



Universidad Austral de Chile

Facultad de Ciencias Forestales

**Muerte apical episódica en bosques de alerce
(*Fitzroya cupressoides* [Mol.] Johnston) de la Cordillera de la
Costa de Valdivia.**

Patrocinante: Sr. Carlos LeQuesne G.

Trabajo de Titulación presentado
como parte de los requisitos para optar
al Título de **Ingeniero Forestal**.

JONATHAN ELIGIO BARICHIVICH HENRÍQUEZ

VALDIVIA
2005

CALIFICACIÓN DEL COMITÉ DE TITULACIÓN

		Nota
Patrocinante:	Sr. Carlos LeQuesne G.	<u>7,0</u>
Informante:	Sr. Antonio Lara A.	<u>7,0</u>
Informante:	Sr. Moisés Osorio O.	<u>7,0</u>

El Patrocinante acredita que el presente Trabajo de Titulación cumple con los requisitos de contenido y de forma contemplados en el reglamento de Titulación de la Escuela. Del mismo modo, acredita que en el presente documento han sido consideradas las sugerencias y modificaciones propuestas por los demás integrantes del Comité de Titulación.

Sr. Carlos LeQuesne G.

Y un rocío de sollozo agudo y antiguo
ha de llevarte a la sigilosa entraña
en la que te adentras,
bajo una multitud vertical y silenciosa;
y un pálpito vivo de piedras heladas
te confiesa el secreto que ni el día
puede esclarecer con sus brazos,
ni la lluvia borrar con su insistencia.

Y este latir que te clama, te busca
desde todas partes; desde el complejo idioma
de su laberinto fustal, con su voz copiosa de
gotas con que hablan sus altas bocas verticiladas.

Mientras sigues bajando: hacia sus entrañas doloridas,
pisando entre sus pies de huesos desollados
y toda su tristeza está vestida de mínimos lutos verdes
que no te pueden explicar la secreta angustia que oyes...

Pero has llegado al vientre y la simiente,
ante la honda voz de miles de años,
parado sobre el tiempo: como un árbol.

Y ya no puedes tocar y acariciar su herida,
pues no estuviste para levantarlo de su caída,
no puedes rearticular sus añosas raíces
y dedos fragmentados,
y no pueden volver sus almas gigantes desde
hace tantos siglos y tan recientes.

Y te regresas: empapado de agua y pena;
pisando entre tus propios huesos desollados,
recorriendo tus propias entrañas doloridas,
recogiendo pañuelos verdes para cubrirte,
intentando oír tu propio rumor boscoso.

Quizá entonces: tú eres el bosque, y tu corazón,
la mismísima *Fitzroya* imputrescible.

“Poema para el flaco”
Viaje al Alerce Costero, 25 de noviembre, 2000.
Alejandro Rafael Rogel González.

AGRADECIMIENTOS

Para mí es muy importante reconocer que la concepción y realización de este intento (trabajo) se debe al aporte e influencia de muchas personas a través de los años, con las que hemos configurado hermosas historias de amistad y cariño. Muchas de estas historias se prolongan desde mi infancia, desde los momentos en que caminábamos junto a mi abuelo por los senderos que el mismo construyó para que todos conociéramos un poco más de un lugar maravilloso y también desde los días grises y lluviosos cuando al llegar a casa éramos recibidos por la mamá con una calidez reconfortante.

En este espacio le agradezco con letras:

A mi familia, especialmente a mi papi Aníbal, a mi mami Nena, a mi mamá Nancy y al tío Jorge por conectarme con lo natural y por ser mi fuente de inspiración constante. También a la Mary, pudú (Marcelo), Pato (Diego) y Cape (Abelardo) por acompañarme en las largas y mojadas caminatas para tomar datos.

A Angélica Aguilar, Alejandra Portales y Carolina Díaz por todo su cariño y apoyo desde aquellos días de incertidumbre en que llegué.

A mis grandes amigos Marco Cortés, Antonio Lara y Carlos LeQuesne por darme un espacio para trabajar y compartir conmigo una linda historia de amistad.

A Moisés Osorio por su tiempo, ayuda a lo largo de todo el proceso y minuciosa corrección.

A mis amigos del clan de la “casa móvil” Canosito (Carlos Vergara), Wylla (Guillermo Espinosa), Chilote (Pablo Moreno) y Fachito (Rodrigo Bravo) por todos los años de una linda convivencia. A Rodrigo también le agradezco su gran ayuda y sacrificio en la dura excursión de reconocimiento del área de estudio en el invierno del 2001 y a la Coni (Constanza Millán) por acompañarme al muestreo.

A Fabiola Calderón, Luciano Cortés y Matías Cortés por su cariño y hospitalidad de siempre.

A Pepe Boninsegna y Silvia Delgado por recibirme en el Laboratorio de Mendoza y guiarme en el análisis multivariado. También a Ricardo Villalba y Salvador Calí por su disposición a ayudarme con mis dudas.

A Alexia Wolodarky, Emilio Cuq, Rocío Urrutia y Jorge Molla por hacer tan divertidas las largas horas de Laboratorio.

A Verónica Fredes por su buena onda y ayuda en la impresión.

Al Jano (Alejandro Rogel) por concebir y permitirme incluir su lindo poema, que en unas cuantas líneas describe la esencia de los bosques que trato de describir en este intento.

Este intento se lo dedico:

A mi viejito Aníbal

A mi mamita Nene

A mi mamá Nancy

A mi hermano Diego

Al tío Jorge

***A mis amigos Marco Cortés, Antonio Lara y Carlos
LeQuesne***

***... y por supuesto a mis compañeros de siempre, los
alerces.***

ÍNDICE DE MATERIAS

1.	INTRODUCCIÓN	1
2.	MARCO TEÓRICO / CONCEPTUAL	3
2.1	Muerte regresiva y decaimiento	3
2.2	Dendrocronología y señales ambientales	4
2.3	Aspectos generales de <i>Fitzroya cupressoides</i>	5
2.3.1	Ecología	5
2.3.2	Dinámica de bosques y alteraciones	6
2.3.3	Crecimiento radial y dendrocronología	7
2.3.4	Conservación	8
3.	DISEÑO DE INVESTIGACIÓN	9
3.1	Área de estudio	9
3.1.1	Ubicación	9
3.2.2	Clima	9
3.2.3	Vegetación y suelos	10
3.2	Método	11
3.2.1	Sitios de estudio	11
3.2.2	Muestreo	12
3.2.3	Determinación de la intensidad de la muerte apical	13
3.2.4	Procesamiento de muestras y determinación de edades	13
3.2.5	Desarrollo de cronologías y análisis de la relación clima-crecimiento	14
3.2.6	Historia de incendios	15
3.2.7	Determinación de la fecha de la muerte apical y condiciones climáticas pasadas	15
4.	PRESENTACIÓN DE RESULTADOS	16
4.1	Características de los árboles	16
4.1.1	Síntomas externos	16
4.1.2	Tamaños	16
4.1.3	Edades	18
4.1.4	Longitud de copa e intensidad de la muerte apical	19
4.2	Ambiente y agentes de daño	20
4.2.1	Ambiente	20
4.2.2	Agentes de daño	21
4.3	Crecimiento radial	23
4.3.1	Cronologías e historia de incendios	23
4.3.2	Componentes principales	29
4.3.3	Relación clima-crecimiento	30
4.4	Muerte apical y variación climática	31
4.4.1	Fecha de ocurrencia de la muerte apical	31
4.4.2	Registro climático	33

5.	DISCUSIÓN DE RESULTADOS.....	36
5.1	Síntomas del daño y características de los árboles.....	36
5.2	Condiciones de sitio.....	37
5.3	Efecto de los incendios y otros agentes de daño.....	37
5.4	El rol del clima.....	39
5.5	Cadena causal y posible mecanismo fisiológico de la muerte apical.....	40
6.	CONCLUSIONES	42
7.	BIBLIOGRAFÍA.....	43
ANEXOS		
1	<i>Abstract and keywords</i>	
2	Fotografías de árboles afectados por muerte apical	
3	Características de los árboles muestreados	
4	Topografía y características edáficas asociadas a los árboles afectados	
5	Cronologías de diferencias en el crecimiento radial de los árboles afectados y controles a nivel de árbol individual y sitio	
6	Funciones de correlación entre la temperatura máxima y mínima media mensual de Valdivia con las cronologías estándar de los árboles afectados y controles para el periodo 1961-1999	
7	Fecha del evento y patrones de crecimiento radial de los árboles con muerte apical	
8	Desvíos de la temperatura y precipitación de Valdivia (estación Isla Teja) para el periodo primavera-verano (octubre-marzo) entre 1960 y 2000	

RESUMEN EJECUTIVO

La muerte parcial de la copa o muerte regresiva es un fenómeno común en muchos ecosistemas forestales del mundo y es considerada como una respuesta general a estrés ambiental. En este trabajo se estudió un problema que involucra la muerte completa de la parte superior de la copa de árboles adultos de alerce (*Fitzroya cupressoides*) en Cordillera Pelada (40° 10' S), en el extremo Suroeste de la Cordillera de la Costa de la Provincia de Valdivia. Este es el primer estudio acerca de este tipo de problema en alerce. El propósito fue caracterizar el fenómeno de muerte apical y evaluar el rol de las condiciones de sitio, incendios, organismos bióticos y clima. La relación entre la muerte apical y algunos de estos factores se exploró en forma retrospectiva mediante el análisis dendrocronológico de 23 pares de árboles afectados por muerte apical ($n = 20$) o muertos recientemente ($n = 3$) y árboles no afectados de la misma población, distribuidos en forma dispersa en dos sitios con distinta severidad ambiental y grado de alteración por incendios. Los árboles afectados por muerte apical así como los árboles muertos recientemente son individuos dominantes o codominantes, con diámetros entre 18,3 y 105,2 cm y alturas entre 5,5 y 29 m. Las edades mínimas varían entre 87 y 595 años, pero muy pocos individuos sobrepasan los 300 años. En los árboles afectados el daño se manifiesta a través de la muerte simultánea del follaje de una unidad completa de la parte superior de la copa, hasta un mismo nivel horizontal, mientras que el resto de la copa se mantiene intacto. La intensidad media del daño es el tercio superior de la copa y debido a la forma piramidal de la copa el volumen de copa perdido es muy bajo. Por lo tanto, el impacto fisiológico es débil y por consiguiente los árboles continúan creciendo normalmente, salvo en los casos más severos. Los incendios son la principal causa de daño a lo largo de todo el fuste y en el sitio más disturbado las cicatrices de incendios son de mayor tamaño en los árboles con muerte apical. Los organismos bióticos tienen un carácter saprófito y su incidencia es extremadamente baja. Los patrones de crecimiento radial son influenciados por las liberaciones luego de los incendios y por la fluctuación climática regional. En el sitio con mayor grado de alteración por incendios el crecimiento está más influenciado por los incendios que por el clima, especialmente en los árboles con muerte apical. La muerte apical ocurrió en forma repentina y sincrónica en dos episodios, uno en cada sitio de trabajo. Un episodio ocurrió durante la estación de crecimiento de 1994 y el otro antes del comienzo de la estación de crecimiento de 1997. Los árboles muertos recientemente murieron ca. 1993, 1994 y 1998. La muerte apical así como la muerte de los árboles adultos fue posiblemente gatillada por un estrés hídrico en la planta, producto de la combinación de suelos delgados, alteración por incendios y una prolongada sequía durante gran parte de la década de 1990, inducida por una inusual e intensa actividad de El Niño-Oscilación del Sur entre 1991-1995 y 1997-1998.

Palabras clave: *Fitzroya cupressoides*, muerte regresiva, sequía, incendios, El Niño-Oscilación del Sur.

1. INTRODUCCIÓN

La muerte prematura del follaje en distintos grados, a nivel de árboles individuales o bosques completos, es un fenómeno común en muchos ecosistemas forestales a través del mundo. Dependiendo de su origen, puede interpretarse como un proceso natural en la dinámica de bosques, respuesta a factores de estrés natural o antropogénico, síntoma de enfermedad o como expresiones de daño físico o mecánico (FAO, 1994). Esta condición se denomina comúnmente en la literatura como muerte regresiva (*dieback*) o decaimiento (*decline*) y sus causas directas no siempre son fáciles de determinar, ya que puede resultar de la interacción de múltiples factores bióticos y abióticos. Aunque en la literatura aún no existe un consenso en la terminología básica, comúnmente se acepta que la muerte regresiva es una respuesta general a estrés ambiental, mientras que el decaimiento es un proceso mucho más complejo y multifacético que puede incluir a la muerte regresiva como un síntoma más (Manion y Lachance, 1992). Dependiendo de su severidad, estos fenómenos pueden causar la muerte de árboles individuales o rodales completos, ocasionando un serio impacto ambiental y socioeconómico (FAO, 1994).

La muerte regresiva es una característica común en los bosques templados de Chile y Argentina, pero su estudio ha sido abordado sólo durante las últimas décadas, en el contexto de la dinámica de bosques y ecología de disturbios (Veblen *et al.*, 1996). La mayor parte de esta investigación se ha realizado en los bosques de *Nothofagus* de Argentina. Por otra parte, el único caso confirmado de decaimiento que se conoce en estos bosques es el mal del ciprés (*Austrocedrus chilensis*), a lo largo de su distribución en Argentina. Este problema fue detectado hace aproximadamente 50 años y ha sido intensamente estudiado durante las últimas dos décadas (La Manna y Rajchenberg, 2004).

En Chile también se ha observado muerte regresiva y fenómenos similares a un decaimiento en *A. chilensis* y algunas especies de *Nothofagus* (LeQuesne *et al.*, 2000; González y Opazo, 2002) pero sólo se han descrito someramente sin realizar un estudio concreto, por lo que existe un gran vacío en este campo de investigación.

Es necesario conocer los mecanismos y factores involucrados en estos problemas, para entender su rol en la dinámica de los ecosistemas forestales y determinar si tienen alguna relación con las actividades humanas. Además, pueden servir como un indicador de respuesta de los bosques al cambio climático, un problema que está en la vanguardia del interés público y científico.

En este estudio se caracteriza un problema que involucra la muerte completa de la parte superior de la copa (muerte apical) de árboles adultos de alerce (*Fitzroya cupressoides*), una emblemática conífera siempreverde. Este problema fue detectado en el año 2001 durante un recorrido de los bosques de alerce de Cordillera Pelada (40° 10' S), en el extremo Suroeste de la Provincia de Valdivia. Los árboles afectados poseen una baja densidad pero son comunes a través de todo el paisaje dominado por bosques de alerce. Estos bosques crecen en suelos muy delgados y durante los últimos siglos han estado sujetos a una alta recurrencia de incendios de variada intensidad (Lara *et al.*, 1999a).

En la literatura este tipo de daño no ha sido descrito para alerce y la única referencia a un problema similar es de Tortorelli (1956), quien menciona una condición de copas “decrépitass” en árboles adultos en el margen oriental de su distribución en Argentina. Por lo tanto, este es el primer trabajo que proporciona una caracterización de este tipo de daño en la especie.

El objetivo general es caracterizar el fenómeno de muerte apical y evaluar el rol de las condiciones de sitio, incendios, organismos bióticos y clima. Esto involucra como objetivos específicos:

- Caracterizar el daño y los árboles afectados por muerte apical.
- Caracterizar el ambiente y posibles agentes de daño asociados a los árboles afectados.
- Analizar comparativamente el crecimiento radial de árboles afectados y árboles control para fechar incendios, evaluar la relación clima-crecimiento y detectar patrones dominantes.
- Determinar la fecha de ocurrencia de la muerte apical y evaluar su relación con el clima.

Considerando las características de los bosques de alerce de Cordillera Pelada y las condiciones climáticas que recientemente han dominado en la región, se plantea como hipótesis que la muerte apical observada resulta de la acción de factores abióticos. Para ello, se explora la relación entre algunos factores abióticos y la muerte apical en forma retrospectiva mediante el análisis de los anillos de crecimiento de árboles afectados y árboles no afectados de la misma población.

Con este trabajo se espera contribuir al conocimiento de la ecología de los bosques de alerce de la Cordillera de la Costa y aportar al desarrollo de la investigación de los problemas de muerte regresiva en Chile, en el marco de la variabilidad climática y actual tendencia de calentamiento global.

2. MARCO TEÓRICO / CONCEPTUAL

2.1 Muerte regresiva y decaimiento

La pérdida prematura de vigor, deterioro del follaje y en muchos casos una subsecuente muerte de árboles y bosques por causas desconocidas o difíciles de determinar, es un fenómeno que comúnmente ha sido observado y estudiado en muchos ambientes a través del mundo (Manion y Lachance, 1992; FAO, 1994). En sentido amplio, estos fenómenos son conocidos como decaimiento o muerte regresiva y pueden ocurrir en un amplio rango de escalas espaciales y temporales, produciendo importantes impactos ambientales, sociales y económicos (FAO, 1994). Tanto la etiología como la explicación de estos problemas tienen un carácter complejo y generalmente multifactorial.

En ambientes sin polución ambiental el estudio de estos fenómenos tradicionalmente se ha abordado desde un punto de vista patológico (Manion, 1981; Houston, 1992) o ecológico (Mueller-Dombois, 1986; 1988a; 1988b; 1992). Pese a estos distintos enfoques, generalmente se reconoce que la muerte regresiva corresponde a la muerte y pérdida del follaje en distintos grados, a nivel de árbol individual o rodal. Por otra parte, se acepta que el decaimiento es un deterioro general y gradual que puede culminar con la muerte de rodales completos producto de la interacción compleja de múltiples factores bióticos y abióticos que actúan en un orden secuencial específico (Manion y Lachance, 1992). Estos conceptos están estrechamente vinculados y en la literatura usualmente son usados en forma intercambiable.

La muerte regresiva es una respuesta general a estreses ambientales y actúa como un proceso de estabilización y recuperación del balance hídrico entre el follaje y el sistema radicular (Manion y Lachance, 1992). También se puede considerar como un síntoma (FAO, 1994) o una progresión del decaimiento (Mueller-Dombois, 1992). La severidad y progresión del daño dependen de la condición fisiológica e historia de vida de los árboles, algunos de los cuales mueren mientras que otros se recuperan y continúan creciendo (Mueller-Dombois, 1992; Kullman, 1991). A nivel fisiológico el mecanismo general de este tipo de daño es la cavitación disfuncional del xilema, que produce el bloqueo del transporte de agua en la planta (Auclair *et al.*, 1992; Auclair, 1993; Kullman, 1996; Swetnam y Betancourt, 1998).

Los factores asociados al decaimiento y muerte regresiva pueden ser de origen natural o antrópico. Entre los más comunes se encuentra la fluctuación climática (Auclair *et al.*, 1992; Auclair, 1993, Kullman, 1989), polución ambiental (Manion, 1981), insectos fitófagos y senescencia sincrónica (Mueller-Dombois, 1986; 1988b 1992).

Manion (1985) propone tres pasos esenciales para el estudio de este tipo de problemas. Primero, buscar una explicación simple de un solo agente. Segundo, identificar el mecanismo de interacción entre agente y decaimiento o muerte regresiva y tercero, estructurar una hipótesis de causalidad con un enfoque específico y que sea testeable junto con una estructura conceptual mucho más amplia sobre decaimiento o muerte regresiva como daño o fenómeno de enfermedad. Una de estas estructuras conceptuales es la teoría del decaimiento en espiral de Manion (1981). Este espiral permite desarrollar una serie de escenarios distintos de decaimiento o muerte regresiva,

ya que combina estreses naturales y antropogénicos con agentes de enfermedades bióticas en una jerarquía de tres niveles, explicitando las múltiples interacciones posibles y orden causal secuencial hasta llegar a la muerte de la planta. En el primer nivel se ubican los factores de predisposición, que actúan a largo plazo y en forma lenta. Estos alteran la capacidad de respuesta de los árboles ante los agentes de perturbación. Luego, en el segundo nivel se encuentran los factores incitantes, que se caracterizan por ser episódicos, es decir, repentinos y de corta duración. Finalmente, en el tercer nivel se ubican los factores contribuyentes, que en forma subsecuente debilitan y matan a las plantas ya afectadas. Estos generalmente son organismos bióticos de carácter saprofito, que son incapaces de atacar a los árboles sanos.

En los bosques templados de Sudamérica prácticamente todos los casos conocidos de decaimiento o muerte regresiva se encuentran en Argentina. El caso más estudiado es el decaimiento del ciprés de la cordillera (mal del ciprés) a través de su distribución en Argentina. Aunque su etiología aún no es completamente entendida se cree que existe una interacción entre patógenos del suelo y veranos fríos y húmedos (Havrylenko *et al.*, 1989; Rosso *et al.*, 1989; Calí, 1996; Baccalá, 1998; La Manna y Rajchenberg, 2004). En Chile se han observado casos de mortalidad en grupo similares a un decaimiento (González y Opazo, 2002) pero no han sido estudiados, por lo que no se han reportado casos confirmados de decaimiento (LeQuesne, 2002).

La muerte regresiva es una característica conspicua de los bosques puros de *Nothofagus* a lo largo de su distribución entre la Patagonia argentina y Tierra del Fuego (Veblen *et al.*, 1996). El mecanismo de predisposición generalizado en estos bosques parece ser su estructura coetánea (Veblen y Lorens, 1988; Rebertus *et al.*, 1993; Veblen *et al.*, 1996), que conduce a la senescencia sincrónica de rodales completos (*sensu* Mueller-Dombois, 1986). Los factores incitantes más importantes en estos ambientes son las sequías episódicas y eventos de defoliación masiva por insectos (Calí y Villalba, 2000; Villalba *et al.*, en prensa). Otros factores como terremotos y vientos fuertes pueden actuar como factores contribuyentes (Veblen *et al.*, 1996). En Chile se ha observado muerte regresiva en bosques de (roble) *Nothofagus obliqua* y (raulí) *Nothofagus alpina* en la VIII, IX y X Región y de (coihue común) *Nothofagus dombeyi* en la XI Región (González y Opazo, 2002), así como también en bosques de ciprés de la cordillera en su límite norte en Chile Central (LeQuesne *et al.*, 2000).

2.2 Dendrocronología y señales ambientales

La dendrocronología es el fechado y la reconstrucción de eventos ambientales y cambios climáticos a través de anillos de crecimiento (Fritts, 1976). A principios de la década de 1970 era usada sólo en unos pocos laboratorios norteamericanos y europeos, principalmente para fechar objetos históricos y arqueológicos (Schweingruber, 1996). En las décadas recientes esta ciencia se ha expandido a través del globo, experimentando un rápido progreso. Sus principios, teoría, metodología y aplicaciones son tratadas por Fritts (1976), Hughes *et al.*, (1982), Cook y Kairiukstis (1990), Schweingruber (1996) y Roig (2000), entre otros.

La dendrocronología es una poderosa herramienta retrospectiva que permite evaluar cambios ambientales y respuestas pasadas en el crecimiento de árboles individuales o

de bosques, con una resolución anual e incluso intra-anual. En un contexto ambiental o ecológico la información contenida en un árbol individual representa sólo una fracción de la imagen completa (Eckstein, 1990), que es posible de obtener solamente si muchos árboles son combinados en una cronología o curva media.

El ancho absoluto de un anillo de crecimiento anual es función de múltiples factores, incluyendo la edad, variación climática, alteraciones endógenas o exógenas y genética (Fritts, 1976; Cook, 1985). Estos factores son integrados por varios modelos conceptuales que facilitan el análisis e interpretación de las diversas señales ambientales contenidas en los anillos de crecimiento. Probablemente el más popular de estos modelos es el modelo lineal agregado de ancho de anillo de Cook (1985), que se expresa en la siguiente ecuación:

$$R_t = A_t + C_t + dD1_t + dD2_t + E_t$$

R_t es el ancho de anillo observado; A_t es la tendencia relacionada a la edad-tamaño; C_t es la señal climática común a todos los árboles de una comunidad forestal; $dD1_t$ y $dD2_t$ son los pulsos generados por alteraciones endógenas y exógenas, respectivamente y E_t es la variabilidad no explicada por las otras señales. Este modelo permite descomponer una serie de anchos de anillos en un componente que incorpora solamente la tendencia asociada con la edad o tamaño (A_t), dos componentes de señales estocásticas comunes a todos o la mayoría de los árboles en el rodal (C_t y $D2_t$) y dos componentes de señales estocásticas particulares a cada árbol ($D1_t$ y E_t).

Cuando se aplican métodos dendrocronológicos en un contexto ambiental es esencial diferenciar la señal del ruido. La señal es la información relevante para una aplicación particular, mientras que el ruido es todo el resto de información irrelevante para esa aplicación (Cook y Kairiukstis, 1990). La definición de la señal es un paso clave para la elección adecuada del método de estandarización o filtrado, que permita maximizar su extracción y reducir el ruido. En el proceso de estandarización los pasos más importantes son la remoción del componente A_t y la transformación de las series de anchos de anillos en series estacionarias (homosedásticas) y adimensionales, que las hace comparables entre sí (Delgado, 2000).

2.3 Aspectos generales de *Fitzroya cupressoides*

2.3.1 Ecología

Alerce es la única especie existente del género *Fitzroya* Hook.f. ex Lindl. de la familia Cupressaceae (Enright *et al.*, 1995; Marticorena y Rodríguez, 1995; Hill y Paull, 2003). Es una conífera endémica de los bosques templados de Chile y Argentina (Donoso, 1993), que puede alcanzar hasta 50 m de altura y 5 m de diámetro (Tortorelli, 1956; Veblen *et al.*, 1995). Se ha demostrado que alcanza edades sobre 3.600 años, por lo que es considerada la segunda especie más longeva del mundo (Lara y Villalba, 1993). Es intolerante a la sombra y posee dos mecanismos de regeneración, uno a partir de semilla y otro vegetativo mediante rebrotes de raíces superficiales y acodos de ramas bajas en suelos delgados o en zonas afectadas por incendios (Veblen y Ashton, 1982; Cortés, 1990; Parker y Donoso, 1993; Silla *et al.*, 2002).

En Chile esta especie forma poblaciones disyuntas en la Cordillera de la Costa (39° 50' a 42° 30' S), Cordillera de los Andes (41°-43° 30' S) y Llano Central (41° 20'-41° 50' S) (Veblen *et al.*, 1976; Donoso, 1981; Donoso, 1993;). Debido a la variación en topografía, geología y suelos a lo largo de este rango geográfico, se puede encontrar creciendo en una amplia variedad de hábitats, desde el nivel del mar hasta el límite altitudinal arbóreo a 1.200 m s.n.m (Lara, 1991; Premoli *et al.*, 2004). No obstante, las características comunes de estos hábitats son alta precipitación anual, suelos delgados, pobres en nutrientes y usualmente con drenaje restringido, que reducen la competencia de otras especies (Peralta *et al.*, 1982; Peralta y Kuhne, 1984; Veblen *et al.*, 1995; Lusk, 1996).

A lo largo de su distribución geográfica en Chile predomina un clima templado húmedo oceánico con leve influencia mediterránea (Di Castri y Hajek, 1976; Donoso, 1981). La precipitación anual varía desde 2.000 hasta más de 6.000 mm y la temperatura media anual fluctúa en torno a los 10° C (Gardner *et al.*, 1999; Premoli *et al.*, 2004). En sectores cordilleranos sobre los 700 m s.n.m. la precipitación nival es común entre mayo a septiembre (Cortés, 1990; Lara, 1991; Veblen *et al.*, 1995).

En Chile, sobre los 800 m s.n.m. en los Andes y en las cimas de la Cordillera de la Costa alerce forma bosques puros o mixtos con *Nothofagus betuloides*. A menor altitud su abundancia disminuye y se asocia con canelo (*Drimys winteri*), coihue de Chiloé (*Nothofagus nitida*), tineo (*Weinmannia trichosperma*), mañío hembra (*Saxegothaea conspicua*) y mañío macho (*Podocarpus nubigena*). En sectores planos de mal drenaje se asocia con ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uvifera*) y tepú (*Tepualia stipularis*) (Donoso *et al.*, 1990; Lara, 1991; Donoso *et al.*, 1993; Premoli *et al.*, 2004). En la Depresión Intermedia se asocia con coihue de Chiloé, tepú, canelo, luma (*Amomyrtus luma*), meli (*Amomyrtus meli*) y en algunos sectores con ciprés de las Guaitecas (Fraver *et al.*, 1999; Silla *et al.*, 2002).

2.3.2 Dinámica de bosques y alteraciones

La regeneración de alerce depende principalmente de la ocurrencia repetida de alteraciones o catástrofes que destruyen parte o todo el rodal, liberando luz y otros recursos. Esto permite que colonice exitosamente, a partir de semillas o vegetativamente, en un ambiente de reducida competencia con otras especies (Lara, 1991; Donoso, 1993; Parker y Donoso, 1993; Armesto *et al.*, 1995; Veblen *et al.*, 1995; Lara *et al.*, 1999a). Además de este modo de regeneración catastrófico (*sensu* Veblen, 1992), alerce también puede regenerar a pequeña escala en claros por caída de árboles, principalmente sobre troncos caídos (Donoso, 1993; Donoso *et al.*, 1993), pero su importancia para la persistencia de la especie es cuestionada (Veblen *et al.*, 1995; Lara *et al.*, 2002). En altas elevaciones de la Cordillera de los Andes alerce puede regenerar lentamente, en forma esporádica bajo doseles abiertos (Lara, 1991).

Las principales alteraciones que afectan a los bosques de alerce a lo largo de su distribución son: incendios, vulcanismo, deslizamientos de tierra, flujos aluvionales, tala, actividad glacial, avalanchas de nieve, herbivoría y caída de árboles por viento (Veblen y Ashton, 1982; Cortés, 1990; Lara, 1991; Donoso, 1993; Donoso y Parker, 1993;

Donoso *et al.*, 1993; Veblen *et al.*, 1995; Armesto *et al.*, 1995; Lusk, 1996; Lara *et al.*, 1999a; Fraver *et al.*, 1999; Kitzberger *et al.*, 2000; Lara *et al.*, 2002; Silla *et al.*, 2002). En Chile los regímenes de alteración varían junto con la vegetación a lo largo de los gradientes ambientales creados por ambas cordilleras y la Depresión Intermedia (Lara *et al.*, 2003). En la Región de los Lagos los incendios antrópicos o naturales son el principal tipo de perturbación en el Llano Central, cimas de la Cordillera de la Costa y sectores bajos de los Andes (Veblen y Ashton, 1982; Lusk, 1996; Lara *et al.*, 1999a; Fraver *et al.*, 1999; Silla *et al.*, 2002; Lara *et al.*, 2003). En los Andes, en medias y altas altitudes las principales alteraciones son deslizamientos de tierra y vulcanismo (Lara, 1991).

En la Cordillera de la Costa y Depresión Intermedia, alerce es incapaz de regenerar adecuadamente luego de incendios de alta intensidad que alteran las condiciones locales de sitio y dejan muy pocos o ningún semillero (Veblen y Ashton, 1982; Donoso *et al.*, 1987; Lara *et al.*, 1999a; Fraver *et al.*, 1999; Silla *et al.*, 2002). Lo mismo ocurre en los Andes en zonas afectadas por tala rasa, madereo selectivo o incendios antrópicos (Veblen *et al.*, 1976; Lara, 1991; Donoso, 1993; Donoso y Parker, 1993; Donoso *et al.*, 1993).

2.3.3 Crecimiento radial y dendrocronología

El crecimiento radial en el rango geográfico de alerce ocurre con una marcada estacionalidad en el periodo octubre-marzo (Lara *et al.*, 1999a) y en años secos puede ser interrumpido temporalmente durante los meses de verano (Pérez *et al.*, 2000). Regionalmente, los patrones de crecimiento radial están determinados por el clima (Lara *et al.*, 2000). Los mejores crecimientos ocurren en la Depresión Intermedia (0,78 - 5,7 mm año⁻¹) y Cordillera de la Costa (0,36 - 2,99 mm año⁻¹), al contrario de la Cordillera de los Andes donde el crecimiento es menor (0,28 - 2,5 mm año⁻¹) (Fraver *et al.*, 1999; Lara *et al.*, 2002; Premoli *et al.*, 2004).

El crecimiento radial de alerce se correlaciona en forma negativa con las temperaturas de verano, por lo que puede ser usado como un indicador *proxy* para reconstruir su fluctuación pasada (Lara y Villalba, 1993). Esto junto a su longevidad hace que esta especie constituya una valiosa fuente de información paleoambiental para los últimos milenios (Villalba, 1990; Lara y Villalba, 1993; Lara y Villalba, 1994; Aravena *et al.*, 1998; Neira y Lara, 2000; Lara *et al.*, 2000; Wolodarky-Franke, 2002). El progreso dendrocronológico en esta especie se ha materializado en una red de cronologías que comprende 23 sitios distribuidos en Chile y Argentina (Lara *et al.*, 2000).

La mayor parte de las aplicaciones de esta especie se han centrado en la dendroclimatología y dendroecología. Algunas de estas aplicaciones son la reconstrucción de temperaturas de verano (Villalba, 1990; Lara y Villalba, 1993), reconstrucción de variaciones de isótopos estables $d^{12}C$ y $d^{13}C$ (Stuiver *et al.*, 1984; Leavitt y Lara, 1994), reconstrucción de fluctuaciones de frentes de glaciares (Villalba *et al.*, 1990), estudios de regímenes de incendios (Lara *et al.*, 1999a; Veblen *et al.*, 1999; Urrutia, 2003), fechado de talas ilegales (Lara *et al.*, 2000) y determinación de diferencias en el crecimiento debidas al sexo (Álvarez, 2002).

2.3.4 Conservación

Debido a la belleza y calidad de su madera alerce ha sufrido una larga historia de explotación irracional desde la colonización europea del sur de Chile en el siglo XVI (Veblen *et al.*, 1976; Donoso, 1993; Veblen *et al.*, 1995; Lara, 1999b; Lara, 2000). Desde 1850 el rango de esta especie en el sur de Chile se ha reducido en un 58% (Lara *et al.*, 1998). Este proceso destructivo se ha considerado como uno de los casos más severos de fragmentación de hábitat y empobrecimiento de recursos genéticos forestales, producto de un proceso de selección disgénica o degenerativa debido a la extracción de los mejores fenotipos y de ecotipos o masas boscosas completas (Veblen *et al.*, 1976; Fraver *et al.*, 1999; Premoli *et al.*, 2004).

Alerce es Monumento Natural en Chile y está incluida en el Apéndice I de la Convención Internacional sobre el Comercio de Especies Amenazadas de Flora y Fauna (CITES), por lo que su explotación y comercialización internacional están prohibidos. Además es considerada una especie rara en la lista roja de especies de plantas amenazadas de la Unión Mundial para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), vulnerable en el listado nacional de especies de flora amenazadas de extinción y amenazada en la lista de especies en peligro de Estados Unidos (Lara, 1998; Lara, 2000; Premoli *et al.*, 2004). Pese a todas las medidas de protección nacionales e internacionales aún persiste en Chile la destrucción de los bosques de alerce. Las principales amenazas son las cortas ilegales, incendios intencionales, urbanización y deficiencias en la fiscalización y en el control de la legislación (Lara, 2000; Reyes y Lobos, 2000).

La superficie actual del tipo forestal alerce en Chile es de 264.982 ha y representa el 2% del bosque nativo chileno (CONAF *et al.*, 1999). Por otra parte, los bosques de alerce de Argentina ocupan una superficie total de 20.625 ha (Kitzberger *et al.*, 2000). En Chile sólo el 18% de los bosques de alerce están protegidos por el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas del Estado (SNASPE) (CONAF *et al.*, 1999; Reyes y Lobos, 2000), al contrario de Argentina donde la superficie protegida es el 85% (Kitzberger *et al.*, 2000).

3. DISEÑO DE INVESTIGACIÓN

3.1 Área de estudio

3.1.1 Ubicación

El área de estudio se localiza en el extremo sur de la Cordillera de la Costa de la Provincia de Valdivia, en el sector denominado Cordillera Pelada ($40^{\circ} 10' S$, $73^{\circ} 29' W$; Figura 1). Este es el cordón más alto de la Cordillera de la Costa al sur de Nahuelbuta y consiste en un *plateau* ondulado entre 800 y 1.048 m s.n.m., formado por micaesquistos fuertemente intemperizados de edad del Paleozoico al Precámbrico (Villagrán *et al.*, 1993). Esta zona se caracteriza por una alta diversidad biológica y ha sido declarada como sitio prioritario para la conservación con prioridad urgente (Muñoz *et al.*, 1996). La principal vía de acceso es el camino que une la ciudad de La Unión con la caleta costera de Hueicolla y durante la mayor parte del año es transitable sólo en vehículos 4 x 4.

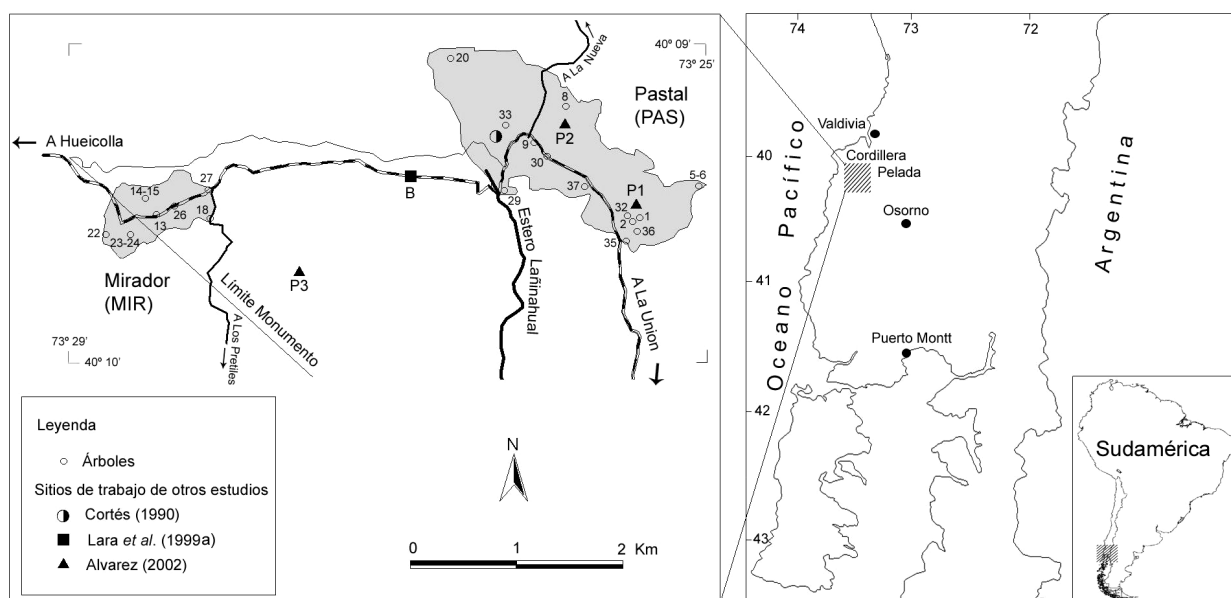


Figura 1. Mapa de ubicación general del área de estudio y detalle de los sitios de trabajo. Los sitios de trabajo de otros estudios conservan su nomenclatura original.

3.2.2 Clima

El clima del área es templado lluvioso de costa occidental con una significativa influencia mediterránea (Fuenzalida, 1971). La precipitación media anual en la cima es de 4.250 mm (1998-2002; Estación Venecia¹, 945 m s.n.m), donde el 46% cae durante el invierno (junio-agosto) y sólo un 10% en el verano (diciembre-febrero). Sobre los 800 m s.n.m. la precipitación nival es común entre mayo y octubre, llegándose a acumular una capa de nieve de hasta más de un metro de espesor en las cimas (Cortés, 1990). No existen registros sistemáticos de temperatura para el área, pero se estima que la

¹ Dirección General de Aguas (DGA), Valdivia.

temperatura media del mes más cálido (enero) es 16° C y la del mes más frío (julio) es 8° C (Almeyda y Sáez, 1958).

La química de la precipitación se caracteriza por altas concentraciones de aerosoles marinos (Na^+ y Cl) y una leve acidez (pH 5,4) (Hedin *et al.*, 1995; Oyarzún *et al.*, 1998). Esto se debe a que la precipitación se origina en el Pacífico y es arrastrada hacia el continente por los vientos del Oeste (Heusser, 1982). Por esta razón, la influencia de contaminantes antropogénicos que pueden aportar las masas de aire provenientes desde las ciudades desde Llano Central es mínima (Oyarzún *et al.*, 1998).

3.2.3 Vegetación y suelos

El desarrollo y composición de la vegetación en Cordillera Pelada obedece a un marcado gradiente altitudinal en la rigurosidad ambiental, suelos y agentes de alteración (Donoso *et al.*, 1987; Lusk, 1996; Lara *et al.*, 2003). Los bosques de alerce se concentran principalmente entre los 700 m s.n.m. y la cima (1.048 m s.n.m.), asociados a suelos metamórficos desarrollados *in situ*, delgados, ácidos, pobres en nutrientes y a menudo con procesos de podzolización (Peralta *et al.*, 1982; Peralta y Kuhne, 1984; Donoso *et al.*, 1987; Cortés, 1990; Lusk, 1996). Sobre los 750 m s.n.m. dominan los suelos grises de textura franco-arcillo-arenosa de la serie La Pelada y a menores altitudes los suelos pardo-amarillentos de la serie Hueicolla, con mejores niveles nutricionales y mayor profundidad (IREN *et al.*, 1978; CIREN, 2001). Los suelos asociados a alerce poseen niveles nutricionales muy bajos en nitrógeno, bajos o muy bajos en fósforo, medios a bajos en potasio y medios a altos en calcio y magnesio (Cortés, 1990; Donoso *et al.*, 1990).

En las cumbres el relieve es plano u ondulado y las pendientes pocas veces sobrepasan el 30%. El drenaje es pobre y los suelos comúnmente presentan procesos de podzolización. En estos sitios la erosión de manto es un proceso activo y la profundidad arraigable del suelo no supera los 30 cm (Donoso *et al.*, 1987). Estos suelos se caracterizan por la presencia de un horizonte orgánico superficial con un espesor de 5 a 10 cm, en el cual se desarrolla un fieltro de raíces finas y de tamaño medio entremezcladas con arenas y guijarros de cuarzo (Donoso *et al.*, 1987; Cortés, 1990). Los bosques son dominados por alerce y coihue de Magallanes. Fisonómicamente estos bosques son abiertos y de baja estatura (< 12 m), con variados grados de alteración por incendios y explotación maderera (Ramírez y Riveros, 1975; Donoso *et al.*, 1987; Cortés, 1990; Veblen y Ashton, 1982; Lara *et al.*, 1999a). En extensas áreas con drenaje restringido se presentan comunidades abiertas dominadas por ñirre (*Nothofagus antarctica*) y en sectores localizados se desarrollan turberas magallánicas dominadas por cojines de *Donatia fascicularis* y *Astelia pumila*. El hábito bandera y aspecto achaparrado de los árboles es común debido a una fuerte exposición a los vientos del Pacífico (Donoso, 1993).

A menor altitud (600 – 900 m s.n.m.) las condiciones climáticas se moderan, aumenta la profundidad del suelo y la topografía es más inclinada, mejorando el drenaje. En estas laderas y sectores bajos se producen las mejores condiciones para el desarrollo de alerce, donde puede alcanzar hasta el 70% (60 m ha^{-1}) del área basal total (Donoso *et al.*, 1987). En ambas vertientes de la cordillera forma bosques puros o mixtos junto a

especies del tipo forestal siempreverde como coihue de Chiloé, canelo, tino, mañío hembra, mañío macho y tepa. A medida que se descende en altitud estas especies son cada vez más dominantes y la abundancia de alerce disminuye (Donoso *et al.*, 1987; Donoso, 1993). En sectores húmedos y de mal drenaje alerce se asocia con ciprés de las Guaitecas, tepú y ñirre (Veblen y Ashton, 1982; Donoso, 1993; Lusk, 1996).

El sotobosque está dominado por tihuén (*Chusquea nigricans*), murtila (*Ugni candollei*), taíque (*Desfontainia spinosa*), tepú (*Tepualia stipularis*), chaura (*Gaultheria phyllireaifolia*) y hueso-hueso (*Gaultheria insana*) (Ramírez y Riveros, 1975; Heusser, 1982; Veblen y Ashton, 1982; Cortés, 1990).

A nivel de paisaje, los bosques de alerce de Cordillera Pelada se caracterizan por una extensiva mortalidad y por un mosaico de parches de rodales relativamente coetáneos con variadas proporciones de individuos vivos y muertos en pie (Philippi, 1865; Heusser, 1982; Veblen y Ashton, 1982; Lusk, 1996; Lara *et al.*, 1999a). Heusser (1982) destaca el carácter de relictos climáticos de alerce y luego de un análisis palinológico propone como causa de esta mortalidad a una declinación en la precipitación regional durante los últimos 3.000 años, producto del desplazamiento hacia el sur de la posición de verano del frente polar, reduciendo la precipitación de verano. Sin embargo, durante las últimas décadas diversos estudios de dinámica de bosques han demostrado que la principal causa de esta mortalidad es la ocurrencia reiterada de incendios antrópicos o naturales de variada intensidad (Veblen y Ashton, 1982; Lusk, 1996; Lara *et al.*, 1999a; Lara *et al.*, 2003). Lara *et al.* (1999a) realizaron en el área el primer estudio en Chile de historia de incendios a partir de anillos de crecimiento de alerce, encontrando 8 incendios en los últimos 600 años. El incendio más antiguo encontrado ocurrió en el periodo prehispánico en 1397 y el más reciente en 1943. Durante el siglo XX, gran parte de estos bosques también ha sido alterada por explotación maderera selectiva (Ramírez y Riveros, 1979; Cortés, 1990).

3.2 Método

3.2.1 Sitios de estudio

En el año 2001 se realizó un reconocimiento extensivo de los bosques de alerce a lo largo del gradiente altitudinal (700 – 1.048 m s.n.m.) de la vertiente oriental y se seleccionaron dos sitios con distinta severidad ambiental y grado de alteración por incendios, separados por una distancia menor a 5 km (Figura 1). En ambos sitios los árboles afectados por muerte apical se distribuyen en forma salpicada en el paisaje.

El primer sitio se denomina Pastal (PAS) y caracteriza por una condición ambiental más húmeda y por un alto grado de alteración por incendios, lo que se refleja en la estructura del bosque a través de una gran cantidad de árboles vivos con cicatrices de incendio y abundantes árboles muertos en pie junto a una vigorosa regeneración postincendio. Este sitio se ubica en el borde Este del plató en la parte alta (750 – 870 m s.n.m.) de un cordón cordillerano que corre con dirección NO por el borde Este del estero Lañinahual (Figura 1). Cortés (1990) describe detalladamente la vegetación y condiciones ambientales de este sitio (Figura 1).

El segundo sitio, denominado Mirador (MIR), posee condiciones ambientales más restrictivas para el crecimiento debido a una fuerte exposición a los vientos del Oeste y suelos muy delgados. La alteración por incendios es baja, los árboles muertos en pie y árboles con heridas de incendio son menos comunes. Este sitio se ubica en el cerro El Mirador, en la cima de Cordillera Pelada entre 1.000 y 1.048 m s.n.m (Figura 1). Alerce es la especie dominante y los bosques son abiertos, de baja estatura y con enanismo incipiente. Comúnmente los árboles poseen un hábito bandera y existe una alta proporción de árboles multifustales, cuya copa llega hasta el suelo.

3.2.2 Muestreo

En función de la topografía y estructura del bosque se estableció en cada sitio un área de búsqueda intensiva de árboles afectados por muerte apical. La superficie del área de búsqueda fue de 220,6 ha en PAS y de 50,6 ha en MIR. Esto permitió obtener un tamaño muestral adecuado considerando que la densidad de los árboles afectados es extremadamente baja. Los criterios para discriminar a los árboles afectados fueron: (i) muerte completa de la parte superior de la copa como una sola unidad, junto con (ii) la retención del follaje o de la estructura de ramillas finas en la zona muerta. Adicionalmente se incluyeron los árboles muertos en pie que al momento del muestreo conservaban la estructura de ramas finas, para verificar una posible asociación con los eventos de muerte apical. La búsqueda se realizó en forma terrestre mediante recorridos a lo largo de transectos separados por una distancia de 100 – 250 m y a través de la observación panorámica con binoculares desde los sectores altos de la topografía. Todos los árboles con muerte apical o árboles muertos en pie (con ramillas finas) encontrados dentro del área de búsqueda fueron muestreados en forma pareada junto a un árbol control con similares condiciones de micrositio. Esta estrategia de muestreo es muy popular en epidemiología y corresponde a la utilizada en estudios pareados de casos y controles (Woodward, 1999). El árbol control se definió como el árbol vivo no afectado más cercano y cuyo diámetro no difiera en más de un 30% respecto al árbol sujeto. En algunos pocos casos donde el árbol control se localizó muy lejos (> 15 m) por la limitación de diámetro, se muestreó como control el árbol del dosel más cercano. El muestreo se llevó a cabo entre los años 2001 y 2003.

En PAS se muestreó un total de 14 pares, de los cuales 12 fueron de árboles con muerte apical y 2 de árboles muertos. En MIR se muestrearon 8 pares de árboles con muerte apical y sólo 1 par con un árbol muerto. Esto resultó en un tamaño muestral total de 46 árboles. Para cada árbol se colectó el siguiente conjunto de variables: diámetro a la altura del pecho (cm), altura total (m), altura de inserción en el fuste de la primera rama viva (m), posición social y sanidad. En el caso de los árboles afectados se midió también la altura del comienzo de la muerte de la copa (m). La sanidad se evaluó en forma ocular dividiendo la longitud total del fuste hasta el comienzo de la copa en cuatro secciones o cuartos. En cada cuarto se estimó visualmente el porcentaje que representa la superficie del fuste dañada por incendios (heridas expuestas), insectos, hongos y daño mecánico en una escala de 4 puntos: 1 (< 25%), 2 (25-50%), 3 (50-75%) y 4 (> 75%). En el caso de las heridas de incendio también se registró el número de callos sobrepuestos en heridas múltiples y se midió el alto y ancho basal máximo de cada herida para calcular su superficie asimilando su forma a un triángulo. La sanidad

de la zona de la copa muerta se evaluó sólo en los árboles que fue posible escalar y en forma de presencia o ausencia de los agentes de daño recién mencionados.

Para el análisis del crecimiento radial se extrajeron desde cada árbol al menos dos tarugos de incremento a una altura entre 30 y 50 cm desde el suelo. Para fechar la muerte del follaje también se extrajeron tarugos de incremento desde el fuste en la parte superior de la copa viva y la parte inferior, media y alta de la copa muerta de todos los árboles afectados que fue posible escalar.

Para caracterizar el sitio se registró la profundidad total del suelo, drenaje, grado de erosión, posición en el relieve, exposición y pendiente del terreno donde se ubica cada árbol afectado. Con el propósito de realizar un análisis comparativo también se midió la profundidad total del suelo de los controles. Las otras variables no son importantes para un análisis comparativo dentro de cada par ya que describen simultáneamente el sitio de los dos árboles. La profundidad total del suelo hasta el material parental se midió con un bastón pedológico en dos puntos dentro de un radio de 3 m desde el fuste de cada árbol. El drenaje se evaluó visualmente en una escala de 3 puntos: 1: Pobre (turberas y zonas planas o cóncavas con vegetación palustre), 2: Moderado (mesetas planas y terrenos con pendiente leve) y 3: Bueno (laderas o zonas con fisiografía convexa). El grado de erosión también se evaluó en una escala de tres puntos: 1: Ninguna (capa de hojarasca continua), 2: Moderada (exposición del suelo mineral y raíces parcialmente expuestas) y 3: Severa (horizonte orgánico ausente y exposición de raíces gruesas o del material de origen). La posición en el relieve se evaluó en una escala de 5 puntos: 1: Valle, 2: Ladera baja, 3: Ladera media, 4: Ladera alta y 5: Cumbre. Finalmente, se registró con un GPS las coordenadas geográficas y altitud sobre el nivel del mar de cada par de árboles.

3.2.3 Determinación de la intensidad de la muerte apical

La intensidad de la muerte apical se definió como la proporción entre la longitud de la copa afectada por muerte apical y la longitud total de la copa. La longitud total de la copa es la diferencia entre la altura total del árbol y la altura de la inserción de la primera rama viva en el fuste (altura comienzo de copa). Las mediciones necesarias para estos cálculos fueron hechas en el invierno (julio) de 2001 con un hipsómetro Suunto a una precisión de 0,25 m.

3.2.4 Procesamiento de muestras y determinación de edades

Los tarugos de incremento fueron montados en molduras de madera y pulidos con lijas de granulometría decreciente siguiendo la metodología de Stokes y Smiley (1968). Posteriormente las muestras fueron cofechadas visualmente bajo una lupa estereoscópica y luego los anillos fueron medidos a una precisión de 0,001 mm en un carro de medición incremental conectado a un computador. Para el fechado se adoptó la convención de Schulman (1956) para el Hemisferio Sur, que asigna a cada anillo el año calendario en el cual comenzó su crecimiento (primavera). Así el anillo que comenzó a crecer en octubre del año 2000 se fechó como 2000. Paralelamente al cofechado visual se buscó evidencia anatómica de incendios en la madera,

especialmente en momentos de liberación abrupta. El control de calidad y corrección de errores en el cofechado se realizó con el programa COFECHA (Holmes, 1983).

Ninguna muestra contuvo la médula y por esta razón la edad total de los árboles a la altura de muestreo (ca. 30 cm) fue estimada con el método geométrico de Duncan (1989), cuando los arcos fueron visibles en el tarugo. Las muestras con un número de anillos estimado mayor a 25 fueron tratadas como edades mínimas (Lara *et al.*, 1999a), al igual que las edades obtenidas desde tarugos parciales que no tuvieron arcos visibles. Las edades mínimas fueron agrupadas en tres categorías de exactitud de acuerdo a si la longitud de la muestra fue $> 75\%$, $50-75\%$ y $< 50\%$ del radio del fuste a la altura del pecho.

3.2.5 Desarrollo de cronologías y análisis de la relación clima-crecimiento

Las series correctamente cofechadas fueron estandarizadas y promediadas para obtener una cronología media a nivel de árbol individual y sitio, separada para árboles afectados y controles. Las cronologías fueron desarrolladas con el programa TURBOARSTAN (Cook, no publicado), usando dos métodos distintos de estandarización simple. El primer método (método 1) consistió en dividir la serie de anchos de anillos medidos por su media (estandarización horizontal) para analizar la tendencia de crecimiento a largo plazo y detectar liberaciones asociadas a incendios sin remover la tendencia en el crecimiento relacionada a la edad (A_t) (Veblen *et al.*, 1991; Lara *et al.*, 1999a). El segundo método (método 2) consistió en dividir la serie de anchos de anillos medidos por una curva teórica de forma exponencial negativa o línea recta con pendiente negativa para maximizar la señal climática (C_t) y filtrar la tendencia relacionada a la edad (A_t). Con el propósito de evaluar la calidad de las cronologías y la variabilidad temporal de su señal común se usó la rutina RBAR (Briffa, 1995), incluida en TURBOARSTAN. RBAR corresponde al coeficiente de correlación medio entre todos los pares de muestras posibles en una ventana de tiempo con un determinado número de años. En este caso se usaron ventanas de 20 años traslapadas o sobrepuestas por 10 años.

Para facilitar la comparación y detección de periodos de crecimiento diferencial se derivaron cronologías de diferencias entre los índices de las cronologías de los árboles afectados y los de las cronologías de los controles, a nivel de árbol individual (pares afectado-control) y sitio. Las cronologías originales fueron estandarizadas usando el método 1 (estandarización horizontal).

Para evaluar la relación entre clima y crecimiento radial se computó para cada sitio una función de correlación (Blasing *et al.*, 1984) entre las cronologías estándar (estandarizadas con el método 2, curva exponencial negativa o línea recta con pendiente negativa) de árboles afectados y controles y la temperatura media y precipitación total mensual de la estación meteorológica Isla Teja ($39^{\circ} 48' S$, $73^{\circ} 15' W$; 9 m s.n.m.). Esta estación se ubica en la cuenca del río Valdivia en el interior de la Cordillera de la Costa a menos de 50 km al norte del área de estudio y a diferencia de otras estaciones cercanas posee un registro continuo desde 1960 hasta el presente. Este análisis consiste en calcular el coeficiente de correlación entre el índice de ancho de anillo de un año determinado y la temperatura y precipitación de una secuencia de meses. Una correlación positiva significa que un crecimiento sobre la media está

asociado a un valor sobre la media de la variable climática y una correlación negativa significa que un crecimiento sobre la media está asociado a un valor bajo la media en la variable climática.

Se examinó una secuencia de 18 meses, desde el verano (diciembre) de la estación de crecimiento previa hasta el otoño de la estación de crecimiento actual (mayo), considerando un periodo de 39 años (1961-1999). En el análisis se consideraron 11 meses previos a la estación de crecimiento actual debido a que el clima puede afectar el crecimiento radial varios meses antes de la formación del anillo (Fritts, 1976).

Para derivar los patrones más importantes de la variación del crecimiento radial se realizó un análisis de componentes principales (ACP) sobre un período común de 100 años entre 1900 y 2000, empleando por separado las series de anillos de crecimiento de los árboles afectados y controles, estandarizadas con el método 1. Se excluyeron de este análisis los árboles muertos debido a que no cubren el periodo completo. El análisis se realizó con el programa ARSTAN (Cook y Holmes, 1984).

3.2.6 Historia de incendios

Se reconstruyó la historia de incendios de cada árbol a partir de tres líneas de evidencia: (i) número de callos sobrepuestos en heridas de incendio, (ii) patrones de crecimiento radial (liberaciones abruptas) y (iii) evidencia anatómica (bandas intranuales o coloraciones) en los anillos de crecimiento. Como control se usó la cronología de incendios desarrollada en el área por Lara *et al.* (1999a).

3.2.7 Determinación de la fecha de la muerte apical y condiciones climáticas pasadas

La fecha de ocurrencia de la muerte apical se determinó a partir de los tarugos de incremento extraídos desde la parte baja, media y alta del fuste de la porción de la copa muerta. Estas muestras se trataron como flotantes (no fechadas) en COFECHA y fueron cofechadas cuantitativamente por el programa en base a las muestras extraídas del fuste de la parte superior de la porción de copa viva del mismo árbol. Por omisión el programa trabaja con ventanas de 50 años sobrepuestas 25 años. Estos valores son inadecuados para el cofechado de muestras muy cortas (< 50 años), por lo que se trabajó con ventanas de distinta longitud (20, 30 y 40 años) pero siempre superpuestas en un 50% de su longitud (10, 15 y 20 años). El cofechado fue comprobado visualmente mediante el análisis gráfico de las curvas. De esta forma se determinó la fecha en que se formó el último anillo a lo largo de la copa muerta de cada árbol afectado que fue posible escalar.

Se analizó visualmente el registro meteorológico de temperatura y precipitación de Valdivia (estación Isla Teja) para identificar factores de ocurrencia regional que hayan sido capaces de afectar en forma generalizada a los bosques de alerce de Cordillera Pelada durante la fecha de los eventos de muerte apical. Para evaluar la magnitud de las anomalías se usaron desviaciones estándar normalizadas a nivel mensual y estación de crecimiento (primavera-verano; octubre-marzo) en base al periodo 1960-2000. Para detectar la influencia de El Niño-Oscilación del Sur (ENOS) sobre el clima regional durante la fecha de los eventos de muerte apical se usó el Índice de Oscilación del Sur (IOS) a nivel mensual.

4. PRESENTACIÓN DE RESULTADOS

4.1 Características de los árboles

4.1.1 Síntomas externos

El daño se manifiesta a través de la muerte simultánea y posterior defoliación del follaje de una unidad completa de la parte superior o apical de la copa hasta un mismo nivel horizontal, mientras que el resto se mantiene intacto. El follaje muerto toma un color pardo-rojizo y se desprende en forma relativamente simultánea dejando al descubierto la estructura de ramillas finas, que es fácilmente observable desde la distancia (Foto 1 en Anexo 2). El follaje muerto no tarda más de una o dos temporadas en desprenderse completamente, luego se desprende la corteza y después de 4 o 5 años se desprenden las ramas y en algunos casos la unidad afectada completa cuando la intensidad del daño es leve y el eje principal (fuste) es delgado. La descomposición del eje principal y ramas es rápida debido su alta proporción de albura. El límite entre la zona viva y muerta en el eje principal no es horizontal. La zona muerta se prolonga verticalmente por algunos decímetros dentro de la zona viva en forma oblicua o de una o más cuñas. En este límite se forma un callo de cicatrización debido que en la parte viva el crecimiento secundario continúa.

Al momento del muestreo, todos los árboles afectados habían perdido el follaje de la sección afectada y sólo fue visible la estructura de ramillas finas. La única excepción fue el árbol 22 en MIR, que aún retenía completamente el follaje muerto de la sección apical afectada (Foto 2 en Anexo 2). Característicamente en los árboles bifurcados o multifustales la sección de copa dañada involucra a todos los pies hasta un mismo nivel horizontal (Foto 3 en Anexo 2).

Durante el periodo de muestreo (2001-2003) no se observó ningún otro síntoma aéreo asociado a los árboles afectados por muerte apical.

4.1.2 Tamaños

Todos los árboles afectados y muertos (en adelante referidos conjuntamente como árboles afectados) encontrados corresponden a árboles maduros, dominantes o codominantes (Anexo 3), localizados en forma dispersa en rodales con un dosel discontinuo y de baja cobertura. El diámetro varía entre 18,3 y 105,2 cm y la altura total entre 5,5 y 29 m. La diferencia en el diámetro medio entre los árboles afectados y controles es de 10,4% en PAS y 5% en MIR.

En PAS el diámetro medio de los árboles afectados es $59,5 \pm 18,6$ cm y varía entre 31,5 y 105,2 cm (Cuadro 1), con una notable concentración del 50% (7/14) de los árboles en la clase diamétrica 40 cm (Figura 2). La altura total media es $15,9 \pm 5,2$ m y el rango de variación es entre 9,0 y 29,0 m (Cuadro 1), con una concentración del 79% (11/14) de los árboles en las clases 12 y 15 m (Figura 2).

Cuadro 1. Resumen de los tamaños y edades de los árboles ($\bar{c} \pm DE$). En el cálculo de los estadísticos de edad se consideraron en forma combinada las edades totales estimadas por el método de Duncan (1989) y las edades mínimas obtenidas desde tarugos parciales con longitud >75% del radio.

Sitio	Diámetro (cm) ¹	Altura total (m)	Edad (años)
PAS			
<i>Afectados</i>	59,5 ± 18,6 (31,5 – 105,2)	15,9 ± 5,2 (9,0 – 29,0)	206,1 ± 80,8 (87 – 326)
<i>Controles</i>	53,3 ± 15,7 (30,4 – 76,5)	14,8 ± 4,7 (4,7 – 24,0)	256,9 ± 88,9 (102 – 344)
MIR			
<i>Afectados</i>	35,2 ± 14,3 (18,3 – 60,5)	8,3 ± 2,0 (5,5 – 11,0)	182,3 ± 52,6 (133 – 258)
<i>Controles</i>	33,3 ± 10,8 (21,4 – 56,2)	8,1 ± 1,4 (6,0 – 11,0)	235,5 ± 72,2 (172 – 385)

¹: (): Rango.

En este sitio se destacan dos árboles afectados de gran tamaño, cuyos diámetros y alturas sobrepasan los 90 cm y 24 m, respectivamente (Figura 2). Estos son árboles emergentes aislados que pertenecieron a una antigua cohorte y sobresalen varios metros sobre el dosel de un renewal postincendio dominado por especies del tipo forestal siempreverde en el extremo Sureste del sitio (Figura 1). El tamaño de los controles es muy similar al de los afectados, tanto en los valores medios como en las distribuciones. Sólo tres pares tuvieron una diferencia en diámetro mayor al límite fijado de 30%.

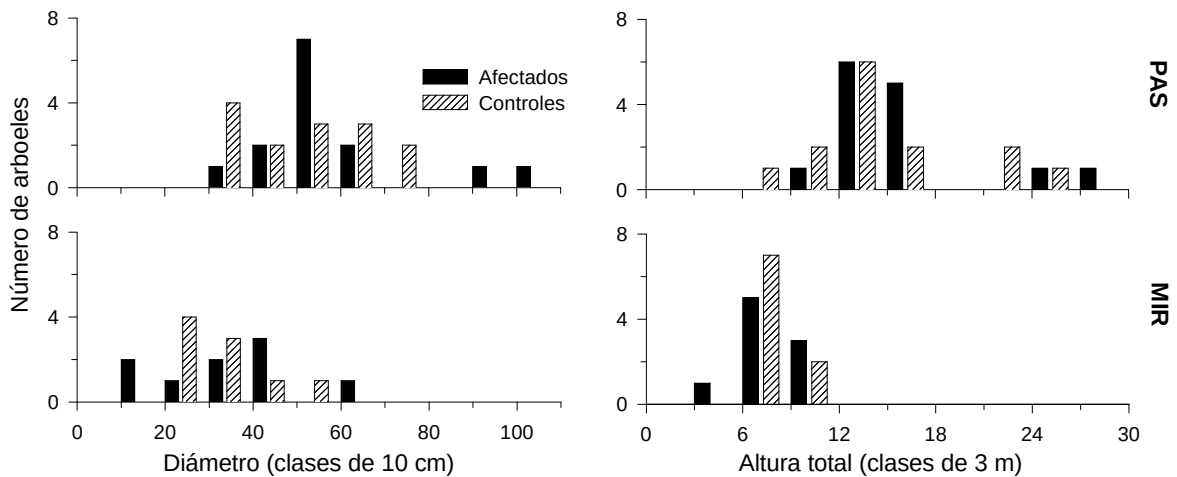


Figura 2. Distribución de clases de diámetro y altura de los árboles afectados y controles en PAS ($n = 14$ pares) y MIR ($n = 9$ pares). Las clases de diámetro son: 0 = 1 – 9,9 cm; 10 = 10 – 19,9 cm; 20 = 20 – 29,9 cm, etc. Las clases de altura son: 0 = 1 – 2,9 m; 3 = 3 – 5,9 m; 6 = 6 – 8,9 m, etc.

En MIR el diámetro medio de los árboles afectados es $35,2 \pm 14,3$ cm con un rango de variación entre 18,3 y 60,5 cm (Cuadro 1). El 56% (5/9) se concentra en las clases de diámetro 30 y 40 cm (Figura 2). La altura total media es $8,3 \pm 2,0$ cm y varió entre 5,5 y

11,0 m, con el 89% (8/9) en las clases 6 y 9 m (Figura 2). Los diámetros de los controles se concentran en las clases 20 y 30 cm y la mayor parte no supera los 9 m de altura (Figura 2). Solamente en tres pares la diferencia en diámetro supera el límite de 30%.

4.1.3 Edades

Debido a las limitaciones de los tarugos para determinar edades, fue posible estimar la edad total a la altura de muestreo de sólo el 26% (12/46) del total de árboles muestreados. Las principales limitaciones fueron los tarugos incompletos, pudriciones y supresiones severas con múltiples paquetes de microanillos.

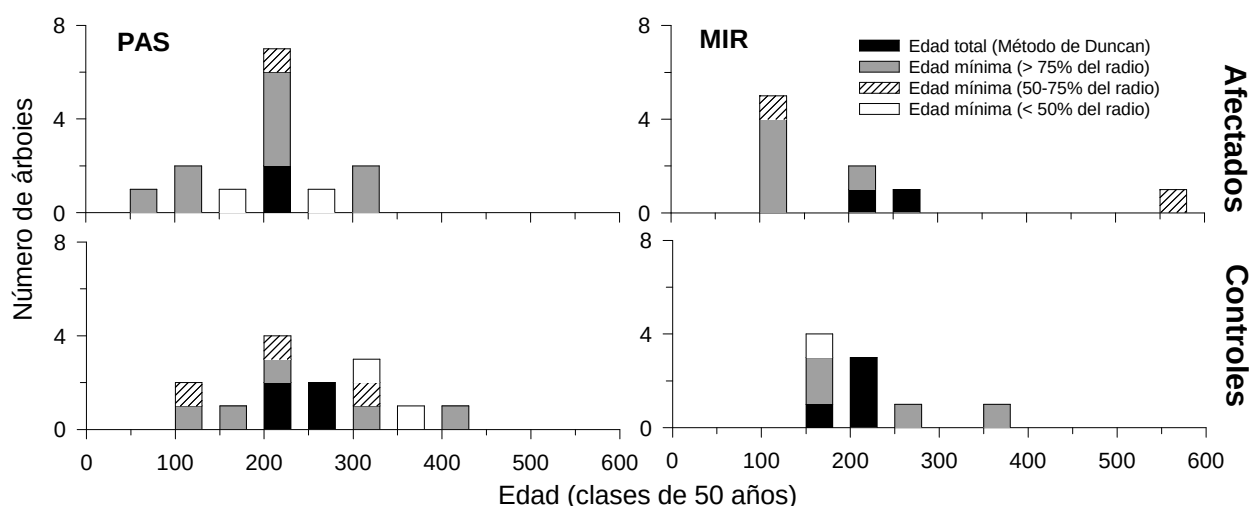


Figura 3. Distribución de clases de edad de los árboles afectados y controles en PAS ($n = 14$ pares) y MIR ($n = 9$ pares). Las clases de edad son: 0 = 1 – 49 años; 50 = 50 – 99 años; 100 = 100 – 149 años, etc.

Las estructuras de edades, tanto de los árboles afectados como de los controles, indican rodales relativamente coetáneos con edades entre 200 y 300 años, con la presencia de algunos árboles remanentes de cohortes antiguas. La edad media de los árboles afectados fluctúa en torno a 200 años, con un rango de variación entre 87 y 595 años, considerando todas las categorías de edad (Cuadro 1, Anexo 3).

En PAS la edad de los árboles afectados varía entre 87 y 356 años, considerando edades totales y mínimas, pero son escasos los árboles mayores a 250 años (Cuadro 1). El 43% (6/14) de los árboles tiene edades entre 200 y 250 años, considerando edades totales y mínimas (Figura 3). La edad mínima de los dos árboles emergentes de gran tamaño fue considerablemente subestimada debido a que la longitud de los tarugos no sobrepasa el 55% del radio. Considerando su tamaño, con seguridad la edad de estos árboles es superior a 400 años. La estructura de edad de los controles es muy similar a la de los árboles afectados y en forma concordante se produce una concentración en torno a 250 años (Figura 3).

Considerando las edades totales y edades mínimas desde tarugos con longitud mayor al 75% del radio, en MIR la edad media de los árboles afectados es de 182 años,

levemente menor que en PAS (Cuadro 1). El rango de variación es entre 133 y 595 años, considerando todas las categorías de edad (Cuadro 1, Anexo 3). La mayor parte de los árboles se concentra en torno a las clases de edad 100 y 200 años y sólo un árbol sobrepasa los 300 años (Figura 2). En forma similar, la edad de los controles varía en torno a 200 años y sólo dos árboles sobrepasan los 300 años. Sin embargo, en base a su tamaño, el único árbol con edad mínima estimada de un tarugo con longitud menor a 50% del radio puede tener una edad superior a 500 años (Figura 2).

4.1.4 Longitud de copa e intensidad de la muerte apical

Comparado con MIR, tanto los árboles afectados como controles en PAS poseen una mayor longitud de copa media y una menor proporción de copa respecto a su altura total (Cuadro 2). Esto está asociado con las diferencias en altura total y hábito de los árboles entre los sitios. En MIR los árboles son mucho más bajos y la copa generalmente comienza desde o muy cerca del suelo (Foto 3 en Anexo 2), mientras que en PAS los árboles son más altos y la copa comienza cerca de la mitad de la altura total (Cuadros 1 y 2). En los dos sitios los árboles afectados tienen mayor longitud de copa que los controles, sin embargo, la única diferencia estadísticamente significativa ($P < 0,05$) se produce en PAS (Cuadro 2). La razón entre la longitud de copa y altura total tiene el mismo comportamiento (Cuadro 2).

Cuadro 2. Resumen de las características de la copa de los árboles e intensidad de la muerte apical ($\bar{C} \pm DE$). La longitud de la copa es la diferencia entre la altura total del árbol y la altura de la inserción de la primera rama viva en el fuste (altura comienzo de copa). Se excluyeron los tres pares con árboles muertos. Distintas letras en las medias de árboles afectados y controles de alguna variable indican una diferencia estadísticamente significativa ($P < 0,05$) para esa variable en el sitio.

Sitio	Variables de longitud de copa		Intensidad	
	Longitud total copa (m) ¹	Razón longitud copa / altura total (%) ²	Longitud copa muerta (m)	Longitud copa muerta (%)
PAS				
Afectados	9,4 ± 3,2 ^a (4,0 – 15,0)	58,8 ± 12,1 ^a (42,9 – 72,9)	2,6 ± 1,2 (0,5 – 5,0)	27,1 ± 11,1 (11,1 – 52,6)
Controles	7,4 ± 2,6 ^b (3,5 – 12,0)	51,9 ± 13,5 ^b (28,3 – 69,6)	- -	- -
n (pares)	12	12	12	12
MIR				
Afectados	6,3 ± 2,0 ^a (3,0 – 9,3)	76,1 ± 17,6 ^a (54,5 – 100,0)	2,1 ± 1,3 (0,5 – 4,0)	31,6 ± 15,8 (6,3 – 55,2)
Controles	5,6 ± 1,3 ^a (3,3 – 7,5)	71,5 ± 19,5 ^a (34,2 – 100,0)	- -	- -
n (pares)	8	8	8	8

¹: t-test para muestras pareadas; ²: test de Wilcoxon para muestras pareadas; (): Rango.

La intensidad de la muerte apical varía desde 6,3 hasta 55,2% de la longitud total de la copa y la media de los sitios fluctúa en torno a 30% o tercio superior de la copa (Cuadro 2). La mitad de los árboles afectados muestreados tiene una intensidad entre 20 y 30% y sólo el 15% (3/20) tiene una intensidad mayor a 50%, sin considerar los árboles

mueritos (Figura 4, Anexo 3). En los casos más severos, árboles con una longitud de copa entre 7,3 y 9,5 m perdieron entre 4 y 5 m (Cuadro 2).

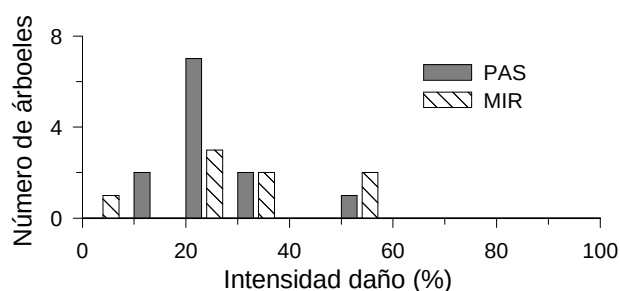


Figura 4. Intensidad del daño por muerte apical (proporción de la longitud de copa muerta desde el ápice) de los árboles afectados en PAS ($n = 12$) y MIR ($n = 8$). Los rangos son: 0 = 1 – 9,9%; 10 = 10 – 19,9%; 20 = 20 – 29,9%, etc.

Es notable que la intensidad media de la muerte apical sea similar en los sitios pese a su gran diferencia en altura total y longitud de copa. En PAS la intensidad media es 27,1% ó 2,6 m de la longitud total de la copa, levemente menor que en MIR donde es 31,6% ó 2,1 m (Cuadro 2).

4.2 Ambiente y agentes de daño

4.2.1 Ambiente

En PAS los árboles afectados, así como sus controles, se ubican principalmente entre 800 – 850 m s.n.m. en laderas con exposición Noreste y pendientes entre 15 y 30%, sobre suelos bien drenados sin o con muy poca erosión de manto (Anexo 4). La profundidad total media del suelo es la misma para los árboles afectados y controles (39,6 cm), con un rango de variación entre 28,8 y 68 cm (Cuadro 3). El espesor del horizonte orgánico característico de estos suelos es de 7 cm y varía entre 4,0 y 13 cm, sin diferencias significativas entre los árboles afectados y controles (Cuadro 3).

Cuadro 3. Profundidad total del suelo y espesor del horizonte orgánico ($\bar{c} \pm DE$). Distintas letras en las medias de árboles afectados y controles en una variable indican una diferencia estadísticamente significativa ($P < 0,05$; t-test para muestras pareadas) para esa variable en el sitio.

Variable	PAS		MIR	
	Afectados	Controles	Afectados	Controles
Profundidad total suelo (cm)	$39,6 \pm 10,1^a$ (28,8 – 68,0)	$39,6 \pm 8,9^a$ (29,3 – 61,5)	$28,6 \pm 10,0^a$ (19,5 – 52,3)	$28,0 \pm 6,7^a$ (18,5 – 34,5)
Espesor horizonte orgánico (cm)	$7,0 \pm 3,0^a$ (4,0 – 13,0)	$7,3 \pm 3,1^a$ (4,0 – 13,0)	$7,4 \pm 2,3^a$ (4,0 – 12)	$7,7 \pm 0,9^a$ (7,0 – 9,5)

(): Rango.

En MIR todos los árboles se encuentran en la planicie de la cima (1.000 – 1.050 m s.n.m.) y en la microtopografía se localizan principalmente en exposiciones Noroeste y en pendientes menores a 15%, sobre suelos con drenaje moderado a bueno y con un fuerte grado de erosión de manto (Anexo 4). La profundidad total media del suelo es 28 cm y varía entre 18,5 y 52,3 cm y al igual que en PAS no hay diferencias significativas

entre los árboles afectados y controles (Cuadro 3). Tampoco hay diferencias significativas en el espesor del horizonte orgánico, cuyo espesor medio también fluctúa en torno a 7 cm (Cuadro 3).

4.2.2 Agentes de daño

En PAS se encontró en las ramas y en el fuste de la zona de la copa muerta de todos los árboles escalados ($n = 5$)¹ una extensa red de galerías de una especie de insecto xilófago (no identificado) y cuerpos fructíferos de diversas especies de hongos saprófitos (no identificados) que se alimentan de la albura en proceso de descomposición. La red de galerías se extiende solamente en ramas y eje principal de la zona muerta. En MIR se pudieron escalar todos los árboles afectados ($n = 8$) y no se encontraron galerías ni evidencia de larvas ni insectos en la zona muerta, sólo se encontraron cuerpos fructíferos de diversos hongos saprófitos (no identificados).

A nivel de fuste, los agentes de daño abióticos son los más importantes. En los dos sitios, el fuego es por lejos el agente de daño más importante y generalizado en las distintas secciones del fuste (Cuadro 4). En forma ocasional se encontró daño mecánico causado con hacha. La única evidencia de agentes bióticos en el fuste corresponde a un cuerpo fructífero de un Basidiomicete en un solo árbol y en ningún caso fue visible algún daño por insecto en esta zona del fuste (Cuadro 4).

Cuadro 4. Incidencia de los agentes de daño, en términos de número de árboles afectados en cada sección en que fue dividido el fuste entre la base y el comienzo de la copa. Q1 corresponde al cuarto inferior del fuste y Q4 al cuarto superior.

Agente	Afectados				Controles			
	Sección del fuste				Sección del fuste			
	Q1	Q2	Q3	Q4	Q1	Q2	Q3	Q4
PAS ($n = 14$ pares)								
Fuego	11	8	7	2	8	3	1	1
Daño mecánico	2	-	-	-	2	-	-	-
Hongos	1	-	-	-	-	-	-	-
Insectos	-	-	-	-	-	-	-	-
Sin daño	-	6	7	12	4	11	13	13
MIR ($n = 9$ pares)								
Fuego	3	-	1	1	2	2	-	-
Daño mecánico	1	-	-	-	1	-	-	-
Hongos	-	-	-	-	-	-	-	-
Insectos	-	-	-	-	-	-	-	-
Sin daño	5	9	8	8	6	7	9	9

Tanto la incidencia como la severidad del daño por fuego es mayor en PAS y en los árboles afectados (Cuadro 4, Figuras 5 y 6). En PAS el 86% (12/14) de los pares muestreados presenta alguna evidencia externa (heridas o cicatrices) de daño por fuego en el fuste y entre un 50 (7/14) y 79% (11/14) de los árboles afectados presenta daño entre el primer y tercer cuarto del fuste (Figura 5), principalmente con intensidad mayor al 25% (Figura 6). En MIR el 44% (4/9) de los pares tiene algún daño por fuego y

¹ Considerando dos árboles complementarios muestreados cerca del sitio.

el número de árboles con daño y la severidad en el primer cuarto son levemente mayores en los árboles afectados (Figuras 5 y 6).

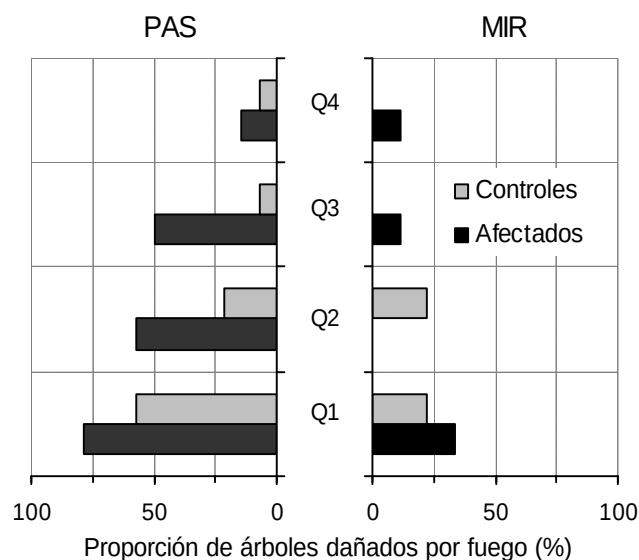


Figura 5. Proporción de árboles con cicatrices o heridas de fuego en cada sección en que fue dividido el fuste. Q1 corresponde al cuarto inferior del fuste y Q4 al cuarto superior.

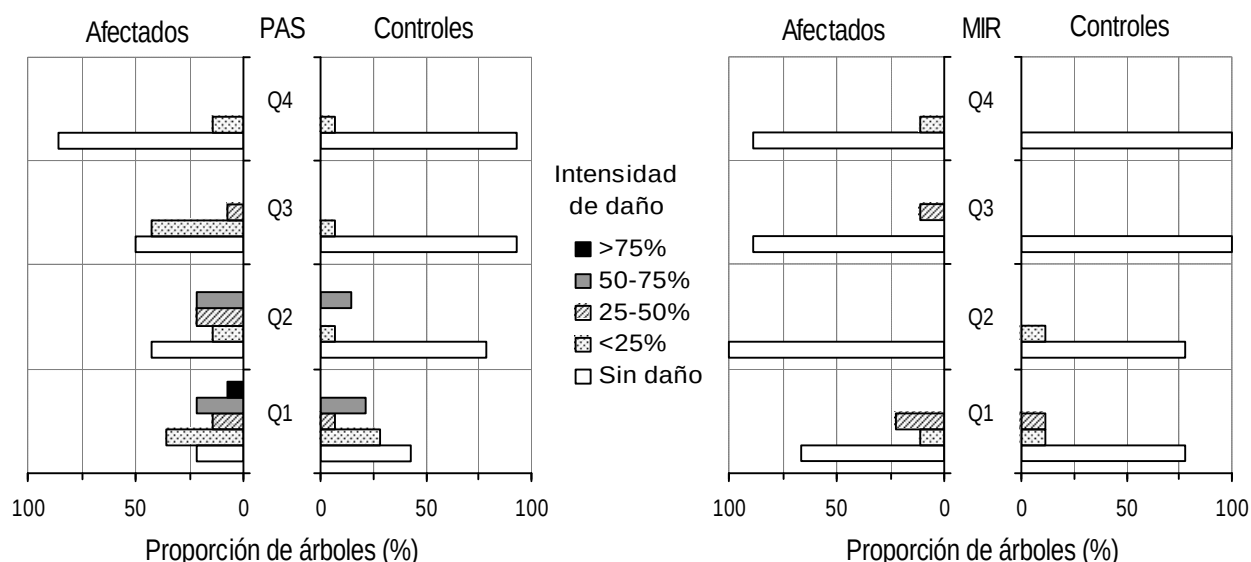


Figura 6. Proporción de árboles por categoría de intensidad de daño por fuego en cada sección del fuste. La intensidad de daño es el porcentaje de la superficie del fuste dañada (heridas) en cada sección. Q1 corresponde al cuarto inferior del fuste y Q4 al cuarto superior.

En los dos sitios, tanto para los árboles afectados como controles, la proporción de árboles con daño por fuego y la severidad son siempre mayores en la base (primer cuarto) y decrecen con la altura del fuste (Cuadro 4, Figuras 5 y 6), debido a que casi siempre las heridas comienzan en la base y se prolongan hacia la parte superior del fuste hasta distintas alturas. En MIR las heridas no siempre comienzan desde la base y en un caso se produjeron sólo en la parte superior del fuste y en la copa (Figura 5).

Esto se debe a que los incendios afectan principalmente la copa, como consecuencia de la baja estatura de los árboles.

Cuadro 5. Superficie expuesta de las heridas de incendio en el fuste de los árboles ($\bar{c} \pm DE$). Se asume una forma triangular de las heridas. Distintas letras en las medias de árboles afectados y controles indican una diferencia estadísticamente significativa ($P < 0,05$; t-test para muestras pareadas) en el sitio. En el análisis se incluyeron los pares con árboles muertos.

Variable	PAS		MIR	
	Afectados	Controles	Afectados	Controles
Superficie de las heridas (m ²)	0,46 ± 0,50 ^a (0,03 – 1,30)	0,15 ± 0,27 ^b (0,01 – 0,90)	0,03 ± 0,04 ^a (0,03 – 0,09)	0,03 ± 0,07 ^a (0,05 – 0,21)

(): Rango.

En PAS la severidad del daño por fuego, en términos de tamaño de las heridas, es significativamente mayor en los árboles afectados ($P < 0,05$; t-test para muestras pareadas). En este sitio el tamaño medio de las heridas de los árboles afectados es $0,46 \pm 0,5 \text{ m}^2$, mientras que en los controles es solamente $0,15 \pm 0,27 \text{ m}^2$ (Cuadro 5). En MIR el tamaño medio de las heridas es considerablemente menor que en PAS y es el mismo en los árboles afectados y controles ($0,03 \text{ m}^2$) (Cuadro 5).

4.3 Crecimiento radial

4.3.1 Cronologías e historia de incendios

Sitio Pastal (PAS)

En PAS el registro de anillos tiene una longitud de 344 años y comprende el periodo 1657–2000, pero sólo 5 árboles de un total de 28 (14 pares) se extienden hasta antes de 1700 (Figura 7). El periodo mejor replicado en las cronologías a nivel de sitio es entre 1760 y 2000. El número de muestras en este periodo varía entre 9 y 33 para los árboles afectados y entre 8 y 27 para los controles.

A lo largo de todo el registro se encontraron 7 incendios. El incendio más antiguo ocurrió en 1681, luego del cual existe un periodo de 195 años sin incendios hasta 1876 y a partir de aquí en adelante comienza un periodo de alta recurrencia, con incendios en torno a 1893, 1906, 1938, 1945 y 1949 (Figura 7). El fechado de los incendios de 1681, 1876, 1906 y 1938 posee un mayor nivel de confiabilidad debido a que los dos primeros eventos están registrados en la cronología de incendios existente para el área y en los dos últimos se encontró evidencia anatómica en los anillos precediendo las liberaciones en el crecimiento radial. En el caso de los incendios de 1893, 1945 y 1949 las fechas fueron estimadas sólo en base a las liberaciones en el crecimiento, ya que no se encontró evidencia anatómica en los anillos y además son eventos nuevos para la cronología de incendios. El incendio de 1906 es el más importante y se extendió a lo largo de todo el sitio, afectando a 10 de los 14 pares de árboles muestreados. Los incendios fechados alrededor de 1945 y 1949 fueron registrados sólo por un par de árboles cada uno y tienen un carácter muy local, en torno a antiguos campamentos madereros. A excepción de los controles de los árboles muertos (1 y 2), todos los

árboles han sido afectados por incendios y en cada par es coincidente el número de incendios registrados por el control y el árbol afectado por muerte apical. Dentro de estos, 7 pares han sido afectados por 2 incendios y 5 por 1 incendio (Figura 7).

En este sitio la historia del crecimiento de los árboles se caracteriza por el dramático efecto de los incendios a corto y largo plazo. La alta recurrencia de incendios entre 1870 y 1950 ha alterado los patrones de crecimiento hasta el presente. Los árboles responden en forma inmediata a los incendios con abruptas liberaciones en el crecimiento durante 2 a 3 décadas (Figura 7). Después de estas liberaciones el crecimiento se estabiliza en torno a la media o experimenta una sostenida reducción a largo plazo. Este último patrón es característico de los árboles que han sido afectados por 2 incendios, especialmente por los de 1906 y 1938. El área ha estado libre de incendios durante los últimos 50 años y el crecimiento en este periodo se caracteriza por un notorio incremento desde 1960 hasta 1993 y por una abrupta reducción a partir de 1994 (Figura 7). El incremento desde 1960 se superpone a la reducción de largo plazo producida por los incendios de 1906 y 1938 y es más fuerte en los árboles que han sido afectados por incendios anteriores a 1900 o en aquellos donde la liberación producida por los incendios posteriores a 1900 es menos dramática. La reducción desde 1994 es más abrupta y notoria en los árboles que han experimentado un incremento post 1960 más fuerte y es casi imperceptible en los que este incremento es mínimo (Figura 7).

Las cronologías de diferencias a nivel de árbol individual muestran que los árboles afectados por muerte apical han respondido a los incendios con liberaciones de mayor magnitud que los controles (diferencias positivas), especialmente en el caso de los incendios de 1906 y 1938 (Anexo 5a). Otro periodo importante de diferencias es a partir de 1960, donde el crecimiento es considerablemente mayor en los controles (diferencias negativas) en 9 de los 14 pares. Es importante notar que la mayor parte de estos árboles han sido afectados por 1 o 2 incendios entre 1870 y 1950.

La correlación dentro de los pares varía entre -0,06 y 0,67, pero sólo en 3 casos es menor a 0,35 (Figura 7). Los pares con árboles muertos poseen correlaciones extremadamente bajas (árboles 1 y 2) y son los únicos donde difiere el número de incendios. El árbol 9 también presenta una baja correlación con su control, pese a que se encuentran a una distancia de 2 m y han sido afectados por los mismos incendios. Este árbol, a diferencia de todos los otros árboles del sitio, responde anómalamente con un fuerte incremento a partir de 1994, que alcanza el máximo en 1996, cuando se produce la máxima reducción en el resto de los árboles.

A nivel de sitio, las cronologías de los árboles afectados y controles despliegan un patrón de variación muy similar, pero con periodos importantes de diferencias en la magnitud de los desvíos (Figura 7). En ambas cronologías se conservan con claridad sólo las liberaciones de los incendios de 1681 y 1906. Luego del incendio de 1906 es evidente una reducción a largo plazo. También se conserva claramente el notorio incremento entre 1960 y 1993 y la abrupta reducción desde 1994, que mantiene el mismo nivel bajo la media hasta el 2000. La variación temporal de la correlación es muy similar en ambas cronologías y en las últimas dos décadas (1980-2000) experimenta un abrupto incremento, que es mayor en los controles (0,60) que en los árboles afectados

(0,36). A partir de 1800 la correlación fluctúa en torno a 0,18 y varía entre 0,08 y 0,41 para los árboles afectados y entre 0,09 y 0,60 para los controles.

En la cronología de diferencias del sitio se observa que durante los últimos 200 años (1800-2000) el crecimiento de los controles ha sido mayor que el de los árboles afectados, excepto en los periodos 1900–1918 y 1950–1956 (Anexo 5a). Al igual que en las cronologías de diferencias a nivel de árbol individual es evidente que la magnitud de la liberación después del incendio de 1906 es mayor en los árboles afectados. En forma concurrente a la duración de la liberación asociada a este incendio (1910-1930) incrementa la correlación en la cronología de los árboles afectados.

Al analizar los patrones de crecimiento en relación con la intensidad de la muerte apical, no se observa ninguna diferencia sistemática entre los árboles afectados ni tampoco respecto a los controles (Figura 7). Los árboles con mayor intensidad de daño (árboles 9 y 20) han sido afectados por dos incendios y en uno de ellos (20) el crecimiento durante los últimos 50 años experimentó una sostenida reducción y en el otro (9) un incremento a partir de 1975, que como se explicó anteriormente, alcanza un máximo anómalo en 1996. En cuanto a los árboles muertos, el árbol 1 formó el último anillo en 1998 en el momento en que recuperaba su tasa de crecimiento normal, al igual que el control. El árbol 2 formó el último anillo en 1994 en el contexto de una fuerte reducción que comenzó en 1991 (Figura 7). La muerte de este árbol coincide con la caída generalizada del crecimiento en el sitio.

Sitio Mirador (MIR)

En este sitio la longitud del registro de anillos es de 597 años y cubre el periodo 1406–2000, pero sólo 3 árboles de un total de 18 (9 pares) se extienden hasta antes de 1750 (Figura 8). El periodo mejor replicado en las cronologías medias (sitio) es entre 1775 y 2000. En este periodo el número de muestras varía entre 7 y 17 para los árboles afectados y entre 6 y 18 para los controles.

En el sitio se encontraron 4 incendios, fechados en 1876, 1941, 1953 y 1955 (Figura 8). En el caso del último evento no se encontró evidencia anatómica en la madera y la fecha fue estimada sólo en base a liberaciones. Estos incendios tuvieron poca extensión espacial dentro del sitio y sólo el incendio de 1953 fue registrado por más de un par de árboles, localizados en el borde oeste del sitio. Los árboles de este sitio han registrado como máximo un incendio y sólo en 1 de los 6 pares afectados por incendios el control no registró el evento.

El crecimiento de los árboles es lento y se caracteriza por una alta variabilidad interanual y largos periodos de fluctuación en torno a la media. Este modo de variación cambia drásticamente después de las abruptas liberaciones de los incendios de 1941, 1953 y 1955. Luego de estos incendios el crecimiento de los árboles tarda alrededor de dos décadas en retornar a la media. Pese a la influencia de estos incendios, el crecimiento de los árboles de este sitio durante los últimos 50 años es muy similar al encontrado en PAS. El incremento entre 1960 y 1993 es enmascarado en algunos árboles por la liberación de los incendios de 1953 y 1955 y es casi imperceptible en los árboles que no han sido afectados por incendios. La reducción a partir de 1994 es mucho más abrupta y generalizada en este sitio. Destaca el comportamiento anómalo

del control del árbol 26, que desde 1960 comienza a crecer sostenidamente hasta un nivel sin precedentes en su cronología, sin experimentar la reducción de 1994.

A nivel de árbol individual, durante el intervalo común de los pares, las diferencias de mayor magnitud en el crecimiento se producen en el periodo de liberación después de los incendios (Anexo 5b). A diferencia de lo encontrado en PAS, aquí no existe una variación sistemática en la dirección de las diferencias y sólo en 3 de los 6 pares afectados por incendios la magnitud de la liberación fue mayor en los árboles con muerte apical (diferencias positivas). En la mayor parte de los pares la magnitud de la reducción desde 1994 es mayor en los árboles afectados.

La correlación del crecimiento entre los árboles afectados y controles varía desde 0,04 hasta 0,85 y en 6 pares es mayor a 0,45 (Figura 8). Los árboles 18 y 27 son los únicos individuos cuyo crecimiento no está correlacionado en forma significativa con sus controles.

La cronología media del sitio de los árboles afectados posee un patrón de variación muy similar a la de los controles, pero con gran variación y diferencias en la correlación (Figura 8). En ambas cronologías se pierde la señal de todos los incendios y en la mayor parte del periodo bien replicado (1775-2000) el crecimiento fluctúa en torno a la media sin desviaciones importantes, pero con gran variabilidad en la correlación. En el periodo 1775-2000 la correlación en las cronologías varía entre 0,03 y 0,58 para los árboles afectados y entre 0,02 y 0,58 para los controles. Los incendios producen una brusca reducción de la correlación de ambas cronologías entre 1940 y 1960. Luego de esta reducción, la correlación de la cronología de los árboles afectados recupera su nivel previo (ca. 0,20) pero la de los controles sigue disminuyendo hasta que ambas aumentan bruscamente durante las últimas dos décadas (1980-2000) a valores de 0,58 y 0,20, respectivamente. Durante los últimos 150 años el periodo más prolongado con crecimiento sobre la media en ambas cronologías va desde 1960 hasta 1993. La mayor tasa de crecimiento se produce en el subperiodo 1960-1976 y coincide con el periodo de correlación extremadamente baja (ca. 0,04) en la cronología de los controles. A partir de 1976 los índices de anillo de ambas cronologías a penas superan la media y en 1994 se produce una dramática reducción que continúa hasta el 2000. Este subperiodo coincide con el fuerte incremento en la correlación de la cronología de los árboles afectados.

Durante los últimos 180 años la magnitud de los desvíos en la cronología de diferencias del sitio es baja y el crecimiento de los árboles afectados es levemente mayor que el de los controles (Anexo 5b). Sin embargo, a partir de 1994 este patrón se invierte bruscamente y el crecimiento comienza a ser mayor en los controles. En la mayor parte de este periodo la correlación es más alta en la cronología de los controles, pero durante los últimos 50 años este patrón se invierte y comienza a ser mayor en la cronología de los árboles afectados.

No es evidente ningún patrón de crecimiento diferencial respecto a la intensidad de la muerte apical. El árbol 23 formó el último anillo en 1993 en el contexto de una reducción gradual que se acelera en torno a 1990 y respecto a su control siempre tuvo un crecimiento menor y no se comporta en forma anómala en el último periodo.

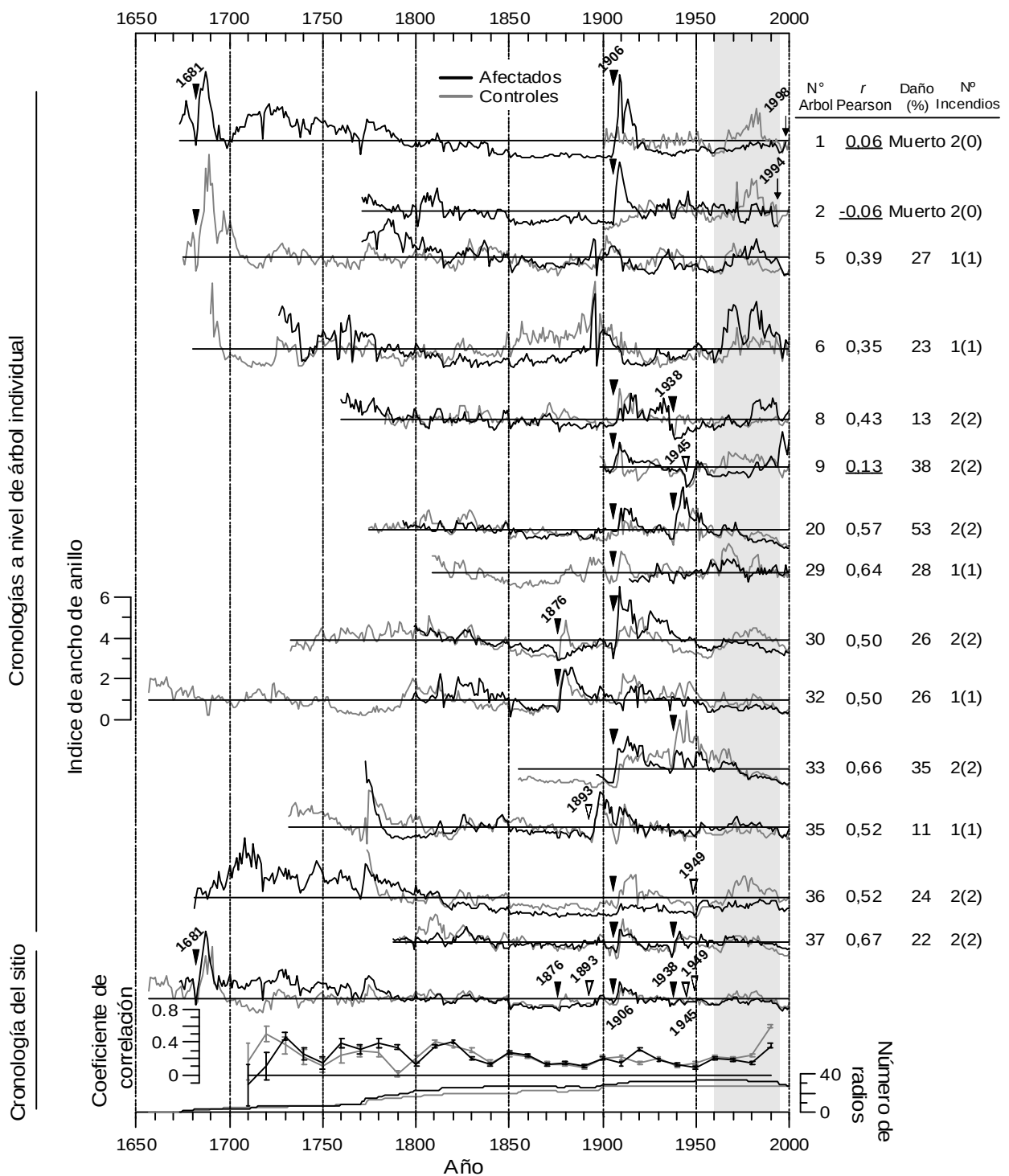


Figura 7. Cronologías de anchos de anillos de los árboles afectados y controles a nivel de árbol individual y sitio en PAS. Las cronologías poseen media 1 (línea horizontal) y fueron estandarizadas mediante el ajuste de las series a su crecimiento medio (estandarización horizontal). Los triángulos invertidos rellenos y vacíos indican fechas de incendio confiables y dudosas, respectivamente. En el extremo derecho se presenta la identificación de los árboles, coeficiente de correlación para el periodo común de cada par (valores subrayados no son significativos; $P < 0,05$), porcentaje de la longitud de copa muerta (daño) y número de incendios por árbol afectado y en paréntesis por árbol control. Si el número de incendios por árbol no coincide con el número de triángulos significa que el incendio ocurrió antes del comienzo de la cronología. En el extremo inferior se muestra el número de radios y la variación temporal de la correlación (RBAR) en la cronología del sitio. Cada punto en la curva de correlación representa la correlación media entre todas las muestras de la cronología en una ventana de 20 años, que comienza 10 años antes y termina 10 años después del círculo. Las barras verticales en la curva representan 2 errores estándar. El último anillo formado en los árboles muertos (árboles 1 y 2) se indica con una flecha. Para facilitar la interpretación de los patrones de crecimiento durante los últimos 50 años se destaca con relleno gris el periodo 1960-1993. Los 14 pares de árboles se distribuyen espacialmente en forma dispersa en una superficie de 220,6 ha.

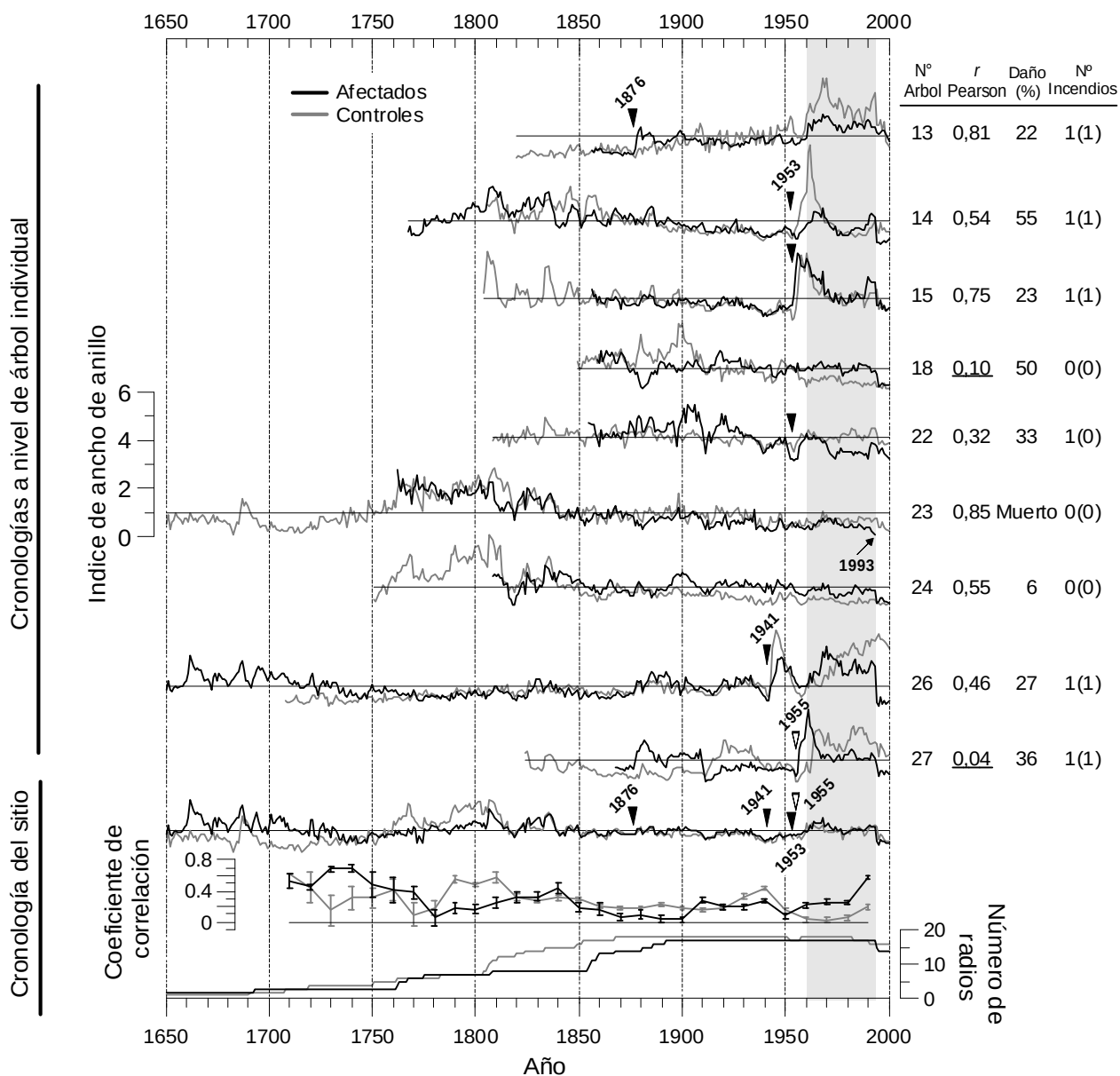


Figura 8. Cronologías de anchos de anillos de los árboles afectados y controles a nivel de árbol individual y sitio en MIR. Las cronologías poseen media 1 (línea horizontal) y fueron estandarizadas mediante el ajuste de las series a su crecimiento medio (estandarización horizontal). Los triángulos invertidos rellenos y vacíos indican fechas de incendio confiables y dudosas, respectivamente. En el extremo derecho se presenta la identificación de los árboles, coeficiente de correlación para el periodo común de cada par (valores subrayados no son significativos; $P < 0,05$), porcentaje de la longitud de copa muerta (daño) y número de incendios por árbol afectado y en paréntesis por árbol control. Si el número de incendios por árbol no coincide con el número de triángulos significa que el incendio ocurrió antes del comienzo de la cronología. En el extremo inferior se muestra el número de radios y la variación temporal de la correlación (RBAR) en la cronología del sitio. Cada punto en la curva de correlación representa la correlación media entre todas las muestras de la cronología en una ventana de 20 años, que comienza 10 años antes y termina 10 años después del círculo. Las barras verticales en la curva representan 2 errores estándar. El último anillo formado en los árboles muertos (árbol 23) se indica con una flecha. Para facilitar la interpretación de los patrones de crecimiento durante los últimos 50 años se destaca con relleno gris el periodo 1960-1993. Los 9 pares de árboles se distribuyen espacialmente en forma dispersa en una superficie de 50,6 ha.

4.3.2 Componentes principales

En PAS los dos primeros componentes principales explican el 46,8 y 49,7% de la varianza total durante los últimos 100 años en la cronología de los árboles afectados y controles, respectivamente (Figura 9). El primer componente resalta el efecto de los incendios y explica el 27,1% de la varianza en la cronología de los árboles afectados y el 28,2% en la de los controles (Figura 9). Este componente muestra que los patrones de crecimiento dominantes en las cronologías divergen a partir de 1965 y que los árboles afectados no responden al incremento de 1960 ni a la abrupta reducción desde 1994, debido a que vienen experimentando una sostenida reducción a partir del incendio de 1938. El segundo componente resalta la fluctuación de baja frecuencia común a toda el área que, por el contrario, en MIR está asociada al primer componente (Figura 9). Esto sugiere que en PAS este componente representa al clima y está explicando el 19,1% de la varianza en la cronología de los árboles afectados y el 21,5% en la de los controles. Este componente se caracteriza por un largo periodo de reducido crecimiento entre 1920 y 1965 y por un fuerte incremento sobre la media desde 1965 hasta 1993 en los árboles afectados y hasta el 2000 en los controles. Pese a la similitud de los patrones en casi todo el periodo, sólo los árboles afectados experimentan la reducción desde 1994 (Figura 9).

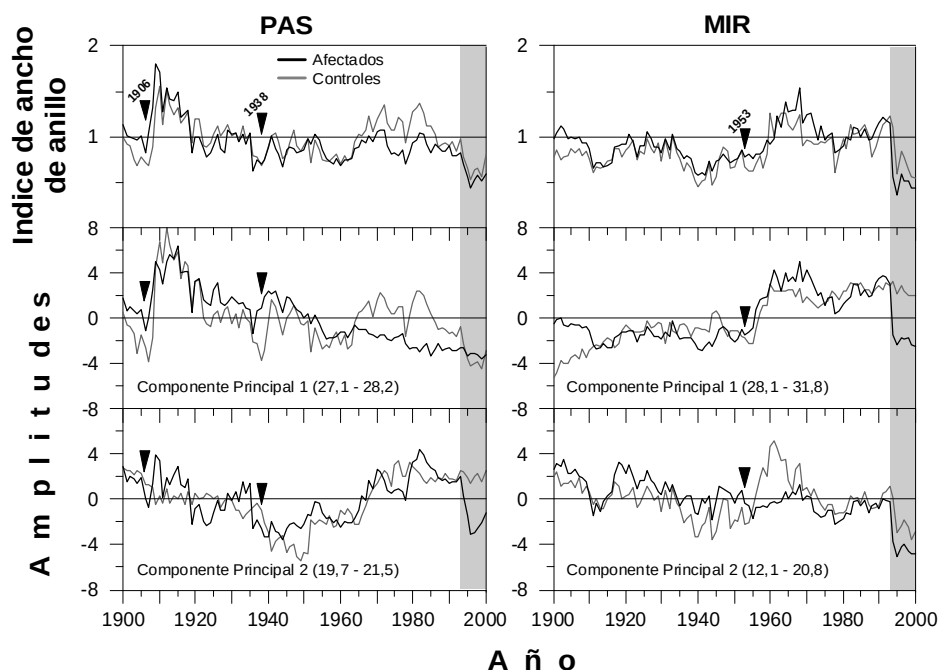


Figura 9. Cronología de anchos de anillos con estandarización horizontal y amplitudes de los dos primeros componentes principales para el periodo común 1900-2000. En paréntesis se indica el porcentaje de varianza explicada por cada componente para los árboles afectados y controles, respectivamente. Los triángulos invertidos indican los incendios más importantes en cada sitio. Para facilitar la comparación y destacar la reducción en el crecimiento a partir de 1994 se destaca con relleno gris el periodo 1993-2000.

En MIR los dos primeros componentes principales explican el 40,2 y 52,6% de la varianza total del crecimiento durante el siglo XX en la cronología de los árboles afectados y controles, respectivamente (Figura 9). En este caso, el primer componente resalta la fluctuación de baja frecuencia, común a los dos sitios, asociada al clima del

periodo y explica el 28,1% de la varianza en la cronología de los árboles afectados y el 32,8% en la de los controles (Figura 9). Este componente indica que el patrón dominante en las cronologías diverge sólo a partir de 1994 y que sólo los árboles afectados sufren la abrupta reducción a partir de este año. El patrón de variación temporal del componente se caracteriza por un largo periodo de crecimiento bajo la media desde 1900 hasta 1955 y por un fuerte y sostenido incremento sobre la media a partir de 1955. El segundo componente, al contrario de lo encontrado en MIR, está asociado a los incendios y explica el 12,1% de la varianza en la cronología de los árboles afectados y el 20,8% en la de los controles (Figura 9). En este componente destaca la liberación del incendio de 1953 sólo en los controles. Ambos grupos de árboles experimentan la reducción de 1994, pero es más severa en los afectados.

4.3.3 Relación clima-crecimiento

Las funciones de correlación de los dos sitios muestran claramente que el crecimiento de alerce es controlado por la temperatura y precipitación de todo el verano y otoño (diciembre-mayo) previo a la estación de crecimiento y de principios del verano (diciembre) actual (Figura 10). La alta correlación con las condiciones de fines del otoño actual (mayo) puede ser un artefacto del análisis (Figura 10), ya que el crecimiento culmina en abril. El crecimiento se correlaciona negativamente con la temperatura y positivamente con la precipitación. Así, condiciones de alta temperatura y poca precipitación en estos periodos limitan la humedad disponible en el suelo y por consiguiente reducen el crecimiento en el año actual.

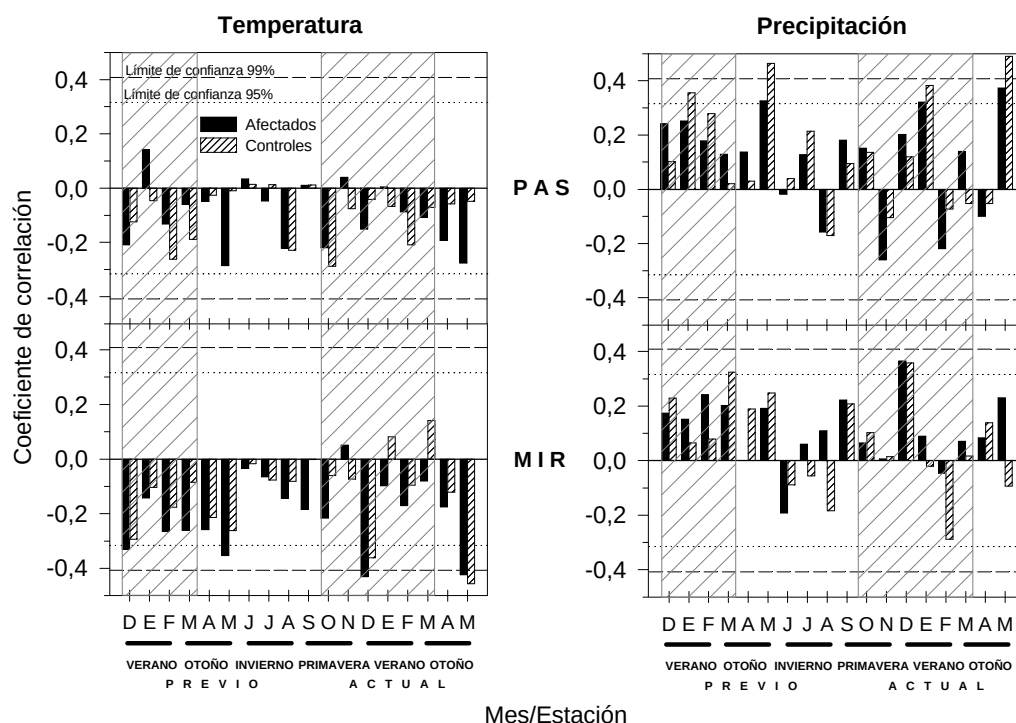


Figura 10. Función de correlación entre la temperatura media y precipitación mensual de Valdivia con las cronologías estándar de los árboles afectados y controles para el periodo 1961-1999. Las cronologías fueron estandarizadas con el método 2 (curva exponencial negativa o línea recta con pendiente negativa). Con achurado se destacan las estaciones de crecimiento que cubre el periodo de 18 meses.

En ambos periodos los meses con correlaciones significativas (más críticos) son diciembre y mayo. En el periodo previo (verano-otoño) la correlación es más homogénea y casi todos los meses son importantes. Por el contrario, en el periodo actual la correlación es muy heterogénea y los meses más importantes son diciembre y mayo. En PAS la relación más fuerte es con la precipitación y en todos los meses críticos la correlación es mayor y más significativa en los controles, especialmente en mayo previo y actual (Figura 10). En la temperatura no hay meses con correlaciones estadísticamente significativas pero se mantiene la tendencia general con correlaciones negativas a través de todo el año, sin diferencias sistemáticas entre los árboles afectados y los controles.

En MIR tanto la temperatura media como la precipitación posee una fuerte correlación con el crecimiento (Figura 10). Al igual que en PAS, la temperatura se correlaciona en forma negativa con el crecimiento a través de todo el año y los únicos meses con correlaciones significativas son diciembre previo, mayo previo y actual. Excepto por mayo actual, en todos los meses la correlación es mayor en los árboles afectados. En el caso de la precipitación la correlación es significativa sólo en marzo previo y diciembre actual. En los árboles afectados la correlación en marzo previo es débil y no es significativa.

Para verificar los patrones de respuesta encontrados con la temperatura media, adicionalmente se hicieron funciones de correlación usando la temperatura máxima y mínima media del mismo periodo (Anexo 6). Como era de esperar, la correlación del crecimiento con la temperatura máxima es negativa y extremadamente fuerte a través de todo el año, con varios meses significativos ($P < 0,05$) y altamente significativos ($P < 0,01$). En ambos sitios se conserva el mismo patrón que con la temperatura media. Sin embargo, ahora se hace evidente que en PAS la relación más fuerte es con el crecimiento de los controles, mientras en MIR la relación más fuerte se mantiene con el crecimiento de los árboles afectados. Por otra parte, la temperatura mínima posee una correlación extremadamente débil con el crecimiento y presenta un patrón muy distinto a los anteriores y menos coherente a través del año, con varios meses con correlaciones positivas pero no significantes, excepto junio previo en PAS (Anexo 6). Sin embargo, es importante destacar que en los meses con correlaciones negativas la relación más fuerte es con los árboles afectados en PAS y con los controles en MIR, al contrario de lo encontrado con la temperatura media y máxima (Anexo 6).

4.4 Muerte apical y variación climática

4.4.1 Fecha de ocurrencia de la muerte apical

Tanto la muerte de los árboles adultos como la muerte parcial de la copa (muerte apical) de los árboles muestreados ocurrió en la década de 1990 (Anexo 7). La única excepción es el árbol 22 en MIR, cuya muerte apical ocurrió en el verano 2002-2003. La muerte apical ocurrió en forma sincrónica en dos episodios distintos, uno en cada sitio.

El episodio más antiguo ocurrió en MIR en 1994, a mediados de la estación de crecimiento (noviembre-diciembre) y afectó a 7 de los 8 árboles con muerte apical en el sitio (Anexo 7b). Como consecuencia, todos estos árboles formaron parcialmente el

anillo de 1994 a lo largo de toda la zona muerta del o los fustes (Figura 11, Anexo 7b) y anatómicamente no existe una reducción del tamaño de las células en este anillo. Esto significa que la zona afectada murió en forma súbita y como una sola unidad, descartando un proceso gradual. En forma concurrente al daño se inicia una abrupta reducción del crecimiento a través de todo el fuste (Figura 11, Anexo 7b), excepto en el límite entre la zona viva y muerta donde se forma un callo de cicatrización. Esto último es ilustrado claramente en las muestras 18 E y 26 C en el Anexo 7b. Otro hecho importante es que en la mayor parte de las muestras extraídas desde la zona de la copa viva el anillo de 1994 presenta una coloración parda muy característica.

Al momento del muestreo en el año 2003, luego de 9 años del episodio de muerte, la zona de la copa afectada presentó un avanzado estado de descomposición (Figura 11), que fue mayor en las ramas y en el extremo superior del eje principal donde la proporción de albura es más alta. Sin embargo, no se observó erosión de anillos externos y para mayor seguridad siempre se trató de extraer las muestras desde la zona del fuste que aún conservaba corteza. Sólo en el caso del árbol 15 el segmento de copa muerta se había desprendido por descomposición, por lo que no fue posible fechar directamente el evento, sin embargo, se fechó en base a los patrones de crecimiento y a la coloración del anillo de 1994 en las muestras de la zona de la copa viva (Anexo 7b).

El árbol 23 experimentó un proceso de muerte parcial más complejo, que terminó con la muerte total. La mitad superior de su copa murió en algún momento de la estación de crecimiento en 1991 y parte de su base murió a mediados de la estación de crecimiento en 1993, pese a esto una parte lateral del árbol sobrevive y finalmente muere en 1998 (Anexo 7b).

Es importante notar que los incendios impactan el crecimiento no sólo en la base de los árboles sino a lo largo de todo el o los fustes, incluso hasta en los últimos 50 cm de su altura total (Anexo 7b).

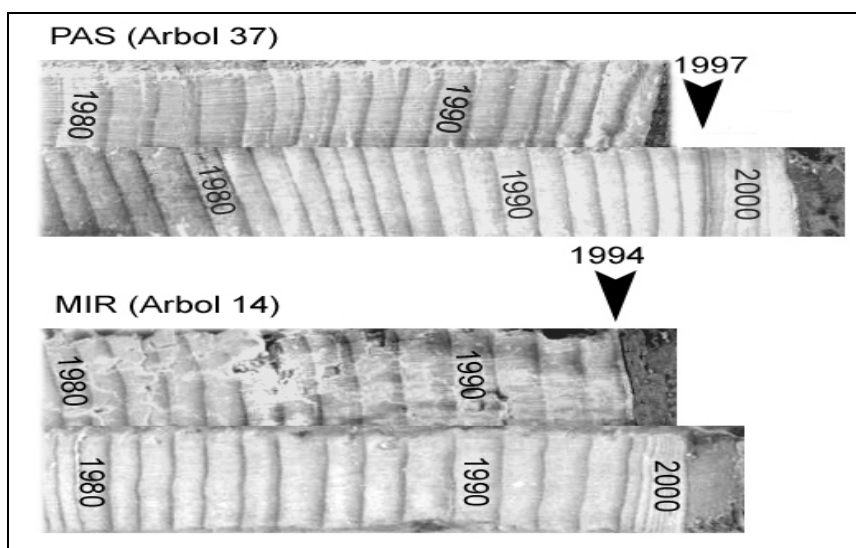


Figura 11. Ilustración anatómica de los patrones de crecimiento radial asociados a los eventos de muerte apical en los sitios. Los símbolos negros indican la fecha del evento en el sitio. En cada caso se muestra una serie de la zona del fuste correspondiente a la parte de la copa muerta y otra de la parte viva. Nótese el grado de descomposición en las series de la zona muerta y la fuerte reducción del crecimiento en la zona viva luego del evento de muerte apical.

En PAS el episodio de muerte apical ocurrió en 1997, antes del comienzo de la estación de crecimiento (octubre), ya que el cambium no alcanzó a formar leño temprano en la zona muerta (Figura 11). La mayor altura de los árboles en este sitio limitó la posibilidad de escalarlos y sólo se pudieron muestrear 3 individuos para fechar la muerte apical. Para reforzar el tamaño muestral fue necesario incluir 2 árboles complementarios que fueron fáciles de escalar, en las cercanías del sitio (Anexo 7a). Estos 5 árboles formaron completamente el anillo de 1996 en la zona muerta y en consecuencia la última característica anatómica visible en la madera fue su leño tardío (Figura 11).

Al igual que en MIR, concurrentemente con la muerte parcial de la copa se produjo una reducción en el crecimiento a lo largo del fuste (Figura 11, Anexo 7a) y la formación inmediata de un callo de cicatrización en torno a la zona muerta en el extremo superior del fuste vivo. Las muestras 37 C, 28 C y 16 B en el Anexo 7a ilustran el incremento en el crecimiento asociado a la formación del callo de cicatrización. En la mayoría de las muestras de la zona viva de la copa el anillo de 1997 presentó una coloración similar a la del anillo de 1994 en MIR (Figura 11).

Los dos árboles muertos del sitio formaron varios microanillos antes de morir, por lo que la fecha de muerte es sólo una aproximación. Para el árbol 2 la fecha de muerte se estimó alrededor de 1994 y para el árbol 1 alrededor de 1998 (Figura 7). La muerte del árbol 2 puede ser coincidente con el episodio de muerte apical en MIR.

En este sitio la zona de la copa afectada presenta signos de descomposición incipiente, pero en menor grado que en MIR, ya que el evento ocurrió 3 años después. Por otra parte, en este sitio ocurre el mismo patrón de respuesta a los incendios encontrado en MIR, lo que indica que es una respuesta general a este tipo de daño (Anexo 7a).

4.4.2 Registro climático

La fluctuación climática durante el periodo cubierto por el registro instrumental (1960-2000) de la estación Isla Teja se caracteriza por condiciones contrastantes en los periodos 1960-1975 (frío-húmedo) y 1976-2000 (predominantemente cálido-seco) (Figura 12 y Anexo 8). La temperatura sufre un brusco incremento a partir de 1976 y desde aquí en adelante las temperaturas media y máxima se mantienen sostenidamente sobre el promedio, mientras que en la temperatura mínima este incremento dura sólo hasta 1979 y luego se produce una disminución hasta un nivel bajo o en torno al promedio (Anexo 8). El incremento en la temperatura media es abrupto y se mantiene por un largo periodo hasta 1989 y durante el periodo 1995-1999 (Anexo 8). Este comportamiento pondera el incremento y la reducción a largo plazo de la temperatura máxima y mínima, respectivamente. En la temperatura máxima el incremento es gradual y es mayor en los periodos 1983-1991 y 1993-1999, superando 1,5 desviaciones estándar en 1998 (Figura 12 y Anexo 8). Simultáneamente con estos periodos se produce una reducción en la precipitación, lo que resulta en estaciones de crecimiento con condiciones cálidas y secas que limitan el crecimiento de alerce (Figura 12). El último periodo (1993-1999) coincide con la reducción abrupta en el crecimiento encontrada en el área a partir de 1994 y con los dos episodios de muerte apical (Figura 12), además de la muerte de 2 de los 3 árboles adultos. Por otra parte, el periodo frío y

húmedo entre 1960 y 1975 está asociado con el fuerte incremento observado a partir de 1960 en todas las cronologías (Figura 9 y Figura 12).

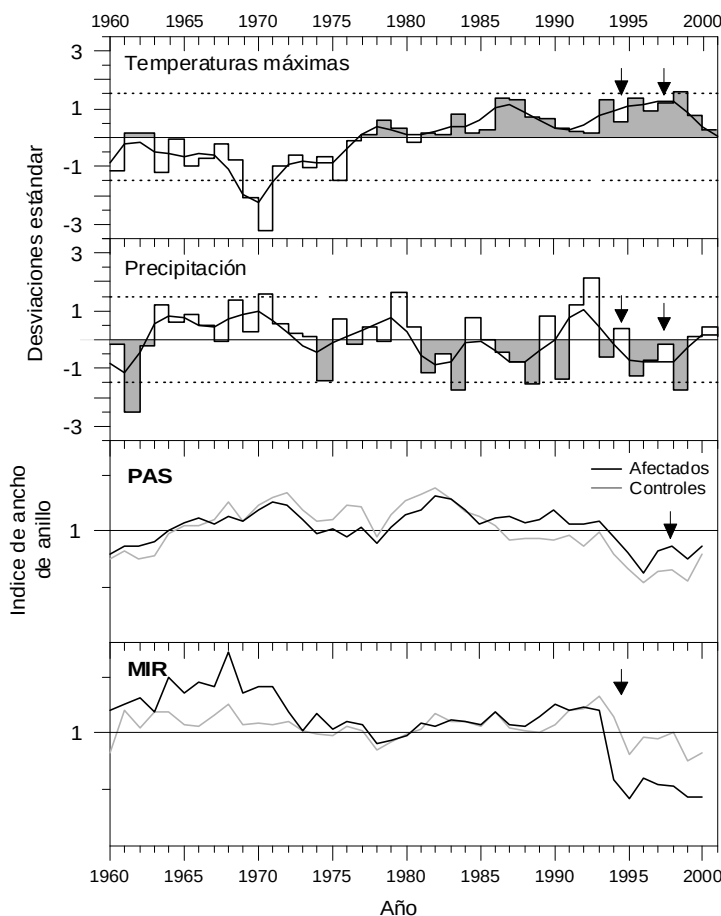


Figura 12. Desvíos de la temperatura máxima media y precipitación total del periodo primavera-verano (octubre-marzo) en Valdivia y crecimiento radial entre 1960 y 2000. Para suavizar la variación en las variables climáticas se aplicó un spline que conserva el 50% de la varianza en una longitud de onda de 5 años (línea continua). El relleno gris destaca la temperatura y precipitación sobre y bajo la media, respectivamente. Las flechas indican la fecha de los eventos de muerte apical y las líneas horizontales punteadas definen una banda de 1,5 DE. Las cronologías fueron estandarizadas con el método 2 (curva exponencial o línea recta con pendiente negativa).

Durante la década de 1990 el clima es anómalamente cálido y seco, lo que está asociado con un prolongado evento Niño entre 1991-1995 y otro muy intenso entre 1997-1998 (Figura 13). Considerando sólo la temperatura máxima, esta década es la más cálida de todo el registro. A partir de 1993 la temperatura máxima experimenta un sostenido periodo con desviaciones sobre la media durante todos los meses hasta el año 2000, asociado a un largo periodo con precipitación predominantemente bajo la media desde 1991 (Figura 13). En la temperatura máxima los periodos con incrementos sobre la media más sostenidos y de mayor intensidad son entre junio de 1993 y junio de 1995 y entre julio de 1996 y mayo de 1999 (Figura 13). El periodo con precipitación bajo la media más largo se extiende entre diciembre de 1997 y febrero de 1999 (Figura 13). El año 1998 es el más caluroso y seco de toda la década. Durante este año en todos los meses la temperatura máxima y la precipitación se mantuvieron ininterrumpidamente sobre y bajo la media, respectivamente (Figura 13).

Al cruzar la variación climática mensual con el grado de formación del anillo de crecimiento durante el año en que se produjo cada episodio, es posible determinar el momento aproximado dentro del periodo de latencia o de crecimiento, donde ocurrió la muerte apical. Ambos episodios probablemente ocurrieron durante una condición climática que se caracteriza por una interrupción abrupta y transitoria de un largo periodo con temperaturas máximas sobre la media, concurrente con un periodo de dos a tres meses con precipitación sobre la media (Figura 13). En MIR, donde la zona muerta de los árboles afectados formó parcialmente el anillo de 1994, el intervalo más probable de ocurrencia del episodio es entre diciembre de 1994 y febrero de 1995, cuando se produce una reducción transitoria y abrupta en la temperatura de enero, asociada a un cambio desde un periodo con precipitación sobre la media entre octubre y enero a otro con precipitación bajo la media desde febrero a marzo (Figura 13). En PAS no se alcanzó a iniciar el crecimiento en la zona muerta durante 1997, lo que indica que el episodio ocurrió antes de noviembre de 1997. Posiblemente este episodio puede estar asociado con la abrupta reducción en la temperatura de octubre acoplada con un fuerte incremento en la precipitación entre octubre y noviembre (Figura 13).

En MIR el episodio ocurrió al final del evento Niño de 1991-1995 y en PAS durante el evento niño de 1997-1998 (Figura 13).

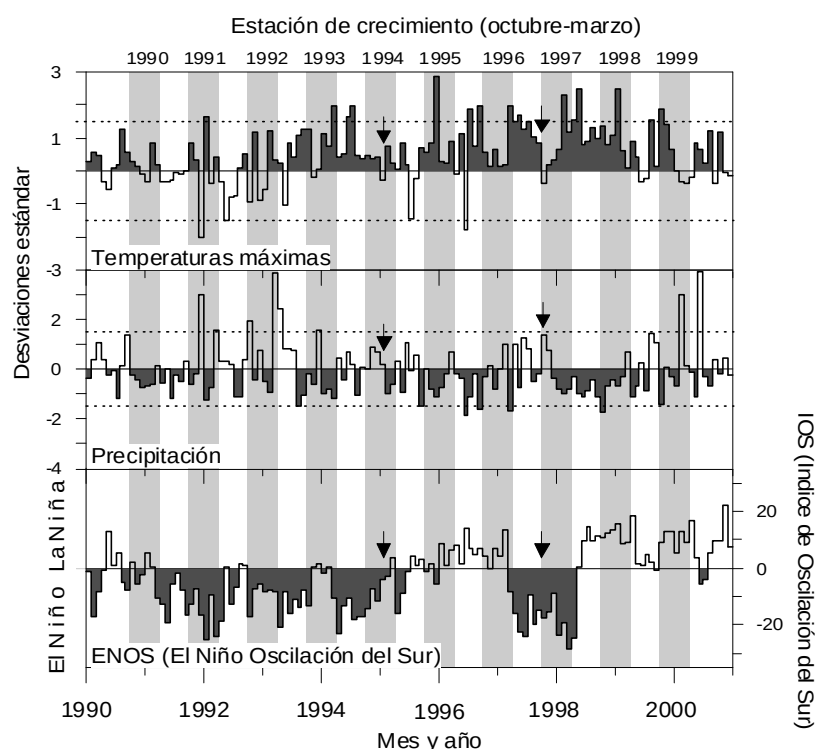


Figura 13. Desvíos de la temperatura máxima media y precipitación total mensual de Valdivia (estación Isla Teja) entre 1990 y 2000, respecto de su media de largo plazo (1960-2000) e índice de El Niño-Oscilación del Sur (IOS). Las flechas indican el periodo de ocurrencia más probable de los eventos de muerte apical en cada sitio y las líneas horizontales punteadas definen una banda de 1,5 DE. El relleno gris oscuro destaca la fase de El Niño y la temperatura y precipitación sobre y bajo la media, respectivamente. El IOS es la diferencia normalizada entre la presión de Tahiti y Darwin, multiplicada por 10 (índice de Troup). Los datos fueron obtenidos desde el Bureau of Meteorology – Australia (www.bom.gov.au/climate/current). Valores de IOS negativos indican la fase cálida de El Niño y valores positivos la fase fría de La Niña.

5. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

5.1 Síntomas del daño y características de los árboles

Los síntomas externos de la muerte apical de alerce son similares a los que se han encontrado en muchos casos de decaimiento y muerte regresiva de latifoliadas y coníferas a través del mundo (FAO, 1994). El patrón de muerte y defoliación simultánea del extremo superior de la copa, en forma de una sola unidad, es el mismo que se ha observado en el decaimiento del cedro amarillo (*Chamaecyparis nootkatensis*) en Alaska (Hennon *et al.*, 1992). Este patrón de daño conduce a que con el tiempo los árboles afectados exhiban una copa truncada que puede o no conservar el fuste y ramas gruesas duraminizadas en la unidad muerta. Es difícil diferenciar este aspecto del que presentan los árboles senescentes o los que han sido dañados por incendios de copa. Tortorelli (1956) observó este aspecto en árboles de gran diámetro en el límite oriental de la distribución de los bosques de alerce en Argentina y lo atribuyó a senescencia y a un deterioro producido por un retroceso de la especie debido a la aridización del clima. Por otra parte, LeQuesne *et al.*, (2000) describen este mismo aspecto en los bosques de *Austrocedrus* en su distribución septentrional en Chile central y lo atribuyen directamente a un cuadro de muerte regresiva.

El rango y estructura de diámetro y edades de los árboles afectados y controles (Cuadro 1, Figuras 2 y 3) reflejan claramente el carácter coetáneo que ha sido reportado para estos bosques, producto de su dinámica catastrófica asociada a incendios forestales (Veblen y Ashton, 1982; Cortés, 1990; Lusk, 1996; Lara *et al.*, 1999a). En los dos sitios estudiados los árboles afectados así como los árboles muertos recientemente son individuos adultos, dominantes o codominantes, con diámetros entre 18,3 y 105,2 cm (Cuadro 1) y edades mínimas entre 87 y 595 años (Anexo 3). Muy pocos árboles sobrepasan los 300 años (Figura 3). Por lo tanto, son árboles jóvenes considerando que en estos mismos bosques los árboles vivos de mayor tamaño poseen edades entre 700 y 1.000 años (Donoso *et al.*, 1987; Lusk, 1996, Lara *et al.*, 1999a) y que la especie puede alcanzar más de 3.600 años (Lara y Villalba, 1993).

Aunque los rangos de edad son muy similares en los dos sitios, la distribución difiere notablemente y es evidente que en MIR los árboles afectados son relativamente más jóvenes (Figura 3). Sin embargo, la mayor diferencia se produce en el tamaño y hábito de crecimiento. En PAS el tamaño medio de los árboles (ca. 15 m de altura y ca. 55 cm diámetro), tanto afectados como controles, es casi dos veces mayor que en MIR (Cuadro 1) y el hábito se caracteriza por el comienzo de la copa alrededor de la mitad de la altura total (Cuadro 2; Foto 1 en Anexo 2). En cambio en MIR, como consecuencia de una mayor rigurosidad ambiental y exposición a los vientos del Pacífico, los árboles poseen una forma de crecimiento con tendencia al enanismo y la copa comienza desde o muy cerca del suelo, siendo frecuentes los árboles bandera (Donoso *et al.*, 1987; Donoso, 1993). Esto resulta en una alta razón de longitud total de copa (ca. 70%; Cuadro 2) y por consiguiente en un alto volumen de copa en relación a la altura de los árboles (ver Foto 3 en Anexo 2). En ambos sitios, el tamaño de los árboles afectados es ligeramente mayor que el de los controles (Cuadro 1). Esto hace que también la longitud total de copa y su razón en relación a la altura total sean mayores en los

árboles afectados, sin embargo, las únicas diferencias significativas ($P < 0.05$) ocurren en PAS (Cuadro 2).

La intensidad de la muerte apical involucra en promedio al tercio superior de la copa, independiente de las diferencias en tamaño y hábito de crecimiento en los sitios (Cuadros 1 y 2). En términos de volumen de copa esto no significa una pérdida importante ($< 15\%$) porque, debido a la forma cónica de la copa (Grosfeld, 2002), la mayor parte del volumen se concentra en los dos tercios inferiores de su longitud (Anexo 2). En los casos más severos, donde la intensidad del daño es mayor al 50%, los árboles pueden perder hasta más de la mitad del volumen de su copa, lo que podría significar un severo *shock* fisiológico. Sin embargo, sólo el 15% (3/20) de los árboles afectados posee una intensidad mayor al 50% (Cuadro 2).

5.2 Condiciones de sitio

No existen diferencias en las condiciones de micrositio entre los árboles afectados y controles, al menos en las características medidas (topografía y profundidad total del suelo). En PAS el suelo es más profundo (Cuadro 3) y el grado de erosión es menor (Anexo 4) debido a que el dosel y el sotobosque generan una alta cobertura que protege al suelo del impacto directo de la lluvia y el viento. Por el contrario, en MIR el suelo es delgado (Cuadro 3) y el grado de erosión de manto es relativamente mayor (Anexo 4). Ello, debido a la baja cobertura vegetal y al alto escurrimiento superficial resultante de la rápida saturación del suelo, como consecuencia de su escasa profundidad. En varios sectores la erosión ha descubierto completamente las raíces gruesas de los árboles vivos y las bases de los árboles muertos en pie. Los incendios aceleran este proceso erosivo al reducir la cobertura del sotobosque y del dosel.

Aunque en el área la precipitación anual es extremadamente alta (4.250 mm), la capacidad de almacenamiento de agua del suelo es baja, debido a su poca profundidad. Por lo tanto, es esperable que en verano y en años secos estos bosques experimenten un estrés hídrico, especialmente en las cimas, donde el suelo es aún más delgado y la evapotranspiración es mayor. En los sitios más extremos, como MIR, la mayor parte de los árboles posee un extenso sistema radicular que les permite explorar un mayor volumen de suelo y así soportar los periodos secos.

5.3 Efecto de los incendios y otros agentes de daño

El fuego ha sido el principal agente de alteración en estos bosques, al menos durante los últimos 600 años (Lara *et al.*, 1999a). La ocurrencia de incendios extensivos de baja intensidad a través del área ha dejado a la mayor parte de los árboles sobrevivientes del dosel con cicatrices de fuego (Veblen y Ashton, 1982; Cortés, 1990; Lara *et al.*, 1999a). Lara *et al.* (1999a) encontraron una incidencia de daño de un 84% en los árboles vivos de un rodal cercano a PAS (Figura 1). El impacto del fuego siempre es mayor en la base de los árboles y disminuye con la altura del fuste (Figuras 5 y 6), ocasionando heridas con una típica forma triangular. En PAS, a excepción de dos controles, todos los árboles han sido dañados por fuego y la mitad de los pares ha sobrevivido a un máximo de dos incendios (Figura 7). El 38% (6/16) de los árboles que han sobrevivido a dos incendios posee cicatrices sobrepuestas debido a que el último

incendio afectó la zona dañada por el primero, matando el cambium vascular del primer callo de cicatrización. En este sitio la incidencia e intensidad del daño a lo largo del fuste siempre es mayor en los árboles afectados por muerte apical (Figuras 5 y 6). Esto se refleja claramente en el mayor tamaño de las heridas respecto a los controles (Cuadro 5). Hasta el presente sólo 2 árboles afectados por muerte apical y 5 controles han logrado cicatrizar completamente las heridas. En MIR el fuego sigue siendo el principal agente de daño pero en relación a PAS la incidencia e intensidad es muy baja (Figuras 5 y 7). En este sitio los árboles dañados han soportado como máximo un solo incendio (Figura 8) y el tamaño de las heridas es el mismo para los árboles afectados por muerte apical y los controles (Cuadro 5). Al contrario de lo encontrado en PAS, aquí la muerte apical ha ocurrido también en árboles que no han sido afectados por incendios (Figura 8) y que además no presentan ningún otro tipo de daño en el fuste (Cuadro 4).

En forma conjunta, en los dos sitios de estudio (271, 2 ha) se encontró un total de 9 incendios (Figuras 7 y 8), de los cuales 7 son nuevos para el registro de Cordillera Pelada. En sólo 4 eventos (1893, 1945, 1949 y 1955) no se encontró evidencia anatómica en la madera y el datado es aproximado únicamente en base a liberaciones en el crecimiento (Figuras 7 y 8). En los eventos restantes el fechado es más confiable porque además de las liberaciones en el crecimiento también se encontró evidencia anatómica (1906, 1938, 1941 y 1953) o estaban en la cronología de incendios (1681 y 1876) desarrollada por Lara *et al.* (1999a). Dentro de los sitios la mayor parte de los incendios fueron locales y los más extensivos fueron los de 1906 y 1938 en PAS y el de 1953 en MIR. Sin embargo, fuera de los sitios el incendio más extensivo parece ser el de 1876, porque es el único común a ambos sitios. La alta frecuencia de incendios entre 1850 y 1955 está asociada, sin duda, a la colonización del área y a la explotación maderera de los bosques de alerce (Cortés, 1990), así como probablemente también al tránsito de viajeros por el antiguo camino a través de Cordillera Pelada, que une la caleta costera Hueicolla con la ciudad de la Unión, en la Depresión Intermedia (Philippi, 1865). Este periodo coincide exactamente con la fase de Colonización Euro-Americana (ca. 1850-1940) en la historia de incendios de los bosques templados de Norte y Sudamérica (Alaback *et al.*, 2003). La ausencia de incendios después de este periodo se debe al establecimiento definitivo de la propiedad privada y a la protección efectiva del Monumento Natural Alerce Costero.

Los patrones de crecimiento radial están claramente relacionados por una parte al régimen de incendios propio de cada sitio y por otra a la fluctuación climática común a los dos sitios (Figuras 7, 8 y 9). Luego de cada incendio los árboles responden con una abrupta liberación en el crecimiento durante 2 a 3 décadas (Figuras 7 y 8). Esta respuesta se debe a la reducción del nivel de competencia entre los árboles sobrevivientes y a un aumento en la disponibilidad de recursos luego del incendio (Lara *et al.*, 1999a).

En PAS la magnitud de las liberaciones en el crecimiento asociadas a los incendios más extensivos (1906 y 1938) es mayor en los árboles afectados por muerte apical (Anexo 5a), en conexión con el mayor tamaño de las heridas de fuego en estos árboles respecto a sus controles (Cuadro 5). En términos generales, en este sitio el impacto de los incendios explica más varianza (ca. 28%) en el crecimiento de los árboles que la

fluctuación climática de baja frecuencia (20-22%) durante el siglo XX (Figura 9). Las cronologías de los árboles individuales y el patrón de crecimiento asociado al primer componente principal indican que la mayor parte de los árboles afectados por muerte apical vienen experimentando una sostenida reducción desde el incendio de 1906 y que a diferencia de los controles, a partir de 1960 no responden a los patrones generales presentes en el crecimiento radial de toda el área (Figuras 7 y 9). En contraste, en MIR no existe una diferencia sistemática en las liberaciones entre los árboles con muerte apical y los controles. Aquí los incendios tienen menos importancia y explican menos varianza (12 a 21%) que la fluctuación climática (28 a 32%) en el crecimiento de los últimos 100 años (Figura 9). En este sitio las cronologías individuales y los primeros dos componentes principales indican que en general los árboles afectados por muerte apical sufrieron una reducción en el crecimiento más abrupta que los controles desde 1994 en adelante (Figuras 8 y 9).

La incidencia extremadamente baja de agentes bióticos en el fuste (Cuadro 4) y su presencia restringida sólo a la zona de la copa muerta en PAS sugiere que tienen un rol secundario en la muerte apical, al actuar como saprofitos. Sin embargo, no se puede descartar su importancia a nivel radicular. La ausencia de insectos en la zona de la copa muerta en MIR se puede deber a la mayor adversidad ambiental en este sitio.

5.4 El rol del clima

La relación clima-crecimiento indica que el crecimiento de alerce está fuertemente controlado por la humedad disponible en el suelo durante los meses de verano y que también integra las condiciones del año previo a la estación de crecimiento (Figura 10, Anexo 6). Esta respuesta bianual también ha sido encontrada por estudios anteriores en Cordillera Pelada (Neira y Lara, 2000; Álvarez, 2002) y a lo largo de su distribución geográfica (Villalba, 1990; Lara y Villalba, 1993; Veblen *et al.*, 1995; Lara *et al.*, 2000). Como consecuencia, veranos secos (húmedos) y cálidos (fríos) limitan (favorecen) el crecimiento de alerce. Este patrón es más marcado en sitios marginales como la cima de Cordillera Pelada (MIR) (Figura 10, Anexo 6). La baja correlación con la temperatura mínima (Anexo 6), al contrario de lo que sucede con la temperatura máxima y media se debe a que las temperaturas altas actúan como un factor limitante al aumentar la tasa de evapotranspiración y reducir la humedad disponible en el suelo.

Los dos episodios de muerte apical (1994 y 1997) ocurrieron probablemente durante un subperiodo transitorio con condiciones frías y húmedas dentro de un largo periodo con temperaturas máximas extremadamente altas y baja precipitación a través de todo el año (Figura 13). Esta condición climática responde a anomalías impuestas por los eventos El Niño entre 1991-1995 y 1997-1998 (Figura 13). El primer evento fue el más largo y el último el más intenso del siglo XX (WMO, 1999). En latitudes del centro-sur de Chile (38-41° S) El Niño (La Niña) afecta principalmente al clima del verano posterior a su desarrollo, produciendo condiciones más cálidas (frías) y secas (húmedas) que lo normal (Villalba 1994a; Villalba, 1994b; Montecinos y Aceituno, 2003; Quintana, 2004). Por lo tanto, en esta zona un evento Niño intenso significa una baja disponibilidad de humedad para el crecimiento de la vegetación durante el verano. Esta relación explica la abrupta y sincrónica reducción del crecimiento de alerce en los dos sitios a partir de 1994 (Figura 12). En este contexto, la escasa profundidad del suelo limita aún más la humedad disponible para el crecimiento. Esto se refleja claramente en el hecho de que

la reducción del crecimiento desde 1994 es mayor en MIR, donde el suelo es más delgado (Figuras 8, 9 y 12).

Las fuertes sequías regionales entre 1997 y 1999 estuvieron relacionadas al severo evento El Niño de 1997-1998 (Figura 13). Las sequías de los veranos 1997-1998 y 1998-1999 ocasionaron episodios de extensiva mortalidad y muerte regresiva en los bosques mésicos de coihue en el norte de la Patagonia (Villalba *et al.*, en prensa) y una abscisión temprana del follaje y defoliación de roble y raulí a través de toda la X Región (Martínez, 2000). De la misma forma, una sequía extrema inducida por los eventos Niño entre 1992 y 1997 causó una extensiva mortalidad y muerte regresiva en eucaliptos maduros y juveniles en las savanas tropicales del Noreste de Australia (Rice *et al.*, 2004). Al igual que en estos casos, todo indica que el clima y particularmente El Niño tiene un rol primario en los dos episodios de muerte apical encontrados en los bosques de alerce de Cordillera Pelada. Estos bosques forman parte del límite norte de la distribución de la especie y están sujetos a una mayor influencia Mediterránea, por lo que es esperable que el estrés causado por las sequías sea mayor que en el resto de su distribución. En otros estudios se ha propuesto que en ambientes naturales sin polución ambiental la fluctuación climática extrema es la causa más común de los episodios de muerte regresiva de gran escala (Kullman, 1989; Auclair *et al.*, 1992; Auclair, 1993; Swetnam y Betancourt, 1998; Allen, 2004).

5.5 Cadena causal y posible mecanismo fisiológico de la muerte apical

Los resultados generales soportan la hipótesis que la muerte apical de alerce está asociada a factores abióticos. En base a esto, es posible estructurar la cadena causal en términos del espiral de Manion (1981). Por consiguiente, se puede afirmar que el clima actuó como factor incitante de la muerte apical en el contexto de un prolongado periodo extremadamente cálido y seco, con déficit de humedad en el suelo (sequía), durante toda la segunda mitad de la década de 1990 (Figura 13). En PAS el factor de predisposición es claramente el efecto de los incendios, que reduce drásticamente el área de conducción de agua (xilema) de la sección transversal del fuste. Esto se soporta por el mayor impacto de los incendios en el crecimiento radial (Figura 9, Anexo 5a) y en el fuste (Figuras 5 y 6, Cuadro 5) de los árboles con muerte apical, respecto a sus controles. Un rol similar, aunque menos claro, puede tener la mayor longitud de copa, como medida subrogada del volumen de copa, en los árboles con muerte apical (Cuadro 2). Eventualmente los insectos encontrados en la zona de la copa muerta podrían actuar como factores contribuyentes. En MIR la relación causal es más compleja porque no existen diferencias claras entre los árboles con muerte apical y sus controles en ninguna de las características de tamaño, daño y sitio medidas. Sin embargo, la mayor sensibilidad a la temperatura (Figura 10, Anexo 6) y la reducción más abrupta del crecimiento de los árboles con muerte apical desde 1994 (Anexo 5b) puede indicar que el factor de predisposición está relacionado con alguna característica alométrica asociada al balance de agua en los árboles. Una de las más importantes es la razón raíz/tallo, que en este caso puede estar relacionada con el hábito de crecimiento. No obstante, en términos generales se puede afirmar que el factor de predisposición en este sitio es el suelo.

Sobre un determinado umbral, el déficit de humedad en el suelo puede hacer que las plantas excedan su límite hidráulico y se produzca una falla irreversible en el transporte de agua debido a la cavitación disfuncional del xilema (Sperry *et al.*, 2002; Auclair *et al.*, 1992, Auclair, 1993; Rice *et al.*, 2004). Esto gatilla una pérdida completa de la conexión hidráulica con el extremo distal del flujo de agua en la trayectoria suelo-follaje, donde el potencial hídrico es más negativo (Sperry *et al.*, 2002; Allen, 2004). En algún grado, mediante su arquitectura la planta puede localizar la falla hidráulica en puntos menos críticos en el continuum de agua y así incrementar su capacidad para enfrentar una sequía progresiva en el suelo y recuperarse una vez que esta culmine (Sperry *et al.*, 2002). Por consiguiente, este mecanismo fisiológico y la copa piramidal de alerce explican el patrón de daño observado en los árboles muestrados, donde súbitamente se produjo la muerte completa del extremo superior de la copa (zona apical) hasta un mismo nivel horizontal en el fuste (Anexo 2).

La formación del callo de cicatrización en el límite entre la zona viva y muerta (Anexo 7) está demostrando que los árboles con muerte apical se recuperan después del evento de daño. Resultados experimentales en individuos juveniles de alerce indican que ante un traumatismo apical el eje dañado tiende a ser reemplazado rápidamente, mediante la formación de un nuevo eje líder a partir de ramas subyacentes al traumatismo. También se notó que el número de ejes líderes formados depende de la posición relativa del traumatismo respecto al ápice (Grosfeld, 2002). Esta misma estrategia de recuperación de la arquitectura es esperable en la mayor parte de los árboles que fueron afectados por muerte apical, debido a que son relativamente jóvenes y aún tienen un crecimiento en altura importante. En consecuencia, la recuperación de la dominancia apical debiera ser más rápida en los árboles donde la longitud de copa muerta es menor y en aquellos donde esta sección se desprende por descomposición del fuste luego de algunos años. En los casos más severos es posible que los árboles nunca recuperen la dominancia apical y la superficie fotosintética perdida durante el evento de muerte apical. Esto los puede tornar más susceptibles a la fluctuación ambiental y a la invasión de agentes bióticos.

6. CONCLUSIONES

- La muerte apical afectó sólo a árboles adultos dominantes o codominantes y se expresa como la muerte y defoliación del extremo superior de la copa hasta un mismo nivel horizontal, mientras que el resto de la copa se mantiene intacto. La intensidad del daño es en promedio el tercio superior de la copa y debido a su forma piramidal el volumen de copa perdido es muy bajo, por lo que fisiológicamente el daño puede tener poca importancia y salvo en los casos más severos, los árboles continúan creciendo normalmente.
- Las características topográficas (pendiente y exposición) y la profundidad del suelo no difieren entre los casos y los controles. En general los suelos son delgados y no superan los 40 cm de profundidad.
- En los dos sitios de trabajo el fuego es el agente de daño más importante en el paisaje. En el sitio más alterado por incendios (PAS) el tamaño de las cicatrices es mayor en los árboles con muerte apical, respecto a sus controles. Por otra parte, los agentes bióticos (insectos y hongos) son escasos y cuando se presentan sólo son de carácter saprofito.
- Los patrones de crecimiento radial están relacionados al régimen de incendios propio de cada sitio de trabajo y a la fluctuación climática común a los dos sitios. Luego de cada incendio los árboles responden con abruptas liberaciones que pueden durar de 20 a 30 años. La relación clima-crecimiento confirma lo encontrado en otros estudios, donde veranos fríos y lluviosos favorecen el crecimiento de la especie.
- El análisis de componentes principales indica que en el sitio más alterado por fuego (PAS) el efecto de los incendios en el crecimiento radial es más importante que la señal climática. Aquí los árboles han sido afectados como máximo por dos incendios y la mayor parte de ellos, especialmente los con muerte apical, viene experimentado una sostenida reducción desde principios del siglo XX. Por el contrario, en el sitio con menor grado de alteración por fuego (MIR) el clima es más importante que los incendios en el crecimiento radial y no existe un patrón diferencial entre los árboles con muerte apical y sus controles.
- El clima de la década de 1990 ha sido anormalmente cálido y seco debido a la influencia de dos eventos Niño. Estas condiciones adversas ocasionaron un déficit de humedad en el suelo que pudo gatillar un episodio de muerte apical durante la estación de crecimiento de 1994 y otro antes del inicio de la estación de crecimiento de 1997, así como también la muerte de algunos árboles adultos ca. 1993, 1994 y 1998. Durante esta misma década el crecimiento de alerce experimentó a partir de 1994 una abrupta y sostenida reducción en toda el área.
- Los resultados sugieren que la muerte apical de alerce fue consecuencia de un estrés hídrico inducido por la combinación en distintos grados entre una prolongada sequía, suelos delgados y alteración por incendios. En este contexto, el clima sería el factor que gatilló la muerte apical, mientras que los suelos delgados y el daño por incendios predispusieron a los árboles afectados. Otros factores de predisposición pueden estar asociados con las características alométricas de los árboles que afectan el balance de agua.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Alaback, P.; T.T. Veblen; C. Whitlock; A. Lara; T. Kitzberger; R. Villalba. 2003. Climatic and human influences on fire regimes in temperate forest ecosystems in North and South America. Chapter 4. *In*: Bradshaw, G. A.; P. A. Marquet (eds.). How landscapes change: Human disturbance and ecosystems fragmentation in the Americas. Berlin Heidelberg, New York, Springer-Verlag. pp. 49-87
- Allen, C. D. 2004. Massive forest dieback. *In*: Mountain Climate Sciences Symposium. Anticipating challenges to Western Mountain ecosystems and resources. Lake Tahoe, 25-27 may 2004. Kings Beach, CA
- Alvarez, H. 2002. Exploración de posibles diferencias en el crecimiento diametral, distribución espacial, razón sexual y morfología de *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnston atribuidas al sexo de los individuos. Tesis Ing. For. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. Cs. Forestales. 40 p.
- Almeyda, E.; F. Sáez. 1958. Recopilación de datos climáticos de Chile y mapas sinópticos respectivos. Ministerio de Agricultura. Santiago, Chile. 195 p.
- Aravena, J.C; A. Lara; R. Villalba. 1998. Estudio comparativo de cronologías de ancho de anillos de *Fitzroya cupressoides* del sur de Chile y Argentina. *Bamberger Geographische Schriften* 15: 167-179
- Armesto, J. J.; C. Villagrán; J.C. Aravena; C. Pérez; C. Smith-Ramírez; M. Cortés; L. Hedin. 1995. Conifer forests of the Chilean Coastal Range. Chapter 7. *In*: Enright, N. J.; R. S. Hill (eds.). Ecology of the Southern Conifers. Carlton, Victoria, Melbourne University Press. pp. 120-155
- Auclair, A.N. 1993. Extreme climatic fluctuations as a cause of forest dieback in the Pacific Rim. *Water Air and Soil Pollution* 66: 207-229
- Auclair, A.; R.C. Worrest; D. Lachance; H.C. Martin. 1992. Climatic perturbations as a general mechanism of forest dieback. *In*: Manion, P.; D. Lachance (eds.). Forests Decline Concepts. St. Paul, MN, APS Press. pp. 38-58
- Bacalá, N.; P. Rosso; M. Havrylenko. 1998. *Austrocedrus chilensis* mortality in the Nahuel Huapi National Park (Argentina). *Forest Ecology and Management* 109: 261-269
- Blasing, T.J.; A.M. Solomon; D.N. Duvick. 1984. Response functions revisited. *Tree-Ring Bull.* 44,1-15.
- Briffa, K. 1995. Interpreting high-resolution proxy climate data: the example of dendroclimatology. *In*: von Storch, H; A. Navarra (eds.). Analysis of climate variability, applications of statistical techniques. Springer, Berlin, Heidelberg, New York. pp. 77-94

- Calí, S.G. 1996. *Austrocedrus chilensis*: estudio de los anillos de crecimiento y su relación con la dinámica del "Mal del Ciprés" en el P.N. Nahuel Huapi, Argentina. Tesis Lic. en Cs. Biol., Univ. Nac. del Comahue, Bariloche, Argentina. 118 p.
- Calí, S.G.; R. Villalba. 2000. Climatic variations and forest decline in northern Patagonia. *In*: International conference on dendrochronology for the third millenium. Mendoza, Argentina, 2-7 April, 2000. Mendoza (Argentina), Laboratorio de Dedrochronología IANIGLA-CONICET. pp. 253
- CIREN. 2001. Estudio agrológico X Región. Tomo 1. Descripción de suelos, materiales y símbolos. 199 p.
- CONAF, CONAMA, BIRF, Universidad Austral de Chile, Pontificia Universidad Católica de Chile, Universidad Católica de Temuco. 1999. Catastro y evaluación de los recursos vegetacionales nativos de Chile. Informe Nacional con Variables Ambientales. Santiago, Chile.
- Cook, E.R. 1985. A time series analysis: Approach to tree-ring standarization. Ph.D. Dissertation. Tucson, USA, University of Arizona. 171 p.
- Cook, E.R.; R.L. Holmes. 1984. Program ARSTAN User Manual. Laboratory of Tree Ring Research, University of Arizona, 171 p.
- Cook, E.R.; L.A. Kairiukstis (eds.). 1990. Methods of Dendrochronology. Kluwer, Dordrecht, 394 p.
- Cortés, M. A. 1990. Estructura y dinámica de los bosques de alerce (*Fitzroya cupressoides* [Mol.] Johnston) en la Cordillera de la Costa de la Provincia de Valdivia. Tesis Ing. For. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. Cs. Forestales. 101 p.
- Delgado, S. 2000. Aplicaciones estadísticas en estudios dendrocronológicos. *In*: Roig, F. (ed.). Dendrocronología en América Latina. Mendoza, Argentina, Editorial Universidad del Cuyo. pp. 79-102
- Di Castri, F.; E. Hajek. 1976. Bioclimatología de Chile. Santiago, Vicerrectoría Académica de la Universidad Católica de Chile. 124 p.
- Donoso, C. 1981. Investigación y desarrollo forestal. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de trabajo 38. Santiago, Corporación Nacional Forestal. 82 p.
- Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Primera edición. Santiago, Editorial Universitaria. 484 p.
- Donoso, C.; R. Grez; V. Sandoval; R. Juacida; R. Ganoso; P. Núñez. 1987. Proyecto métodos de manejo del Tipo Forestal Alerce. Informe final. Informe convenio N° 115. CONAF-UACH. 4 tomos.

- Donoso, C.; R. Grez; V. Sandoval. 1990. Caracterización del Tipo Forestal Alerce. *Bosque* 11(1): 21-34
- Donoso, C.; V. Sandoval; R. Grez; J. Rodríguez. 1993. Dynamics of *Fitzroya cupressoides* forests in southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 4: 303-312
- 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
- Eckstein, D. 1990. Tree-ring/environment interactions and their assessment. Chapter 5. *In: Cook, E.R.; L.A. Kairiukstis (eds.). Methods of Dendrochronology.* Kluwer, Dordrecht, pp. 219-288
- Enright, N.; R. Hill; T. Veblen. 1995. The Southern Conifers - An Introduction. Chapter 1. *In: Enright, N. J.; R. S. Hill (eds.). Ecology of the Southern Conifers.* Carlton, Victoria, Melbourne University Press. pp. 1-9
- FAO. 1994. Decline and dieback of trees and forests - A global overview. *FAO Forestry paper* 120, 90 p.
- Fraver, S.; M. González; F. Silla; A. Lara. 1999. Composition and structure of remnant *Fitzroya cupressoides* forests of Southern Chile's Central Depression. *Journal of the Torrey Botanical Society* 126(1): 49-57
- Fritts, H.C. 1976. *Tree Rings and Climate.* London, Academic Press. 567 p.
- Fuenzalida, H. 1971. Climatología de Chile. Publicación interna de la sección de Meteorología. Departamento de Geofísica y Geodesia, Universidad de Chile. 73 p.
- Gardner, M.; T. Philip; A. Lara; B. Escobar. 1999. *Fitzroya cupressoides.* *Curtis's Botanical Magazine* 16 (3): 229-240
- González, G.; A. Opazo. 2002. Enfermedades fungosas y otras. Capítulo 4. *In: Baldini, A.; L. Pancel (eds.). Agentes de daño en el bosque nativo.* Santiago, Chile, Editorial Universitaria. pp. 7-44
- Grosfeld, J. 2002. Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. Et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I.M. Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Tesis Doc. Cs. Biológicas. Bariloche, Argentina, Universidad Nacional del Comahue. 250 p.
- Havrylenko, M.; P.H. Rosso; S.B. Fontenla. 1989. *Austrocedrus chilensis*: contribución al estudio de su mortalidad en Argentina. *Bosque* 10: 29-36

- Hedin, L.; J.J. Armesto; A. Johnson. 1995. Patterns of nutrient loss from unpolluted, old-growth temperate forests: evaluation of the biogeochemical theory. *Ecology* 76: 496-509
- Hennon, P.; C. Shaw III, E. Hansen. 1992. Alaska yellow-cedar decline: distribution, epidemiology, and etiology. *In: Manion, P.; D. Lachance (eds.). Forests Decline Concepts*. St. Paul, MN, APS Press. pp. 108-122
- Heusser, C.J. 1982. Palynology of cushion bogs of the Cordillera Pelada, Province of Valdivia, Chile. *Quaternary Research* 17: 71-92
- Hill, R.; R. Paull. 2003. *Fitzroya* (Cupressaceae) macrofossils from Cenozoic sediments in Tasmania, Australia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 126: 145-152
- Holmes, R. 1983. Computer assisted quality control in tree-ring dating and measurements. *Tree-ring Bulletin* 44: 69-75
- Houston, D. 1992. A host-stress-saprogen model for forest dieback-decline diseases. *In: Manion, P.; D. Lachance (eds.). Forests Decline Concepts*. St. Paul, MN, APS Press. pp. 3-25
- Hughes, M.K.; P.M. Kelly; J.R. Pilcher; jr. V.C. LaMarche (eds.). 1982. *Climate from tree rings*. Cambridge, Cambridge University Press. 223 p.
- IREN, CORFO, UACH. 1978. Estudio de los suelos de la Provincia de Valdivia. Fac. Cs. Agrarias, Instituto de suelos y abonos, Universidad Austral de Chile, Valdivia.
- Kitzberger, T.; G. Iglesias; A. Pérez; A.C. Premoli; T.T. Veblen. 2000. Distribución y estado de conservación de alerce (*Fitzroya cupressoides*) en Argentina. *Bosque* 21: 79-89
- Kullman, L. 1989. Cold-induced dieback of montane spruce forests in the Swedish Scandes – a modern analogue of paleoenvironmental processes. *New Phytologist* 113(3): 377-389
- Kullman, L. 1991. Ground frost restriction of subarctic *Picea abies* forest in northern Sweden. A dendroecological analysis. *Geografiska Annaler* 73 A(3-4): 167-178
- Kullman, L. 1996. Rise and demise of cold-climate *Picea abies* forest in Sweden. *New Phytologist* 134(2): 243-256
- La Manna, L.; M. Rajchenberg. 2004. The decline of *Austrocedrus chilensis* forests in Patagonia, Argentina: soil features as predisposing factors. *Forest Ecology and Management* (en prensa)
- Lara, A. 1991. The dynamics and disturbance regimes of *Fitzroya cupressoides* forests in the south-central Andes of Chile. Ph.D. Thesis, Department of geography, University of Colorado, Boulder. Colorado. 183 p.

- Lara, A. 1998. Alerces: gigantes milenarios del bosque chileno. *In: Defensores del Bosque Chileno* (eds.). La tragedia del bosque chileno. Santiago (Chile), Ocho Libros Editores. pp. 94-101
- Lara, A. 2000. Importancia científica, protección legal y uso destructivo de los bosques de alerce (*Fitzroya cupressoides*): una contradicción que debe resolverse. *Bosque Nativo* 27: 3-13
- Lara, A.; R. Villalba. 1993. A 3620-year temperature record from *Fitzroya cupressoides* tree rings in southern South America. *Science* 260: 1104-1106
- Lara, A.; R. Villalba. 1994. Potencialidad de *Fitzroya cupressoides* para reconstrucciones climáticas durante el Holoceno en Chile y Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 443-451
- Lara, A.; C. Donoso; D. Alarcón. 2002. *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnston. *In: Enzyklopädie der Holzgewächse*. pp. 1-8
- Lara, A.; S. Fraver; J.C. Aravena; A. Wolodarsky-Franke. 1999a. Fire and dynamics of *Fitzroya cupressoides* (alerce) forests of Chile's Cordillera Pelada. *Ecoscience* 6(1): 100-109
- Lara, A.; M.E. Solari; P. Rutherford; O. Thiers; R. Trecaman. 1999b. Cobertura de la vegetación original de la ecorregión de los bosques valdivianos en Chile hacia 1550. Informe Técnico para WWF Contrato FB49. Proyecto Preparation of a Bi-national vegetation map of the Valdivian Ecoregion. Chilean Portion. Valdivia, 32 p.
- Lara, A.; R. Villalba; J.C. Aravena; A. Wolodarsky-Franke; E. Neira. 2000. Desarrollo de una red de cronologías de *Fitzroya cupressoides* (alerce) para Chile y Argentina. *In: Roig, Jr., F. (ed.). Dendrocronología en América Latina*. Mendoza, Argentina, Editorial Universidad del Cuyo. pp. 217-244
- Lara, A.; A. Wolodarsky-Franke; J.C. Aravena; M. Cortés; S. Fraver; F. Silla. 2003. Fire regimes and forest dynamics in the Lake Region of south-central Chile. *In: Veblen, T.T.; T. Swetnam; G. Montenegro (eds.). Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas*. Academic press. pp 316-336
- Leavitt, S. W.; A. Lara. 1994. South American tree rings show declining $\delta^{13}\text{C}$ trend. *Tellus* 46B(2): 152-157
- LeQuesne, C. 2002. Bioecología del bosque nativo chileno. Capítulo 1. *In: Baldini, A.; L. Pancel (eds.). Agentes de daño en el bosque nativo*. Santiago, Chile, Editorial Universitaria. pp. 7-44
- Lequesne, C.; J.C. Aravena; M.A. Álvarez; J. Fernández. 2000. Dendrocronología de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) en Chile Central. *In: Roig, F. (ed.).*

- Dendrocronología en América Latina. Mendoza, Argentina, Editorial Universidad del Cuyo. pp. 159-176
- Lusk, C.H. 1996. Gradient analysis and disturbance history of temperate rain forests of the coast range summit plateau, Valdivia, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 401-411
- Manion, P. 1981. Tree disease concepts. 2th edition. Engelwood Cliffs, N.J., Prentice-Hall Inc. 402 p.
- Manion, P. 1985. Effects of air pollution on forest: critical review prepared discussion. *Journal of Air Pollution Control Associates*. 35: 919-922
- Manion, P.; D. Lachance. 1992. Forests Decline Concepts: An overview. *In*: Manion, P.; D. Lachance (eds.). *Forests Decline Concepts*. St. Paul, MN, APS Press. pp. 181-190
- Martcorena, C.; R. Rodríguez. 1995. Flora de Chile. Volumen I, Pteridophyta-Gymnospermae. Concepción, Chile, Editorial Aníbal Pinto. 352 p.
- Martínez, J. 2000. Evaluación de los tipos y grados de defoliación sobre roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.) entre 1997-1999 en las provincias de Valdivia y Osorno, X Región. Tesis Ing. For. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. Cs. Forestales. 58 p.
- Montecinos, A.; P. Aceituno. 2003. Seasonality of the ENSO-related rainfall variability in central Chile and associated circulation anomalies. *Journal of Climate* 16: 281-296
- Mueller-Dombois, D. 1986. Perspectives for an etiology of stand level dieback. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 221-241
- Mueller-Dombois, D. 1988a. Forest decline and dieback. A global ecological problem. *Tree* 3 (11): 310-312
- Mueller-Dombois, D. 1988b. Towards a unifying theory for stand level dieback. *Geojournal* 17 (2): 249-251
- Mueller-Dombois, D. 1992. A natural dieback theory, cohort senescence as an alternative to decline disease theory. *In*: Manion, P.; D. Lachance (eds.). *Forests Decline Concepts*. St. Paul, MN, APS Press. pp. 26-37
- Muñoz, M.; H. Núñez; J. Yáñez (eds). Libro rojo de los sitios prioritarios para la conservación de la diversidad biológica en Chile. Corporación Nacional Forestal, Santiago, Chile. 203 p.
- Neira, E.; A. Lara. 2000. Desarrollo de cronologías de ancho de anillos para Alerce (*Fitzroya cupressoides*) en Contao y Mirador, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 73: 693-703

- Oyarzún C.; R. Godoy; A. Sepúlveda. 1998. Water and nutrient fluxes in a cool temperate rainforest at the Cordillera de la Costa in southern Chile. *Hydrological Processes* 12: 1067-1077
- Parker, T.; C. Donoso. 1993. Natural regeneration of *Fitzroya cupressoides* in Chile and Argentina. *Forest Ecology and Management* 59: 63-85
- Peralta, M.; M. Ibarra; E. Oyanedel. 1982. Suelos del tipo forestal Alerce. *Ciencias Forestales* 2(2): 39-51
- Philippi, R.A. 1865. Excursión botánica en Valdivia desde los Cuncos en el Departamento de la Unión a través de la Cordillera de la Costa. *Anales Universidad de Chile* 27: 289-351
- Peralta, M.; A. Kuhne. 1984. Esquema y distribución generalizada de los suelos bajo tipo forestal Alerce - Trabajo preliminar-. *In: IV Simposio Nacional de las Ciencias del Suelo*. Universidad Austral de Chile.
- Pérez, C.; J.J. Armesto; J.C. Aravena; M. Carmona. 2000. Ecosystem and physical control of tree growth in two Chilean temperate forests. *In: Proceedings of a symposium held at Southern Connection Congress III*. Lincoln University, 17-22 janury 2000. Lincoln, Canterbury (New Zealand), Wickliffe Press. pp. 91-92
- Premoli, A.C.; C. Souto; A. Lara; C. Donoso. 2004. Variación en *Fitzroya cupressoides* (Mol) Johnston (Alerce o Lahuán). Capítulo 12. *In: DONOSO, C.; A. PREMOLI; R. IPINZA (eds). Variación intraespecífica en especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Santiago, Chile, Editorial Universitaria. pp. 275-299
- Quintana, J. 2004. Estudio de los factores que explican la variabilidad de la precipitación en Chile en escalas de tiempo interdecadal. Tesis Mag. Cs. Santiago, Universidad de Chile, Fac. de Cs. Fcas. y Mat. 99 p.
- Ramírez, C.; M. Riveros. 1975. Los alerzales de la Cordillera Pelada: Flora y Fitosociología. *Medio Ambiente* 1(1): 3-13
- Rebertus, A.J.; T.T. Veblen; T. Kitzberger. 1993. Gap formation and dieback in Fuego - Patagonian *Nothofagus* forests. *Phytocoenologia* 23: 581-599
- Reyes, R.; H. Lobos. 2000. Estado de conservación del Tipo Forestal Alerce (*Fitzroya cupressoides*): Amenazas y oportunidades. *Bosque Nativo* 27: 14-25
- Rice, K.; S.L. Matzner; W. Byer; J.R. Brown. 2004. Patterns of tree dieback in Queensland, Australia: the importance of drought stress and the role of resistance to cavitation. *Oecologia* 139: 190-198

- Roig, F. (ed.). 2000. Dendrocronología en América Latina. Mendoza, Argentina, Editorial Universidad del Cuyo. 434 p.
- Rosso, P.H.; M. Havrylenko; S.B. Fontenla. 1989. *Austrocedrus chilensis*: asociación espacial entre individuos sanos y afectados por la mortalidad. Bosque 10: 85-88
- Schulman, E. 1956. Dendroclimatic changes in semiarid America. Laboratory of tree-ring research, University of Arizona. University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 142 p.
- Schweingruber, F.H. 1996. Tree Rings and Environment: Dendroecology. Berne, Stuttgart, Vienna, Haupt. Birmensdorf, Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research. 609 p.
- Silla, F.; S. Fraver; A. Lara; T. Allnutt; A. Newton. 2002. Regeneration and stand dynamics of *Fitzroya cupressoides* (Cupressaceae) forests of southern Chile's Central Depression. Forest Ecology and Management 165: 213-224
- Sperry, J. S.; U.G. Hacke; R. Oren; J. P. Comstock. 2002. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. Plant, Cell and Environment 25: 251-263
- Stokes, M.A.; T.L. Smiley. 1968. An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- Stuiver, M.; R.L. Burk; P.D. Quay. 1984. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in tree rings and the transfer of biospheric carbon to the atmosphere. Journal of Geophysical Research 89: 11731-11748
- Swetnam, T.; J. Betancourt. 1998. Mesoscale disturbance and ecological response to decadal climatic variability in the American southwest. Journal of Climate 11: 3128-3147
- Tortorelli, L. 1956. Maderas y bosques argentinos. Buenos Aires, Argentina, Editorial Acme.
- Urrutia, R. 2003. Desarrollo de una cronología de anchos de anillos para Alerce (*Fitzroya cupressoides*) y reconstrucción de la historia de incendios en el área de Abtao, Parque Nacional Chiloé, X Región. Tesis Ing. For. Santiago, Pontificia Universidad Católica de Chile, Fac. Agr. e Ing. For. 70 p.
- Veblen, T.T.; D.H. Ashton. 1982. The regeneration status of *Fitzroya cupressoides* in the Cordillera Pelada, Chile. Biological Conservation 23: 141-161
- Veblen, T.T.; D. Lorenz. 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of northern Patagonia. Annals of the Association of American Geographers 78 (1): 93-111

- Veblen, T.T. 1992. Regeneration dynamics. Chapter 4. *In*: Glen-Lewin, D.C.; R.K. Peet; T.T. Veblen (eds.). *Plant Succession: Theory and Prediction*. London, Chapman & Hall. pp. 152–187
- Veblen, T.T.; R.J. Delmastro; J.E. Schlatter. 1976. The conservation of *Fitzroya cupressoides* and its environment in southern Chile. *Environmental Conservation* 3(4): 291-302
- Veblen T.T.; K.S. Hadley; M. S. Reid; A.J. Rebertus. 1991. Methods for detecting past spruce beetle outbreaks in Rocky Mountain subalpine forests. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 243-254
- Veblen T.T.; B. R. Burns; T. Kitzberger; A. Lara; R. Villalba. 1995. The Ecology of the Conifers of Southern South America. Chapter 6 *In*: Enright, N. J.; R. S. Hill (eds.). *Ecology of the Southern Conifers*. Carlton, Victoria, Melbourne University Press. pp. 120-155
- Veblen, T.T.; C. Donoso; T. Kitzberger; A. Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. Chapter 10. *In*: Veblen, T.T.; R.S. Hill; J. Read (eds.). *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. New Haven, Yale University Press. pp. 293-353
- Veblen, T.T.; T. Kitzberger; R. Villalba; J. Donnegan. 1999. Fire history in northern Patagonia: The roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69(1): 47-67
- Villagrán, C.; J. Varela; H. Fuenzalida; H. Veit; J.J. Armesto; J.C. Aravena. 1993. Geomorphological and vegetational background for the analysis of the Quaternary of the Chilean Lake District. *In*: Villagrán, C. (ed.). *The Quaternary of the Lake District of Southern Chile*. Santiago, pp. 1-50
- Villalba, 1990. Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree-ring records. *Quaternary Research* 34: 346-360
- Villalba, 1994a. Fluctuaciones climáticas en latitudes medias de América del Sur durante los últimos 1000 años: sus relaciones con la Oscilación del Sur. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 453-461
- Villalba, 1994b. Tree-ring and glacial evidence for the Medieval Warm Epoch and the Little Ice Age in Southern South America. *Climate Change* 26: 183-197
- Villalba, R.; J.C. Leiva; S. Rubulls; J. Suárez; L. Lenzano. 1990. Climate, tree-ring and glacial fluctuations in the Río Frías Valley, Río Negro, Argentina. *Arctic and Alpine Research* 22(3): 215-232
- Villalba, R.; A. Lara; J.A. Boninsegna; M. Masiokas; S. Delgado; J.C. Aravena; F. A. Roig; A. Schmelter; A. Wolodarsky; A. Ripalta. 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

- Villalba, R.; M. Masiokas; T. Kitzberger; J. Boninsegna. (en prensa). Biogeographical consequences of recent climate changes in the southern Andes of Argentina. *In*: Huber, H.M.; H. K. Bugmann; M. A. Reasoner (eds.). Global change and mountains regions: A state of the knowledge overview. Series Advances in global change research. Kluwer Academics Publishers. pp. 157-168
- WMO, 1999. WMO statement of the status of the global climate in 1998. World Meteorological Organization. WMO N° 896, Geneva 12p.
- Wolodarky-Franke, A. 2002. Fluctuaciones ambientales en los últimos 1000 años a partir de anillos de crecimiento de *Fitzroya cupressoides* ((Molina) Johnston) en el área del Volcán Apagado, Décima Región, Chile. Tesis Mag. Cs. Valdivia, Universidad Austral de Chile, Fac. de Cs. 93 p.
- Woodward, M. 1999. Epidemiology: study design and data analysis. Chapman and Hall/CRC. Boca Raton, Fla.

ANEXOS

Anexo 1

Abstract and keywords

Episodic top dieback in alerce (*Fitzroya cupressoides* [Mol.] Johnston) forests in the Coastal Range of Valdivia.

The partial death of crown or crown dieback is a common phenomenon in most of forest ecosystems around the world, and is considered as general response to environmental stress. In this work, crown dieback of adult *Fitzroya* trees in south-western end of Coastal Range (40° 10' S) of Valdivia, was studied to characterize the dieback phenomenon and evaluate the role of site conditions, fire, biotic organisms and climate. In the literature, this study is the first report about dieback in *Fitzroya*. The relationships between dieback and some of these factors were explored in a retrospective way through dendrochronological analysis of 23 pairs of dieback-affected trees ($n = 20$) or recently dead trees ($n = 3$) and healthy trees of the same population, scattered in two study sites with different moisture stress and fire disturbance intensity. The dead and dieback-affected trees are dominant or co-dominant individuals with *dbh* between 18,3-105,2 cm and 5,5-29 m high. Their minimum ages ranged from 87 to 595 years, although few individuals exceed 300 years. In the affected trees, dieback occurred simultaneously above a certain level in the crown with normal condition below. On average, dieback affected the upper third of the crown and thus crown volume loss is very low due to the pyramidal form of the crown. Therefore crown injury has a weak physiological impact. Except in the severest cases, trees can continue to grow normally. Fire is the most significant cause of injury in the stem and the fire scars are larger in the dieback-affected trees. The biotic organisms (insects and fungi) found were saprophytes and their incidence was extremely low. Tree-ring patterns are influenced by release following fires and to regional climatic fluctuations. In the site with greater fire disturbance the tree ring patterns are more strongly influenced by fire than by climate, especially in the dieback-affected trees. Dieback episodes were sudden and synchronous, and occurred during the 1994 growing season and before the 1997 growing season started. Recently dead trees died ca. 1993, 1994 and 1998. Dieback and death of the adult trees were possibly triggered by water stress due to a combination of shallow soils, fire disturbance and prolonged drought during the most of 1990 decade. Drought was induced by unusually and strong El Niño-Southern Oscillation between 1991-1995 and 1997-1998.

Key words: *Fitzroya cupressoides*, dieback, drought, fire, El Niño-Southern Oscillation.

Anexo 2

Fotografías de árboles afectados por muerte apical



Foto 1. Aspecto desde la distancia de los árboles afectados (árbol 9).



Foto 2. Zona afectada con retención parcial del follaje (árbol 22).



Foto 3. Individuo multifustal afectado (árbol 18).

Anexo 3

Características de los árboles muestreados

Nº Arbol	Daño (%)	Posición social ¹	Edad (Años) ²	Dap (cm)	Altura total (m)	Nº callos fuego	Profundidad total suelo (cm) ³
Pastal							
1	Muerto	D (D)	326 ^a (356 ^d)	63,5 (54,5)	12,0 (20,6)	2 (0)	45,0 (38,5)
2	Muerto	D (D)	184 ^d (100 ^d)	54,0 (32,1)	16,5 (12,5)	2 (0)	68,0 (55,5)
5	26,7	E (D)	230 ^c (326 ^c)	90,4 (59,0)	24,5 (23,5)	1 (1)	36,5 (38,8)
6	23,3	E (D)	274 ^d (321 ^d)	105,0 (76,5)	29,0 (23,0)	1 (1)	30,0 (29,3)
8	12,5	D (D)	241 ^b (242 ^a)	31,5 (30,4)	9,0 (8,5)	1 (1)	35,5 (41,8)
9	37,5	D (D)	101 ^b (102 ^b)	41,8 (32,4)	14,0 (13,0)	2 (2)	39,0 (34,0)
20	52,6	D (D)	229 ^a (229 ^a)	68,2 (69,8)	12,0 (12,3)	0 (1)	47,8 (38,5)
29	28,1	D (D)	87 ^b (192 ^b)	54,2 (62,4)	16,0 (13,5)	1 (1)	28,8 (40,5)
30	26,3	D (D)	215 ^a (271 ^a)	56,2 (67,4)	14,5 (15,3)	0 (0)	34,0 (61,5)
32	25,8	D (D)	204 ^b (344 ^b)	54,9 (47,6)	14,0 (12,5)	1 (1)	40,0 (33,8)
33	35,3	D (CD)	104 ^b (146 ^c)	51,1 (37,6)	14,0 (9,5)	2 (2)	32,0 (29,5)
35	11,1	D (D)	228 ^b (293 ^a)	54,8 (46,2)	12,5 (11,3)	1 (0)	41,3 (34,3)
36	23,5	D (D)	320 ^b (227 ^b)	49,7 (70,8)	16,5 (16,3)	2 (2)	45,0 (37,0)
37	22,0	D (D)	213 ^b (210 ^c)	57,0 (59,3)	14,8 (13,5)	1 (0)	31,0 (41,3)
Mirador							
13	21,5	D (D)	145 ^c (181 ^d)	47,9 (56,2)	11,0 (11,0)	0 (1)	52,3 (34,5)
14	55,2	D (D)	258 ^a (203 ^a)	40,5 (21,4)	9,5 (5,8)	1 (1)	21,8 (18,5)
15	23,3	CD (D)	145 ^b (194 ^b)	18,3 (26,3)	6,0 (7,0)	0 (0)	26,0 (18,5)
18	50,0	D (D)	142 ^b (172 ^a)	20,0 (22,0)	7,0 (6,0)	0 (0)	19,5 (30,3)
22	33,3	D (D)	146 ^b (212 ^a)	19,9 (40,2)	5,5 (8,0)	1 (0)	23,3 (31,0)
23	Muerto	D (D)	238 ^b (385 ^b)	31,0 (33,7)	8,5 (8,3)	0 (0)	33,8 (32,3)
24	6,3	D (D)	214 ^a (247 ^a)	37,6 (35,2)	8,0 (7,3)	0 (0)	30,2 (32,0)
26	26,5	D (D)	595 ^c (293 ^b)	60,5 (28,0)	10,5 (7,8)	1 (0)	29,0 (34,3)
27	36,4	D (D)	133 ^b (177 ^b)	41,3 (37,0)	8,0 (8,0)	1 (1)	21,5 (20,8)

Los valores en paréntesis corresponden a los árboles controles.

¹Posición social: D: Dominante; CD: Codominante; E: Emergente.

²Edad: ^a: Edad total estimada con el método de Duncan (1989); ^b: Edad mínima estimada de tarugos parciales con longitud > 75% del radio; ^c: Edad mínima estimada de tarugos parciales con longitud 50 -75% del radio; ^d: Edad mínima estimada de tarugos parciales con longitud < 50% del radio. Número de callos de fuego: Se refiere al número de callos sobrepuestos en heridas múltiples.

³Profundidad total del suelo: Corresponde a la profundidad hasta la roca madre, esquisto en este caso.

Anexo 4

Topografía y características edáficas asociadas a los árboles afectados

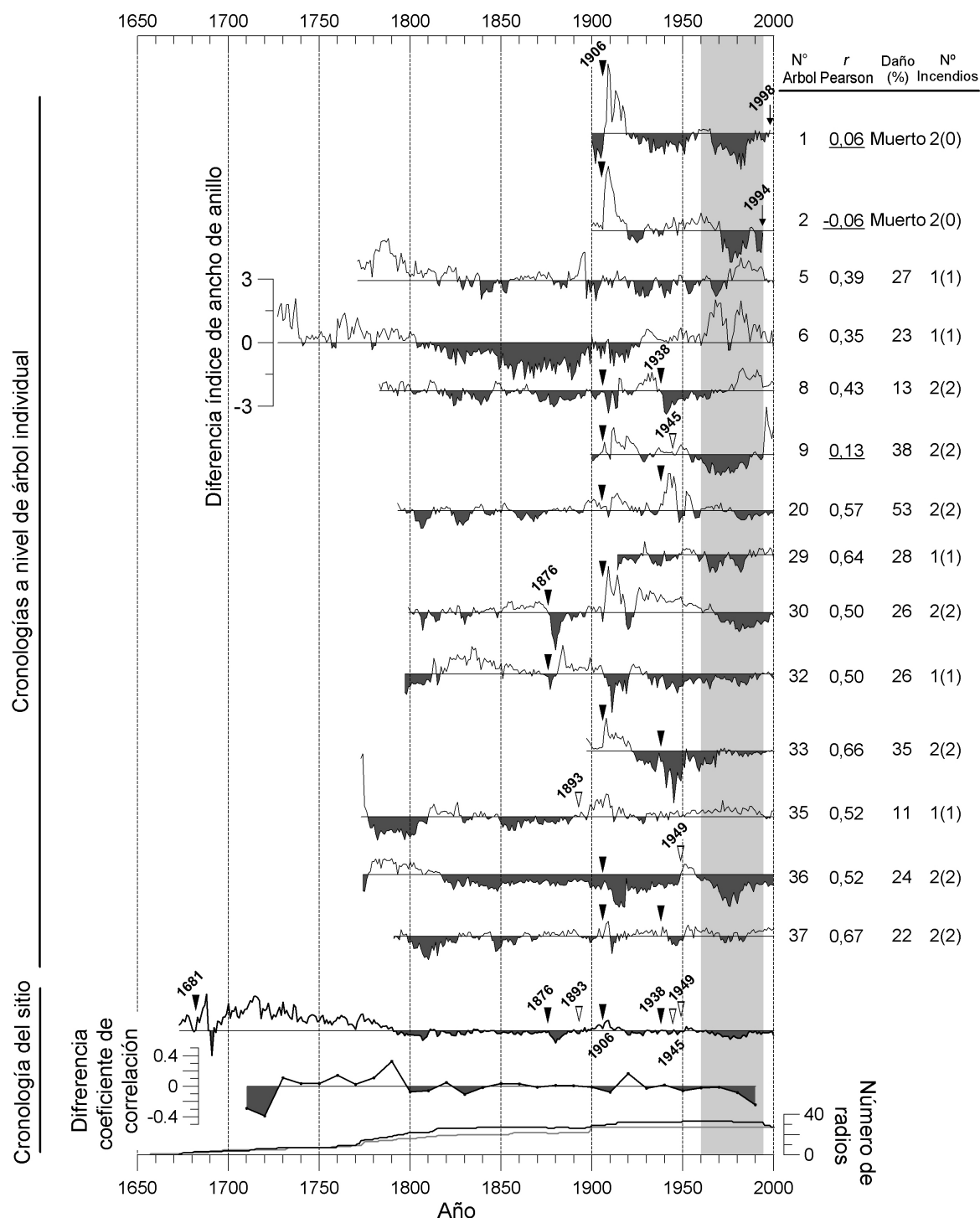
	Número de pares	
	PAS (<i>n</i> = 14)	MIR (<i>n</i> = 9)
Topografía		
Posición fisiográfica		
<i>Valle</i>	2	-
<i>Ladera baja</i>	2	-
<i>Ladera media</i>	2	-
<i>Ladera alta</i>	7	-
<i>Cumbre</i>	1	9
Altitud (m s.n.m.)		
750 – 800	3	-
800 – 850	7	-
850 – 900	4	-
950 – 1000	-	-
1000 – 1050	-	9
Exposición		
<i>Norte</i>	-	-
<i>Noroeste</i>	2	5
<i>Noreste</i>	7	-
<i>Sur</i>	-	1
<i>Suroeste</i>	2	2
<i>Sureste</i>	3	1
<i>Este</i>	-	-
<i>Oeste</i>	-	-
Pendiente (%)		
0-15	4	8
15-30	9	1
> 30	1	-
Drenaje ¹		
<i>Pobre</i>	2	1
<i>Moderado</i>	-	4
<i>Bueno</i>	12	4
Erosión ²		
<i>Ninguna</i>	6	1
<i>Moderada</i>	5	4
<i>Severa</i>	3	4

^{1:} *Drenaje*: Pobre: Turberas y zonas planas o cóncavas con vegetación palustre; Moderado: Mesetas planas y terrenos con pendiente leve; Bueno: Laderas o zonas con fisiografía convexa.

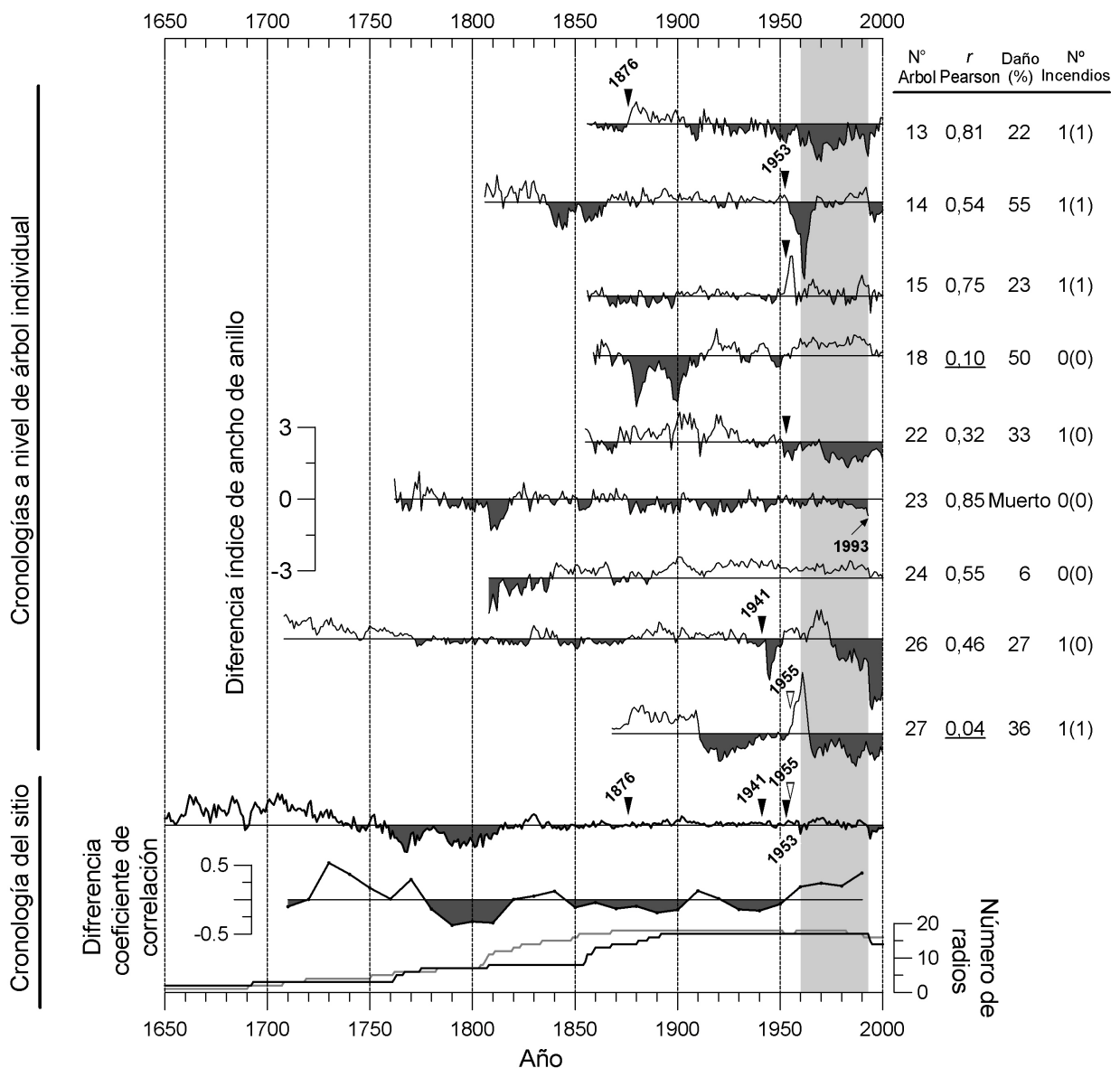
^{2:} *Erosión*: Ninguna: Capa de hojarasca continua; Moderada: Exposición del suelo mineral y raíces parcialmente expuestas; Severa: Horizonte orgánico ausente y exposición de raíces gruesas o del material de origen.

Anexo 5

**Cronologías de diferencias en el crecimiento radial de los árboles afectados y
controles a nivel de árbol individual y sitio**



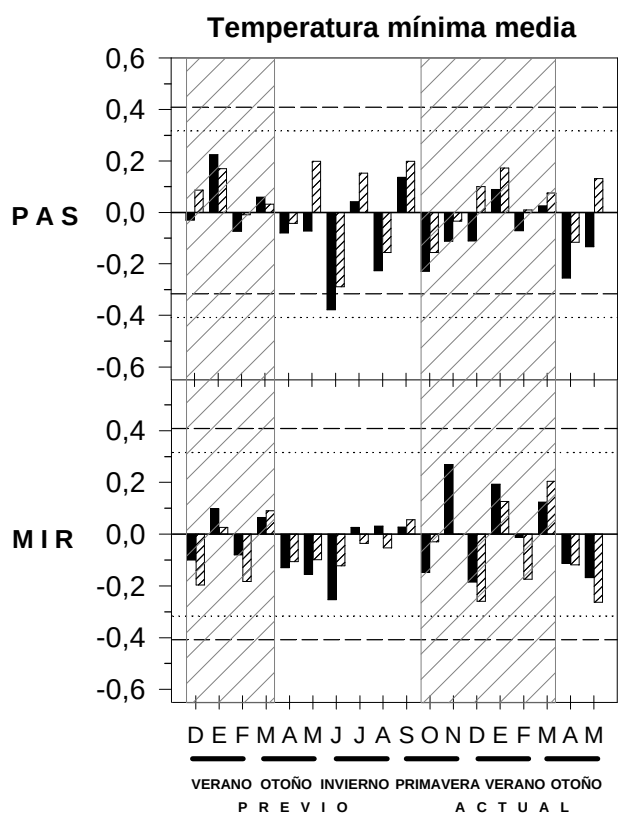
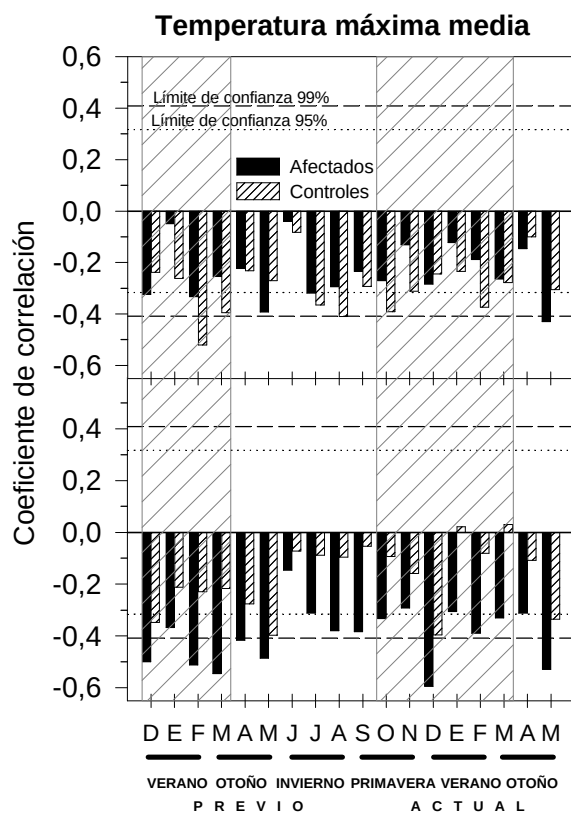
a) Cronologías de diferencias entre los árboles afectados y controles a nivel de árbol individual y sitio en PAS. Un valor negativo (relleno gris oscuro) indica que el crecimiento (índice de anillo) es mayor en el árbol control. Las cronologías originales fueron estandarizadas mediante el ajuste de las series a su crecimiento medio (estandarización horizontal). Los triángulos rellenos y vacíos indican fechas de incendio confiables y dudosas, respectivamente. En el extremo derecho se presenta la identificación de los árboles, coeficiente de correlación para el periodo común de cada par (valores subrayados no son significativos; $P < 0,05$), porcentaje de la longitud de copa muerta (daño) y número de incendios por árbol afectado y en paréntesis por árbol control. Si el número de incendios por árbol no coincide con el número de triángulos significa que el incendio ocurrió antes del comienzo de la cronología. En el extremo inferior se muestra el número de radios y la variación temporal de la diferencia en la correlación media (RBAR) entre la cronología de los árboles afectados y controles. Valores negativos (relleno gris oscuro) indican que la correlación es mayor en la cronología de los controles. Cada círculo relleno en la curva representa la diferencia de la correlación media entre ambas cronologías en una ventana de 20 años, que comienza 10 años antes y termina 10 años después del círculo. El último anillo formado en los árboles muertos se indica con una flecha. Para facilitar la interpretación de los patrones de crecimiento durante los últimos 50 años se destaca con relleno gris el periodo 1960-1993. Los 14 pares se distribuyen espacialmente en forma dispersa en una superficie de 220,6 ha.



b) Cronologías de diferencias entre los árboles afectados y controles a nivel de árbol individual y sitio en MIR. Un valor negativo (relleno gris oscuro) indica que el crecimiento (índice de anillo) es mayor en el árbol control. Las cronologías originales fueron obtenidas mediante una estandarización horizontal. Los triángulos invertidos rellenos y vacíos indican fechas de incendio confiables y dudosas, respectivamente. En el extremo derecho se presenta la identificación de los árboles, coeficiente de correlación para el periodo común de cada par (valores subrayados no son significativos; $P < 0,05$), porcentaje de la longitud de copa muerta (daño) y número de incendios por árbol afectado y en paréntesis por árbol control. Si el número de incendios por árbol no coincide con el número de triángulos significa que el incendio ocurrió antes del comienzo de la cronología. En el extremo inferior se muestra el número de radios y la variación temporal de la diferencia en la correlación (RBAR) entre la cronología de los árboles afectados y controles. Valores negativos (relleno gris oscuro) indican que la correlación es mayor en la cronología de los controles. Cada círculo relleno en la curva representa la diferencia de la correlación media entre ambas cronologías en una ventana de 20 años, que comienza 10 años antes y termina 10 años después del círculo. El último anillo formado en los árboles muertos se indica con una flecha. Para facilitar la interpretación de los patrones de crecimiento durante los últimos 50 años se destaca con relleno gris el periodo 1960-1993. Los 9 pares se distribuyen espacialmente en forma dispersa en una superficie de 50,6 ha.

Anexo 6

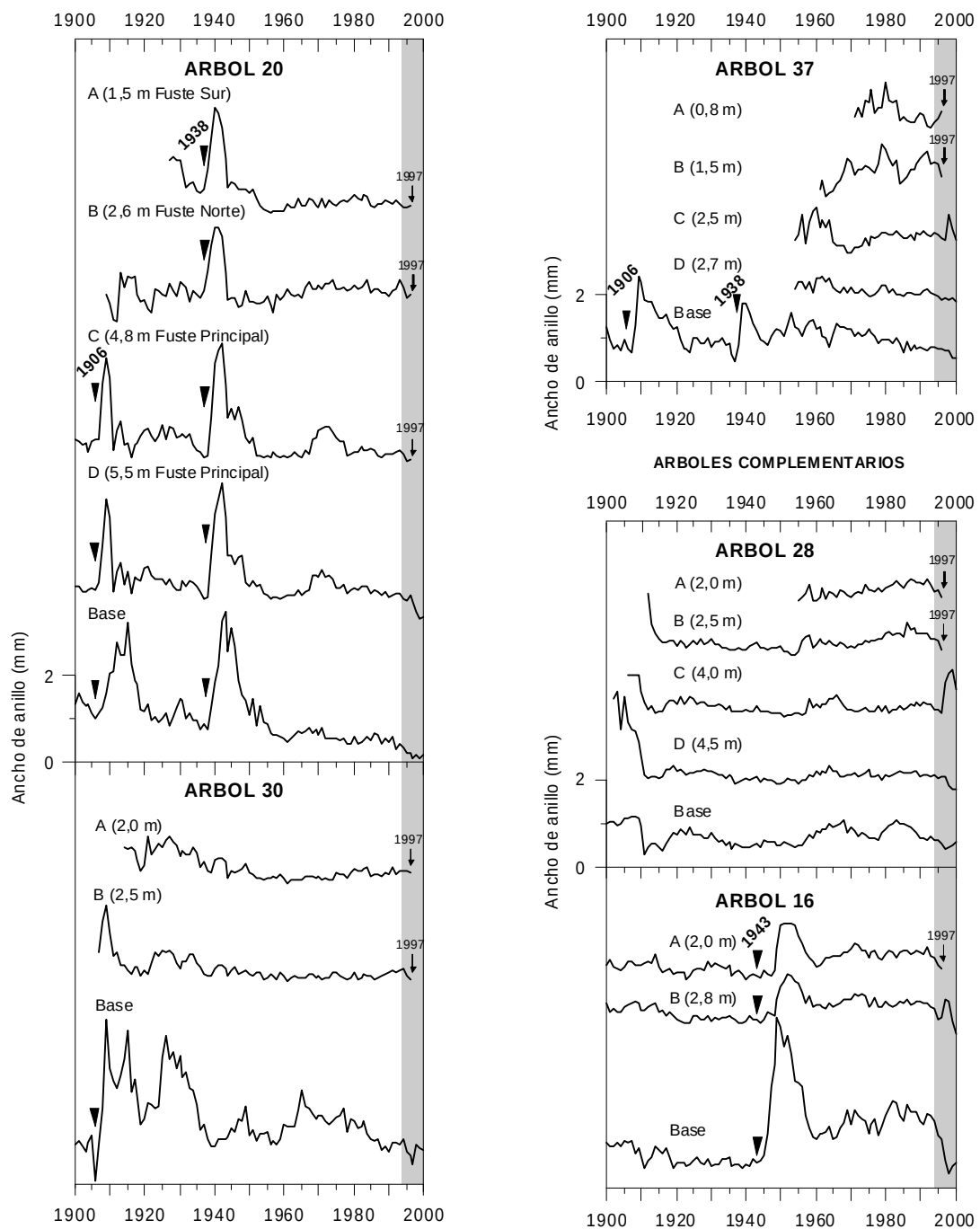
Funciones de correlación entre la temperatura máxima y mínima media mensual de Valdivia con las cronologías estándar de los árboles afectados y controles para el periodo 1961-1999



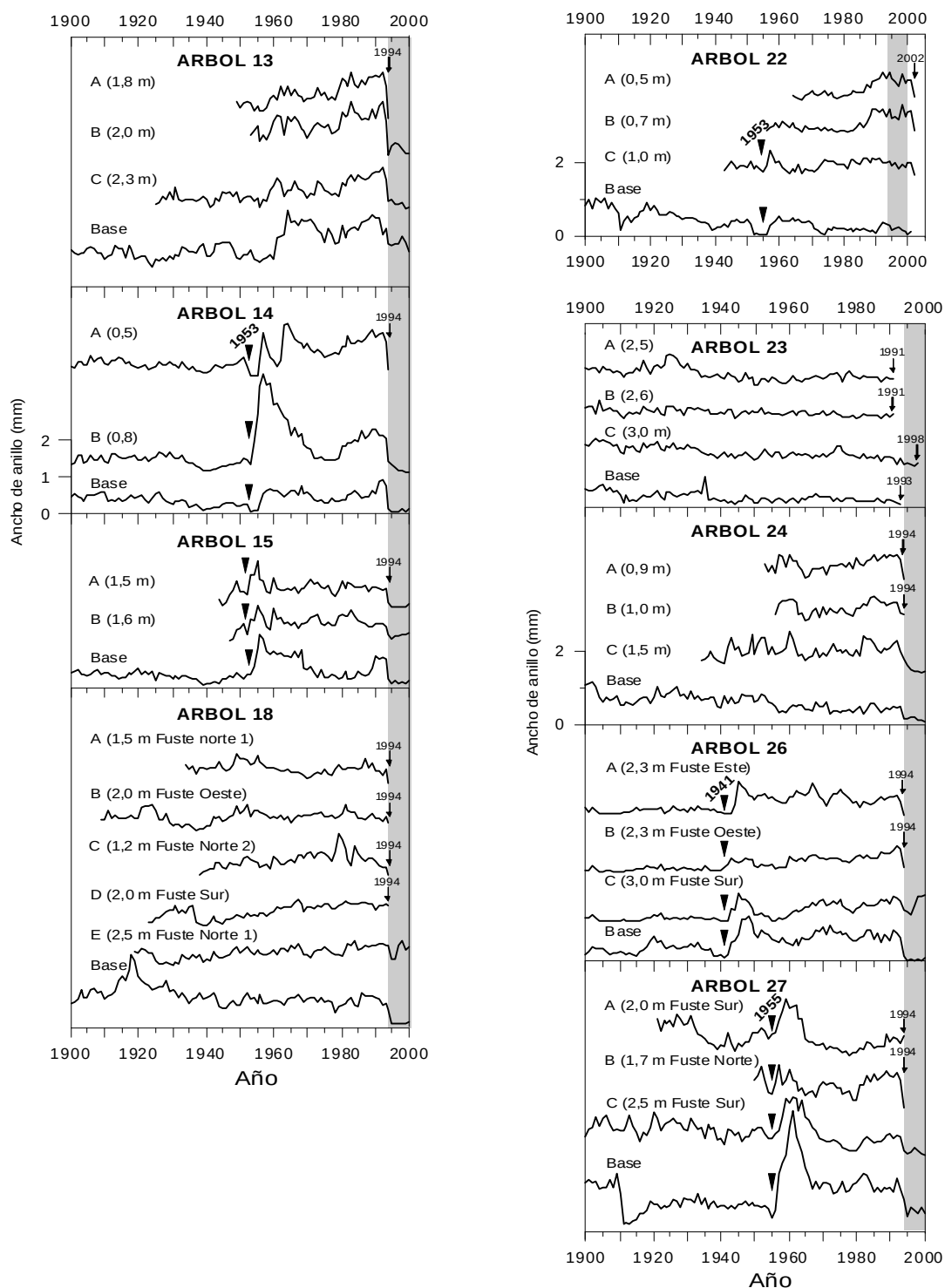
Mes/Estación

Anexo 7

Fecha del evento y patrones de crecimiento radial de los árboles con muerte apical



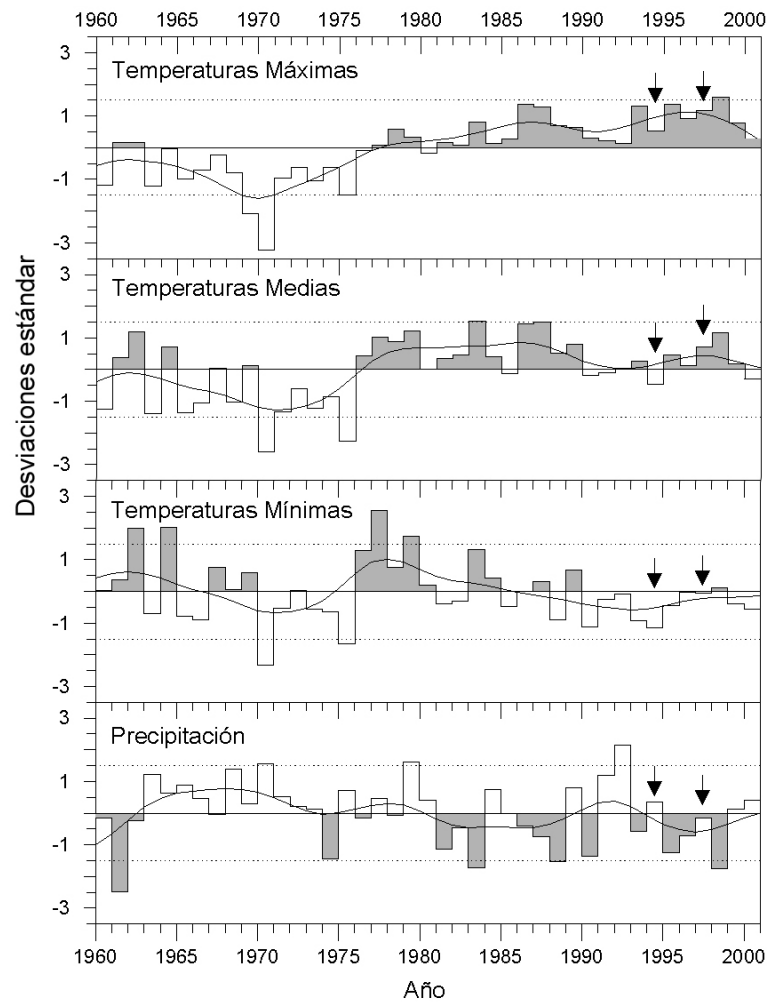
a) Fecha de ocurrencia de los eventos de muerte apical y patrones de crecimiento radial a lo largo del fuste en PAS. La fecha de ocurrencia se indica con una flecha en la parte superior de cada serie extraída desde la zona muerta. En paréntesis se indica la distancia desde el ápice donde se extrajo cada serie y “base” se refiere a la base del árbol (ca. 30 cm desde el suelo). Los triángulos invertidos indican la ocurrencia de incendios. Para facilitar la comparación visual de los patrones de crecimiento se destaca con relleno gris el periodo 1994-2000. Los árboles complementarios son árboles que se encuentran fuera del sitio y se muestrearon para aumentar el tamaño muestral en el fechado de la muerte apical. Nótese que luego del evento de muerte apical el crecimiento experimenta una notoria reducción a lo largo del fuste y en el límite entre la zona viva y muerta se forma un callo de cicatrización, que aparece como un fuerte incremento luego del evento.



b) Fecha de ocurrencia de los eventos de muerte apical y patrones de crecimiento radial a lo largo del fuste en MIR. La fecha de ocurrencia se indica con una flecha en la parte superior de cada serie extraída desde la zona muerta. En la gráfica se incluye la medición del anillo parcial de 1994 y 2002. En el árbol 22 la serie de la base es la única de la zona viva. En paréntesis se indica la distancia desde el ápice donde se extrajo cada serie y “base” se refiere a la base del árbol (ca. 30 cm desde el suelo). Los triángulos invertidos indican la ocurrencia de incendios. Para facilitar la comparación visual de los patrones de crecimiento se destaca con relleno gris el periodo 1994-2000. Nótese que luego del evento de muerte apical el crecimiento experimenta una reducción a lo largo del fuste más abrupta y sostenida que en PAS y en el límite entre la zona viva y muerta se forma un callo de cicatrización, que aparece como un fuerte incremento luego del evento.

Anexo 8

Desvíos de la temperatura y precipitación de Valdivia (estación Isla Teja) para el periodo primavera-verano (octubre-marzo) entre 1960 y 2000



Para resaltar la variación de baja frecuencia se ajustó un spline que conserva el 50% de la varianza en una longitud de onda de 10 años (línea continua). Las flechas indican la fecha de los eventos de muerte apical y las líneas horizontales punteadas definen una banda de 1,5 DE. El relleno gris destaca las temperaturas y precipitación sobre y bajo la media, respectivamente. Nótese el cambio brusco en las temperaturas en 1976 y la posterior tendencia divergente a largo plazo de la temperatura máxima y mínima media.