimiento comenzó nuevamente en la década de 1940 hasta finales de 1980 (Figura 12). En la transecta 1, el rango de distribución de establecimiento comenzó en 1600 y en la transecta 2 en 1710, abarcando hasta la década de 1980 en ambas transectas (Figura 12).

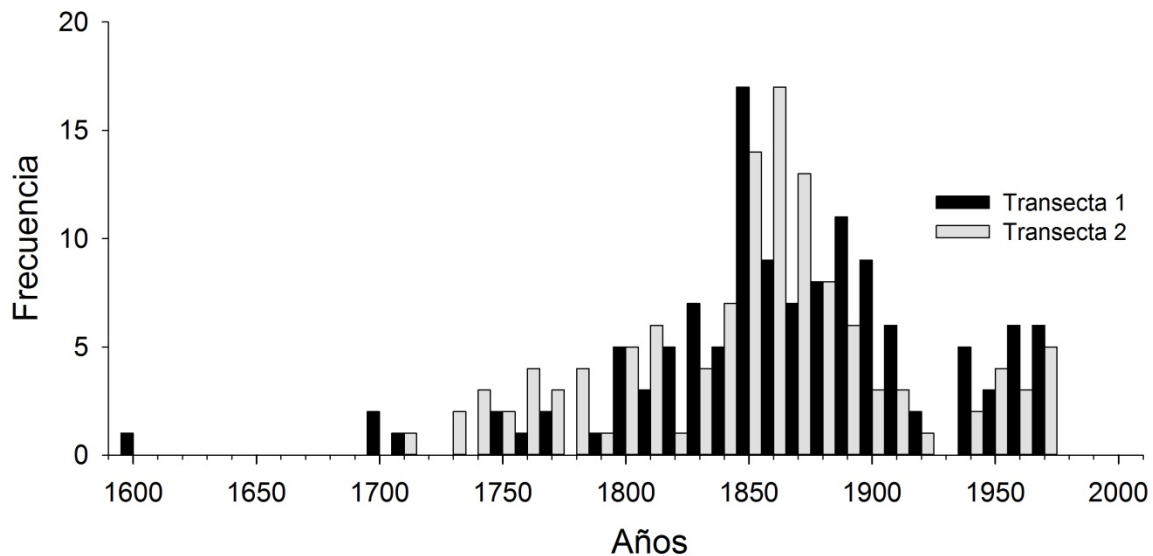


Figura 12. Fechas de establecimientos de árboles (vivos y muertos) de dos transectas ubicadas en un bosque de *N. pumilio* en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz.

El promedio del crecimiento radial de las dos transectas fue de 0,65 mm/año, mientras que en la transecta 1 alcanzó un promedio de 0,62 mm/año y en la transecta 2 fue de 0,69 mm/año. El crecimiento radial en ambas transectas desde el año 1755 hasta 1850 se caracterizó por una alta variabilidad marcada por fuertes cambios de amplitud (Figura 13). En la transecta 1 el crecimiento radial registró valores estables durante el período 1850-1885. Posteriormente el crecimiento presentó una tendencia negativa con respecto a la media hasta 1930, luego mantuvo una media horizontal con pendiente igual a cero hasta la década de 1980, y mostrando nuevamente una marcada tendencia



negativa desde 1980 hasta 2011 (Figura 13). En la transecta 2, por su parte, se observó una tendencia positiva del incremento radial durante el período 1850-1885. Durante el intervalo 1885-1985 (100 años) se registró una tendencia negativa en el crecimiento, alcanzando en el año 1985 un valor máximo y una leve tendencia negativa hasta el año 2011 (Figura 13).

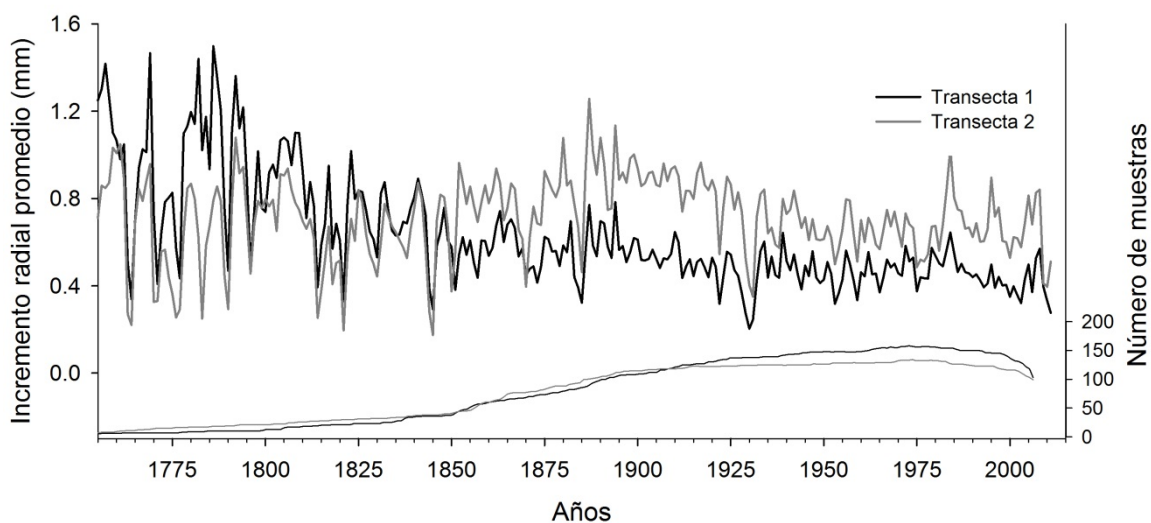


Figura 13. Incremento radial promedio anual en árboles de *N. pumilio* en dos transectas ubicadas en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz.

El crecimiento radial acumulado durante la edad biológica de los individuos adultos presentó diferencias notables (Figura 14). En la transecta 1, el crecimiento radial acumulado promedio a los 300 años alcanzó 160 mm. Las diferencias de crecimiento radial acumulado entre individuos variaron desde 10 hasta 100 mm en un período de 100 años. Estas diferencias aumentaron con la edad, así por ejemplo a los 150 años, existieron árboles con un crecimiento radial acumulado de 180 mm mientras que otros solo alcanzaron 25 mm (Figura 14). En la transecta 2, el crecimiento radial acumulado también presentó marcadas diferencias entre individuos con respecto a la edad siendo el

crecimiento acumulado promedio a los 300 años de edad en esta transecta de 200 mm. Las diferencias de crecimiento radial acumulado entre individuos a los 100 años variaron desde 20 hasta 180 mm. Mientras que esta variación es más evidente a medida que los árboles aumentan en edad, a los 150 años, se encontraron árboles con un crecimiento radial acumulado de 220 mm mientras que otros sólo alcanzaron 40 mm (Figura 14).

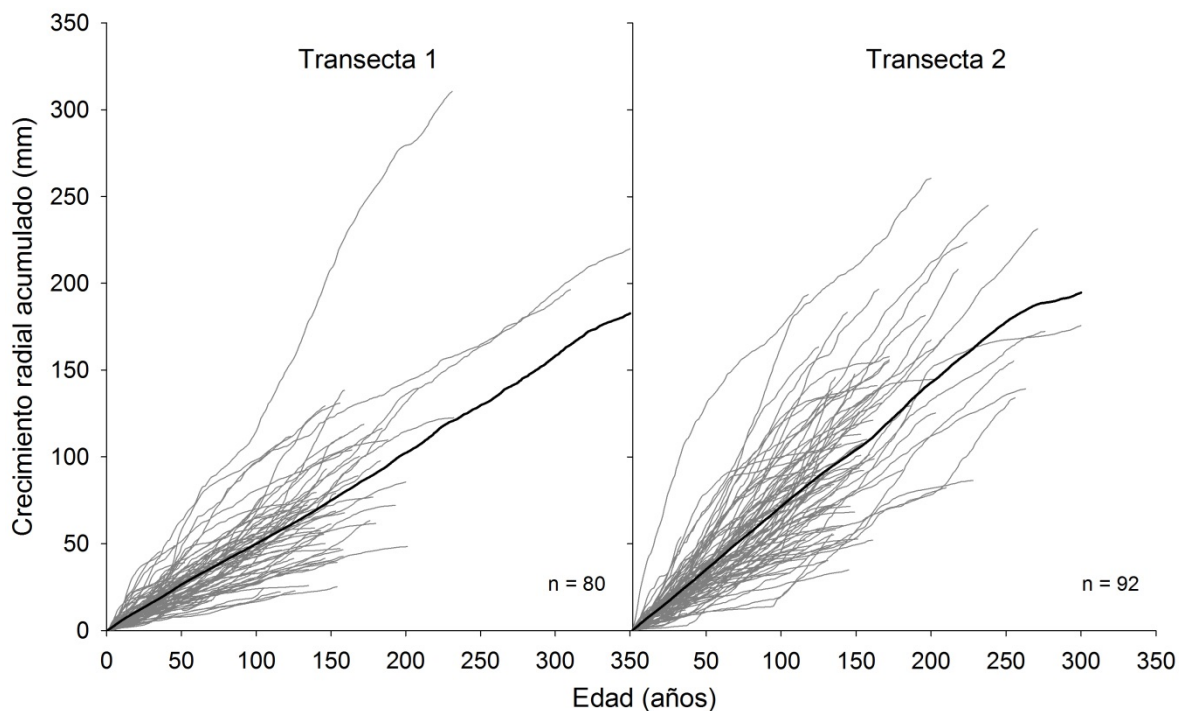


Figura 14. Crecimiento radial acumulado por árbol en dos transectas ubicadas en un bosque de *N. pumilio* en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz. Las líneas delgadas de color gris corresponden a valores individuales de cada árbol y la línea gruesa oscura al crecimiento radial promedio.

Los porcentajes de árboles que presentaron aumentos en el crecimiento (o liberaciones) mayores al 50 y al 100 % fueron similares en ambas transectas (Tabla 2). También se observaron valores similares en la duración promedio y máxima de los cambios en el crecimiento (o liberaciones) mayores al 50 y 100 % en las dos transectas

(Tabla 2). Por su parte, ambas transectas presentaron diferentes eventos de disturbios en el dosel en los últimos 250 años (Figura 15). En la transecta 1, el 79 % del total de los árboles muestreados presentaron cambios abruptos positivos en el crecimiento (liberaciones) con porcentajes mayores al 50 y 100. En esta transecta, se registraron liberaciones mayores al 50 % durante el período 1740-1990 sin observarse liberaciones en las décadas 1750-1760, 1780 y 1800-1810 (Figura 15). El máximo porcentaje de árboles que registraron liberaciones mayores al 50 y 100 % se observó en la década de 1740. Cabe destacar que en las décadas 1750-1820 y 1910 no se registraron liberaciones mayores al 100 % (Figura 15). En la transecta 2, por su parte, el 76,3 % del total de los árboles muestreados presentaron cambios abruptos positivos en el crecimiento. En esta transecta, se registraron liberaciones mayores al 50 % durante el período 1770-1990 con la excepción de las décadas 1790 y 1810 (Figura 15). El máximo porcentaje de árboles que registraron este tipo de liberaciones, se observó en la década de 1820. En tanto, las liberaciones superiores al 100% se registraron en el período 1820-1990. Durante las décadas 1920, 1940 y 1990 no se observaron liberaciones mayores al 100 % (Figura 15).

El establecimiento de individuos en claros presentó marcadas diferencias en la distribución por transecta, según las décadas y el porcentaje de árboles que indicaron altas tasas de crecimiento inicial (Figura 15). En la transecta 1, el 9,2 % del total de los árboles muestreados se establecieron en claros, observándose sólo dos marcados períodos de establecimientos entre las décadas 1830-1840 y 1960-1970. El máximo porcentaje de árboles que registraron origen en claros correspondió a la década 1840 y el mínimo a la década 1960 (Figura 15). Por su lado, en la transecta 2, el establecimiento en claros representó al 13,6 % del total de los árboles muestreados. Las fechas de establecimiento de estos individuos tuvieron lugar durante el período 1780-1980, aunque no se registró establecimiento de este tipo en las décadas de los intervalos 1790-1840,

1900 y 1920-1940. El máximo porcentaje de origen en claro correspondió a la década 1780 y el mínimo a las décadas de 1960 y 1970 (Figura 15).

Tabla 2. Proporción y duraciones promedio y máxima de cambios en el crecimiento de los árboles que han presentado liberaciones mayores al 50 y 100% en dos transectas en un bosque de *N. pumilio* en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz.

	Liberaciones > 50 %			Liberaciones > 100 %		
	% Árboles	Promedio (años)	Máxima (años)	% Árboles	Promedio (años)	Máxima (años)
<b>Transecta 1</b>	74	6,4	22	26	6,1	13
<b>Transecta 2</b>	76	6,7	18	24	5,7	13

El análisis conjunto de los cambios abruptos en el crecimiento y las tasas iniciales de crecimiento de los árboles del dosel resultó en diferentes cronologías de disturbios para las dos transectas estudiadas. Cabe destacar, que en ambas transectas no se registraron disturbios en los árboles con capacidad para capturar esta información en las décadas de 1750, 1760 y 1810 (Figura 15). En la cronología de disturbios de la transecta 1 se encontraron patrones similares donde los disturbios afectaron uniformemente a los árboles en los períodos de 1890-1920 y 1970-1990. Para el resto de las décadas, el porcentaje de árboles con presencia de disturbios presentó una marcada variabilidad. El mayor porcentaje de árboles que indicó presencia de disturbios en el dosel se observó en las décadas de 1740 y 1930, mientras que los valores más bajos correspondieron a las décadas de 1860 y 1940. Se observó la ausencia de disturbios durante el período 1750-

1810 por el escaso número de árboles muestreados con información para dichas décadas (Figura 15). En la cronología de disturbios de la transecta 2, por su parte, se observó un claro patrón de alta frecuencia de disturbios para el período 1820-1850 en donde fue afectado un porcentaje similar de árboles en cada una de las décadas. La década de 1780 y el período 1820-1850 indicaron los mayores porcentajes de árboles con disturbios, mientras que los valores mínimos ocurrieron en las décadas de 1890, 1920 y 1940. A diferencia de la transecta 1, en esta cronología el período 1740-1760 y las décadas 1790 y 1810 se caracterizaron por la ausencia de disturbios debido al bajo número de muestras que cubren estas décadas (Figura 15).

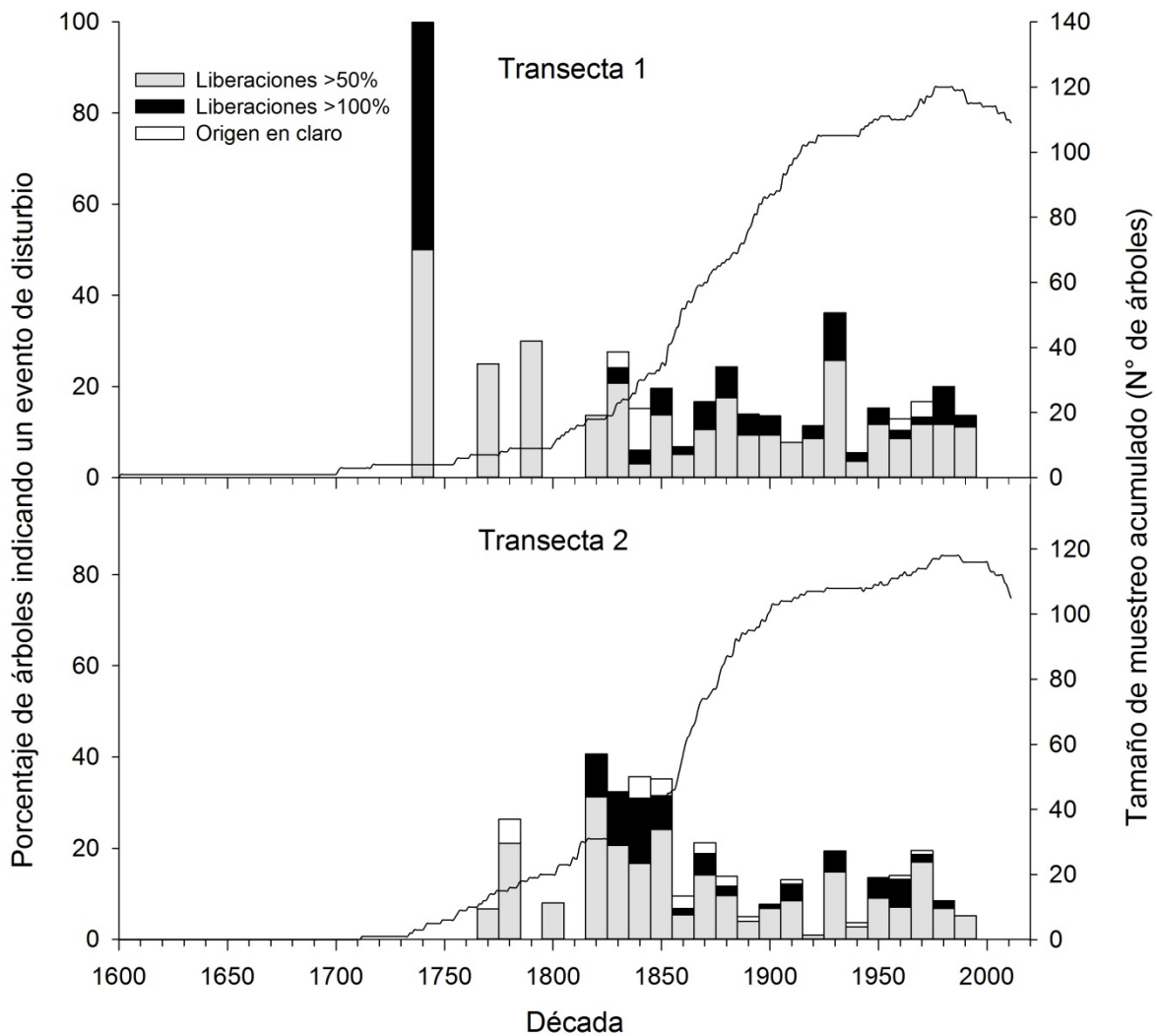


Figura 15. Cronologías de disturbios basadas en el crecimiento radial de los árboles del dosel superior de un bosque de *N. pumilio*. Las barras de color gris y color negro representan el porcentaje de árboles que presentaron cambios abruptos en el crecimiento (liberaciones) mayores al 50 % y al 100 %, respectivamente, mientras que las barras de color blanco representan el porcentaje de árboles que presentaron altas tasas de crecimiento inicial (establecimiento en claros). La línea continua representa el total de árboles presentes en cada década.

## 5. Discusión

En este trabajo encontramos diferencias en la estructura forestal, en un gradiente altitudinal de tan sólo 148 metros, de un bosque de *Nothofagus pumilio* situado en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz. Por lo tanto, estas diferencias nos conllevan a aceptar la hipótesis propuesta en el presente estudio. Asimismo, esta variabilidad se observó en un muestreo realizado en dos transectas, en donde la transecta a menor altitud (738 msnm) presentó un bosque en el cual los individuos alcanzaron alturas, diámetros y edades superiores a los de la transecta a mayor altitud (886 msnm). Analizando la mortalidad de árboles por clase diamétrica, se encontró que las clases de menor tamaño fueron las más afectadas. A mayor altitud se encontró que la altura del bosque es más uniforme y presentó una mayor frecuencia de árboles muertos en las menores clases diamétricas. Esta observación de alguna manera se asemejaría a las características de un rodal de altura regular, los cuales por lo general son más propensos a tener una mayor mortandad (Everham y Brokaw, 1996). Consecuentemente, la frecuencia de las clases diamétricas a mayor altitud presentó una distribución en forma de J invertida, característica de un rodal irregular que teóricamente estaría indicando un equilibrio entre las diferentes etapas del desarrollo de un bosque (Donoso y Lara, 1999). En el bosque a menor altitud, por su lado, la distribución de frecuencias diamétricas se asemeja más a la de un rodal regular puro, con una marcada asimetría a la izquierda. Esta característica de distribución unimodal podría estar asociada al establecimiento de claros, los cuales darían origen a una nueva regeneración en el estrato inferior del bosque (Figura 10).

A mayores altitudes se encontró una mayor densidad de árboles. Sin embargo, el hecho que un rodal presente mayor número de individuos no siempre garantiza que tenga una mayor capacidad productiva. Este fue el caso del bosque situado a mayor altitud, el cual presentó mayor número de individuos adultos y renovales, sin embargo el área basal

por hectárea fue menor a lo observado que en el bosque a altitudes inferiores (Tabla 1). Similares características se observaron en un bosque de *N. pumilio* en Tierra del Fuego, donde con el aumento de la altitud se incrementaban las densidades y disminuía el área basal de los individuos de esta especie (Barrera et al., 2000). Sin duda estas características, podrían estar directamente relacionadas al número de ejemplares adultos que alcanzaron grandes portes diamétricas, directamente relacionadas a la edad de los árboles (Boninsegna et al., 1989).

Existen numerosos factores que inducen a los procesos de mortalidad en un rodal, uno de ellos puede ser la edad avanzada de los árboles (Manion y Lachance, 1992). En el caso particular, del rodal situado a menor altitud, la mortalidad de los árboles se registró a edades inferiores a 170 años, en cambio en el bosque de mayor altitud, algunos ejemplares murieron a edades más longevas (Figura 11). En ambos tipos de bosque, la forma de distribución de las clases de edad de los árboles muertos indicaría que la causa de mortalidad es independiente a la longevidad. Esta característica observada, señalaría que el bosque fue afectado por frecuentes disturbios, tanto en intensidad como en el tiempo, provocando la mortalidad de árboles a diferentes edades. Dentro del área de estudio, se encontró una amplia variabilidad en las estructuras de los bosques disturbados por vientos en donde no se registró un patrón común asociado directamente a las ondas de mortalidad por vientos (Ruiz, 2013). Estas diferencias estructurales del bosque podrían también estar asociadas a una variedad de factores, entre los cuales pueden destacarse la altitud, las pendientes pronunciadas y la exposición a los vientos (Veblen, 1979; Rebertus et al., 1997; Peri et al., 2002). Asimismo, existen otros factores predisponentes que podrían incidir en la estructura de un bosque, como la historia de disturbios, las propiedades del suelo y la presencia de patógenos (Conway, 1959; Prior, 1959; Everham y Brokaw, 1996). También es importante destacar que en bosques contiguos las



diferencias observadas en sus estructuras pueden estar meramente marcadas por la frecuencia y los tipos de disturbios (Casteller et al., 2009; Amoroso y Larson, 2010).

Los procesos y la intensidad de los disturbios en cierta manera, a su vez, son los que inciden directamente sobre la forma y la frecuencia de la mortandad. En este estudio se consideraron tres categorías cualitativas, árboles muertos en pie, partidos y volteados, representando las mismas el estado del fuste muerto al momento del muestreo en estos bosques y que a su vez pueden facilitar la identificación del tipo de disturbio que conllevó a la muerte de dichos individuos. A mayor altitud se observó una mayor proporción de árboles muertos en pie, en cambio a menor altitud, donde los árboles alcanzaron un dosel más alto, se registró una mayor proporción de árboles partidos y volteados. Las ráfagas de vientos actúan produciendo quebraduras en el fuste de los árboles y la fuerza de arrastre que producen las copas aumentaría con la altura de los árboles (Rebertus et al., 1997; Mitchell, 2013). En el área de estudio, los árboles muertos partidos y volteados fueron asociados a eventos de tormentas de viento y avalanchas de nieve (Amoroso et al., 2013; Ruiz, 2013; Amoroso et al., 2014). Mientras que los árboles muertos en pie, generalmente están relacionados a otros factores como las variaciones climáticas extremas o los disturbios que tienen efectos sobre la copa y las ramas de los árboles. Por otro lado, los árboles de mayor tamaño no son los que necesariamente tienen mayor mortandad. Sin embargo, cuando se analiza a nivel de rodal, también las clases de menor altura podrían estar afectadas por las de mayor tamaño, ya que estas caen y rompen a menudo a los árboles pequeños (Mitchell, 2013). En forma similar en bosques con un dosel cerrado los árboles también podrían ser más susceptibles a ser volcados por los vientos (Foster, 1988; Nagel y Diaci, 2006).

Más allá de las causas y los tipos de mortalidad, es importante conocer certeramente la frecuencia con la que ocurre este tipo de eventos dentro un bosque. Así por ejemplo, los eventos de mortalidad presentes en el bosque a mayor altitud ocurrieron

en promedio (4,5 años) casi el doble más frecuente que los registrados a menor altitud (8,2 años, Figura 8). En el área de estudio, Ruiz (2013) encontró que el período de retorno de los eventos de mortalidad por vientos fue cada 6,5 (813 msnm) y 10,7 años (916 msnm). Asimismo, y a pocos kilómetros en el valle del Río de las Vueltas, este mismo autor determinó un promedio de tiempo de ocurrencia de mortalidad de 4 (640 msnm) y 7 años (693 msnm), asemejándose estos valores a los obtenidos en nuestro estudio (Ruiz, 2013). Por otra parte, en sitios cercanos al área de estudio como en la Loma de las Pizarras, estudios dendrocronológicos establecieron que el período de retorno de avalanchas fue de 19,6 años, mientras que en el Lago del Desierto fue de 18,8 años (Casteller et al., 2009; Casteller et al., 2011). En nuestro estudio, la ocurrencia de eventos de mortalidad podría estar más asociada a los vientos fuertes que a las avalanchas de nieve. Cabe aclarar que las avalanchas son eventos de menor frecuencia pero de mayor intensidad pudiendo los mismos haberse superpuestos con eventos por vientos, o viceversa.

La dinámica de bosques se centra en el estudio de los cambios sucesionales y de establecimientos que ocurren en un determinado rodal (Veblen et al., 2004). En este estudio se observaron períodos con diferentes pulsos de establecimiento (Figura 12). Asimismo, se observaron diferencias en las tasas de incremento radial promedio y acumulado a diferentes altitudes del bosque de *N. pumilio* (Figura 13 y 14). Estas diferencias pueden ser atribuidas a la calidad del sitio (topografía y suelos), la historia de disturbios y las propiedades del rodal (Prior, 1959; Webb, 1999; Barrera et al., 2000; Peterson, 2000; Srur et al., 2008). A su vez, estas variaciones podrían estar asociadas a períodos favorables para el crecimiento de *N. pumilio*, como por ejemplo el mayor establecimiento de árboles durante 1850-1900 coincidente con el período favorable de crecimiento observado en la cronología de *N. pumilio* en las cercanías de la localidad de El Chaltén (Srur et al., 2008). Si bien desde el año 1755 al 1825, en ambos rodales se

observaron incrementos radiales altos, estos valores para este intervalo fueron el resultado promedio de un bajo número de ejemplares ( $< 10$ , Figura 13). En ambos bosques los incrementos radiales promedio mostraron coincidencias durante 1840, 1880 y 1930, donde las tasas fueron las más bajas en comparación al promedio general. Estas bajas tasas de incremento radial están relacionadas a los bajos índices de crecimiento encontrados en *N. pumilio* creciendo en sitios cercanos a la región, probablemente a consecuencia de las altas temperaturas registradas durante los mismos períodos (Villalba et al., 2003; Srur et al., 2008).

A través de la medición del ancho de los anillos se puede determinar cambios abruptos del crecimiento de los árboles ocurridos en el pasado (Kitzberger et al., 2000). En este estudio, el porcentaje de cambio en el crecimiento mayor al 50 % observado podría relacionarse a las caídas individuales de árboles en el rodal. Este tipo de mortalidad libera recursos (agua, nutrientes, suelo) y provocaría aumentos leves en las tasas de crecimiento en los individuos vecinos. Veblen (1989), estudiando la dinámica de claros en bosques de *Nothofagus* generada por la caída de árboles individuales, observó que los árboles vivos que permanecen en pie después de las mismas compiten por los recursos para establecerse en el dosel. Porcentajes de cambio en el crecimiento mayores al 100 %, por el contrario, representan liberaciones de mayor magnitud que podrían relacionarse a los eventos de mortalidad de varios árboles provocados por vientos o avalanchas, ya que estos eventos por lo general favorecen una mayor liberación de recursos y la regeneración de nuevos rodales en el bosque. El criterio más común para identificar disturbios de gran magnitud en el dosel es utilizar porcentajes de más del 100 % en el cambio de crecimiento radial de los árboles y ventanas temporales de 10 años (anteriores y posteriores al evento), que generalmente se asocian a la pérdida total del dosel superior del bosque como consecuencia de disturbios de gran magnitud y escala (Fraver y White, 2005). Asimismo, para que estos porcentajes de cambio en el

crecimiento puedan atribuirse a un disturbio, y no al resultado de la variabilidad climática, las mismas deben sostenerse durante al menos 4 años (Lorimer y Frelich, 1989; Payette et al., 1990). Particularmente estos efectos en el bosque podrían atribuirse a la ocurrencia de avalachas de nieve o a las ondas de mortalidad provocadas por vientos (*waves*) que se observaron anteriormente en la zona de estudio (Casteller, 2009; Ruiz, 2013). A su vez, en el presente estudio se observó que en varias décadas existieron coincidencias de establecimientos en claros y liberaciones mayores al 100% (Figura 15), dando indicios de la ocurrencia de estos tipos de disturbios de mayor intensidad y magnitud. Sin embargo, para confirmar con exactitud a qué tipo de disturbio estuvieron asociados estos cambios abruptos del crecimiento deberían realizarse estudios específicos de mayor profundidad.

Las cronologías de disturbios indicaron claramente que gran parte de los árboles se vieron afectados por disturbios en el dosel del bosque indicando una considerable variación espacial y temporal de los mismos a lo largo del área de estudio (Figura 15). Diferentes interpretaciones podrían proponerse para explicar los pulsos de disturbios observados en el bosque a diferentes altitudes. Por ejemplo, múltiples disturbios de severidad media y alta podrían haber eliminado el dosel superior del bosque en varias oportunidades como resultado de tormentas de vientos. En el valle del Río Toro, se han documentado parches de mortalidad por ondas de viento que resultarían del continuo avance en el tiempo por repetidos eventos de tormentas de viento (Ruiz, 2013; Amoroso et al., 2014). En el bosque situado a mayor altitud, existieron liberaciones mayores del 100% y establecimiento en claros los cuales pudieron a llegar a tener origen en disturbios que eliminaron gran parte del dosel superior del bosque (1820-1850), siendo este proceso menos marcado en el período 1960-1980. Este patrón sugiere que el primer período podría ser el resultado de una perturbación que eliminó el dosel casi por completo, proporcionando el acceso a recursos para el crecimiento a muchos árboles jóvenes como también posibilitando el establecimiento de nuevos individuos. El segundo período, por

otra parte, probablemente sea el resultado de un disturbio que eliminó la capa del dosel remanente, provocando la liberación de árboles suprimidos que se establecieron durante el primer evento. Por otra parte, y a menor altitud, se estimó que un amplio porcentaje de los árboles pudieron establecerse en claros durante varias décadas pasadas (Figura 15), sugiriendo que el origen del establecimiento ocurrió después de varios disturbios sucesivos. La presencia de varios pulsos de liberaciones en el crecimiento en los árboles podría atribuirse al resultado de eventos únicos o múltiples de disturbios en el dosel tales como tormentas de viento de diferente intensidad. El hecho que la duración de los pulsos de liberación a menores altitudes se extendiera de dos a seis décadas, y además mostraran fluctuaciones en el porcentaje de árboles afectados, hace la interpretación de estos resultados menos precisa. Sobre la frecuencia de las principales liberaciones en ambas cronologías, es probable que los pulsos ocurridos en 1840 y 1960-1970 fueran iniciados por un disturbio de menor extensión pero alta intensidad dando origen a claros en diferentes altitudes como son las bandas de mortalidad por viento. La sincronía del establecimiento en claros y de las liberaciones en el crecimiento radial durante varias décadas podría haber sido iniciada por el mismo disturbio en la década de 1830 y 1960 a mayor altitud, de la misma manera que en 1840 y 1960 pero a menor altitud. Cabe destacar también la ocurrencia de liberaciones y establecimiento en claros durante seis décadas consecutivas en el bosque a menor altitud (1830-1890). Estos resultados ponen de relieve la dificultad de identificar con precisión el momento en que sucedió el disturbio, sobre todo cuando los árboles se establecen en condiciones de claros durante períodos prolongados posteriores a disturbios de alta severidad (Svoboda et al., 2012).

Aunque las diferentes respuestas del dosel en nuestra área de estudio (liberaciones y establecimientos) pueden ser asociadas a tormentas de viento o a las avalanchas de nieve, o las interacciones de ambos disturbios, los patrones observados a diferentes altitudes también podrían deberse a la lenta recuperación del bosque tras un

disturbio de sustitución del dosel superior, sobre todo si el bosque luego del disturbio presenta un amplio rango de edades que podría ser el resultado de una combinación entre renovales recién establecidos, regeneración avanzada y árboles adultos (Svoboda et al., 2012). El crecimiento y desarrollo de los renovales de *N. pumilio* en estos bosques es variable y podría demorar desde 70 hasta 100 años para que los mismos alcancen la altura del dosel superior (Schmidt y Urzúa, 1982; Rusch, 1987; Uriarte y Grosse, 1991; Rusch, 1992; Rechene, 1996; Daniels et al., 2007; Mundo et al., 2007). Además, donde el clima de montaña es riguroso, el daño en los renovales provocados por las fuertes nevadas podría retrasar aún más el tiempo para alcanzar al dosel superior (Svoboda et al., 2010). La transecta situada a mayor altitud, presentó en promedio un dosel más denso y heterogéneo, con menores tasas de crecimiento (Figura 13). Estas características sugieren que rodales después de un disturbio pueden tener una recuperación lenta (Svoboda et al., 2010). Por el contrario, la transecta a menor altitud, indicó un dosel más homogéneo con mayores tasas de crecimiento y menor densidad, pudiendo resultar esto de una abundante regeneración luego de los disturbios. Además, las diferencias observadas en la recuperación del bosque en ambas altitudes podría estar altamente influenciadas por las estructuras previas a los nuevos establecimientos que constituyen legados de los disturbios que ocurrieron en los últimos 350 años (Oliver y Larson, 1996). Son numerosos los estudios que documentan que las estructuras forestales causadas por diversos eventos de disturbios pasados influyen en las respuestas y en la recuperación de los disturbios posteriores (Veblen et al., 1994; Everham y Brokaw, 1996; Foster et al., 1998; Kulakowski y Veblen, 2002). Es por esto que conocer la frecuencia y el tipo de disturbios naturales que inciden en los bosques de *N. pumilio* de esta región es sumamente importante ya que podría ayudar a predecir los efectos que el clima en el corto y largo plazo pueda tener sobre la estructura y la dinámica de los mismos (Villalba, 2011). Cabe destacar además que los eventos de disturbio que ocurren en los bosques

pueden afectar a la sociedad y a las economías regionales de forma directa o indirecta al ocasionar pérdidas de bienes materiales y servicios ambientales. La cronología de disturbios puede entonces convertirse en una herramienta fundamental que nos permita conocer el funcionamiento de los bosques y proponer la gestión, políticas de manejo y conservación a largo plazo en los bosques del valle del Río Toro en la Patagonia Argentina.

## 6. Conclusiones

A través de las variables dasométricas obtenidas en transectas de muestreo situadas a diferentes altitudes se conoció la variabilidad estructural existente en un bosque de *N. pumilio* en el valle del Río Toro, provincia de Santa Cruz, Argentina. A su vez, los anillos de crecimiento de *N. pumilio* brindaron la información necesaria para construir histogramas de fechas de establecimiento y de mortalidad de los árboles con el objetivo de conocer la historia pasada del rodal. Además, el análisis del ancho de los anillos de crecimiento permitió estudiar el incremento radial promedio según los años calendarios y el incremento radial acumulado por año biológico, este procedimiento por otro lado fue fundamental para conocer los cambios positivos abruptos en el crecimiento radial (liberaciones) y las tasas de crecimiento inicial de los árboles, con el fin de identificar eventos de disturbios en el dosel.

Este estudio aporta las primeras cronologías de disturbios para bosques de *N. pumilio* en base a los cambios en las tasas de crecimiento de los árboles del dosel para los últimos 270 años. Estas cronologías de disturbios indican, a su vez, que existió variabilidad en la ocurrencia y en el tiempo de duración los disturbios a diferente altitud. Además esta técnica permitió detectar los árboles que probablemente se originaron en claros posteriormente a la ocurrencia de un disturbio en el bosque. Los estudios que se

han realizado en los bosques patagónicos, por lo general, tienen en cuenta un solo tipo de disturbio como por ejemplo los incendios, avalanchas, volteos por viento y en una escala relativamente pequeña y las consecuencias del disturbio a una escala de rodal. En este trabajo se estudió la estructura y la dinámica resultante de por lo menos dos disturbios como los volteos de árboles por ondas de viento y avalanchas de nieve, en un extenso bosque de *N. pumilio*. Si bien los resultados obtenidos representaron las condiciones en las que se encontró creciendo esta especie en el valle del Río Toro, los mismos podrían complementarse con futuros trabajos de datación precisa y anual de eventos de disturbios. La identificación de estos eventos podría realizarse mediante la metodología adecuada, de manera de poder esclarecer que tipo de disturbio ocurrió en los diferentes momentos de la historia de estos rodales. Asimismo, los resultados obtenidos en este estudio podrían ser cuidadosamente interpolados para los bosques de *N. pumilio* en regiones montañosas de la provincia de Santa Cruz, Patagonia Argentina.



## 7. Bibliografía

- Amoroso M.M., Larson B.C. (2010) Stand development patterns as a consequence of the mortality in *Austroedrus chilensis* forests. *Forest Ecology and Management* 259:1981-1992.
- Amoroso M.M., Villalba R., Ruiz M., Radins M. (2013) Wave regeneration after wind blowdowns in *Nothofagus* forests in southern Patagonia, Second American Dendrochronology Conference Tucson, Arizona, USA.
- Amoroso M.M., Villalba R., Radins M., Blazina A.P., Ruiz M., Srur A.M. (2014) Small - scale interactions between wind blowdown and avalanches shape *Nothofagus* forests in southern Patagonia, 9th International Conference on Dendrochronology, Melbourne, Australia.
- Barrera M.D., Frangi J.I., Richter L.I., Perdomo M.H., Pinedo L.B. (2000) Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 11:179-188.
- Bava J. (1997) Ökologische und waldbauliche Beiträge zur Überführung von Unwäldern der Baumart *Nothofagus Pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser in Wirtschaftswald im argentinischen Teil Feuerlands Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig Maximilians, Universität München. pp. 149.
- Bergeron Y., Denneler B., Charron D., Girardin M.P. (2002) Using dendrochronology to reconstruct disturbance and forest dynamics around Lake Duparquet, northwestern Quebec. *Dendrochronologia* 20:175-189.
- Boninsegna J.A. (1992) South American dendrochronological records, in: R. S. Bradley y P. D. Jones (Eds.), *Climate Since A.D. 1500*, Chapman and Hall, New York, U.S.A. pp. 446-462.
- Boninsegna J.A., Villalba R., Amarilla L., Ocampo J. (1989) Studies on tree rings, growth rate and age-size relationship on tropical tree species in Misiones, Argentina. *IAWA Bulletin* 10:161-169.
- Burrows C.J., Burrows V.L. (1976) Procedures for the study of snow avalanche chronology using growth layers (annual rings) of woody plants, Institute of Arctic and Alpine Research Occasional Paper. pp. 54.
- Casteller A. (2009) Utilización de técnicas dendrocronológicas para la reconstrucción histórica de avalanchas de nieve en los Andes patagónicos y en los Alpes suizos, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.
- Casteller A., Villalba R., Mayer A., Stöckli V. (2009) Reconstrucción espacial y temporal de la ocurrencia de avalanchas de nieve en los Andes patagónicos utilizando técnicas dendrocronológicas. *Revista Chilena de Historia Natural* 82 (2):245-264.
- Casteller A., Villalba R., Araneo D., Stöckli V. (2011) Reconstructing temporal patterns of snow avalanches at Lago del Desierto, southern Patagonian Andes. *Cold Regions Science and Technology* 67:68-78.
- Contreras F., Leaño C., Licona J.C., Dauber E. (1999) Guía para la Instalación y Evaluación de Parcelas Permanentes de Muestreo (PPMs) BOLFOR; PROMABOSQUE, Santa Cruz.
- Conway M.J. (1959) Hurricane damage in Northland. *New Zealand Journal of Forestry* 8:151-152.
- Cottam G., Curtis J.T. (1956) The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451-460.
- Cuevas J., Arroyo M.T.K. (1999) Ausencia de banco de semillas persistente en *Nothofagus pumilio* (Fagaceae) en Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:73-82.

- Cuevas J.G. (2002) Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* 88:840-855.
- Daniels L.D., Veblen T.T., Villalba R. (2007) Use of thin sections to improve age estimates of *Nothofagus pumilio* seedlings. *Ecoscience* 14:17-22.
- Di Rienzo J.A., Balzarini M., Gonzalez L., Casanoves F., Tablada M. (2013) InfoStat Software Estadístico, Estadística y Biometría y de Diseño de Experimentos, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina.
- Dimitri M. (1982) La región de los bosques Andino patagónicos, II. Flora dendrológica y cultivada, Colecciones Científicas INTA, Buenos Aires, Argentina. pp. 179.
- Donoso C. (1978) Relaciones vegetación-altitud y exposición de la formación forestal. "Bosque Andino Abierto" en el área de Bullileo, Boletín Técnico N°54, Facultad de Cs. Forestales, U. de Chile.
- Donoso C. (1993) Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Ecología Forestal Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Donoso C., Lara A. (1999) Silvicultura de los bosques nativos de Chile Editorial Universitaria.
- Duncan R.P. (1989) An evaluation of errors in tree age estimates based on increment cores in kahikatea (*Dacrycarpus dacrydioides*). *New Zealand Natural Sciences* 16:31-37.
- Eskuche U. (1973) Estudios fitosociológicos en el norte de Patagonia. I. Investigación de algunos factores de ambiente en comunidades de bosque y de chaparral. *Phytocoenologia* 1:164-214.
- Everham E.M., Brokaw N.V.L. (1996) Forest damage and recovery from catastrophic wind. *The Botanical Review* 62:113-185.
- Fajardo A., de Graaf R. (2004) Tree dynamics in canopy gaps in old-growth forests of *Nothofagus pumilio* in Southern Chile. *Plant Ecology* 173:95-106.
- Firm D., Nagel T.A., Diaci J. (2009) Disturbance history and dynamics of an old-growth mixed species mountain forest in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 257:1893-1901.
- Foster D.R. (1988) Species and stand response to catastrophic wind in Central New England, USA. *Journal of Ecology* 76:135-151.
- Foster D.R., Knight D.H., Franklin J.F. (1998) Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems* 1:497-510.
- Frangi J.L., Barrera M.D., Puigdefábregas J., Yapura P.F., Arambarri A.M., Richter L.L. (2005) Ecología y manejo de bosques nativos de Argentina, in: M. F. Arturi, et al. (Eds.), Editorial Universidad Nacional de la Plata, La Plata, Argentina. pp. 1-88.
- Fraver S., White A.S. (2005) Identifying growth releases in dendrochronological studies of forest disturbance. *Canadian Journal of Forest Research* 35:1648-1656.
- Fredericksen T.S., Mostacedo B. (2000) Regeneration of sawtimber species following selective logging in a Bolivian tropical forest. *Forest Ecology and Management* 131:47-55.
- González M.E. (2002) Fire history of *Araucaria-Nothofagus* forests in the Andean cordillera of south-central Chile, University of Colorado, Boulder, USA. pp. 158.
- González M.E., Amoroso M.M., Lara A., Veblen T.T., Donoso C., Kitzberger T., Mundo I.A., Holz A., Casteller A., Paritsis J., Muñoz A., Suarez M.L., Promis A. (en prensa) Ecología de disturbios y su influencia en los ecosistemas forestales templados de Chile y Argentina, in: C. Donoso, et al. (Eds.), Ecología Forestal: Bases para el Manejo Sustentable de los Bosques Nativos, Marisa Cuneo Editores, Valdivia, Chile.
- Holmes R.L. (1983a) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin* 43:69-78.

- Holmes R.L. (1983b) Dendrochronology Program Library (DPL). Use manual by laboratory of tree-ring research University of Arizona, Tucson. Arizona.
- Holmes R.L. (1999) Program JOLTS : Finding growth surges or suppressions in trees, Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Husch B., Beers T.W., Kershaw J.A., Jr. (2002) Forest Mensuration, 4th Edition Wiley, New York, USA.
- Kitzberger T., Veblen T.T., Villalba R. (1997) Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 24:35-47.
- Kitzberger T., Veblen T.T., Villalba R. (2000) Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados de Sudamérica, in: F. A. Roig (Ed.), Dendrocronología en América Latina, EDIUNC, Mendoza. pp. 17-78.
- Kulakowski D., Veblen T.T. (2002) Influences of fire history and topography on the pattern of a severe wind blowdown in a Colorado subalpine forest. *Journal of Ecology* 90:806-819.
- Lara A., Villalba R. (1993) A 3620-year temperature record from *Fitzroya cupressoides* tree rings in southern South America. *Science* 260:1104-1106.
- Lorimer C.G., Frelich L.E. (1989) A methodology for estimating canopy disturbance frequency and intensity in dense temperate forests. *Canadian Journal of Forest Research* 19:651-663.
- Manion P.D., Lachance D. (1992) Forest decline concepts: An overview, in: P. D. Manion y D. Lachance (Eds.), Forest decline concepts: An overview, APS Press, St. Paul. pp. 26-37.
- Mitchell K. (2007) Quantitative Analysis by the Point-Centered Quarter Method Department of Mathematics and Computer Science-Hobart and William Smith Colleges, Geneva, NY
- Mitchell S.J. (2013) Wind as a natural disturbance agent in forests: a synthesis. *Forestry* 86:147-157.
- Mundo I.A., Barrera M.D., Roig F.A. (2007) Testing the utility of *Nothofagus pumilio* for dating a snow avalanche in Tierra del Fuego. *Dendrochronologia* 25:19-28.
- Nagel T.A., Diaci J. (2006) Intermediate wind disturbance in an old-growth beech-fir forest in southeastern Slovenia. *Canadian Journal of Forest Research* 36:629-638.
- Nagel T.A., Levanič T., Diaci J. (2007) A dendroecological reconstruction of disturbance in an old-growth *Fagus-Abies* forest in Slovenia. *Annual Forest Science* 64:891-897.
- Nowacki G.J., Abrams M.D. (1997) Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecological Monographs* 67 (2):225-249.
- Oliver C.D., Larson B.C. (1990) Forest stand dynamics, McGraw Hill, New York.
- Oliver C.D., Larson B.C. (1996) Forest Stand Dynamics John Wiley & Sons, Inc.
- Palacios M. (2013) Reconstrucción dendrocronológica de ataques de cuncuna (*Ormiscodes amphimone*) en bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*) en El Chaltén, Santa Cruz, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.
- Paritsis J., Veblen T.T., Kitzberger T. (2009) Assessing dendroecological methods to reconstruct defoliator outbreaks on *Nothofagus pumilio* in northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 39:1617-1629.
- Parodi L.R. (1987) Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería Editorial Acme S.A.C.I., Buenos Aires.
- Payette S., Filion L., Delwaide A. (1990) Disturbance regime of a cold temperate forest as deduced by tree-ring patterns: The Tantaré Ecological Reserve, Quebec. *Canadian Journal Forestry Research* 20:1228-1241.

- Peri P., Martinez Pasteur G., Vukasovic R., Diaz B., Lencinas M.V., Cellini J.M. (2002) Propuesta de aplicación de raleos fuertes para reducir los volteos de viento en bosques de *Nothofagus pumilio* de Patagonia, Argentina. *Bosque* 23:19-28.
- Peterson C.J. (2000) Catastrophic wind damage to North American forests and the potential impact of climate change. *The Science of the Total Environment* 262:287-311.
- Pickett S.T.A., White P.S. (1985) The ecology of natural disturbance and patch dynamics Academic Press Inc., EE.UU.
- Pollman W. (2003) Stand structure and dendroecology of an old-growth *Nothofagus* forest in Conguillio, National Park, south Chile. *Forest Ecology and Management* 176:87-103.
- Prior K.W. (1959) Wind damage in exotic forests in Canterbury. *New Zealand Journal of Forestry* 8:57-68.
- Puigdefábregas J., Gallart F., Bianciotto O., Allogia M., Del Barrio G. (1999) Banded vegetation patterning in a subantarctic forest of Tierra del Fuego, as an outcome on the interaction between wind and tree growth. *Acta Oecologica* 20 (3):135-146.
- Rebertus A., Veblen T.T. (1993) Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4:461-654.
- Rebertus A., Kitzberger T., Veblen T., Roovers L. (1997) Blowdown history and landscape patterns in *Nothofagus* forests in southern Andes, Tierra del Fuego. *Ecology* 78:678-692.
- Rechene C. (1996) Caracterización de forma y estado sanitario de renovales de Lengua (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) como respuesta a diversos tratamientos silviculturales aplicados al bosque virgen y a procesos naturales, Informe Interno CIEFAP, Tierra del Fuego. pp. 22.
- Rechene D., Gonda H. (1992) Propuesta metodológica y plan de manejo preliminar para lenga en sitios de calidad media de Chubut, Actas Sem. Man. Ftal Lengua y Aspectos Ecol. Relacionados. CIEFAP. Publicación Técnica 8, Esquel. pp. 126-159.
- Rodríguez Catón M.R. (2014) Influencia de los cambios climáticos en el decaimiento y mortalidad de los bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser en la Patagonia, Argentina, PROBIOL, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.
- Rubino D.L., McCarthy B.C. (2004) Comparative analysis of dendroecological methods used to assess disturbance events. *Dendrochronologia* 21:97-115.
- Ruiz M. (2013) Reconstrucción de volteos por vientos en los valles del Río Toro, y del Río de las Vueltas (El Chaltén, provincia de Santa Cruz) a través del análisis de los anillos de crecimiento de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Lengua), Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina.
- Rusch V.E. (1987) Estudio sobre la regeneración de la Lengua (*Nothofagus pumilio*) en la cuenca del Río Manso Superior, Río Negro, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, Argentina.
- Rusch V.E. (1992) Principales limitantes para la regeneración de la Lengua en la zona NE de su área de distribución: variables ambientales en claros del bosque. CIEFAP Publicación técnica 8:61-73.
- Schmidt H., Urzúa A. (1982) Transformación y manejo de los bosques de Lengua en Magallanes, Ciencias Agrícolas N°11, CONAF-Universidad de Chile. pp. 62.
- Schulman E. (1956) Dendroclimatic changes in semiarid America The University of Arizona Press, Tucson, Arizona.

- Skrut M.V., Staffieri G., Ferrere P., Martinez Pastur G., Peri P. (1997) Incidencia de la cobertura, el aprovechamiento y el ramoneo de *Lama guanicoe* sobre la regeneración de un bosque de *Nothofagus pumilio*, Actas II Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. Tomo Bosques Nativos y Protección Ambiental, Posadas, Misiones pp. 149-162.
- Sousa W.P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:353-391.
- Splechtna B.E., Gratzner G., Black B.A. (2005) Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest— A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science* 16:511-522.
- Srur A.M., Villalba R., Villagra P.E., Hertel D. (2008) Influencias de las variaciones en el clima y en la concentración de CO<sub>2</sub> sobre el crecimiento de *Nothofagus pumilio* en la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 81:239-256.
- Stockes M.A., Smiley T.L. (1968) An Introduction to Tree-ring Dating University of Chicago Press, Illinois, USA.
- Svoboda M., Fraver S., Janda P., Bače R., Zenahlikova J. (2010) Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management* 260:707-714.
- Svoboda M., Janda P., Nagel T.A.F., S., Rejzek J., Bače R. (2012) Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemian Forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 23:86-97.
- Tortorelli L. (1956) Maderas y bosques argentinos. Editorial ACME, SACI, Buenos Aires.
- Unidad del Sistema de Evaluación Forestal (UMSEF). (2002) Cartografía y Superficie de Bosque Nativo de Argentina, Dirección de Bosques, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Ministerio de Desarrollo Social. Buenos Aires, Argentina.
- Uriarte C., Grosse H. (1991) Los bosques de Lengua (*Nothofagus pumilio*). Una orientación para su uso y manejo; recopilación bibliográfica, Informe Técnico N°126, CORFO - INFOR, Concepción, Chile.
- Veblen T.T. (1979) Structure and dynamics of *Nothofagus* forest near timberline in Southcentral Chile *Ecology* 60:937-945.
- Veblen T.T. (1985a) Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forest of Chile. *National Geographic Research* 1:161-184.
- Veblen T.T. (1985b) Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests. Academic Press ed. S.T. Pickett y P.S. White, eds., New York.
- Veblen T.T. (1989) *Nothofagus* regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19:365-371.
- Veblen T.T., Ashton D.H., Schlegel F., Veblen A. (1977) Distribution and dominance of species in the understory of a mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forest in the south-central Chile. *Journal of Ecology* 65:815-830.
- Veblen T.T., Kitzberger T., Burns B.R., Rebertus A.J. (1996b) Perturbaciones y regeneración en bosques andinos del sur de Chile y Argentina, in: J. J. Armesto, et al. (Eds.), Ecología del Bosque Nativo de Chile, Universidad de Chile Press, Santiago, Chile. pp. 169-198.
- Veblen T.T., Donoso C., Kitzberger T., Rebertus A.J. (1996a) Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests:293-353.
- Veblen T.T., Kitzberger T., Villalba R., Donnegan J. (1999) Fire history in northern Patagonia: The roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69:47-67.
- Veblen T.T., Hadley K.S., Nel E.M., Kitzberger T., Reid M., Villalba R. (1994) Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountain subalpine forest. *Journal of Ecology* 82:125-135.

- Veblen T.T., Kitzberger T., Villalba R., Arturi M.F., Frangi J.L., Goya J.F. (2004) Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. *Ecología y Manejo de Bosques de Argentina*, Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. pp. 1-48.
- Villalba R. (2000) Métodos en dendrogeomorfología y su uso potencial en América del Sur, in: F. Roig (Ed.), *Dendrocronología en América Latina*, EDIUNC, Mendoza, Argentina. pp. 103-134.
- Villalba R. (2011) Influencia de la variabilidad climática en el tipo, frecuencia e intensidad del disturbio en los bosques Andinos del sur Patagónico: una aproximación dendroecológica, Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA) PIP 2012-2014 GI-CONICET, Mendoza, Argentina. pp. 29.
- Villalba R., Veblen T.T. (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79:2624-2640.
- Villalba R., Cook E.R., Jacoby G.C., D'Arrigo R.D., Veblen T.T., Jones P.D. (1998) Tree-ring based reconstructions of northern Patagonia precipitation since AD 1600. *Holocene* 8:659-674.
- Villalba R., Lara A., Boninsegna J.A., Masiokas M., Delgado S., Aravena J.C., Roig F.A., Schmelter A., Wolodarsky A., Ripalta A. (2003) Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change* 59:177-232.
- Villegas D.C., Pereyra F.X., Ferrer J.A. (2007) Suelos, factores de formación y procesos pedogenéticos en el centro oeste de la provincia de Santa Cruz. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62:366-374.
- Villegas D.C., Pereyra F.X., Irisarri J.A., Ferrer J.A., Viaggio A. (2004) Génesis de suelos en el valle del Río de las Vueltas, provincia de Santa Cruz, Patagonia. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 59:200-212.
- Webb S.L. (1999) Disturbance by wind in temperate-zone forests, in: L. R. Walker (Ed.), *Ecosystems of the World 16: Ecosystems of disturbed ground*. First Edition, Elsevier Science B.V., Amsterdam, Netherlands. pp. 187-222.
- Zuloaga F.O., Morrone O. (1999) Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. II. Fabaceae-Zygophyllaceae (Dicotyledoneae). *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 74.