



**"ESTABLECIMIENTO DE NOTHOFAGUS PUMILIO EN
RELACIÓN A SU ORIENTACIÓN ALREDEDOR DE PARCHES
DE VEGETACIÓN Y LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN EL
LÍMITE SUPERIOR DEL BOSQUE, EL CHALTÉN, PATAGONIA
ARGENTINA”**

MAITE ROCIO ARIAS

TESIS DE GRADO PARA OPTAR POR EL TÍTULO
DE:

INGENIERA EN RECURSOS NATURALES RENOVABLES

FCA, UNCUYO
MENDOZA, ARGENTINA

02/12/2022



“ESTABLECIMIENTO DE *NOTHOFAGUS PUMILIO* EN RELACIÓN A SU ORIENTACIÓN ALREDEDOR DE PARCHES DE VEGETACIÓN Y LA VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN EL LÍMITE SUPERIOR DEL BOSQUE, EL CHALTÉN, PATAGONIA ARGENTINA”

Maite Rocío Arias

Contacto: maitearias.co@gmail.com

Directora: Ana Marina Srur

Codirector: Ricardo Villalba

Comisión evaluadora:

Natalia Naves

Juan Bustamante

Daniela Rodríguez

RESUMEN

El presente trabajo parte del supuesto que el establecimiento de *Nothofagus pumilio* alrededor de parches de vegetación es mayor cuando las condiciones son relativamente cálidas y húmedas (en el largo plazo) y en los sectores protegidos del viento.

El objetivo es determinar la influencia que tienen tanto la presencia de parches de vegetación como la variabilidad climática sobre el establecimiento de *Nothofagus pumilio* en el límite superior del bosque en los Andes Patagónicos del Sur próximos a El Chaltén, Santa Cruz, Argentina.

Para ello se evaluó el establecimiento de individuos de *N. pumilio* alrededor de cuatro parches de vegetación con el fin de determinar si el establecimiento es mayor en sitios protegidos por el viento, que en expuestos.

Por otro lado, se compararon registros de variables climáticas -velocidad del viento, temperatura, precipitación e Índice de Severidad de Sequía de Palmer (PDSI)- con los datos de establecimiento, para determinar si el establecimiento está influenciado por condiciones climáticas particulares (frías vs. cálidas, húmedas vs. secas).

Para comparar el establecimiento según la orientación geográfica (los vientos predominantes vienen del oeste) se utilizó estadística circular. La posición de las 596 muestras ubicadas alrededor de las manchas fue trasladada a parcelas angulares para ser representadas mediante un diagrama de rosa de los vientos. Posteriormente mediante el test de Rayleigh, se comprobó si efectivamente existía una dirección predominante para el establecimiento y si ésta estaba relacionada a la dirección de los vientos dominantes en la zona.

Los resultados indicaron que efectivamente el establecimiento es mayor en las orientaciones más protegidas del viento (SE y NE) y que condiciones ambientales como vientos fuertes y bajas precipitaciones de primavera se asocian a un menor establecimiento.

La relación entre PDSI y establecimiento, como así también, entre temperatura y establecimiento no resultó significativa. Sin embargo, se recomienda realizar estudios más exhaustivos con registros meteorológicos precisos para poder validar estos resultados.

ABSTRACT

This work assumes that the establishment of *Nothofagus pumilio* around patches of vegetation is greater when conditions are relatively warm and humid (in the long term) and in sectors protected from the wind.

The objective is to determine the influence that both, the presence of vegetation patches and climatic variability have on the establishment of *Nothofagus pumilio* in the upper limit of the forest in the southern Patagonian Andes near El Chaltén, Santa Cruz, Argentina.

In order to do this, the establishment of individuals of *N. pumilio* around four independent patches of vegetation was evaluated in order to determine if the establishment is greater in sites protected by the wind than in exposed ones.

On the other hand, records of climatic variables -wind speed, temperature, precipitation and Palmer Drought Severity Index (PDSI)- were compared with the establishment data, to determine if the establishment is influenced by particular climatic conditions (cold vs. warm, humid vs. dry).

To compare the establishment according to the geographical orientation, circular statistics were used. The position of the 596 samples located around the spots was transferred to angular plots to be represented by a wind rose diagram. Subsequently, using the Rayleigh test, it was verified if there was indeed a predominant direction for the establishment and if this was related to the direction of the prevailing winds in the area.

The results indicated that the establishment is indeed higher in the orientations that are more protected from the wind (SE-SW) and that environmental conditions such as strong winds and low rainfall during spring are associated with less establishment.

The relationship between PDSI and establishment, as well as between temperature and establishment was not significant. However, it is recommended to carry out more exhaustive research studies with precise meteorological records in order to validate these results.

PALABRAS CLAVE

bosque andino patagónico, parches de vegetación, precipitación, velocidad del viento, límite superior del bosque

KEY WORDS

Patagonian Andean forest, vegetation patches, precipitation, wind velocity, upper treeline

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría agradecer especialmente a mi familia por darme la oportunidad de estudiar en la Universidad de Cuyo con todo lo que esto significó.

A mi mamá por su ayuda y apoyo incondicional.

También quisiera agradecerle a mis colegas por su aliento y compañía, durante y después del cursado.

Quisiera agradecerle a mis amistades por estar presentes en todo momento y transmitirme su amor.

A mis ex compañeros de trabajo Marcos y Víctor que siempre tuvieron consideración y me motivaron a finalizar los estudios.

A Flor por acompañar este proceso y darme nuevas buenas ideas.

A mi directora de Tesis Ana y a mi codirector Ricardo por tenerme paciencia y guiarme en todo lo que necesité.

A quienes se tomaron un tiempo para leer este material y ayudarme a que sea mejor.

Finalmente quiero agradecerme a mi misma por no rendirme a pesar de todas las dificultades.

INDICE

1.	INTRODUCCIÓN	1
1.1.	ANTECEDENTES/ MARCO TEÓRICO.....	1
1.2.	OBJETIVO GENERAL.....	4
1.3.	HIPÓTESIS.....	4
1.4.	PREDICCIONES.....	4
2.	MATERIALES Y METODOLOGÍA	5
2.1.	ÁREA DE ESTUDIO	5
2.2.	ESPECIE ESTUDIADA	7
2.3.	DISEÑO DE MUESTREO.....	9
2.4.	DATOS CLIMÁTICOS.....	16
2.5.	ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	18
3.	RESULTADOS	19
4.	DISCUSIÓN.....	24
5.	CONCLUSIONES	26
6.	BIBLIOGRAFÍA.....	27
	ANEXO 1: Establecimiento por mancha	36
	ANEXO 2: Gráficos climáticos.....	38
	ANEXO 3: Curvas de Nivel	45

INDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1: Mapa de estaciones climáticas.....	5
Figura 2: Zona de estudio.....	6
Figura 3: Ubicación geográfica de las 4 manchas estudiadas.....	9
Figura 4: Colocación de línea divisoria entre parcelas alrededor de la Mancha 2.....	10
Figura 5: Imagen de una muestra de renovación sacada de raíz.....	11
Tabla 1: Cantidad de individuos analizados por mancha.....	11
Figura 6: Imagen de las manchas tomada desde el suelo.....	12
Figura 7: Imagen satelital de las parcelas utilizadas.....	12
Figura 8: Detalle parcelas en Mancha 1.....	13
Figura 9: Detalle parcelas en Mancha 2.....	13
Figura 10: Detalle parcelas en Mancha 3.....	14
Figura 11: Detalle parcelas en Mancha 4.....	14
Figura 12: Ilustración corte radial.....	15
Tabla 2: Datos estadísticos obtenidos del análisis del establecimiento según la orientación.....	19
Gráfico 1: Orientación de individuos Mancha 1 (gráfico rosa de los vientos).....	20
Gráfico 2: Orientación de individuos Mancha 3 (gráfico rosa de los vientos).....	20
Gráfico 3: “Orientación de individuos Mancha 4 (gráfico rosa de los vientos).....	21
Gráfico 4: Frecuencia de establecimiento y relación con PDSI anual.....	21
Gráfico 5: Establecimiento en relación a la precipitación de primavera.....	22
Gráfico 6: Correlación entre el establecimiento y la precipitación de primavera.....	22
Gráfico 7: Establecimiento en relación al viento.....	23
Gráfico 8: Establecimiento por año Mancha 1.....	36
Gráfico 9: Establecimiento por año Mancha 3.....	36
Gráfico 10: Establecimiento por año Mancha 4.....	37
Gráfico 11: Establecimiento en relación al PDSI de otoño.....	38
Gráfico 12: Establecimiento en relación al PDSI de invierno.....	38
Gráfico 13: Establecimiento en relación al PDSI de primavera.....	39
Gráfico 14: Establecimiento en relación al PDSI de verano.....	39
Gráfico 15: Establecimiento en relación a la precipitación anual.....	40
Gráfico 16: Establecimiento en relación a la precipitación de otoño.....	40
Gráfico 17: Establecimiento en relación a la precipitación de invierno.....	41
Gráfico 18: Establecimiento en relación a la precipitación de primavera.....	41
Gráfico 19: Establecimiento en relación a la precipitación de verano.....	42
Gráfico 20: Establecimiento en relación a la temperatura anual.....	42
Gráfico 21: Establecimiento en relación a la temperatura de otoño.....	43

Gráfico 22: Establecimiento en relación a la temperatura de invierno.	43
Gráfico 23: Establecimiento en relación a la temperatura de primavera.	44
Gráfico 24: Establecimiento en relación a la temperatura de verano.	44
Figura 13: Curvas de nivel	15

1. INTRODUCCIÓN

1.1. ANTECEDENTES/ MARCO TEÓRICO

Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) es una especie forestal nativa de América del Sur que domina latitudinalmente los ambientes boscosos altoandinos extendiéndose por más de 2000 km en dirección Norte-Sur en la Patagonia andina en ambos lados de la Cordillera de los Andes (Tortorelli 1956; Donoso 1974; 1993). Esta región pertenece a la provincia fitogeográfica subantártica, distrito de bosques caducifolios (Cabrera 1971). *N. pumilio* (lenga, nombre vulgar), tiene valor en la producción maderera, además cumple un papel clave en la regulación del agua, la protección de la fauna nativa y la conservación de los nutrientes en las laderas andinas, aportando a la belleza paisajística valorada por la actividad turística, entre otros servicios ecosistémicos que brinda en la región (Rusch 1993; Frangi et al. 2005). Los bosques caducifolios donde se encuentra *Nothofagus pumilio* pueden ser mixtos, incluyendo *Nothofagus antártica*, o bien predominar solo una de estas especies (Cabrera 1971; Armesto et al. 1992). Dado que la dinámica de este ecosistema se ve condicionada a estas especies dominantes (Jones et al. 1994), estudiar todos los factores que influyen en su regeneración es de fundamental importancia.

La lenga forma el límite entre el bosque y los pastizales de altura. En general, el factor que determina la formación de los límites arbóreos de altura en el mundo (treeline), es principalmente la temperatura (Körner 1998) normalmente asociada a la isoterma que ronda los 6°C (Körner 1998; Fajardo y Piper 2014). Este límite, a partir del cual el bosque desaparece y da lugar en su extremo superior a comunidades de hierbas, arbustos y cojines de alta montaña, puede ser transicional o abrupto (Tranquillini 1979). En la mayoría de los bosques de altura de lenga, este límite es abrupto (Cuevas 2000; Daniels y Veblen 2003; Harsch et al. 2012; Srur et al. 2016), a diferencia del hemisferio norte donde este límite es gradual.

El ambiente donde se desarrolla esta especie es húmedo, pero dentro de un rango muy amplio de precipitaciones, pudiendo variar entre aprox. 800 (Veblen et al. 1977) a 4000 mm/año (Muñoz-Schick 1980). Las condiciones microclimáticas tienen un papel importante en el establecimiento de plántulas: la protección proporcionada por los árboles ya establecidos puede facilitar el establecimiento de nuevos individuos en la línea superior de árboles, por ejemplo, al mejorar la disponibilidad de agua del suelo (Maher et al. 2005); de manera similar, el viento excesivo en la línea superior del bosque es perjudicial para los organismos recientemente establecidos ya que elimina biomasa por rotura de ramas o pérdida de hojas y causa desecación de tejidos (Smith et al. 2003; Resler 2006; Holtmeier y Broll 2010). El viento también rompe la capa que determina el límite aerodinámico, y por lo tanto tiene efectos indirectos sobre la pérdida de calor por convección, enfriamiento evaporativo y distribución de la nieve (Körner 2003).

Los árboles que se encuentran en el límite superior del bosque están expuestos a condiciones ambientales más extremas que el resto, por lo que su distribución podría asociarse a la hipótesis del gradiente de estrés, la cual plantea que a medida que el estrés abiótico aumenta, la competencia deja de ser la interacción predominante entre individuos, para dar lugar a la facilitación (Choler et al. 2001; Callaway 2007; Chu et al. 2008; He et al. 2013; Pissolito 2016). Ilustrando este caso, se ha observado que en la zona del bosque de menor altura, los árboles se establecen de forma más aleatoria y con un patrón segmentado o de parches por efecto de la competencia y los disturbios (Callaway 2007; Garibotti et al. 2011). Sin embargo, hacia el límite superior, el ambiente se vuelve más hostil, por lo que, en las inmediaciones del mismo, los individuos, tienden a establecerse en "sitios seguros" debido a que la facilitación sería el proceso que comienza a dominar. En estos sectores, las

plántulas sobreviven en zonas protegidos por árboles maduros o bajo condiciones microambientales que inducen la formación de “parches de vegetación” (Callaway 2007; Garibotti et al. 2011). Estos parches de vegetación pueden promover un microambiente más favorable para el establecimiento al aumentar la retención de nieve o reducir la velocidad de los vientos, factores que pueden incrementar la supervivencia de los individuos recientemente establecidos (Batllori et al. 2009).

La detección de patrones de agregación entre organismos (pertenecientes a la misma o a distintas especies) podría indicar que el éxito del establecimiento y/o la supervivencia se beneficia con la proximidad de los vecinos (Valiente-Banuet et al. 1991), ya que existe una mayor concentración local de recursos y/o de condiciones favorables para el establecimiento (Renison et al. 2015), o que ha existido un proceso de nucleación (Blundon et al. 1993). A pesar de que no se cuenta con datos que permitan comparar las condiciones microambientales de los sitios dentro y fuera del bosque, Murcia (1995) a partir de una revisión de diferentes trabajos ha llegado a la conclusión que dentro del bosque los extremos de temperatura son menores y la humedad del aire y del suelo son superiores con respecto a las que se registran en la zona andina que se encuentra más expuesta, lo que sería una posible explicación del porqué los microambientes generarían condiciones más favorables para el establecimiento de plántulas.

Si bien se ha demostrado que la temperatura modula el límite de la línea superior de los bosques de altura (Körner 1998) y que las interacciones entre individuos también tienen un papel importante (Callaway 2007; Garibotti et al. 2011), los factores involucrados en la regulación de esta dinámica cambian según la escala espacial que se analice. Así, a escala global son los factores macroclimáticos, como la temperatura y/o precipitación que modulan la posición del límite superior del bosque, a escala regional la variabilidad climática interanual o estacional es más relevante (Holtmeier y Broll 2005), mientras que a escala local, las relaciones microclimáticas como la exposición al viento, la duración de la capa de nieve, el tipo de suelo y las interacciones entre individuos cobran mayor importancia (Holtmeier y Broll 2005).

En estos últimos años ha aumentado el número de estudios que registran tanto el avance como el retroceso de las líneas de árboles en los ecotonos entre el bosque y la vegetación alpina o de la tundra en el hemisferio Norte (Kirdyanov et al. 2012; Elliott y Cowell 2015; Franke et al. 2017; Jochner et al. 2017; entre otros). Estos estudios observaron que en transiciones graduales los parches de bosque aumentan la heterogeneidad del sitio y facilitan el establecimiento de nuevos individuos (Spasojevic et al. 2013; 2014). Se interpreta que la supervivencia de nuevos individuos podría ser superior en ecotonos transicionales que en los abruptos del hemisferio sur (Srrur et al. 2018).

Para explicar e interpretar la dinámica de la vegetación en el límite altitudinal, tradicionalmente se usan de base comparativa los estudios de interacciones clima-vegetación observadas en el hemisferio norte (Innes 1991; Körner 1998). En el hemisferio sur, estudios que abordan la temática del límite altitudinal e indagan sobre la influencia del cambio climático en el ecotono bosque-pastizales andinos han sido realizados en las regiones templadas de Nueva Zelanda (Cullen et al. 2001; Richardson et al. 2005; Harsch et al. 2012), mientras que en América del Sur, los trabajos se han realizados a lo largo de gradientes de precipitación en la Patagonia (Daniels y Veblen 2004; Srrur et al. 2016; 2018), o los Andes subtropicales (Morales et al. 2004).

En la región Patagónica, se observó que el establecimiento de plántulas en bosques por encima de la línea superior de árboles, fue diferente entre el norte y el sur de la Patagonia. En el norte el establecimiento estuvo regulado por las variaciones de temperatura y precipitación asociadas a las fases positivas de la Oscilación Decadal del Pacífico o eventos ENSO (Daniels y Veblen 2004; Srrur et al. 2016), mientras que en el sur, el avance del

bosque tuvo que ver con variaciones climáticas relacionadas a la tendencia positiva de la SAM (Southern Annular Mode) en las últimas décadas (Srur et al. 2018). Sin embargo, otros estudios indican que otros factores, tales como las interacciones interespecíficas, también estarían involucrados en la regulación de la dinámica del límite superior del bosque (Spasojevic et al. 2013; Tingstad et al. 2015; Liang et al. 2016; Saccone et al. 2017; entre otros).

En el caso particular de los bosques de *Nothofagus pumilio*, estudios previos analizaron las relaciones entre las variaciones en el clima y aquellas registradas en el crecimiento y/o establecimiento. Por ejemplo, Srur et al. (2016) encontraron que a lo largo del gradiente de humedad en el norte de la Patagonia, los sitios más secos y húmedos tienen una menor densidad de individuos en comparación con los sitios más húmedos. Sin embargo, las plántulas establecidas en sitios secos, muestran diámetros basales más grandes, mayores alturas, número de ramas y tasas de crecimiento anual (Srur et al. 2016). En áreas húmedas, la alta densidad de individuos manifiesta mayores tasas de establecimiento y supervivencia de *N. pumilio*. En los límites arbóreos más secos, la baja persistencia de nieve, relacionada con estaciones de crecimiento más largas, parece estar asociada con individuos de mayor porte (Srur et al. 2016). Otro trabajo realiza una construcción histórica de los volteos por viento en los dos valles en los alrededores de El Chaltén, analizando los anillos de crecimiento de *N. pumilio* determina que la estructura del bosque se ve modificada tras sucesivas tormentas (Ruiz 2013).

El presente trabajo se realizó en el límite superior de distribución altitudinal del bosque ya que los árboles allí ubicados son excelentes fuentes de información climática indirecta dada su importante sensibilidad a las variaciones ambientales (Fritts 1976; Lara et al. 2001; Villalba et al. 2003). Mediante el análisis de la respuesta individual de los árboles a las variaciones climáticas es posible observar cómo dichas variaciones influyeron en la dinámica del bosque a lo largo del tiempo, tanto a escala interanual como de largo plazo. Con esta información se pueden crear registros que resultan útiles para documentar la dinámica de los bosques (Villalba y Veblen 1997, 1998).

1.2. OBJETIVO GENERAL

Determinar la influencia de los parches de vegetación y de la variabilidad climática interanual sobre el establecimiento de *Nothofagus pumilio* en el límite superior del bosque andino-patagónico en las proximidades de El Chaltén, Santa Cruz, Argentina.

1.3. HIPÓTESIS

Hacia el límite superior, el ambiente se vuelve más hostil, por lo que, en las inmediaciones del mismo, los individuos, tienden a establecerse en "sitios seguros" debido a que la facilitación sería el proceso que comienza a dominar

1.4. PREDICCIONES

- 1- El establecimiento de *Nothofagus pumilio* alrededor de parches de vegetación ubicados en el límite superior del bosque es mayor en los sectores resguardados de los vientos del oeste por el parche que en los expuestos.
- 2- El establecimiento de individuos de *N. pumilio* en el límite superior del bosque está fuertemente asociado a condiciones relativamente cálidas y húmedas de largo plazo (más de un año).

2. MATERIALES Y METODOLOGÍA

2.1. ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio corresponde a los bosques de *N. pumilio* ubicados en los Andes patagónicos del Sur argentino, en cercanía a la localidad de El Chaltén en la provincia de Santa Cruz (49°22' S, 72°56' O, Figuras 1 y 2). Los bosques se extienden a lo largo de un gradiente altitudinal desde aproximadamente los 500 a los 1150 m.s.n.m.



Figura 1: Mapa de estaciones climáticas. El círculo negro indica la zona de estudio en las inmediaciones de la localidad de El Chaltén, en Santa Cruz, Patagonia, Argentina. Puntos amarillos corresponden a la ubicación geográfica de las estaciones meteorológicas de precipitación y puntos rojos a las de temperatura, utilizadas en este estudio. Imagen de Google Earth 2017



Figura 2: Zona de estudio. El círculo amarillo corresponde a la zona de estudio, en la imagen satelital puede apreciarse mejor la región montañosa, su vegetación, relieve y la cercanía al Lago Viedma. Google Earth 2021.

Sensores de temperatura y humedad relativa colocados por el grupo del Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental (IANIGLA, CCT-Mendoza, CONICET) a lo largo de una transecta altitudinal en el área de estudio indican que la temperatura media anual aumenta de menos de 2°C a 1100 m.s.n.m a 6 °C a 760 m de altitud. Al mismo tiempo, existe un gradiente altitudinal que decrece en humedad desde el límite superior del bosque (en contacto con los prados andinos de altura) y cuya humedad relativa ronda el 79%, hasta un ambiente relativamente seco, con humedad relativa media de 63%, en el ecotono inferior (entre la estepa y el bosque). La precipitación anual total en el límite bajo, en contacto con la estepa, es de aproximadamente 450 mm y se encuentra uniformemente repartida durante todo el año, mientras que la temperatura media es de 7°C (datos proporcionados por la Seccional de Guardaparques, Parque Nacional Los Glaciares ubicada a 500 m de altitud en el ecotono estepa-bosque). Aun cuando no existen registros en el lugar, la precipitación sobre el límite superior se estima superior a los 1000 mm anuales (gran parte de ella en forma de nieve).

2.2. ESPECIE ESTUDIADA

Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser es una especie nativa con un rango de distribución muy amplio en los bosques andinos patagónicos (Bava y Rechene 1999; Martínez-Pastur et al. 1999). Esta especie de gran importancia forestal que puede alcanzar una altura de hasta 35 m y hasta 1,5 m de diámetro (Santos Biloni 1990), se presenta como un árbol de gran porte, de fuste cilíndrico-cónico, con escasa copa y ramificación. En sitios protegidos, los árboles pueden tener tallos rectos de 4 a 17 m de altura, pero en los lugares expuestos al viento y a depósito de nieve toman formas achaparradas conocidas como 'krumholz' (en alemán krumm, "doblado, retorcido" y holz, "madera"), variando entre 0,5 y 2 m de altura (Srur et al. 2016; 2018).

Es una especie intolerante a la sombra (Rusch 1993) con ciclos de regeneración por claros donde aprovecha la entrada de luz, tras la apertura del dosel por la caída de algún árbol o grupo de árboles (Rebertus y Veblen 1993). No obstante, las plántulas pueden tolerar la sombra hasta por 25 años, alcanzando en este periodo una estatura máxima de solo 10 cm (Henríquez et al. 1997; Cuevas y Arroyo 1999).

No forma banco de semillas persistente (BSP) pero, en caso de no germinar en invierno, forma un banco de semillas transitorio, cuya duración máxima no excede los ocho meses, de febrero a septiembre (Cuevas y Arroyo 1999). Las condiciones para que se produzca la germinación van desde 0 a 20 °C de temperatura, con necesidades lumínicas variables (Gajardo y Cabello 1997).

Las semillas no pueden estar largo tiempo bajo condiciones húmedas puesto que son atacadas por hongos, patógenos o depredadores (Godeas et al. 1993; Henríquez et al. 1997). Condiciones frías y secas producen menor germinación, pero conservan las semillas viables en el suelo del bosque durante un tiempo mayor.

Los frutos que produce son nueces triquetras. Pueden contener una semilla o ninguna, excepcionalmente dos. Si bien la dispersión de polen y semillas es anemófila (Donoso 1993) al ser estas semillas, junto a sus alas rudimentarias, relativamente pesadas, la gran mayoría termina siendo dispersadas por gravedad (Guerrido y Fernandez 2007). Sus patrones de fructificación son cíclicos, con picos cada 6-8 años, forma cohortes en los años en que ocurren máximos de semillazón (Mascareño 1987; Schmidt et al. 1997). La dispersión de semillas se inicia a bajas temperaturas ya que los ataques de insectos o parásitos, que influyen en el momento de la dispersión de semillas en otras especies (Nielsen 1977), no se observaron en *N. pumilio*. En base a estudios efectuados en otras especies del mismo género, pareciera que los individuos de *N. pumilio* son genéticamente auto-incompatible (Riveros 1991; Riveros et al. 1994) aunque no hay estudios certeros para esta especie.

A lo largo de su extenso margen de distribución, *N. pumilio* presenta una marcada variación en rasgos arquitecturales, morfológicos y ecológicos en respuesta a las distintas condiciones ambientales que se presentan (Barrera et al. 2000; Cuevas 2000; Premoli 2004). Observaciones fenológicas indican un acortamiento del período vegetativo al aumentar la altitud (Rusch 1993) también un control por parte de la temperatura de la brotación y la floración, y una influencia sobre la caída de hojas y semillas.

Las buenas características dendrocronológicas del género *Nothofagus* tales como anillos de crecimiento bien definidos, uniformidad circular y una longevidad relativamente alta de hasta 400 años (Rebertus y Veblen 1993) han permitido reconstrucciones de las variaciones climáticas del pasado (Boninsegna 1992, Villalba et al., 2003).

Los anillos anuales de crecimiento de *N. pumilio* responden a la disposición particular de los vasos y el tejido fibroso en la madera. A pesar de presentar una porosidad difusa, los vasos producidos al comienzo de la temporada de crecimiento son más grandes y tienen paredes celulares más delgadas, diferentes de los vasos formados más tarde (Masiokas y Villalba 2004). Es común observar también que los individuos adultos del género presentan signos de pudrición en zonas aledañas a la médula. En verano, el cambium de *N. pumilio* es muy susceptible a las bajas temperaturas, sufriendo daños a -2°C (Alberdi et al. 1985).

2.3. DISEÑO DE MUESTREO

Para alcanzar el objetivo propuesto en este trabajo se utilizaron muestras y datos de vegetación obtenidos en febrero de 2017 por el equipo de investigación del Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental (IANIGLA, CCT-Mendoza, CONICET).

Se trabajó en parcelas de muestreo dispuestas alrededor de 4 parches de vegetación ubicados sobre el límite superior del bosque (Figura 3).



Figura 3: Ubicación geográfica de las 4 manchas estudiadas. Google Earth 2023.

Para determinar las parcelas de muestreo se delimitó el área de los parches de vegetación y sus correspondientes líneas perimetrales, las cuales marcan el inicio de la parcela de muestreo ubicada en los alrededores de cada parche. Cada 5 metros se trazó una línea divisoria entre parcelas. Todas las manchas fueron analizadas en parcelas de 5 metros de ancho x10 metros de largo.



Figura 4: Colocación de línea divisoria entre parcelas alrededor de la Mancha 2.

Se analizaron un total de 595 individuos. Los datos tomados a campo en todas las parcelas y de todos los individuos de *Nothofagus pumilio* encontrados dentro de la misma fueron: distancia al contorno del parche de vegetación y ubicación en relación al parche (orientación N, S, E, O) (Tabla 1).

Para analizar el objetivo 2 asociado al establecimiento de esta especie de árbol a largo plazo, se tomaron muestras de madera para realizar estudios dendrocronológicos. Para ello, la toma de muestras se realizó parcela de por medio para evitar retirar el total de los individuos que rodean las manchas y así disminuir el daño ocasionado. En las parcelas seleccionadas se muestrearon todos los ejemplares de *N. pumilio* (Tabla 1), para el caso de los individuos de mayor tamaño se utilizaron barrenos de incrementos tipo Pressler, mientras que, para los individuos de menor tamaño, donde el barrenado no fue posible, se procedió a la extracción de los mismos (Figura 5).



Figura 5: Imagen de una muestra de renoval sacada de raíz.

	Mancha 1	Mancha 2	Mancha 3	Mancha 4
Datos poblacionales (Ubicación y Orientación)	121	11	78	385
Muestras para dendrocronología	66	0	27	140

Tabla 1: Cantidad de individuos analizados por mancha.

Para poder analizar gráfica y estadísticamente los datos tomados a campo, se dividió el área circular de cada mancha en 36 superficies de 15° y se trasladó la información correspondiente al establecimiento, anteriormente obtenida tras el relevamiento por parcela (Figuras 7 a 11).



Figura 6: Imagen de las manchas tomada desde el suelo.



Figura 7: Imagen satelital de las parcelas utilizadas. Superficies alrededor de los 4 parches.



Figura 8: Detalle parcelas en Mancha 1. Detalle de las superficies utilizadas para el análisis estadístico alrededor de la mancha 1, los puntos rojos corresponden a individuos analizados.



Figura 9: Detalle parcelas en Mancha 2. Detalle de las superficies utilizadas para el análisis estadístico alrededor de la mancha 2, los puntos rojos corresponden a individuos analizados.



Figura 10: Detalle parcelas en Mancha 3. Detalle de las superficies utilizadas para el análisis estadístico alrededor de la mancha 3, los puntos rojos corresponden a individuos analizados.



Figura 11: Detalle parcelas en Mancha 4. Detalle de las superficies utilizadas para el análisis estadístico alrededor de la mancha 4, los puntos rojos corresponden a individuos analizados.

En el laboratorio, las muestras dendrocronológicas de mayor tamaño se montaron sobre placas de madera. Posteriormente, se pulieron y dataron bajo lupa según la técnica sugerida por Stokes y Smiley (1968).

Con el fin de asignar a cada anillo el año correspondiente a su formación, se fecharon los anillos desde la corteza hacia la médula, su espesor se midió en dirección perpendicular a los tejidos radiales desde la médula hacia la corteza. El espesor de los anillos de crecimiento fue medido utilizando una maquina Velmex cuya precisión es de 0,001 mm.

Para los individuos que no llegaban al centro se aplicó el método geométrico de Duncan (1989) a fin de estimar la fecha de establecimiento. Este método asume que el crecimiento desde la médula hasta la corteza es concéntrico y con un ritmo similar a los anillos más internos medidos (Duncan 1989). El cálculo se realiza según la ecuación 1, donde la longitud del radio faltante (r) se puede relacionar con la altura (h) y la longitud (L) de un arco medido cerca de la médula (Figura 12). Este valor se utiliza luego para calcular el número de anillos faltantes (K) según la ecuación 2 (Duncan 1989).

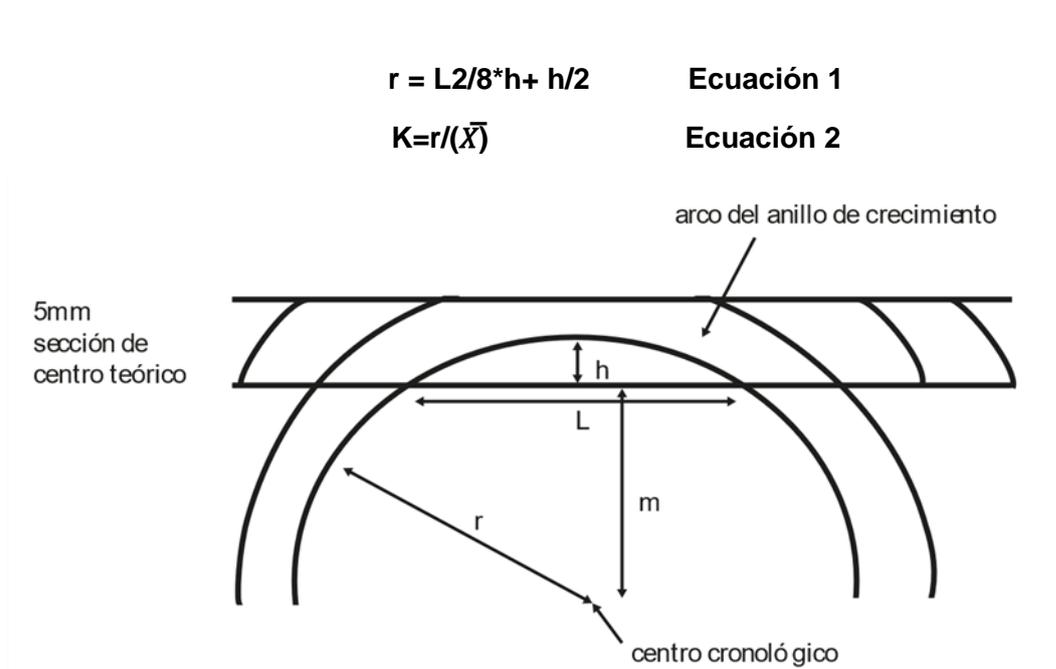


Figura 12: Ilustración corte radial. Ilustración de un corte radial de una muestra de barreno de incremento donde se visualizan los anillos de crecimiento. (Duncan,1989).

Una vez obtenido el número de anillos faltantes, la fecha de establecimiento se obtiene restándole este valor número a la fecha del anillo más interior.

Para muestras de diámetro inferior a 1 cm fue necesario un ablandamiento en solución acuosa con detergente previo a la realización de cortes histológicos. Estos cortes se realizaron con un espesor que varió entre 20 y 60 micrómetros, utilizando un micrótomos Leica. Posteriormente fueron datados bajo microscopio óptico con un aumento de 4X marca Olympus.

2.4. DATOS CLIMÁTICOS

Se utilizaron datos de precipitación y temperatura provenientes del Servicio Meteorológico Nacional (SMN) de Argentina y del Centro de la Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR)2 de Chile. Los criterios utilizados para elegir las estaciones fueron: cercanía al área de estudio, datos completos para el periodo de tiempo analizado con un mínimo de 15 años y relación entre las estaciones seleccionadas (medida a través del coeficiente de correlación r).

En primer lugar, se correlacionaron los registros climáticos provenientes de las estaciones meteorológicas seleccionadas. Si la relación entre estaciones es alta, se garantiza que los datos utilizados tienen representación regional. En este paso se utilizó el total de los registros existentes que se extienden desde 1970 a 2016 para la temperatura, y desde 1973 a 2019 para la precipitación. La matriz de correlación fue obtenida utilizando la función `cor` del paquete "stats" del programa Rstudio (R Core Team 2020). Se seleccionaron estaciones cuya correlación con las estaciones vecinas fuese superior a $r = 0,5$ y con registros de temperatura y precipitación con más de 15 años en común para el periodo requerido. Las estaciones utilizadas para crear la serie regional de temperatura fueron (Figura 1) Punta Arenas (CR)2 y Río Gallegos (SMN), mientras que la serie regional de precipitación estuvo compuesta por las estaciones Torres del Paine (CR)2, Punta Arenas (CR)2 y Río Gallegos (SMN).

Con las estaciones seleccionadas se compuso una serie regional de temperatura y otra de precipitación.

Para obtener el promedio regional de temperatura se calcularon las medias y desviaciones estándar mensuales para cada registro sobre un periodo común a las estaciones, el cual comprendía 34 años, desde 1983 a 2017. Obtenidas las medias y desvíos de cada estación se aplicó a cada dato de temperatura la siguiente ecuación:

$$A = (\text{dato} - \text{media}) / \text{desvío estándar}$$

Así, las series de la temperatura normalizadas de Punta Arenas y Río Gallegos fueron promediadas para obtener la serie regional de dicha variable.

Para el caso de la precipitación se utilizó el periodo común de 1985 a 2017 (32 años) para calcular la media mensual y posteriormente se calculó el porcentaje que cada dato representa respecto a esta media, la ecuación utilizada en este caso:

$$B = (\text{dato} * 100) / \text{promedio}$$

El promedio de los valores normalizados en porcentaje de los datos de las estaciones Torres del Paine, Punta Arenas, Río Gallegos fueron promediados para obtener la serie regional de precipitación.

Para complementar la información se utilizaron datos correspondientes al índice de Severidad de Sequía de Palmer (PDSI, por sus siglas en inglés) para el periodo comprendido entre 1902 y 2015 (GHCN Global, Historical Climatology Network, <http://climexp.knmi.nl/selectstation.cgi?id=someone@somewhere>), con estos datos se compusieron series estacionales del PDSI para los periodos de otoño, invierno, primavera, verano y anual.

Dado que no existen registros extensos de velocidad del viento en nuestra área de estudio, se emplearon los datos de velocidad del viento a 850 milibares provenientes de la reanálisis ERA5, elaborado por el Centro Europeo de Meteorología (ECMWF). Este producto combina

datos observados con modelado numérico y provee una excelente aproximación a los vientos de superficie y a diferentes alturas en la atmósfera. Para nuestro estudio usamos los datos de velocidad zonal (dirección Oeste-Este) del viento. La isobara de 850 mb se ubica a una altura aproximada media de 1500 m, muy cercana a aquella donde se ubican los parches de vegetación estudiados (1100msnm). Los datos están disponibles desde el año 1979 y cubre completamente el periodo de establecimiento (1980- 2011) de los renovales alrededor de los parches considerados. Los datos de vientos del reanálisis ERA5 empleados en este trabajo corresponden a los provenientes del punto geográfico 48.2°S y 72.9°O, localizado sobre el área de estudio.

2.5. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Para determinar si existe diferencia en el establecimiento según la orientación se recurrió a la estadística circular, esta herramienta permite analizar variables de naturaleza cíclica, datos de tipo angular distribuidos en una superficie circular, o dispuestos por orientaciones en coordenadas polares, como se requiere en nuestro caso.

Para determinar si existía una orientación con mayor establecimiento de individuos, se realizaron gráficos de tipo “rosa de los vientos” para cada mancha los cuales fueron acompañados por su validación estadística usando el test de Rayleigh.

En los diagramas de “rosa de los vientos” cada sección del histograma (con forma de cuña) muestra el número de observaciones para cada rango de valores angulares. El área del sector es proporcional a la frecuencia de cada grupo y el radio a la raíz cuadrada de la frecuencia relativa de cada grupo.

El test de Rayleigh sirve para determinar si una distribución circular está significativamente direccionada hacia una determinada orientación y asume que la distribución de los datos es unimodal. La hipótesis nula es que la distribución circular es uniforme, es decir, que no hay una dirección angular preferida.

Los análisis se realizaron con el programa RStudio (R Core Team 2020) utilizando los paquetes Directional (Tsagris et al. 2020), CircStats (Lund y Agostinelli 2018), y circular (Agostinelli y Lund 2017), así como el paquete ggplot2 (Wickham 2016) para las representaciones gráficas.

Por otro lado, para comprobar si el establecimiento de los individuos nuevos sobre la línea de árboles está fuertemente asociada a condiciones relativamente cálidas y húmedas, se realizaron diferentes análisis con los datos climáticos:

- Prueba de Rodionov: Se utilizó esta prueba para identificar cambios en los regímenes medios de establecimiento, precipitación, temperatura, y PDSI. Esta técnica de procesamiento de datos se realiza para determinar si un grupo de observaciones representa una desviación estadísticamente significativa del valor medio del régimen actual (o previo) y puede considerarse como un cambio de régimen (Rodionov y Overland 2005).

- Coeficiente de Correlación de Spearman: Al contar con datos no paramétricos, se utilizó el coeficiente de Spearman para medir la correlación entre el establecimiento y las variables ambientales (precipitación, temperatura, PDSI y viento).

3. RESULTADOS

Se realizó una prueba de Rayleigh para determinar si había una orientación cardinal significativamente preferente para el establecimiento de los árboles. Los resultados mostraron que la dirección predominante de los árboles varió según la mancha (Tabla 2), pero que todos ellos tienen predominancia hacia la dirección este. Cabe destacar que debido al sesgo que puede aportar a la representatividad de los resultados el bajo número de individuos localizados alrededor de la mancha 2 se decidió no tenerla en cuenta para los análisis estadísticos. Sin embargo, se conservan los nombres originales de las manchas para no generar confusión.

	Mancha 1	Mancha 3	Mancha 4
Dirección media	101,5°	61,5°	132,4°
Intervalo de confianza (95%)	90,8°-112,2°	44,5°-78,5°	122,4°-142,6°
MRL (0-1)	0,6	0,5	0,4
p-valor	<0,05	<0,05	<0,05
Dirección predominante	Sureste-Este	Noreste-Este	Sureste-Este

Tabla 2: Datos estadísticos obtenidos del análisis del establecimiento según la orientación

El valor de MRL (Longitud del vector medio), es un valor adimensional que varía entre 0 y 1 y mide la dispersión de los datos, 0 indica dispersión uniforme en todas las direcciones y 1, todas las observaciones apuntando en la misma dirección. Se puede observar que en todos los casos este valor es diferente de cero (Tabla 2), por lo que el establecimiento no es uniforme.

Estos resultados pueden verse reflejados en los siguientes gráficos de “rosa de los vientos”.

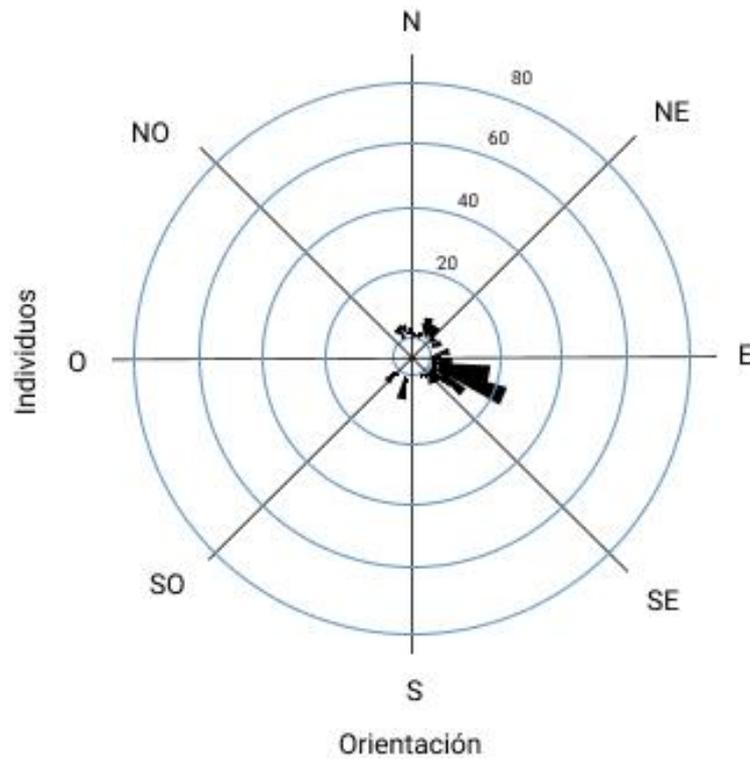


Gráfico 1: Orientación de individuos Mancha 1 (gráfico rosa de los vientos). El largo de la barra negra corresponde al número de individuos establecidos en la dirección indicada.

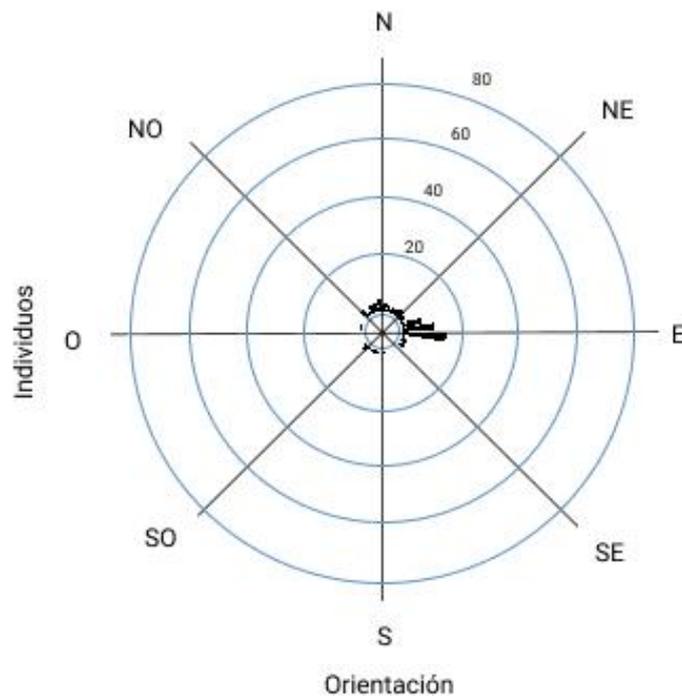


Gráfico 2: Orientación de individuos Mancha 3 (gráfico rosa de los vientos). El largo de la barra negra corresponde al número de individuos establecidos en la dirección indicada.

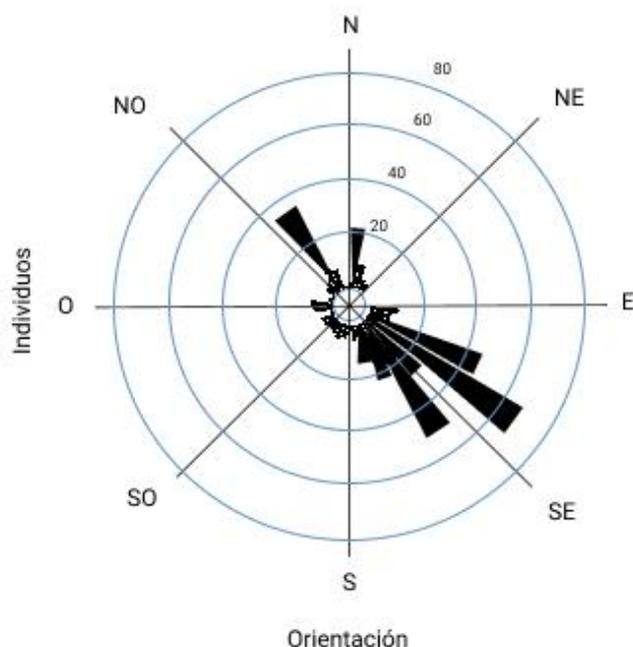


Gráfico 3: “Orientación de individuos Mancha 4 (gráfico rosa de los vientos). El largo de la barra negra corresponde al número de individuos establecidos en la dirección indicada.

Cuando se analizó la existencia de cambios abruptos en los valores de establecimiento (prueba de Rodionov), se encontró que en los años 1995 y 2007 hubo cambios notables en el régimen de establecimiento de *N. pumilio* (Gráfico 4 - líneas punteadas). En el Anexo 1 se muestra el establecimiento por mancha.

Este mismo análisis se desarrolló con las variables ambientales (Anexo 2), sólo encontramos cambios en los valores medios a lo largo de la serie para el PDSI. Los años de corte de esta variable son 1988 y 1997 (Gráfico 4). Si bien parecería ver una tendencia de mayor establecimiento coincidiendo con un período de mayor humedad, no se observan relaciones estadísticamente significativas entre establecimiento y PDSI.

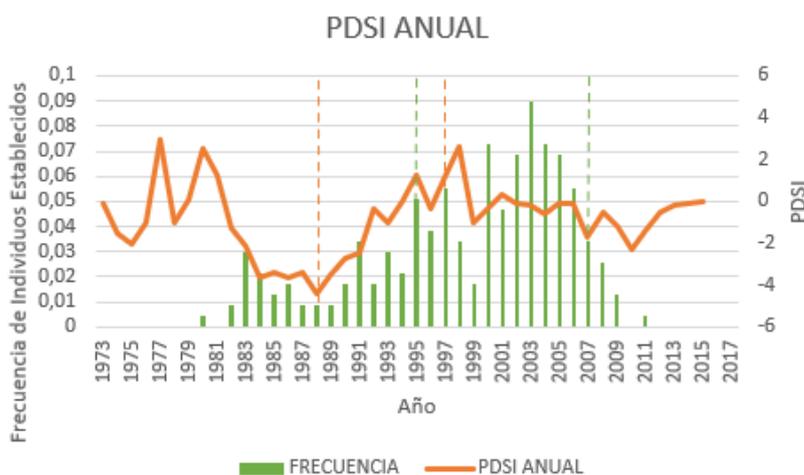


Gráfico 4: Frecuencia de establecimiento y relación con PDSI anual. Las líneas punteadas de color verde corresponden a los cambios en el régimen de establecimiento (1995 y 2007) y las líneas punteadas de color naranja corresponden a los cambios en el régimen del PDSI (1988 y 1997).

El análisis de correlación de Spearman mostró relaciones significativas y positivas entre la frecuencia de establecimiento de individuos y la precipitación de primavera; y negativas entre la frecuencia de establecimiento de individuos y los vientos para la misma estación.

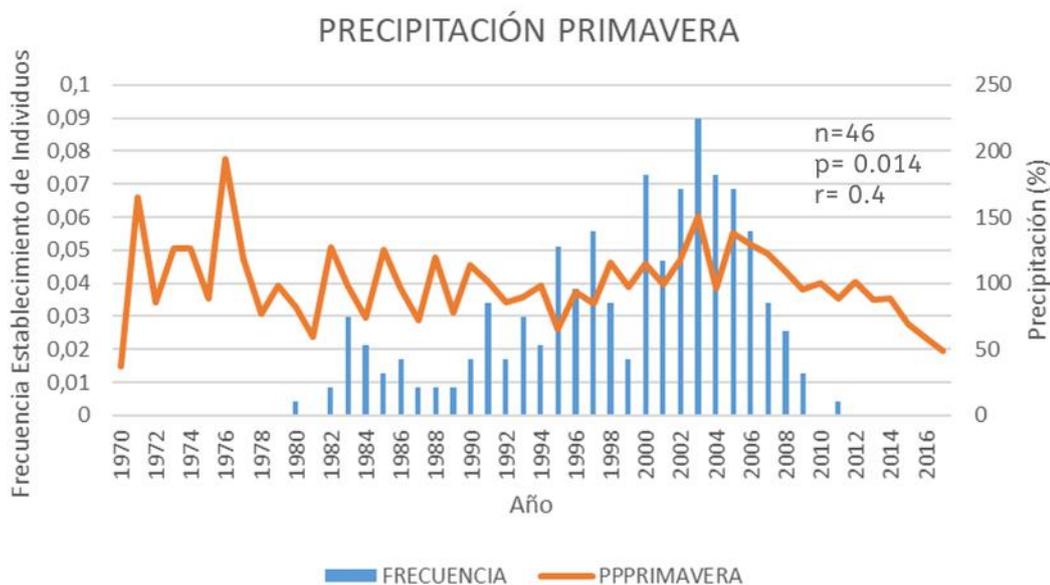


Gráfico 5: Establecimiento en relación a la precipitación de primavera. Evolución en el tiempo de la relación entre frecuencia de establecimiento de individuos y el promedio de precipitación de primavera.

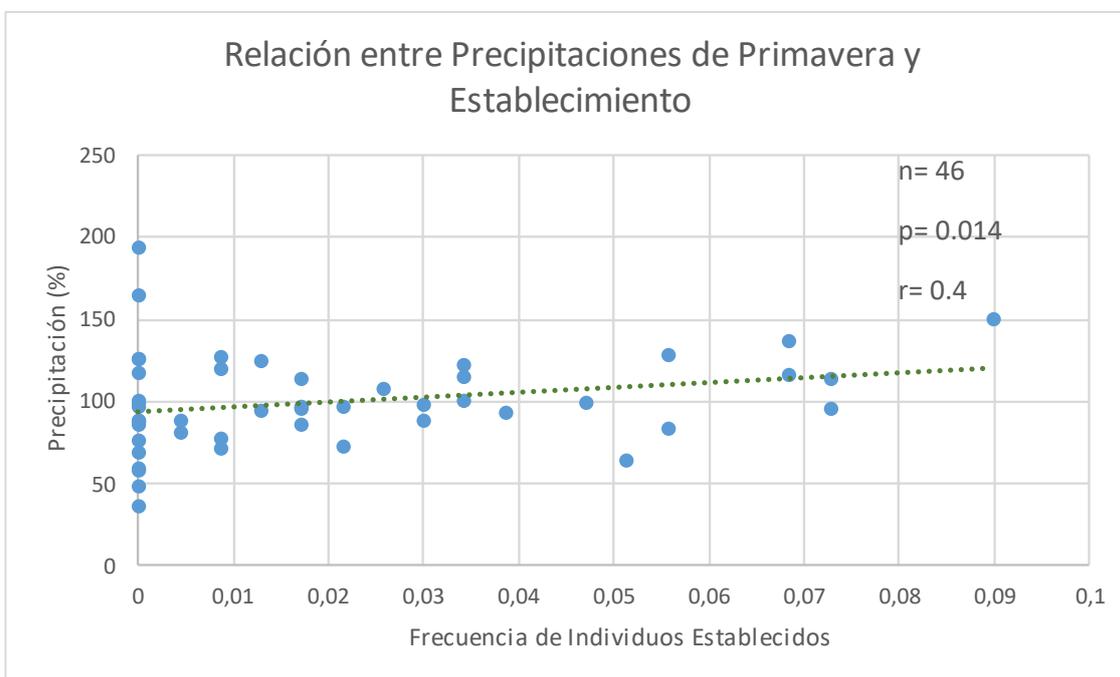


Gráfico 6: Correlación entre el establecimiento y la precipitación de primavera.

Para examinar la información correspondiente a vientos se realizó un análisis de los datos proveniente de ERA 5, no se encontró relación estadísticamente significativa, a un nivel de confianza del 95%, entre los vientos de primavera y el establecimiento ($n = 38$, $p = 0.066$) al considerar sólo el año corriente, sin embargo, esta relación se vuelve significativa y negativa ($n=38$, $r = -0.42$) al considerar los vientos durante dos años consecutivos (Gráfico 7). La relación entre el establecimiento y los vientos es aún más fuerte ($r = -0.64$) cuando se considera el período de 1989 a 2015 ($n=28$).

Al comparar los periodos de vientos intensos con el establecimiento resultó ser que los periodos de vientos intensos en primavera se caracterizan por un menor ritmo de establecimiento. Los niveles de establecimiento fueron muy bajos en los periodos: 1987-1991, 1998-1999 y después de 2007 donde la instalación de nuevos individuos se redujo notablemente.

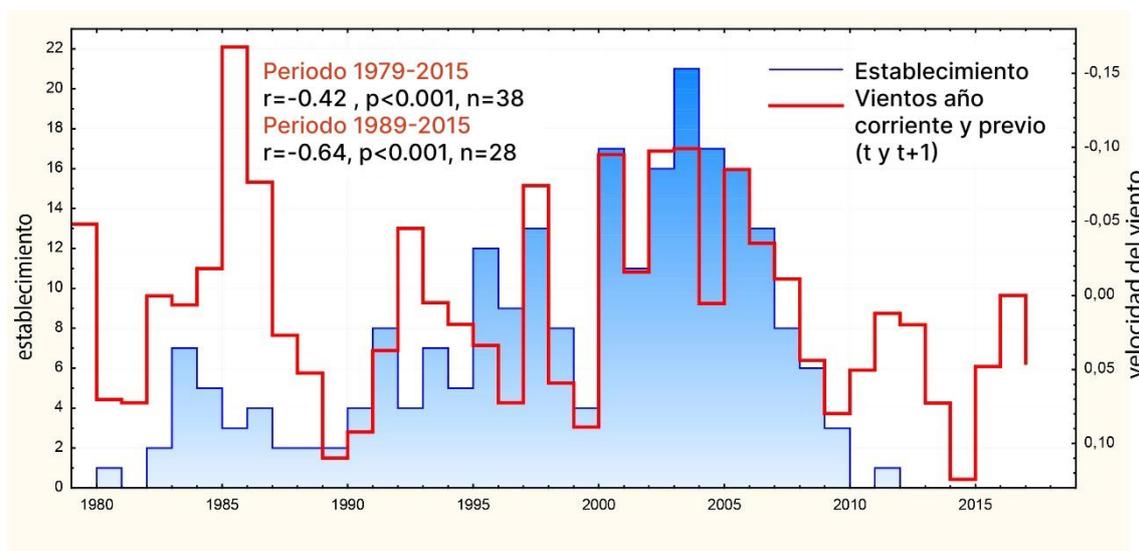


Gráfico 7: Establecimiento en relación al viento. Variación en la intensidad de los vientos de primavera (medida en desviaciones del valor medio) y el ritmo de establecimiento de individuos de *N. pumilio* alrededor de los parches de vegetación ubicados en el límite superior del bosque. Para facilitar la lectura, el eje correspondiente a desvíos de velocidad se encuentra invertido.

4. DISCUSIÓN

En este trabajo se puede apreciar que el establecimiento de nuevos individuos de *Nothofagus pumilio* alrededor de parches de vegetación ocurre con mayor frecuencia en la orientación Este. Esto puede deberse a la dirección predominante del valle Túnel en dirección Oeste-Este (coincidente con la de los vientos dominantes en la región) y podría verse reflejada en:

1. Mayor disponibilidad de semillas en el sector Noreste - Sureste por efecto de los vientos dominantes.
2. Protección del intenso viento dominante Oeste-Este brindado por parches de vegetación para el establecimiento de nuevos individuos y su crecimiento. El parche de vegetación es una barrera a los vientos dominantes del Oeste y crea a sotavento un ambiente más favorable para la germinación y supervivencia de las plántulas establecidas.

Nuestras observaciones coinciden con la mayoría de los estudios que afirman que los sitios protegidos del viento favorecen el establecimiento. Estudios de Promis et al. (2010) sobre el efecto del viento en bosques patagónicos de *Nothofagus pumilio* comprueban que la reducción de la velocidad del viento dentro del bosque es de entre un 20 a 25% al compararlo con los valores del suelo desnudo. Holtmeier y Broll (2007) y McIntire et al. (2016) también observaron que los sitios protegidos del viento por barreras de árboles, laderas de barlovento o grandes afloramientos proveen lugares seguros para el establecimiento de plántulas. Esta protección podría ser la explicación a un establecimiento mayor del lado Noreste-Sureste, donde las plántulas sobreviven especialmente al estar protegidas por árboles maduros o bajo determinadas condiciones microambientales, tal como identificaron Pissolito (2016) en estudios con *Nothofagus spp.* en la zona cordillerana de la Patagonia argentina en la provincia de Santa Cruz o Kitzberger et al. (2000) con *Austrocedrus chilensis* en el norte de la Patagonia argentina. Otros autores observaron también que micrositios sombreados y protegidos parecen aumentar la supervivencia al disminuir las tasas de pérdida de agua, pero también pueden ser importantes para reducir el daño por heladas (Wardle 1985; Körner 2003; Batllori et al. 2009).

La relación negativa entre la velocidad del viento y el establecimiento, indica que los vientos más fuertes son desfavorables para el establecimiento. Al mismo tiempo, que la relación estadística entre la velocidad del viento y el establecimiento aumente cuando se consideran dos años seguidos, reflejaría el efecto que tienen los vientos intensos sobre el establecimiento de plántulas y la supervivencia de éstas al año siguiente. Si además de considerar dos años seguidos, consideramos el periodo 1989-2015, cuando los establecimientos son más abundantes, la relación es estadísticamente más sólida aún (Gráfico 7).

Si bien la precisión del fechado es precisa, los casos donde la falta de médula impidió el datado exacto de la fecha del establecimiento podrían contribuir con que esta relación se manifieste más estrecha al considerar dos años. Al emplear dos años consecutivos también se considera la posibilidad de errores en el fechado de individuos con edades menores al año, que, aunque sería muy poco probable, dado el pequeño porte de los renovales, podría existir.

Se puede observar que los años posteriores a las primaveras más ventosas fueron los que menos supervivencia de individuos tuvieron, principalmente después de 2007 donde el establecimiento de individuos disminuyó considerablemente. Un carácter particular de

nuestro sitio de estudio es la gran velocidad de los vientos fríos del Oeste que descienden del campo de Hielo Patagónico Sur. Precisamente el sector más alto del valle del Río Túnel es conocido como Paso del Viento, por la fuerza de las ráfagas de viento comunes en todo el valle.

Otro punto que abordó la presente tesis fue la relación entre las condiciones climáticas regionales y el establecimiento, para lo que se analizó la asociación entre el establecimiento de los individuos nuevos sobre la línea de árboles y condiciones relativamente cálidas y húmedas.

En nuestro trabajo encontramos una correlación positiva entre las precipitaciones de primavera y el establecimiento, es decir que a mayor precipitación se observa un mayor establecimiento. Estos resultados coinciden, en parte, con los encontrados en la misma zona por Srur et al. (2018) y en Patagonia norte por Daniels y Veblen (2004) y Srur et al. (2016), quienes muestran importantes interacciones entre la temperatura y el establecimiento moduladas por la precipitación. Estos autores determinaron que el establecimiento de nuevos individuos, en las líneas arbóreas superiores con ambientes secos y másicos, requiere temperaturas más cálidas acompañadas de precipitaciones abundantes para asegurar la supervivencia de plántulas recientemente establecidas. Conclusiones similares también pudieron revelarse de estudios realizados en el sector chileno más lluvioso por Piper et al. (2013) donde el calentamiento también favoreció el establecimiento de *Nothofagus pumilio*.

5. CONCLUSIONES

El presente trabajo en la zona de El Chaltén es el primer estudio que considera la influencia de los parches de vegetación en un sector de la cordillera con muy fuertes vientos donde precisamente el viento pareciera ser el factor que controla la demografía de estos parches. Este aporte resulta importante para la comprensión del rol tanto de los parches de vegetación como de la influencia del viento en el establecimiento y posterior supervivencia de *Nothofagus pumilio*, al mismo tiempo complementa los estudios que se vienen realizando en la zona sobre la especie.

Si bien la zona del límite superior del bosque ha sido previamente estudiada, son necesarios estudios a pequeña escala, como este, que reflejen las características particulares de cada zona de estudio, debido a que los resultados están condicionados por factores bióticos y abióticos inherentes al sitio que muchas veces no pueden ser explicados a nivel regional.

El conjunto de resultados obtenidos indica que la supervivencia inicial y a corto plazo de plántulas de *Nothofagus pumilio* está condicionada principalmente por condiciones climáticas regionales que se dan en primavera, como son la dirección y velocidad del viento y las precipitaciones. Primaveras húmedas y menos ventosas, que favorecen la protección de nuevos individuos ante condiciones estresantes del entorno, permiten aumentar la supervivencia al disminuir los efectos dañinos de la velocidad del viento en el establecimiento de individuos nuevos y mejorar la disponibilidad de agua del suelo.

El haber podido disponer de valores de precipitación, temperatura, velocidad y dirección del viento, tomados en el área de estudio, así como contar con dispositivos que permitan georreferenciar los puntos donde se encontraron los individuos, hubiese permitido llegar a resultados más exactos. Sin embargo, la información con la que se cuenta actualmente es suficiente para el fin propuesto y dan origen a resultados consistentes con las condiciones adversas que predominan en estos sitios muy ventosos de altura.

Los posibles usos que se le puede dar a este trabajo son:

1. Utilización en programas de restauración: Reforestación alrededor de parches sólo en sitios protegidos del viento para favorecer el establecimiento y supervivencia
2. Hacer predicciones sobre posibles avances del bosque a lo largo del tiempo según las condiciones climáticas

6. BIBLIOGRAFÍA

AGOSTINELLI, C., LUND, U. 2017. R package circular: Circular Statistics (version 0.4-93). Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=circular>

ALBERDI, M., ROMERO, M., RIOS, D. y WENZEL, H. 1985. "Altitudinal gradients of seasonal frost resistance in *Nothofagus* communities of Southern Chile". *Acta Oecologica*. Vol. 6, Cap.1, p.21.

ARMESTO, J., SMITH-RAMIREZ, J. C., LEON, P. y ARROYO, M.K. 1992. "Biodiversidad y conservación del bosque templado en Chile", *Ambiente y Desarrollo VIII*: 19-24.

BARRERA, M. D., FRANGI J. L., RICHTER, L. L., PERDOMO, M.H. y 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*. Vol.11, p. 179-188.

BATLLORI, E., CAMARERO, J.J., NINOT, J.M. y GUTIÉRREZ, E. 2009. "Seedling recruitment, survival and facilitation in alpine *Pinus uncinata* tree line ecotones: implications and potential responses to climate warming". *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 18, p.460–472.

BAVA, J. y RECHENE, C. 1999. "Dinámica de la regeneración de Lengua (*Nothofagus pumilio*) (Poepp. Et Endl. Krasser) como base para la aplicación de sistemas silvícolas. CIEFAP. Esquel Chubut. Argentina.

BLUNDON, D., MACISSAC, J. & DALE, R.T. 1993. "Nucleation during primary succession in the Canadian Rockies". *Canadian Journal of Botany*. Vol.71, p.1093–1096.

BONINSEGNA, J.A. 1992. "South American dendrochronological records". En: Bradley, R. S. y Jones P. D. (ed.) *Climate Since A.D. 1500*. Chapman and Hall. New York, U.S.A. 1995. p. 446-462.

CABRERA, A.L. 1971. "Fitogeografía de la República Argentina". *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* Vol.14, Cap.1.

CALLAWAY, R.M. 2007. "Positive interactions and interdependence in plant communities". Ed. Springer. Dordrecht-The Netherlands.

- CHOLER, P., MICHALET, R. y CALLAWAY, R.M. 2001. "Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities". *Ecology*. Vol. 82, p.3295–3308.
- CHU, C., MAESTRE, S. XIAO, F.T., WEINER, J., WANG, Y., DUAN, Z. y WANG, G. 2008. "Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations". *Ecology Letters*. Vol. 11, p.1189–1197.
- CUEVAS, J.G. y 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*. Vol. 72, p.73-82.
- CUEVAS, J.G. 2000. "Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile". *Journal of Ecology*. Vol.88, p.840-855.
- CULLEN, L.E., STEWART, G.H., DUNCAN, R.P. y PALMER, J.G. 2001. "Disturbance and climate warming influences on New Zealand *Nothofagus* tree-line population dynamics". *Journal of Ecology*. Vol. 89, p.1061–1071.
- DANIELS, L.D. y VEBLEN, T.T. 2004. "Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia". *Ecology*. Vol. 85. Cap.5, p. 1284-1296.
- DANIELS, L.D. y VEBLEN, T.T. 2003. "Altitudinal treelines of the southern Andes near 40°S". *The Forestry Chronicle* Vol. 79, No. 2.
- DONOSO, C. 1993. "Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica". Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- DONOSO, C. 1974. "Dendrología: Árboles y Arbustos Chilenos". Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Manual No. 2. Santiago, Chile. 142pp.
- DUNCAN, R.P. 1989. "An evaluation of errors in tree ages estimates base on increment cores in kahikatea (*Dacrycapus dacrydioides*)". *New Zealand Natural Sciences* Vol.16, p.31-37.
- ELLIOTT G.P. y COWELL, C.M. 2015. "Slope aspect mediates fine-scale tree establishment patterns at upper treeline during wet and dry periods of the 20th century". *Artic, Antartic, and Alpine Research*. Vol.47, N°4, p.681-692.
- FAJARDO, A. y PIPER, F.I. 2014. "An Experimental approach to explain the southern Andes elevational treeline". *American Journal of Botany*. Vol.101, Cap. 5, p.788-795.

FRANGI, J.L., BARRERA, M.D., RICHTER, L.L. y LUGO, A.E. 2005. "Nutrient cycling in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina". *Forest Ecology and Management*. Vol. 217, p.80–94.

FRANKE, A.K., BRÄUNING, A., TIMONEN, M. y RAUTIO, P. 2017. "Growth response of Scots pines in polar-alpine tree-line to a warming climate". *Forest Ecology and Management*. Vol.399, p.94-107.

FRITTS, H.C. 1976. "Tree rings and climate." Ed. Academic Press, Inc. New York- USA.

GAJARDO, D. y CABELLO, A. 1997. "Propagation of *Nothofagus pumilio* by seeds". 11 Southern Connection Congress, Valdivia, Chile. *Noticiero de Biología*. Vol.5, p.151.

GARIBOTTI, I., PISSOLITO, C. y VILLALBA, R. 2011. "Spatiotemporal pattern of primary succession in relation to meso-topographic gradients on recently deglaciated terrains in the Patagonian Andes". *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 43: 555-567.

GODEAS, A.M., ARAMBARRI, A.M. y GAMUNDI, I. 1993. "Micosociología en los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego. I. Diversidad, abundancia y fenología". *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. Vol. 45. p.291-302.

GUERRIDO, C. y FERNANDEZ, D. 2007. "Flora Patagonia. Guía para la identificación de plantas y sus hábitats". Ed: Fantastico Sur, Punta Arenas. Chile.

HARSCH, M.A., BUXTON, R., DUNCAN, R.P., HULME, P.E., WARDLE, P. y WILMSHURST, J. 2012. "Causes of tree line stability: stem growth, recruitment and mortality rates over 15 years at New Zealand *Nothofagus* tree lines". *Journal of Biogeography*. Vol.39, p. 2061–2071.

HE, Q., BERTNESS, M.D. y ALTIERI, A.H. 2013. "Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress". *Ecology Letters*. Vol. 16, p.695–706

HENRÍQUEZ, C., BUSTAMANTE, R., SEREY, I. y CHACÓN, P. 1997. "Regeneration of *Nothofagus pumilio* in southern temperate forests: ecological correlates". II Southern Connection Congress, Valdivia, Chile. *Noticiero de Biología*. Vol. 5, p.159.

HOLTMEIER, F.K. y BROLL, G. 2005. "Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales". *Glob. Ecol. Biogeogr.* Vol.14, p.395–410. doi: 10.1111/j.1466-822X.2005.00168.x

HOLTMEIER, F.K. y BROLL, G. 2007. "Treeline advance - driving processes and adverse factors". *Landscape. Online* 1, p.1–33. doi: 10.3097/LO.200701

HOLTMEIER, F.K. y BROLL, G. 2010. "Wind as an ecological agent at treelines in North America, the Alps, and the European Subarctic". *Physical Geography*. Vol. 31, no 3, p. 203-233.

INNES, J. 1991. "High altitude and high latitude tree growth in relation to past, present, and future global climate change". *The Holocene*. Vol. 1, Cap.2, p.168–173.

JOCHNER, M., BUGMANN, H., NÖTZLI, M. y BIGLER, C. 2017. "Among-tree variability and feedback effects result in different growth responses to climate change at the upper treeline in the Swiss Alps". *Ecol. Evol.* Vol.7, p.7937–7953. doi: 10.1002/ece3.3290

JONES, C.G., LAWTON, J. H. & SCHACHAK, M. 1994. "Organisms as ecosystem engineers". *Oikos* Vol. 69, p.373- 386.

KIRDYANOV, A. V., HAGEDORN, F., KNORRE, A. A., FEDOTOVA, E. V., VAGANOV, E.A. y NAURZBAEV, M. M., et al. 2012. "20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, northern Siberia". *Boreas*. Vol. 41, p.56–67. doi: 10.1111/j.1502-3885.2011.00214.x

KITZBERGER, T., VEBLEN, T.T. y VILLALBA, R. 2000. "Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados en Sudamérica". *Dendrocronología en América Latina*, F. A. Roig (comp.); EDIUNC, Mendoza.

KÖRNER, C. 1998. "A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation". *Oecología*. Vol.115, p.445–459.

KÖRNER, C. 2003. "Alpine Plant Life" , 2nd edn. *Springer*, Berlin, Germany.

LARA, A., ARAVENA, J. C., VILLALBA, R., WOLODARSKY-FRANKE, A., LUCKMAN, B. H. y WILSON, R. 2001. "Dendroclimatology of high-elevation *Nothofagus pumilio* forests at their northern distribution limit in the central Andes of Chile". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol.31, p.925-936.

LIANG, E., WANG, Y., PIAO, S., LU, X., CAMARERO, J. J., ZHU, H., Zhu L., ELLISON A.M., CIAIS P. y PEÑUELAS J. 2016. "Species interactions slow warming-induced upward shifts of treelines on the Tibetan Plateau". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 113, p.4380–4385. doi: 10.1073/pnas.1520582113

LUND, U.S.-plus original by, AGOSTINELLI, C. R. port by. 2018. CircStats: Circular Statistics, from "Topics in Circular Statistics" (2001). Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=CircStats>

MAHER, E.L., GERMINO, M.J. y HASSELQUIST, N.J. 2005. "Interactive effects of tree and herb cover on survivorship, physiology, and microclimate of conifer seedlings at the alpine tree-line ecotone". *Canadian Journal of Forest Research*. Vol.35, p.567–574.

MASCAREÑO, A. 1987. "Evaluación de ensayos de semillación y regeneración de Lengua (*Nothofagus pumilio* Poepp. et Endl. Krasser) bajo diferentes tratamientos a la cama de semillas en la reserva forestal Trapananda, Coyhaique, XI Región". Tesis, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. xii + 105 pp.

MASIOKAS, M., Y R. VILLALBA. 2004. "Climatic Significance of Intra-Annual Bands in the Wood of *Nothofagus Pumilio* in Southern Patagonia". *Trees* 18 (6): 696-704. doi:10.1007/s00468-004-0355-6.

MASIOKAS, M.H. 2009. "Little Ice Age fluctuations of small glaciers in the Monte Fitz".

MCINTIRE, E. J., PIPER, F. I. y FAJARDO, A. 2016. "Wind exposure and light exposure, more than elevation-related temperature, limit tree line seedling abundance on three continents". *Journal of Ecology*. Vol. 104. Cap.5, p.1379-1390.

MORALES, M. S., VILLALBA, R., GRAU, H. R. y PAOLINI, L. 2004. "Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines". *Ecology*. Vol. 85. Cap.11, p. 3080-3089.

MUÑOZ-SCHICK, M. 1980. *Flora del Parque Nacional Puyehue*. Editorial Universitaria, Santiago.

MURCIA, C. 1995. "Edge effects in fragmented forests: implications for conservation". *Trends in Ecology and Evolution*. Vol. 10, p.58- 62.

NIELSEN, B.O. 1977. "Seasonal and annual variation in litterfall in a beech stand 1967-1975". *Det Fortslige Forsogsvaeser XXXV*, H. 1.14.

PIPER, F. I., FAJARDO, A. y CAVIERES, L. A. 2013. "Simulated warming does not impair seedling survival and growth of *Nothofagus pumilio* in the southern Andes". *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. Vol. 15, no 2, p.97-105.

PISSOLITO, C. 2016. "Sucesión primaria de la vegetación en bosques de *Nothofagus spp.* en los Andes Patagónicos: Patrones espacio-temporales de establecimiento de plantas e implicancias para la restauración." Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Cuyo. 152 pp.

PREMOLI, A.C. 2004. "Variación en *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (*N. pumilio*)". En Donoso C, AC Premoli, L Gallo, R Iliniza eds. "Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina". Santiago de Chile, Chile. Editorial Universitaria. p. 145-166.

PROMIS, A., CALDENTEY, J. y IBARRA, M. 2010. "Microclima en el interior de un bosque de *Nothofagus pumilio* y el efecto de una corta de regeneración". *Bosque* (Valdivia). Vol.31, No 2, p.129-139.

R CORE TEAM. 2020. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

RODIONOV, S.N. y OVERLAND, J.E. 2005. "Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem", *ICES Journal of Marine Science*, Vol. 62, No 3, p. 328–332, <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.013>

REBERTUS, A. y VEBLEN, T. T. 1993. "Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego, Argentina". *Journal of Vegetation Science*. Vol. 4, p.641-654.

RENISON, D., CHARTIER, M. P., MENGHI, M., MARCORA, P., TORRES R. C., GIORGIS, M., HENSEN, I. y CINGOLANI, A.M. 2015. "Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: Insights from a seeding and planting experiment". *Forest Ecol Manag.* Vol.335, p.139-146.

RESLER, L.M. 2006. "Geomorphic controls of spatial pattern and process at alpine treeline". *The Professional Geographer*. Vol.58, p.124–138.

RICHARDSON, S.J, ALLEN, R.B., WHITEHEAD, D., CARSWELL, W., RUSCOE, W. y PLATT, K.H. 2005. "Climate and net carbon availability determine temporal patterns of seed production by *Nothofagus*". *Ecology*. Vol.86, p.972–981.

RIVEROS, M. 1991. "Biología reproductiva en especies vegetales de dos comunidades de la zona andina templada del sur de Chile, 40°S". Tesis de Doctorado, Universidad de Chile. xxxi + 301 pp.

RIVEROS, M., CARDENAS, E., ERAZO, S., O'REILLY, S. y PALMA, B. 1994. "Flujo de polen y reproducción en dos especies del género *Nothofagus*". En: *Libro de Resúmenes IX Reunión Nacional de Botánica*, Valdivia, Chile. p. 174.

RUSCH, V. E. 1993. Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Rev. Chil. Hist. Nat.* Vol.66, p.131–141. Tomo 70, 65-79.

RUIZ, M. 2013. Reconstrucción de volteo por viento 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* (lenga). Tesina de Grado, Universidad Nacional de Cuyo. 75 pp.

SACCONI, P., HOIKKA, K. y VIRTANEN, R. 2017. What if plant functional types conceal species-specific responses to environment? Study on arctic shrub communities. *Ecology*. Vol.98, p.1600–1612. doi: 10.1002/ecy.1817

SANTOS BILONI, J. 1990. "Árboles autóctonos Argentinos". Tipográfica Editora Argentina. p.269.

SCHMIDT, H, CALDENTEY, J. y PEÑA, K. 1997. "Seguimiento forestal y ambiental del uso de los bosques de lenga. XII Región". CONAF, Intendencia de la XII Región Magallanes y Antártida Chilena. 30 pp.

SMITH, W.K., GERMINO, M.J., HANCOCK, T.E. y JOHNSON, D.M. 2003. "Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines". *Tree Physiology*, Vol.23, p.1101-1112.

SPASOJEVIC, M. J., BOWMAN, W. D., HUMPHRIES, H. C., SEASTEDT, T. R., y SUDING, K. N. 2013. "Changes in alpine vegetation over 21 years: are patterns across a heterogeneous landscape consistent with predictions". *Ecosphere*. Vol. 4, p.1–18. doi: 10.1890/ES13-00133.1

SPASOJEVIC, M. J., HARRISON, S., DAY, H. W. y SOUTHARD, R. J. 2014. "Above- and belowground biotic interactions facilitate relocation of plants into cooler environments". *Ecol. Lett.* 17, 700–709. doi: 10.1111/ele.12272

SRUR, A. M., VILLALBA, R., RODRIGUEZ-CATÓN, M., AMOROSO, M.M. y MARCOTTI, E. 2016. "Establishment of *Nothofagus pumilio* at Upper Treelines Across a Precipitation Gradient in the Northern Patagonian Andes". Institute of Arctic and Alpine Research (INSTAAR), University of Colorado.

SRUR, A. M., VILLALBA, R., RODRÍGUEZ-CATÓN, M., AMOROSO, M.M y MARCOTTI, E. 2018. "Climate and *Nothofagus pumilio* Establishment at Upper Treelines in the Patagonian Andes". *Frontiers in the Earth Science*.

STOKES, M.A. y SMILEY, T.L. 1968. "An introduction to tree-ring dating". University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 73 pp.

TINGSTAD, L., OLSEN, S. L., KLANDERUD, K. , VANDVIK, V. y OHLSON. M. 2015. "Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedlings recruitment across the tree line ecotone". *Oecologia*. Vol. 179, p.599–608.

TORTORELLI, L. A. 1956. "Maderas y bosques argentinos". Editorial ACME, Bs As.

TRANQUILLINI, W. 1979. "Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special references to the European Alps". Ed.Springer-Verlag. Berlin-Alemania.

TSAGRIS, M., ATHINEOU, G., SAJIB, A., AMSON, E. y WALDSTEIN, M.J. 2020. Directional: Directional Statistics. Disponible en: <https://CRAN.R-project.org/package=Directional>

VALIENTE-BANUET, A, BOLONGARO, A., BRIONES, O., EZCURRA, E., ROSAS, M., NUNEZ, H., BARNHARD, G. y VASQUEZ, E. 1991. "Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semiarid environment in central Mexico". *Journal of Vegetation Science*. Vol.2. p.15-20.

VILLALBA, R., LARA, A., MASIOKAS, M., DELGADO, S., ARAVENA, J. C., ROIG, F. A. y RIPALTA, A. 2003. "Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years". *Climatic Change*. Vol. 59, p.177-232.

VILLALBA R. Y VEBLEN T.T. 1997. "Regional patterns of tree population age structures in Northern Patagonia: Climatic and Disturbance Influences". *The Journal of Ecology*, Vol. 85, N° 2: 113-124.

WARDLE, J. 1970. "Ecology of *Nothofagus solandri*". *New Zealand Journal of Botany*. Vol. 8, p.494-646.

WARDLE, P. 1985. "New Zealand timberlines. 1. Growth and survival of native and introduced tree species in the Craigieburn Range, Canterbury". *New Zealand Journal of Botany*. Vol.23, p.219–234.

WICKHAM, H. 2016. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag, Nueva York, Estados Unidos.

ANEXO 1: Establecimiento por mancha

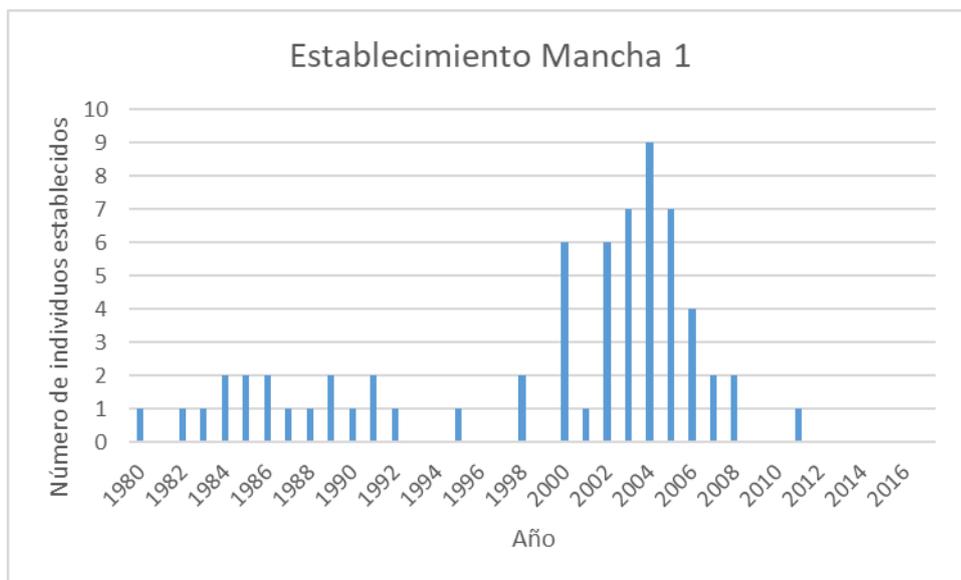


Gráfico 8: Establecimiento por año Mancha 1. Número de individuos establecidos en la mancha 1 en el periodo 1980-2016.

No se extrajeron muestras en la mancha 2.

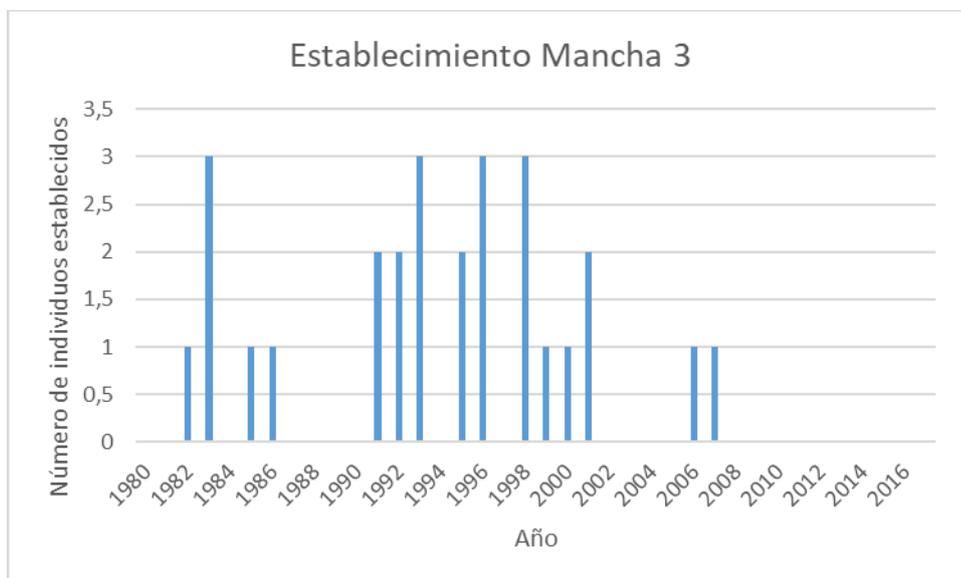


Gráfico 9: Establecimiento por año Mancha 3. Número de individuos establecidos en la mancha 3 en el periodo 1980-2016.

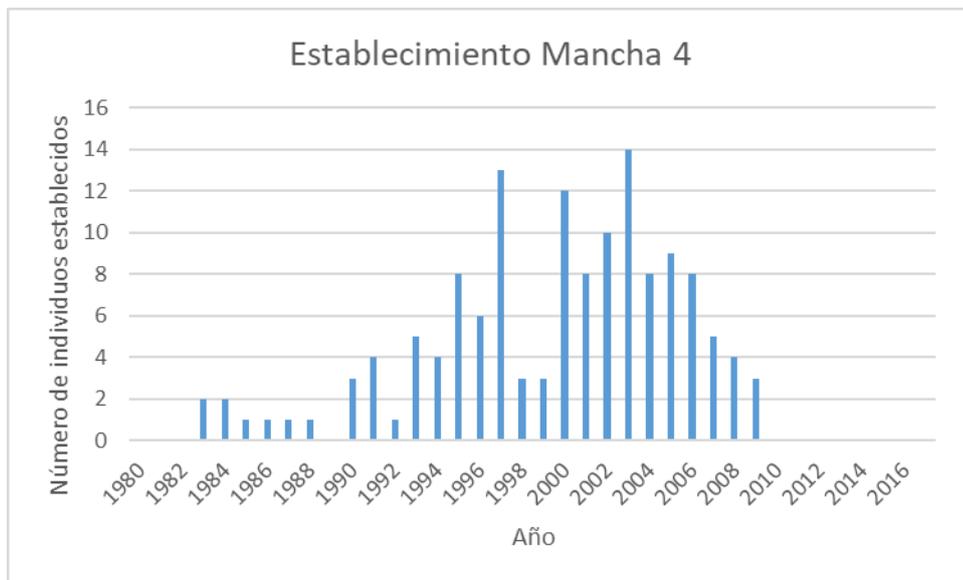


Gráfico 10: Establecimiento por año Mancha 4. Número de individuos establecidos en la mancha 4 en el periodo 1980-216.

ANEXO 2: Gráficos climáticos

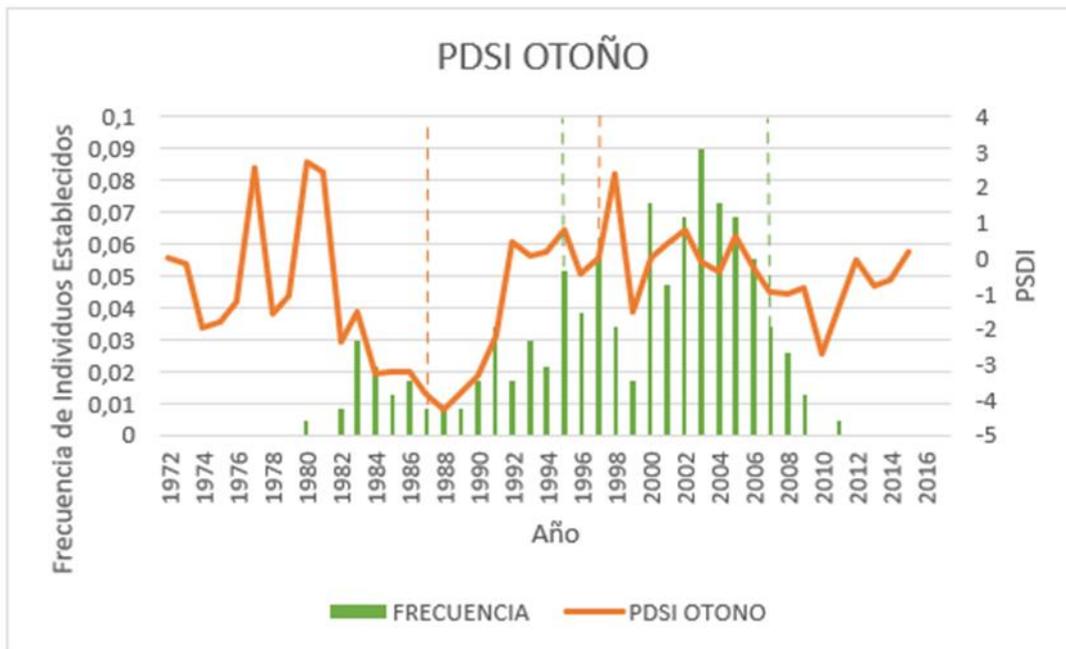


Gráfico 11: Establecimiento en relación al PDSI de otoño. Cambios en frecuencia de establecimiento (1995 y 2007) y cambios en índice de humedad en otoño (1987 y 1997).

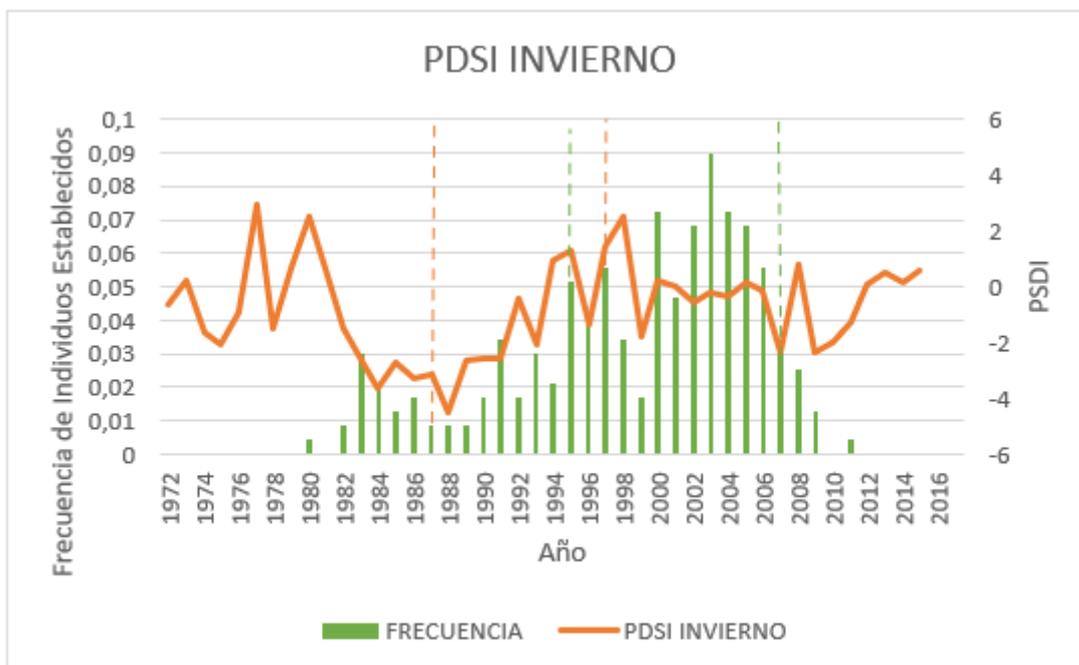


Gráfico 12: Establecimiento en relación al PDSI de invierno. Cambios en frecuencia de establecimiento (1995 y 2007) y cambios en índice de humedad en invierno (1987 y 1997).

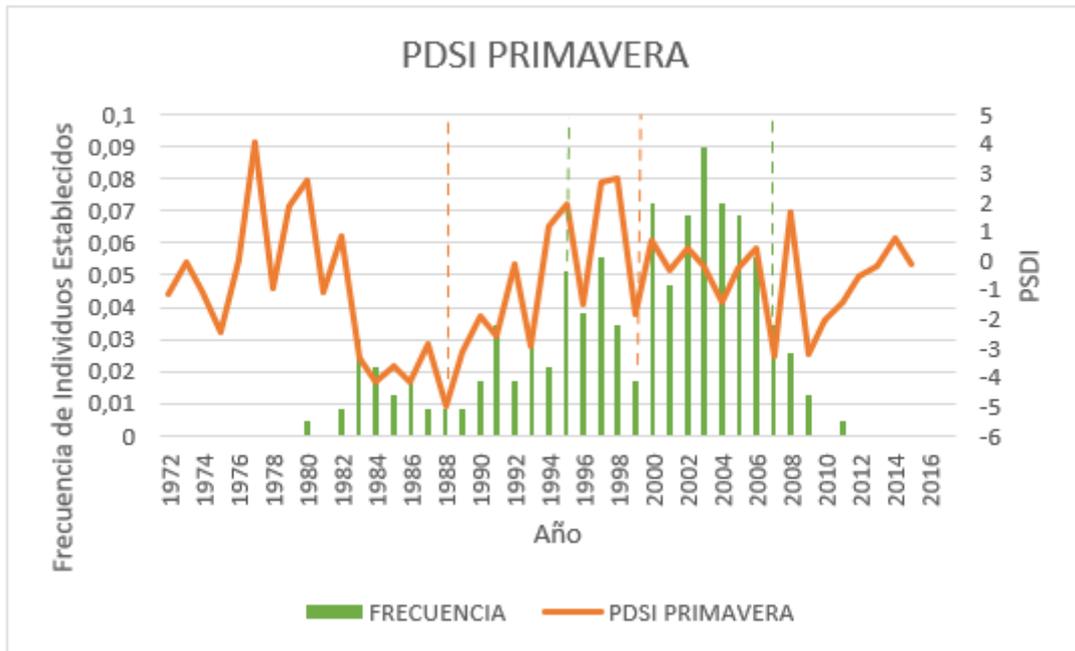


Gráfico 13: Establecimiento en relación al PDSI de primavera. Cambios en frecuencia de establecimiento (1995 y 2007) y cambios en índice de humedad en primavera (1988 y 1999).

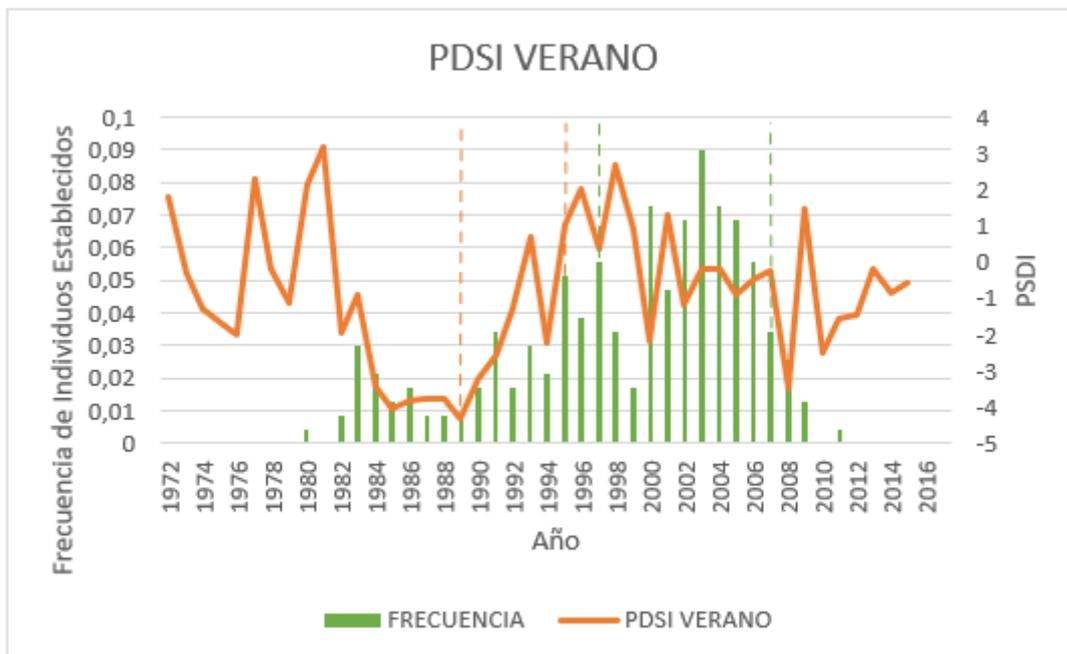


Gráfico 14: Establecimiento en relación al PDSI de verano. Cambios en frecuencia de establecimiento (1995 y 2007) y cambios en índice de humedad en verano (1989 y 1997).

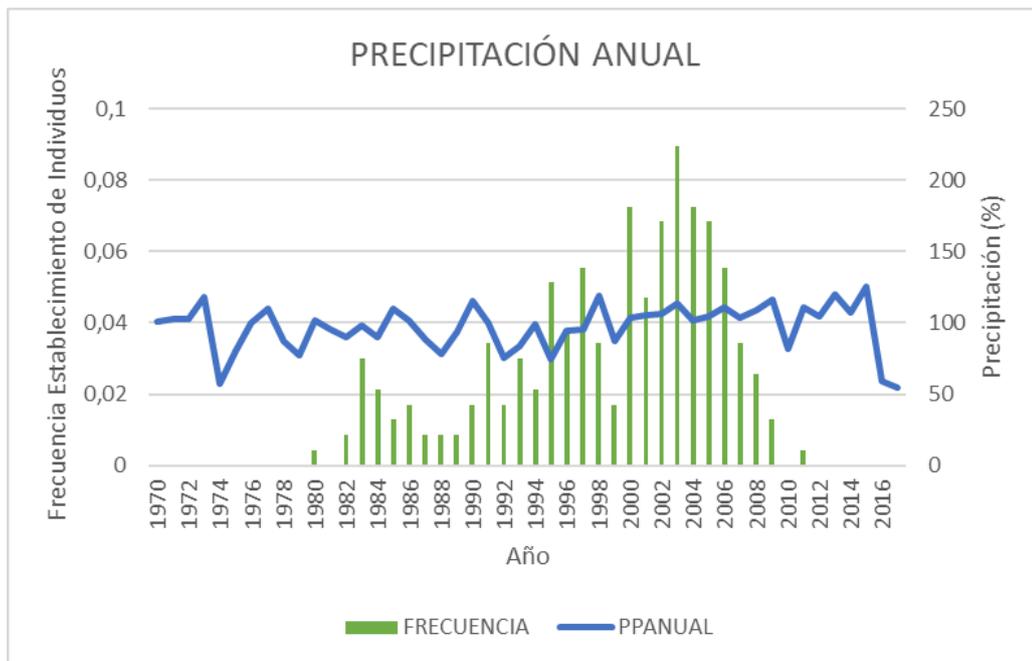


Gráfico 15: Establecimiento en relación a la precipitación anual. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y las variaciones de la precipitación anual expresadas en porcentajes en relación al periodo 1970-2017.

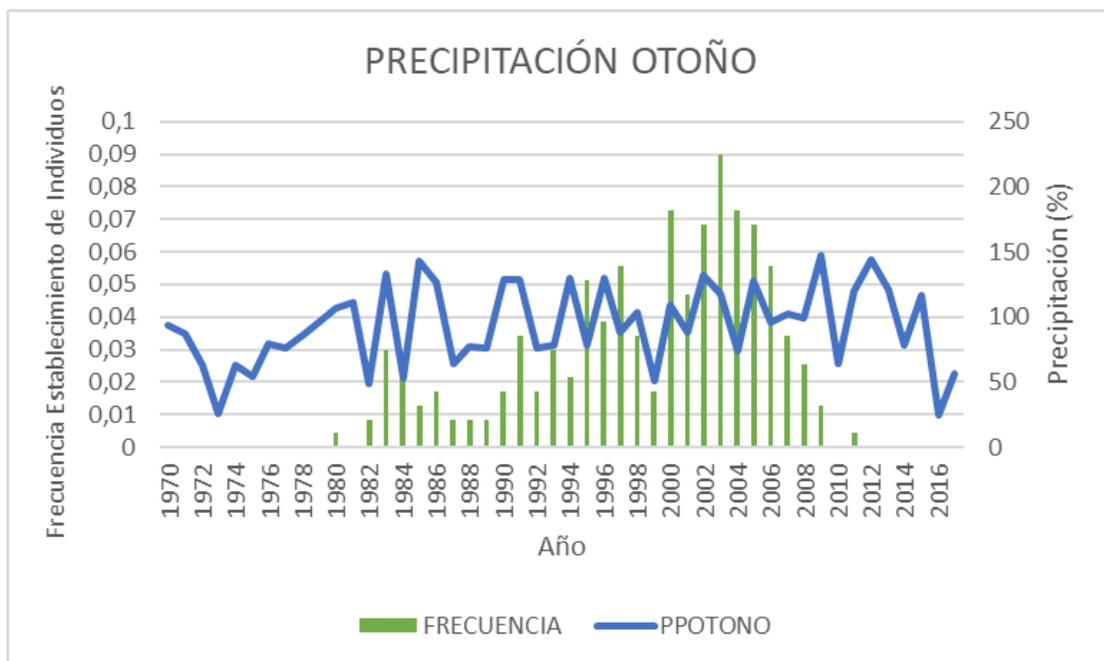


Gráfico 16: Establecimiento en relación a la precipitación de otoño. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y el promedio de precipitación de otoño.

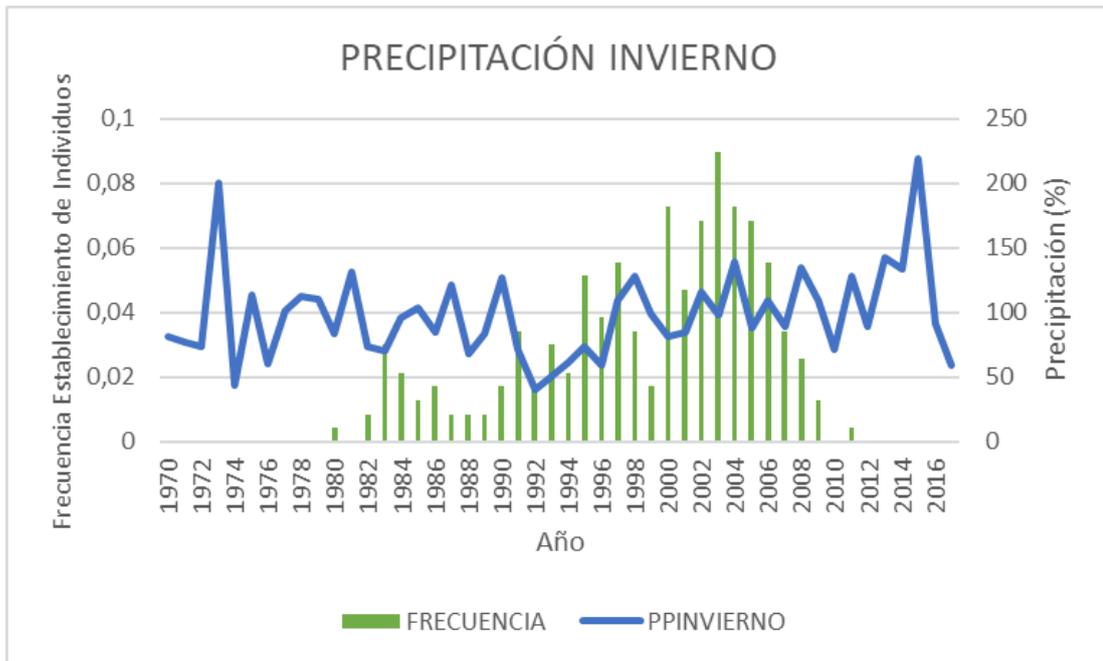


Gráfico 17: Establecimiento en relación a la precipitación de invierno. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y el promedio de precipitación de invierno

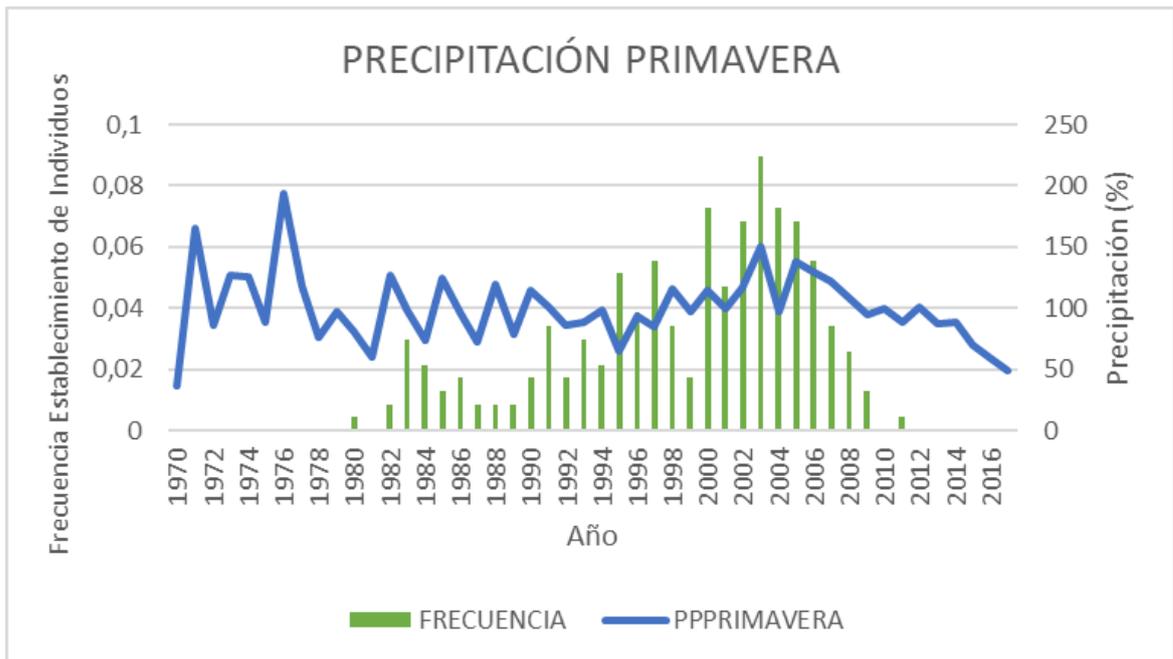


Gráfico 18: Establecimiento en relación a la precipitación de primavera. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y el promedio de precipitación de primavera.

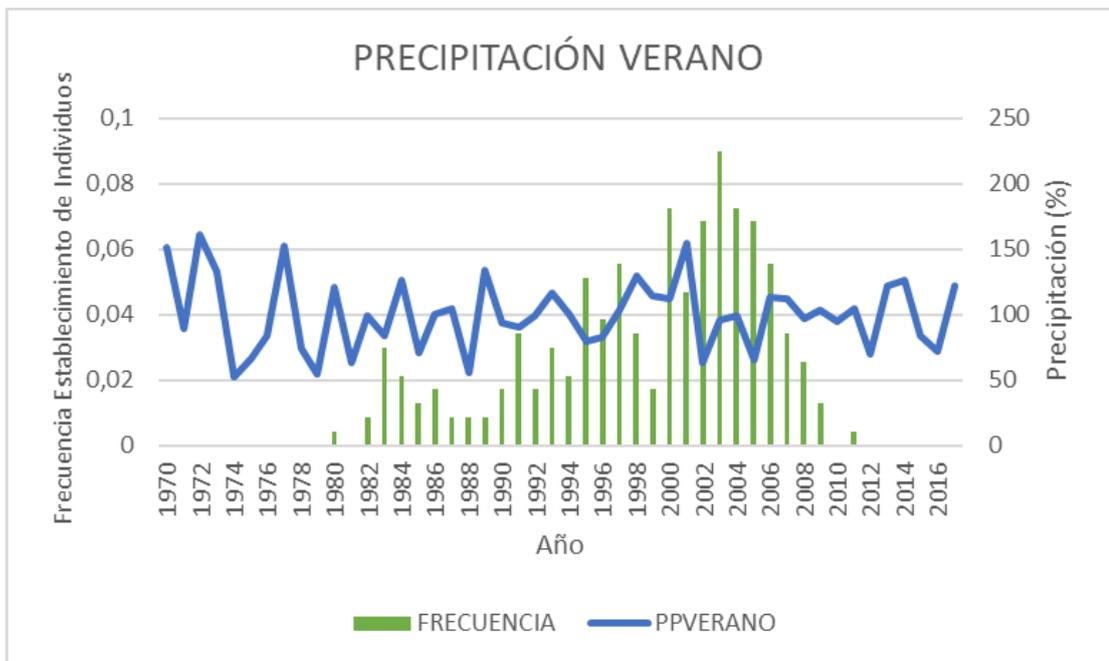


Gráfico 19: Establecimiento en relación a la precipitación de verano. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y el promedio de precipitación de verano.

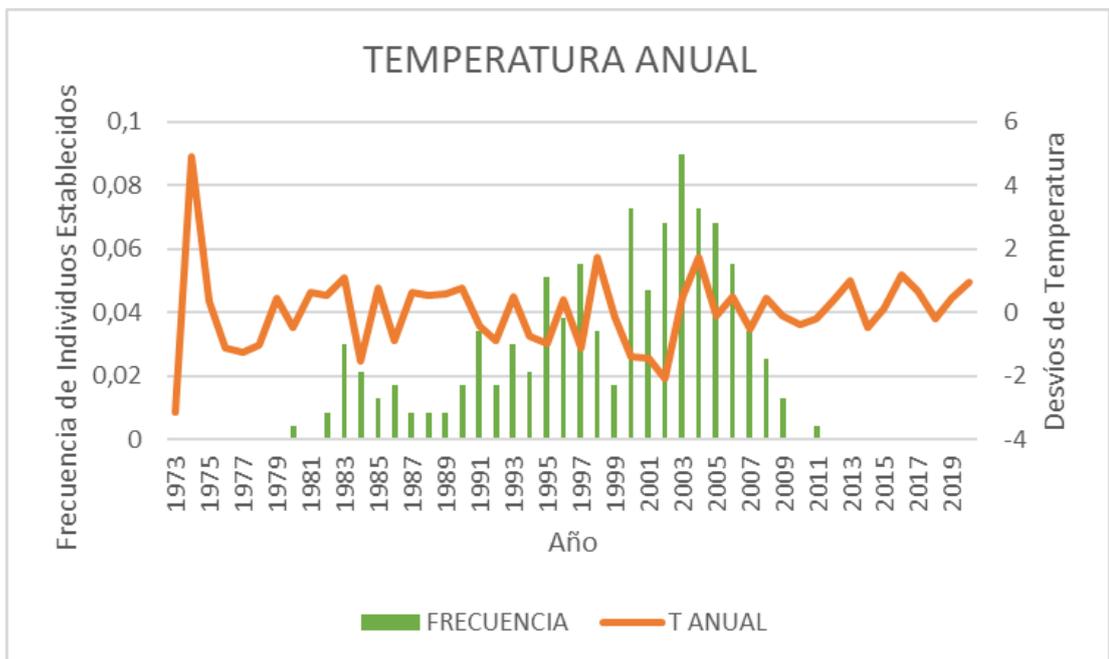


Gráfico 20: Establecimiento en relación a la temperatura anual. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y desvíos de la temperatura media anual (expresada en °C).

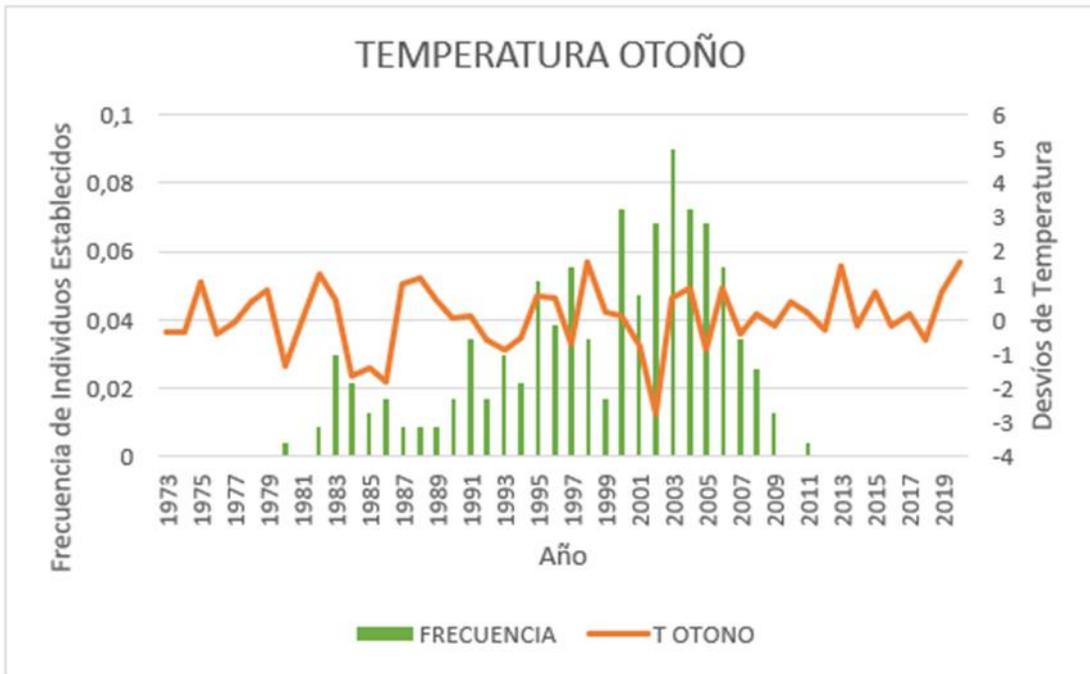


Gráfico 21: Establecimiento en relación a la temperatura de otoño. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y desvíos de la temperatura media de otoño.

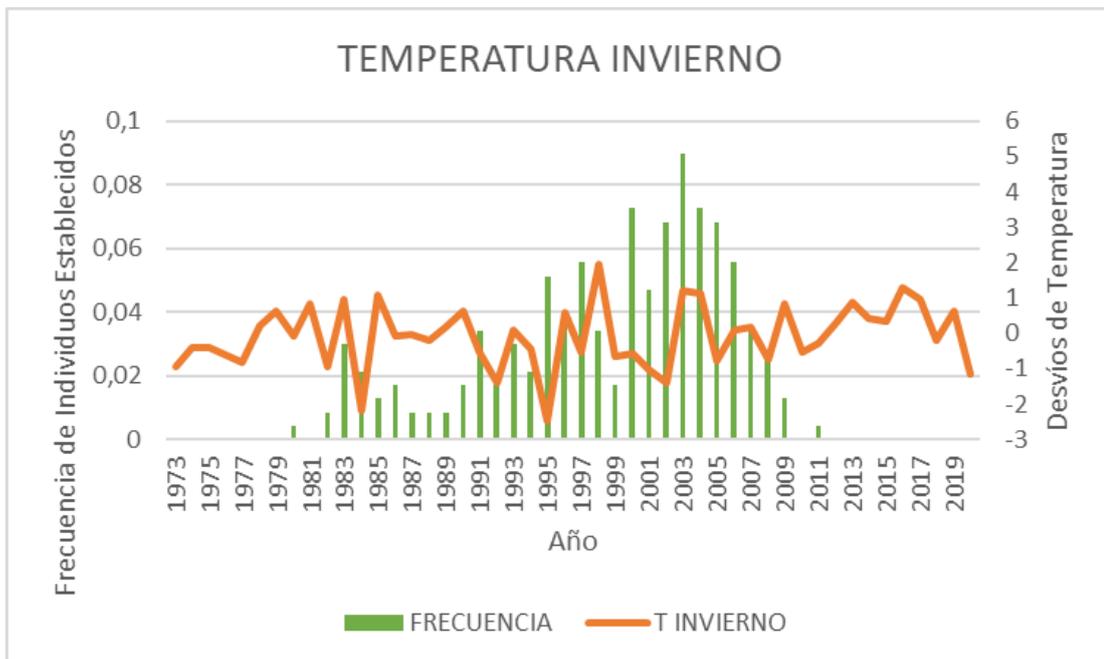


Gráfico 22: Establecimiento en relación a la temperatura de invierno. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y desvíos de la temperatura media de invierno.

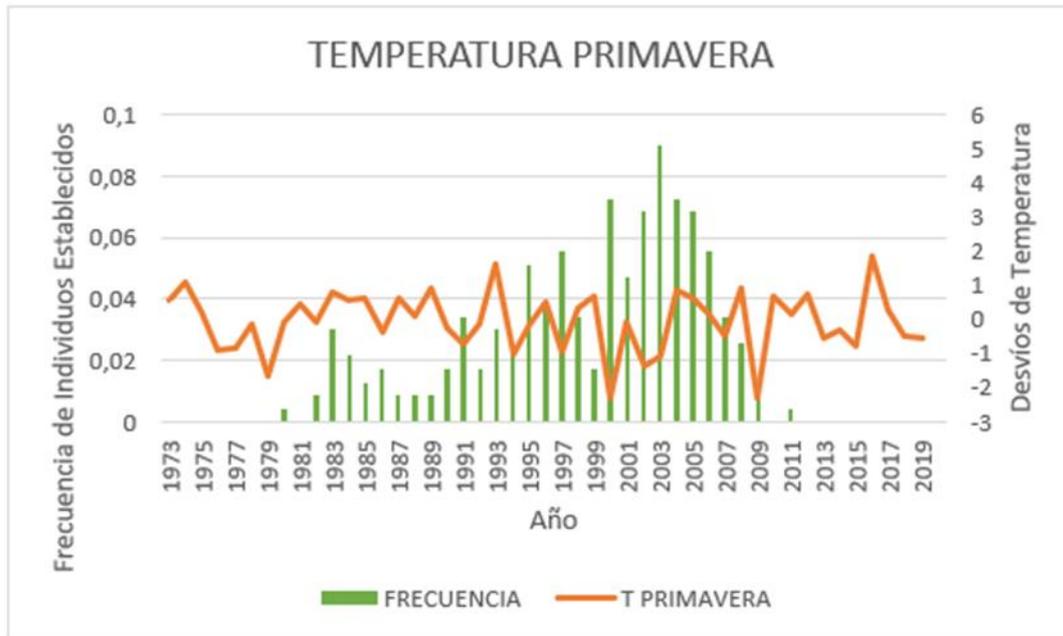


Gráfico 23: Establecimiento en relación a la temperatura de primavera. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y desvíos de la temperatura media de primavera.

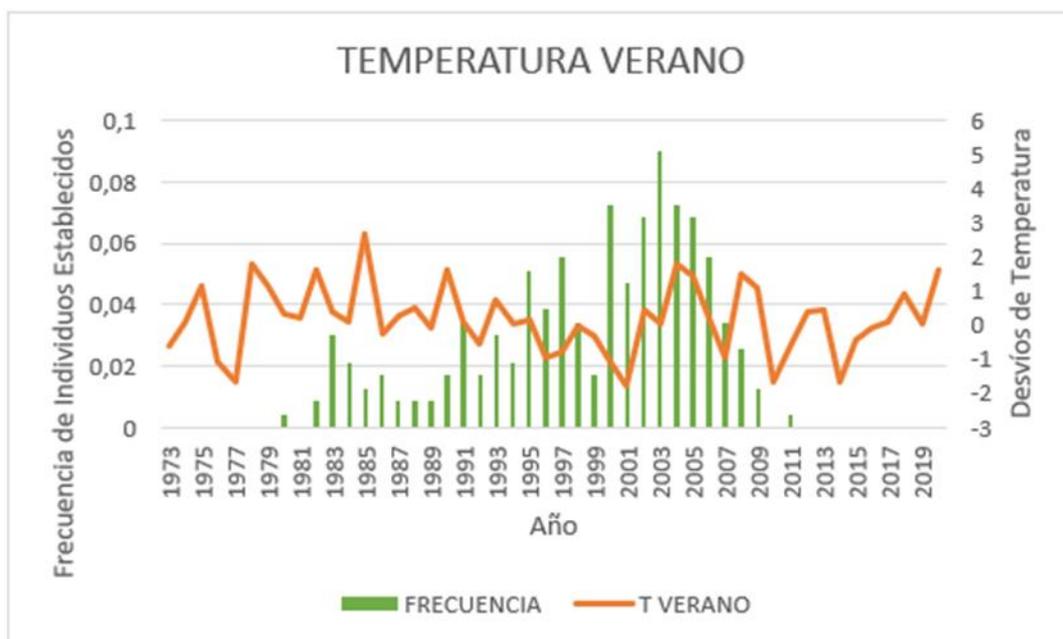


Gráfico 24: Establecimiento en relación a la temperatura de verano. Comparación entre frecuencia de establecimiento de individuos y desvíos de la temperatura media de verano.

ANEXO 3: Curvas de Nivel

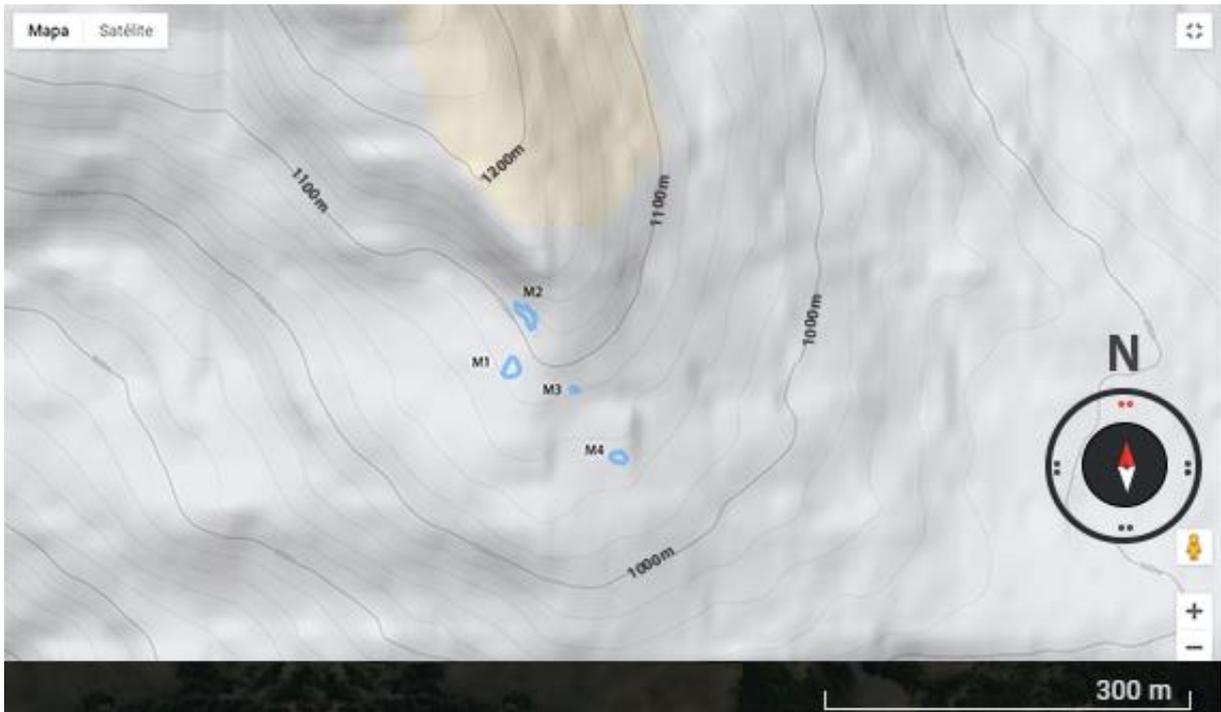


Figura 13: Curva de nivel. Las manchas se encuentran referidas como m1, m2, m3 y m4.