



UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y RECURSOS NATURALES

**RELACIONES ENTRE ISOTOPOS DE OXIGENO, CRECIMIENTO RADIAL Y
VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN BOSQUES DE ALTURA A TRAVÉS DE
GRADIENTES AMBIENTALES EN LOS ANDES TROPICALES Y
TEMPLADOS**

TESIS DOCTORAL

CLAUDIO ANDRÉS ÁLVAREZ PACHECO

VALDIVIA – CHILE

2023

**RELACIONES ENTRE ISOTOPOS DE OXIGENO, CRECIMIENTO RADIAL Y
VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN BOSQUES DE ALTURA A TRAVÉS DE
GRADIENTES AMBIENTALES EN LOS ANDES TROPICALES Y
TEMPLADOS**

Tesis presentada a la Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales de
la Universidad Austral de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para
optar al grado de Doctor en Ecosistemas Forestales y Recursos Naturales

Por

CLAUDIO ANDRÉS ÁLVAREZ PACHECO

Valdivia – Chile

2023

UNIVERSIDAD AUSTRAL DE CHILE

FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES Y RECURSOS NATURALES

INFORME DE APROBACIÓN DE TESIS DE DOCTORADO

La Comisión Evaluadora de Tesis comunica al Dr. Eduardo Silva, Director de la Escuela de Graduados de la Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales que la tesis de doctorado presentada por el candidato

CLAUDIO ANDRÉS ÁLVAREZ PACHECO

ha sido aprobada en el examen de defensa de Tesis rendido el día 28 de marzo de 2023, como requisito para optar al grado de Doctor en Ecosistemas Forestales y Recursos Naturales.

Y, para que así conste para todos los efectos firman:

Profesor Patrocinante de Tesis:

Dr. Duncan Christie
Universidad Austral de Chile

Comisión Evaluadora de Tesis:

Dr. Carlos LeQuesne
Universidad Austral de Chile

Dr. Álvaro González – Reyes
Universidad Austral de Chile

Dr. Thomas Veblen
Universidad de Colorado, Boulder

A mis amad@s Doris y Agustín

Agradecimientos

Son muchas personas que han contribuido al logro de esta Tesis y mis estudios de postgrado. En primer lugar, quisiera agradecer a mi familia por su constante apoyo, a mis padres y especialmente a mi esposa Doris y mi hijo Agustín quienes con paciencia y amor soportando extensas jornadas de trabajo, convalecencias de enfermedades, etc. se transformaron en un pilar fundamental para la concreción de este trabajo, ¡muchas gracias chicos!!! Agradecer a mi profesor patrocinante Duncan Christie quien con mucha paciencia y compromiso dirigió el desarrollo de esta tesis. A los miembros de mi comisión evaluadora los Dres. Carlos LeQuesne, Álvaro González y Thomas Veblen quienes con mucha dedicación y compromiso estuvieron disponibles para cada inquietud y pregunta que surgieron durante el desarrollo de mi tesis, a ellos muchas gracias. Además, agradecer la disponibilidad que tuvieron para las reuniones zoom y no decaer durante los años en que estuvimos en pandemia. A todo el equipo del Laboratorio de Dendrocronología y Cambio Global quienes con mucha buena onda y mate en mano estuvieron apoyando cada una de las etapas del desarrollo de mi tesis doctoral. Por ejemplo, cortando pequeñas muestras microscópicas de queñoa para el desarrollo del primer capítulo y en las actividades de terreno en la colecta de muestras en el volcán Choshuenco. Por eso, muchas gracias a Felipe, Tania, Diego, Emilio, Moisés, Cata y Kevin. Agradecer a Manuel Suazo por los datos de Isoterma 0 que contribuyeron enormemente al capítulo 2 de esta tesis. A Gerhard Helle, Daniel Balanzategui, Viorica Nagavciuc y Lucas Schüreck quienes estaban y/o formaban parte del equipo del laboratorio de Dendroquímica GFZ en Potsdam, Alemania que nos recibieron muy bien guiando y apoyando nuestro trabajo durante

nuestra estadía, mientras realizábamos los análisis de isotopos. A Tomás Muñoz con quien tuvimos la oportunidad de realizar la estadía y colaboró en el procesamiento de muestras para análisis isotópico en Potsdam, Alemania.

Finalmente agradecer a las fuentes de financiamiento: Beca Doctorado Nacional ANID-PFCHA/Doctorado Nacional/2018-21181009, FONDECYT 1201411 y FONDECYT 1161381 dirigidos por el Dr. Duncan Christie. Proyecto REDES180187 ANID dirigido por el Dr. Duncan Christie. Beca de Asistencia a Congresos Científicos Escuela de graduados Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales y Beca Estadía en Centros de Investigación en el Extranjero. Dirección de Postgrado, Escuela de Graduados, Universidad Austral de Chile.

Índice

CAPITULO 1	1
1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.2 DENDROCLIMATOLOGÍA	2
1.3 ANÁLISIS DE GRADIENTES AMBIENTALES	5
1.4 BOSQUES DE ALTURA EN LOS ANDES TROPICALES Y TEMPLADOS	6
OBJETIVO GENERAL	11
1.5 BIBLIOGRAFÍA	12
CAPÍTULO 2	19
LOS ISÓTOPOS DE $\delta^{18}\text{O}$ EN ANILLOS DE CRECIMIENTO DE <i>POLYLEPIS TARAPACANA</i> REGISTRAN LA VARIABILIDAD HIDRO – CLIMÁTICA EN LOS ANDES TROPICALES	19
2.1 RESUMEN	19
2.2 INTRODUCCIÓN	20
2.3 MÉTODOS.....	24
2.3.1 Área de estudio	24
2.3.2 Construcción de cronologías y preparación de muestras para análisis de isótopos	25
2.3.3 Datos climáticos.....	28
2.3.4 Análisis de patrones espacio-temporales.....	29
2.4 RESULTADOS	30
2.4.1 CRONOLOGÍAS DE ISOTOPOS ESTABLES DE OXÍGENO	30
2.4.2 RELACIÓN ENTRE ISOTOPOS DE OXÍGENO Y VARIABLES CLIMÁTICAS.....	31
2.4.3 RELACIÓN ENTRE EL DPV Y CRONOLOGÍAS DE <i>P. TARAPACANA</i>	32
2.5 DISCUSIÓN	33
2.5.1 PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE LAS CRONOLOGÍAS	33
2.5.2 RELACIONES ENTRE LOS PCS DE $\Delta^{18}\text{O}$ Y VARIABLES CLIMÁTICAS.....	34
2.6 BIBLIOGRAFÍA	37
2.7 MATERIAL SUPLEMENTARIO	55
CAPITULO 3	62
RESPUESTA AL CLIMA Y RESILIENCIA A LA SEQUÍA DE TRES ESPECIES DE <i>NOTHOFAGUS</i> EN UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN LOS ANDES VALDIVIANOS	62
3.1 RESUMEN	62
3.2 INTRODUCCIÓN	64
3.3 MÉTODOS	68
3.3.1 ÁREA DE ESTUDIO	68
3.3.2 ESPECIES ARBÓREAS EN ESTUDIO	69
3.3.3 CONSTRUCCIÓN DE CRONOLOGÍAS	70
3.3.4 DATOS CLIMÁTICOS	72
3.3.5 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	73
3.4 RESULTADOS	76

3.4.1 CRONOLOGÍAS DE ANCHO DE ANILLOS DE <i>N. PUMILIO</i> , <i>N. DOMBEYI</i> Y <i>N. ALPINA</i>	76
3.4.2 RELACIÓN ENTRE EL CRECIMIENTO RADIAL Y VARIABLES AMBIENTALES.....	78
3.4.3 ÍNDICES DE RESILIENCIA DE LAS ESPECIES DE <i>NOTHOFAGUS</i>	79
3.5 DISCUSIÓN	80
3.5.1 PATRONES TEMPORALES DE LAS CRONOLOGÍAS	80
3.5.2 RELACIÓN ENTRE EL CRECIMIENTO RADIAL Y VARIABLES AMBIENTALES.....	82
3.5.3 RESISTENCIA, RECUPERACIÓN Y RESILIENCIA DEL CRECIMIENTO A LA SEQUÍA	84
3.6 BIBLIOGRAFÍA	86
3.7 MATERIAL SUPLEMENTARIO	104
CAPITULO 4	106
4.1 DISCUSIÓN GENERAL.....	106

CAPITULO 1

1.1 Introducción General

Identificar y comprender los impactos de la variabilidad climática sobre procesos ecológicos que ocurren en los ecosistemas boscosos, y que permitan una adecuada conservación y manejo, es uno de los grandes desafíos de nuestra sociedad en el actual contexto de cambio global. El aumento de la temperatura media del aire y la disminución de las precipitaciones que han experimentado amplias regiones de nuestro planeta podrían estar produciendo cambios significativos en diferentes procesos ecológicos. Los ecosistemas boscosos han sido afectados directa e indirectamente por el clima, ya sea por los efectos de cambios en los regímenes de temperatura y precipitación sobre el desempeño de las especies, así como también por alteraciones a los regímenes de perturbaciones como la ocurrencia de deslizamientos de tierra por eventos de altas precipitaciones, y olas de calor que favorecen la incidencia de incendios, entre otros (Seidl et al 2017). Entre los ecosistemas boscosos que han experimentado una de las mayores alteraciones de sus procesos ecológicos están los bosques de altura, los cuales representan límites de la distribución de la vegetación arbórea en los paisajes de montañas a través del mundo. Los bosques de altura son ampliamente considerados sensores de la variabilidad climática y por lo tanto, son ambientes idóneos para examinar las respuestas de los ecosistemas a la variabilidad natural del clima y el cambio climático (Körner 1999, Malanson et al 2011). Por ejemplo, Innes (1991) indica, que se espera que los cambios en

el clima ocurran más rápido en áreas donde las especies arbóreas crecen más cercanas a sus límites de tolerancia fisiológica. Actualmente existe abundante investigación acerca de los efectos de la variabilidad climática en el crecimiento radial de bosques de altura en el Hemisferio Norte, pero relativamente pocos estudios han sido conducidos en el Hemisferio Sur.

1.2 Dendroclimatología

Una herramienta para analizar el crecimiento radial de los árboles es la dendrocronología, la que contiene a la dendroclimatología, esta subdisciplina analiza retrospectivamente la relación entre el clima y el crecimiento radial arbóreo y provee una alta resolución temporal y espacial (Fritts 1976). La dendroclimatología permite trabajar a diferentes escalas espacio temporales, donde las escalas espaciales regionales las más reveladoras acerca de la influencia de la variabilidad climática en el crecimiento de especies arbóreas (Amoroso y Suárez 2015). Estudios dendroclimatológicos previos que examinaron la influencia de variables climáticas sobre el crecimiento radial de especies arbóreas en los Andes tropicales y templados, encontraron que la disponibilidad hídrica posee un rol relevante en el crecimiento arbóreo. En los bosques de *Polylepis tarapacana* (queñoa), que se ubican en el altiplano de los Andes centrales, a través de la dendroclimatología se ha determinado que existe una relación positiva entre la precipitación del verano del año anterior y el crecimiento radial de la especie, indicando que veranos lluviosos con cantidad de agua precipitada por sobre la media incidirá en un crecimiento sobre la media en la siguiente estación de crecimiento (Argollo et al 2004, Christie et al 2009, Soliz et al 2009). Asimismo, el crecimiento radial de *P. tarapacana* muestra en general una relación

negativa con la temperatura del verano anterior y positiva con el verano actual de crecimiento, esto indicaría que veranos calurosos incidirían en la disponibilidad hídrica de los suelos y por lo tanto en la disponibilidad de agua para los árboles (Argollo et al 2004, Christie et al 2009).

En bosques de *Araucaria araucana* y *Nothofagus dombeyi* ubicados en la vertiente oriental de los Andes templados, a través del análisis de un gradiente longitudinal (este a oeste) de precipitaciones (menos a más precipitación anual), los árboles que crecen cerca del límite oriental (más secos) mostraron una fuerte sensibilidad a las precipitaciones (Mundo et al 2012, Suárez et al 2015). Asimismo, en bosques de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus pumilio* del centro y centro sur de los Andes de Chile y Argentina, las precipitaciones resultaron clave en el crecimiento radial de estas especies causando incremento en el crecimiento con precipitaciones por sobre la media y un decrecimiento y mortalidad de individuos en períodos bajo el promedio de precipitaciones y aumento en el registro de sequías (LeQuesne et al 2006, Rodríguez-Catón et al 2016). A pesar de la relevancia que tiene examinar la respuesta, tanto en el crecimiento como establecimiento de especies arbóreas a la variabilidad climática, debido especialmente a la disminución de las precipitaciones pronosticadas para las próximas décadas, estudios que aborden este tema aún son relativamente escasos en el sur de Suramérica.

En la dendroclimatología, el estudio de isotopos estables en los anillos de crecimiento se ha incorporado como un análisis complementario al análisis de ancho de anillos. Este tipo de análisis busca mejorar la comprensión de la influencia del clima en procesos fisiológicos que controlan el crecimiento en los árboles. Esta técnica permite medir la abundancia relativa o la tasa de isotopos estables de carbono (C), oxígeno (O),

hidrógeno (H,) y nitrógeno (N). En el caso del carbono, este tiene dos isotopos estables (^{12}C y ^{13}C), con abundancias relativas en la atmósfera de aproximadamente 98,89 % y 1,11%, respectivamente. El análisis de la proporción de isotopos de carbono $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ($\delta^{13}\text{C}$) permite estudiar los efectos de cambios ambientales y eficiencia del uso del agua en los árboles a través del tiempo (McCarroll y Loader 2004). Además, a través de la determinación de las tasas de isotopos estables en los anillos de crecimiento es posible interpretar condiciones del clima pasado, ya que, la señal isotópica de los elementos es preservada a través del tiempo (Gagen et al 2010). Por otro lado, la proporción de oxígeno estable en la celulosa informan acerca de la fuente de agua usada por las plantas para el crecimiento y el déficit de presión de vapor (DPV). La variación en la proporción de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ en la celulosa de los anillos de crecimiento ($\delta^{18}\text{O}$) es interpretada como el reflejo de las interacciones entre la fuente de agua $\delta^{18}\text{O}$ y el DPV. Los isotopos estables de oxígeno reflejan la fuente de precipitación y también la información climática controlada por las variaciones en el DPV que a su vez controla la conductancia estomática (Roden et al 2000). Los estudios isotópicos en anillos de crecimiento para examinar la respuesta de los árboles a la variabilidad climática en bosques andinos han incrementado en número en la última década pero aún son relativamente escasos si los comparamos con los estudios desarrollados en el Hemisferio Norte (Leavitt y Lara 1994, Roig et al 2006, Srur et al 2008, Urrutia-Jalabert et al 2015, Lavergne et al 2017, Peña 2016, Arco-Molina et al 2019, Rodríguez-Catón et al 2021, Rodríguez-Catón et al 2022, entre otros). Debido a este escaso conocimiento de las capacidades de las especies arbóreas creciendo en bosques de altura para enfrentar periodos de déficit hídrico y adecuarse a la variabilidad en la

disponibilidad de agua, resulta importante investigar acerca de las respuestas de las especies arbóreas a estos cambios (Peña 2016).

1.3 Análisis de gradientes ambientales

Una aproximación tradicionalmente usada para el estudio de comunidades y poblaciones es el análisis de gradientes ambientales que analiza los patrones espaciales de la vegetación y que busca entender su estructura y variación a través del paisaje (Whittaker 1967). En regiones con marcados gradientes ambientales el análisis de la composición, estructura y otros atributos de comunidades y poblaciones de ecosistemas boscosos es útil, ya que, el gradiente se transforma en un factor importante que condiciona directamente variables ambientales como la temperatura y las precipitaciones e indirectamente a variables poblacionales como, por ejemplo, el crecimiento y la mortalidad de individuos. El análisis de gradientes resulta útil en dendroclimatología pues permite, con una cuidadosa elección de los sitios, comparar cambios relativos entre sitios de estudios donde la respuesta clima-crecimiento sea similar (Fritts 1976). También, permite comparar entre sitios de estudios, probando respuestas a variabilidad ambiental local (Fritts 1976). Por ejemplo, Villalba et al (1997) en un estudio desarrollado a escala local, demostraron una significativa variación en la respuesta del crecimiento de *N. pumilio* al clima en un gradiente altitudinal. Estos autores indican, que a medida que se aumenta en la altitud, existe una mayor relación entre el crecimiento y las precipitaciones de la primavera tardía y el verano temprano (Noviembre, Diciembre). En contraste, en la más baja altitud el crecimiento es controlado por las precipitaciones de primavera (Septiembre). Asimismo,

para la misma especie Lara et al (2005) analizaron un extenso gradiente latitudinal desde los 37°S a los 55°S, encontrando diferencias en la variable climática que controla el crecimiento radial de los árboles. El crecimiento de *N. pumilio* mostró una significativa y positiva correlación con la precipitación en la parte norte de su distribución, y una relación positiva y significativa con la temperatura media del aire en su distribución sur. Un gradiente de precipitación latitudinal aún no examinado en cuanto a cómo influyen las precipitaciones en el crecimiento radial de *P. tarapacana*, es el presente en la región del Altiplano chileno, el área geográfica más árida en la distribución de la especie.

1.4 Bosques de altura en los Andes Tropicales y Templados

A lo largo de los Andes crecen dos importantes géneros de especies arbóreas que dominan extensas áreas de los bosques andinos tropicales y templados. El género *Polylepis* es endémico de los Andes y presenta más de 20 especies distribuidas desde Mérida en Venezuela hasta la provincia de Córdoba en Argentina (8°N - 32°S; Kessler, 1995; Fjeldsá y Kessler, 2004; Roig, 2000). Dentro del rol ecológico que cumple este género en los bosques de altura en los Andes, se encuentra las funciones de protección de fuentes de agua (Fjeldsá y Kessler 1996), hábitat y refugio para distintas especies de aves e insectos en condiciones adversas para la vida en el altiplano, evitan la erosión de suelos y retienen nutrientes (Fjeldsá and Kessler 2004). En tanto que en los bosques templados crece el género *Nothofagus*, el cual está presente en el sur de Australia, Nueva Zelanda y Suramérica. El género *Nothofagus* presenta nueve especies a lo largo de los Andes de Chile y Argentina desde los 33° a los 56° S (Alberdi 1987; Veblen et al 1996). La presencia

de estos dos géneros abarca prácticamente toda la distribución de los bosques de altura a lo largo de los Andes.

En los Andes semiáridos del Altiplano, *Polylepis tarapacana* (Queñoa) es la única especie arbórea que conforma bosques de altura monoespecíficos. Esta especie pertenece a la familia Rosaceae, es un árbol pequeño siempreverde que puede alcanzar hasta los 4 m de altura, y posee un hábito de crecimiento multifustal. Su tronco puede medir 40 cm de diámetro en algunos individuos, generalmente es de diámetros reducidos, retorcidos e inclinados (Moya 2006). *P. tarapacana*, se encuentra principalmente en laderas expuestas a la fuerte radiación en el Altiplano de Bolivia, Perú, Chile y una pequeña parte del Nordeste de la provincia argentina de Jujuy entre los 16° y 22° S (Fjeldsa y Kessler 2004; Argollo et al 2004). Además, crece formando rodales puros y abiertos de dos a tres hectáreas. Sin embargo, no es difícil encontrar superficies mayores ocupando amplias laderas a las que se les llama comúnmente "queñoales" (Gajardo 1994). Debido a que por siglos fue utilizada como leña y material de construcción, lo que produjo una reducción en su área de distribución, actualmente *P. tarapacana* está considerada como "vulnerable" (Benoit, 1989). *P. tarapacana* presenta anillos de crecimiento anuales y puede alcanzar una longevidad de 700 años (Morales et al 2012), además es posible encontrar bastante material muerto en el suelo en muy buenas condiciones de conservación, el que puede ser trabajado dendrocronológicamente, extendiendo el registro de las cronologías de ancho de anillos a más de 900 años. Con estos registros fue posible realizar una reconstrucción de precipitaciones para los últimos 700 años en el sur del Altiplano (Morales et al 2012). Estudios en los anillos de crecimiento de *P. tarapacana* en el lado oriental del Altiplano han determinado que su crecimiento radial está fuertemente asociado con la disponibilidad

de humedad (Morales et al 2004, Solíz et al 2009). Igualmente, en un estudio previo que compara sitios localizados en el norte y otro en el sur de la distribución de *P. tarapacana* en el Altiplano chileno, se registró una alta relación entre el crecimiento radial de árboles de un mismo sitio y entre sitios, además de una significativa relación entre el ancho de anillos y las precipitaciones durante la estación previa y actual de crecimiento (Christie et al 2009).

En el caso de los bosques de altura en los Andes templados valdivianos, las especies arbóreas dominantes son del género *Nothofagus*, en especial *Nothofagus pumilio* (lenga). Este árbol es deciduo, puede alcanzar los 30 m de altura, 1,7 m de diámetro y edades hasta 400 años (Donoso 1974, Rebertus and Veblen 1993, Villalba et al 2003). Además, posee una extensa distribución latitudinal a lo largo de los Andes de Chile y Argentina, el cual va entre los 35° S y 55° S (Donoso 1993, Veblen et al 1996). *N. pumilio* domina el límite altitudinal de los bosques andinos templados, alcanzando en su distribución septentrional los 1600 m de altitud aproximadamente, mientras que en su distribución sur crece entre el nivel del mar y los 400 m de altitud (Veblen et al 1996). Se estima que a lo largo del gradiente norte-sur en el cual se distribuye la lenga, por cada grado de latitud (aproximadamente 110 km) el límite altitudinal decrece 60 m en elevación (Lara et al 2005). A lo largo de esta extensa distribución, *N. pumilio* forma rodales puros o es asociado con otras especies arbóreas como *Araucaria araucana*, *Nothofagus antarctica*, *N. dombeyi* y *N. betuloides* entre otras (Veblen et al 1996). En el ambiente de los bosques de altura *N. pumilio* puede crecer como árboles erectos y también hacia el límite con la estepa altoandina crecer con hábitos tipo krummholz (Veblen et al 1996). En sitios con ambientes severos, como los cercanos al límite altitudinal arbóreo o en fondos

de valle caracterizados por las bajas temperaturas, a menudo co-habita con la decidua *Nothofagus antarctica* y ambas especies pueden tener forma de krummholz (Veblen et al 1977). Aunque *Nothofagus antarctica* es más resistente al daño por heladas, *N. pumilio* es un competidor superior en sitios edáfica y climáticamente más favorables (Villalba et al 1997).

Otra especie de *Nothofagus* que crece en ambientes andinos es *N. alpina* (raulí), el cual es un árbol monoico caducifolio de hojas simples alternas en promedio de 5 cm de largo y 3 cm de ancho, margen ondulado, suavemente aserrado, y nervadura principal y secundarias muy notorias en la cara inferior. *N. alpina* alcanza hasta 3 m de diámetro y 35 - 40 m de altura (Veblen et al 1996). En individuos adultos posee corteza de un color gris oscuro y agrietada longitudinalmente, y lisa con un color gris ceniciento en individuos jóvenes. Esta especie se distribuye en Chile y Argentina, en Chile crece desde los 36° a los 41°S en la vertiente oriental de la Cordillera de la Costa y desde los 35° S a los 40° S en los Andes. El ambiente en el cual raulí crece está caracterizado por precipitaciones que varían desde 1500 a 4000 mm en Chile y suroeste de Argentina, y en la mayoría de los sitios hay un periodo seco durante el verano de al menos 3 meses. Comúnmente crece en suelos profundos y bien drenados, fértiles, derivados de ceniza volcánica y evita las depresiones topográficas sujetas a bolsones de frío (Burschel et al 1976, Veblen et al 1996). En la parte norte de su distribución *Nothofagus alpina* crece en bosques de altura de los Andes, sobre los 1100 m dentro del subtipo bosques andinos de *Nothofagus obliqua* (Donoso 1981).

Por último, otro *Nothofagus* que es de amplia distribución y también habita en los Andes templados valdivianos es *Nothofagus dombeyi* (coigue), el cual es una especie

siempreverde que posee una amplia distribución latitudinal entre los 34° y los 48° S en la vertiente occidental de los Andes (Donoso 1974). Puede alcanzar 4 m de diámetro y los 38 a 45 m de altura en los Andes valdivianos (Donoso 1974). *N. dombeyi* se encuentra comúnmente en el estrato superior dominante del dosel con una longevidad máxima de 500 a 600 años (Veblen et al 1996). Es una especie intolerante a la sombra que regenera principalmente después de perturbaciones de gran escala, en terrenos desnudos generados a partir de erupciones volcánicas y movimientos de tierra causados por terremotos, en menor medida por incendios y caída masiva por viento (Donoso 1993). La principal limitante para el crecimiento de coigüe es la humedad del suelo, es por esto que en la parte norte de su distribución de clima con influencia mediterránea crece principalmente en exposiciones sur y a orillas de cursos y cuerpos de agua (Donoso 1993). En la parte sur de su distribución, *N. dombeyi* crece en un clima templado oceánico asociado a *N. obliqua* y *N. alpina* bajo los 600 m, *N. alpina* y *Laureliopsis phillipiana*, y otras especies siempreverdes por sobre los 600 m de altitud. Estudios dendroclimatológicos previos indican la positiva relación del crecimiento de *N. dombeyi* con la precipitación y la negativa relación con la temperatura durante la actual estación de crecimiento alrededor de los 40° S, indicando que la humedad es un factor clave para el crecimiento de esta especie (Suarez et al 2015, Montory 2013). Asimismo, a través de un gradiente este-oeste de precipitaciones se determinó que las poblaciones en zonas más secas hacia el este, eventos de sequías severas producen una masiva mortalidad de individuos de *N. dombeyi* (Suarez et al 2004).

Objetivo General

El objetivo es examinar la respuesta en el crecimiento radial de especies arbóreas a la variabilidad climática regional y de gran escala de los Andes a través de gradientes ambientales en bosques de altura de los Andes Tropicales y Templados valdivianos.

Esta tesis está organizada en dos capítulos, el primero titulado “Los isótopos de $\delta^{18}\text{O}$ en anillos de crecimiento de *Polylepis tarapacana* registran la variabilidad hidro – climática en los Andes Tropicales”, y el segundo titulado “Respuesta al clima y resiliencia a la sequía de tres especies de *Nothofagus* en un gradiente altitudinal en los Andes valdivianos”. Los objetivos de esta tesis son los siguientes:

Capítulo 2

- a) Identificar los principales patrones espaciales y temporales en una red de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *Polylepis tarapacana* para el periodo 1900 – 2007.
- b) Determinar las relaciones entre los principales patrones espacio – temporales de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ y variables climáticas y ambientales a escala mensual y estacional.

Capítulo 3

- a) Determinar los principales patrones temporales del crecimiento radial de las especies de *Nothofagus*.
- b) Examinar la relación entre el crecimiento radial de las especies de *Nothofagus* con variables ambientales y forzantes climáticos a escala mensual y estacional.

- c) Analizar índices de resistencia, recuperación y resiliencia de tres especies de *Nothofagus* a cuatro eventos de sequías a través de un gradiente altitudinal en los Andes valdivianos.

1.5 Bibliografía

Alberdi, M. 1987. Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*. *Bosque* 8: 77-84.

Amoroso, M. M., & Suárez, M. L. (2015). The application of tree-ring analysis to ecological questions: A brief review of Dendroecology in Spanish America. *Ecosistemas*, 24(2), 1–6. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-2.01>

Arco-Molina, J. G., Helle, G., Hadad, M. A., & Roig, F. A. 2019. Variations in the intrinsic water-use efficiency of North Patagonian forests under a present climate change scenario: Tree age, site conditions and long-term environmental effects. *Tree Physiology*, 39(4), 661–678. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy144>

Argollo, M., Solíz, C., Villalba, R. 2004. Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes centrales de Bolivia. *Ecol. Boliv.* 39, 5–24

Benoit, I. 1989. Libro Rojo de la Flora Terrestre de Chile (Primera parte). Corporación Nacional Forestal. Santiago, Chile. 157 pp.

Burschel, P., Gallegos C., Martínez, O., Moll. W. 1976. Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de raulí y coigue. *Bosque*, 2: 55-74.

Christie D. A., Lara A., Barichivich J., Villalba R., Morales M. S., Cuq E. 2009. El Niño-

Southern Oscillation signal in the world's high-elevation tree-ring chronologies from the Altiplano, Central Andes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281: 309-319.

Donoso, C. 1974. *Dendrología: Árboles y Arbustos Chilenos*. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Manual No. 2. 142 pp

Donoso, C. 1981. *Ecología Forestal. El bosque y su medio ambiente*. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 369 p.

Donoso, C. 1993. *Ecología Forestal: el bosque y su medio ambiente*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Donoso, C., Deus, R., Cockbaine, J.C. Castillo, H. 1986. Variaciones estructurales del tipo forestal Coihue-Raulí-Tepa. *Bosque* 7, (1): 17- 35.

Fjeldså, J., Kessler, M. 2004. *Conservación de la Biodiversidad de los Bosques de Polylepis de las Tierras Altas de Bolivia. Una Contribución al Manejo Sustentable de los Andes*. DIVA, Dinamarca.

Fjeldså, J., Kessler, M. 1996. *Conserving the biological diversity of Polylepis Woodlands of Highland of Peru and Bolivia*. NORDECO. Copenhagen, Dinamarca.

Fritts, H. C. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, p. 567.

Gagen, M. Mc Carroll, D. Loader, N. & Robertson, I. 2010. Stables Isotopes in Dendroclimatology: Moving Beyond Potential. In: M.K. Hughes, T.W. Swetnam and H.F. Diaz, eds., *Dendroclimatology: Progress and Prospects. Developments in Paleoenvironmental Research*.

- Gajardo, R. 1994. *La Vegetación Natural de Chile, Clasificación y Distribución Geográfica*, 1^a ed. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. 165 pp
- Innes, J.L. 1991. High altitude and high latitude tree growth in relation to past, present and future global climate change. *Holocene* 1: 168–173. [1] [SEP]
- Kessler M. 1995. The genus *Polylepis* (Rosaceae) in Bolivia. *Candollea* 50: 131-171.
- Kessler, M., 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*, pp. 281–294.
- Körner C. 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Berlin: Springer-Verlag
- Lara, A., Villalba, R., Wolodarsky-Franke, A., Carlos, J., Luckman, B. H., & Cuq, E. 2005. Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35° – 55° S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 879-893.
- Lavergne, A., Daux, V., Villalba, R., Pierre, M., Stievenard, M., & Srur, A. M. (2017). Improvement of isotope-based climate reconstructions in Patagonia through a better understanding of climate influences on isotopic fractionation in tree rings. *Earth and Planetary Science Letters*, 459, 372–380. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2016.11.045>
- Leavitt, S. W., and A. Lara 1994. South American tree rings show declining $\delta^{13}\text{C}$ trend, *Tellus B.*, 46(2), 152–157.
- Le Quesne, C., Stahle, D.W., Cleaveland, M.K., Therrell, M.D., Aravena, J.C., Barichivich, J., 2006. Ancient *Austrocedrus* Tree-Ring Chronologies Used to Reconstruct Central Chile Precipitation variability from A.D. 1200 to 2000. *Journal of Climate* 19: 5731–5744.

Malanson, George P. et al. 2011. Mountain Treelines: A Roadmap for Research Orientation. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 43, 2: 167–177.

McCarroll, D., & Loader, N. J. 2004. Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews*, 23(7–8), 771–801. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2003.06.017>

Morales, M., Villalba, R., Grau, R., Paolini, L., 2004. Rainfall-controlled tree growth in high elevation subtropical treelines. *Ecol.* 85, 3080–3089. [11]
[SEP]

Montory, P. 2013. Cambios multicentenarios en el crecimiento arbóreo en bosques de altura de *Nothofagus dombeyi* en los Andes Valdivianos. Trabajo de titulación, Ingeniero en Conservación de Recursos Naturales. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Universidad Austral de Chile. 26 p.

Morales M. S., Christie D. A., Villalba R., Argollo J., Pacajes J., Silva J. S., Álvarez C. A., Llancabure J. C., Soliz Gamboa C. C. 2012. Precipitation changes in the South American Altiplano since 1300 AD reconstructed by tree-rings. *Climate of the Past*, 8: 653-666.

Morales, M. S., Villalba, R., Grau, H. R., & Paolini, L. (2004). Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology*, 85(11), 3080–3089. <https://doi.org/10.1890/04-0139>

Moya, J. 2006. Desarrollo de las primeras cronologías de Queñoa (*Polylepis tarapacana* Phil.) en el Altiplano de la región de Tarapacá, Chile. Tesis Magíster en Ciencias. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 73 p.

Mundo, I. a., Kitzberger, T., Roig Jument, F. a., Villalba, R., & Barrera, M. D. (2012). Fire history in the *Araucaria araucana* forests of Argentina: human and climate influences. *International Journal of Wildland Fire*. <https://doi.org/10.1071/WF11164>

Peña, M.P. 2016. Variabilidad intraespecífica de los síndromes funcionales asociados a disponibilidad hídrica en bosques de altura: Análisis espacio-temporal en la especie altoandina *Nothofagus pumilio* (Poep. Et End.) Krasser. Tesis Doctor en Ciencias. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile. 146 p.

Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., Morales, M., Srur, A. 2016. Influence of droughts on *Nothofagus pumilio* forest decline across northern Patagonia, Argentina. *Ecosphere* 7

Rodríguez-Catón, M., Andreu-Hayles, L., Morales, M. S., Daux, V., Christie, D. A., Coopman, R. E., Alvarez, C., Rao, M. P., Aliste, D., Flores, F., & Villalba, R. (2021). Different climate sensitivity for radial growth, but uniform for tree-ring stable isotopes along an aridity gradient in *Polylepis tarapacana*, the world's highest elevation tree species. *Tree Physiology*, 41(8), 1353–1371. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab021>

Rodríguez-Catón, M., Andreu-Hayles, L., Daux, V., Vuille, M., Varuolo-Clarke, A. M., Oelkers, R., Christie, D. A., D'Arrigo, R., Morales, M. S., Palat Rao, M., Srur, A. M., Vimeux, F., & Villalba, R. (2022). Hydroclimate and ENSO Variability Recorded by Oxygen Isotopes From Tree Rings in the South American Altiplano. *Geophysical Research Letters*, 49(4). <https://doi.org/10.1029/2021GL095883>

Roden, J., G. Lin, and J. R. Ehleringer. 2000. A mechanistic model for interpretation of hydrogen and oxygen isotope ratios in tree-ring cellulose, *Geochim. Cosmochim. Acta*, 64(1), 21–35, doi:10.1016/S0016-7037(99)00195-7.

Roig, F. 2000. Dendrocronología en los bosques del Neotrópico: Revisión y prospección futura. pp. 103-134. En: F. Roig (ed.) *Dendrocronología en América Latina*, EDIUNC, Mendoza

Roig, F. A., Siegwolf, R., & Boninsegna, J. A. (2006). Stable oxygen isotopes ($\delta^{18}\text{O}$) in *Austrocedrus chilensis* tree rings reflect climate variability in northwestern Patagonia,

Argentina. *International Journal of Biometeorology*, 51(2), 97–105.
<https://doi.org/10.1007/s00484-006-0049-4>

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Reyer, C. P. O. 2017. Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395–402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>

Soliz C., Villalba R., Argollo J., Morales M. S., Christie D. A., Moya J., Pacajes J. 2009. Spatio-temporal variations in *Polylepis tarapacana* radial growth across the Bolivian Altiplano during the 20th century. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281: 296- 330.

Srur, A., Villalba, R., Villagra, P.E., Hertel, D. 2008. Influencias de las variaciones en el clima y en la concentración de CO₂ sobre el crecimiento de *Nothofagus pumilio* en la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 239–256.

Suarez, M. L., Villalba, R., Mundo, I. A., & Schroeder, N. 2015. Sensitivity of *Nothofagus dombeyi* tree growth to climate changes along a precipitation gradient in northern Patagonia, Argentina. *Trees - Structure and Function*, 29(4), 1053–1067.
<https://doi.org/10.1007/s00468-015-1184-5>

Suarez, M. L., Ghermandi, L., & Kitzberger, T. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* - Site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, 92(6), 954–966. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00941.x>

Urrutia-Jalabert, R., Malhi, Y., Barichivich, J., Lara, A., Delgado-Huertas, A., Rodríguez, C. G., & Cuq, E. (2015). Increased water use efficiency but contrasting tree growth patterns in *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile during recent decades. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(12), 2505–2524.
<https://doi.org/10.1002/2015JG003098>

Veblen T.T., Ashton D.H., Schlegel F.M., A.T. Veblen. 1977. Plant Succession in a timberline depressed by Vulcanism in South-Central Chile. *Journal of Biogeography*, 4(3): 275-294.

Veblen, T.T., Donoso, C., Kitzberger, T., Rebertus A. 1996. The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests (eds) Veblen T.T., Hill R., Reid J. Ecology of Southern Chilean and Argentinean Nothofagus Forests. 293-353 p.

Villalba, R., Boninsegna, J., Veblen, T.T., Schmelter, A., & Rubulis S. 1997. Recent trends in Tree-rings Records from High Elevation Sites in the Andes of Northern Patagonia. *Climatic Change* 36: 425–454

Whittaker, R.H. 1967. Gradient Analysis of Vegetation. *Biological Reviews*, 42: 207-264.
doi:[10.1111/j.1469-185X.1967.tb01419.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1967.tb01419.x)

CAPÍTULO 2

Los isótopos de $\delta^{18}\text{O}$ en anillos de crecimiento de *Polylepis tarapacana* registran la variabilidad hidro – climática en los Andes Tropicales

2.1 Resumen

Isotopos estables son comúnmente usados para estudiar la respuesta de los árboles a la variabilidad del clima. Esto resulta especialmente importante en lugares semiáridos el Altiplano en Sudamérica, donde proyecciones futuras indican un aumento de la temperatura media y una disminución de las precipitaciones. Los objetivos de este estudio fueron identificar los principales patrones espacio-temporales en base a una red de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *Polylepis tarapacana* (17° y 21° S) durante el periodo 1900 – 2007, y determinar las relaciones entre los principales patrones espacio – temporales de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ y variables climáticas y ambientales a escala mensual y estacional. Las cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de los anillos de crecimiento de *Polylepis tarapacana* fueron evaluadas con un Análisis de Componentes Principales (ACP), y análisis de correlación simple entre los PCs de $\delta^{18}\text{O}$ y variables ambientales. Los resultados muestran un claro gradiente latitudinal norte – sur en los valores de $\delta^{18}\text{O}$, y un primer componente principal que agrupó a los cuatro sitios del norte de la distribución y explica el 63% de la varianza. Las correlaciones entre los PCs y las variables ambientales registraron valores significativos durante el verano austral (Diciembre – Febrero) en la estación actual de crecimiento, destacando una relación negativa con la precipitación ($r =$

-0.74), temperatura ($r = 0.65$) y humedad del suelo entre 0 y 10 cm ($r = -0.65$) y 10 – 40 cm ($r = -0.73$). Asimismo, fueron encontrados valores significativos positivos entre campos grillados de déficit de presión de vapor (DPV; Diciembre – Febrero) y el PC1 de $\delta^{18}\text{O}$ en los Andes Tropicales. La inclusión de variables ambientales en los análisis como la humedad del suelo y el DPV contribuyeron significativamente a la comprensión del hidro – clima en esta región de los Andes Tropicales, la cual no había sido previamente evaluada por otros estudios.

2.2 Introducción

Isotopos estables en la celulosa de anillos de árboles son una valiosa herramienta para estudiar la variabilidad del clima pasado (Treydte et al 2006). La resolución anual e incluso estacional de los anillos de crecimiento arbóreo, la conservación de la señal isotópica a través del tiempo y la relación de isotopos estables con parámetros ambientales como la precipitación o temperatura media del aire han permitido utilizarlos para realizar reconstrucciones de variable climáticas complementando reconstrucciones generadas a partir del ancho de anillos de crecimiento (Leavitt y Long 1991, Gagen et al 2010). En el caso de los isotopos estables de oxígeno, inferidos a través de la medición de la tasa de $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ expresada como $\delta^{18}\text{O}$ en el CO_2 atmosférico proveen información crucial acerca del intercambio gaseoso entre la atmosfera y el agua de las hojas de los árboles (Farquhar y Lloyd 1993). Se ha documentado que el $\delta^{18}\text{O}$ en los anillos de crecimiento es influenciado por tres variables: 1) variabilidad temporal en el contenido isotópico de las

fuentes de agua usada por las plantas, 2) enriquecimiento isotópico en la transpiración de las hojas controlado por el déficit de presión de vapor (DPV) y 3) el porcentaje de intercambio isotópico de oxígeno post-asimilación antes y durante la síntesis de celulosa (Roden et al 2000; Treydte et al 2014; Szejner et al 2020). De allí, la importancia de examinar posibles relaciones entre el $\delta^{18}\text{O}$ en los anillos de crecimiento y la humedad del suelo, debido a la potencial relación entre el valor de $\delta^{18}\text{O}$ en la precipitación (fuente de agua), la humedad contenida en el suelo y el $\delta^{18}\text{O}$ en los anillos de crecimiento, probablemente relacionada a la evaporación del agua del suelo, y el por consiguiente enriquecimiento del valor isotópico que puede alcanzar esta agua que finalmente es absorbida por los árboles. Patrones en $\delta^{18}\text{O}$ de la fuente de agua reflejan evaporación y condensación dentro de las masas de aire a diferentes latitudes y distancias desde las fuentes del océano en escalas espaciales y temporales (Dansgaard 1964). La humedad del suelo también afecta directamente el crecimiento arbóreo, ya que, es el agua que queda disponible para la absorción de las raíces y puede ser utilizada como un potencial testigo para determinar la disponibilidad de agua en el suelo (Kim et al 2020). Debido a la ausencia de mediciones in-situ de humedad del suelo, el uso de mediciones basadas en mediciones de satélites, reanálisis climático y asimilación de datos, resulta clave para evaluar esta variable con procesos ecológicos (Martens et al 2017). Investigaciones previas entre productos grillados de humedad del suelo y el crecimiento radial de especies arbóreas registraron correlaciones positivas, por ejemplo, en una región semi-árida de Chile $30^\circ - 37^\circ\text{S}$ (González-Reyes et al 2020), y también en Chile centro-sur (Muñoz et al 2014). Otra variable a considerar es el DPV el cual ha sido determinado como un

importante controlador de la conductancia estomática (Roden et al 2000, Treydte et al 2014). El DPV es la diferencia entre la cantidad de humedad en el aire y la cantidad de humedad que el aire puede mantener cuando está saturado. Cuando aumenta el DPV se reduce la cantidad de humedad del aire en relación con su capacidad y el aire es más seco (Rawson et al 1977), por lo que la transpiración de la hoja aumenta y se produce un enriquecimiento en $\delta^{18}\text{O}$ debido a la evaporación preferencial del isotopo más liviano (Roden et al 2000).

Polylepis tarapacana es la especie arbórea que crece a más altitud en el mundo (5200 m a.s.l.; Gosling et al 2009), y en un ecosistema altamente amenazado principalmente debido al incremento de la temperatura del aire y a la disminución de las precipitaciones proyectada para las siguientes décadas (Minvielle y Garreaud 2011, Neukom et al 2015). Esta especie debido a lo distinguible de sus anillos de crecimiento y a la longevidad de sus individuos que pueden alcanzar los 700 años de edad (Morales et al 2012), ha sido utilizada ampliamente como testigo ambiental para reconstruir precipitaciones e índices de sequía en la región altiplánica (Morales et al 2012, Morales et al 2020, Morales et al 2022). *P. tarapacana* crece en el Altiplano, una región semiárida que se caracteriza por una reducida estacionalidad de la temperatura media, pero una fuerte estacionalidad en las precipitaciones con inviernos fríos y secos, y veranos fríos y lluviosos (Garreaud et al 2003; Vuille et al 2000). La precipitación es concentrada en los meses de verano (Diciembre a Febrero) con más del 75% del total de la precipitación anual (Aceituno 1988). El origen de la precipitación de verano proviene de la cuenca amazónica y se extiende hacia el sur a través de los Andes, asociado con la circulación del

monzón sudamericano (Vera et al 2006). Por lo que la precipitación total de verano tiene una tendencia a la disminución a medida que se avanza hacia el sur del Altiplano (Garreaud et al 2003). Estudios dendroclimáticos que analizaron los ancho de anillos y variables climáticas encontraron una fuerte relación positiva entre la precipitación de la estación previa de crecimiento y el crecimiento radial de *P. tarapacana* (Morales et al 2012, Rodríguez-Catón et al 2021). Estudios recientes que incluyen análisis de isotopos estables con la especie *P. tarapacana* han determinado la relación de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ con variables climáticas. Estos estudio indican una relación negativa entre el $\delta^{18}\text{O}$ y la precipitación, y una relación positiva con la temperatura media del aire en la temporada actual de crecimiento (Rodríguez-Catón et al 2021). Asimismo, a través de un gradiente ambiental de aridez se encontró una alta coherencia en los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de la celulosa de *P. tarapacana* y se le determinó como un testigo ambiental adecuado y confiable para la reconstrucción de precipitaciones en el sur del altiplano (Rodríguez-Catón et al 2022). Estos análisis incluyeron sitios ubicados en la vertiente oriental y occidental de los Andes en el sur del Altiplano. En este sentido, resulta relevante comprender la respuesta hidroclimática de *P. tarapacana* en sitios ubicados al suroeste del Altiplano.

De esta forma, la presente investigación tiene como objetivo principal determinar la señal climática y ambiental de *P. tarapacana* en una red de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ compuesta por seis sitios ubicados en un gradiente latitudinal de disponibilidad de agua de aproximadamente 450 km, ubicado en el suroeste del Altiplano sudamericano. Los objetivos específicos son: a) identificar los principales patrones espaciales y temporales en una red de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *Polylepis tarapacana* para el periodo 1900 – 2007,

b) determinar las relaciones entre los principales patrones espacio – temporales de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ y variables climáticas y ambientales a escala mensual y estacional.

2.3 Métodos

2.3.1 Área de estudio

Se realizaron colectas de muestras entre los años 2008 y 2017 en la región suroeste de los Andes centrales con el objetivo de realizar estudios dendroclimáticos. Seis sitios de *Polylepis tarapacana* a través de un gradiente latitudinal de aridez de aproximadamente 450 km de extensión y localizados entre los 17° y 21° S fueron muestreados (Tabla 1, Figura 1A y B). Los sitios están localizados sobre los 4000 m de altitud, y en pendientes moderadas y suelos de origen volcánico. Estos sitios se ubican en el Altiplano, región que presenta un extenso y semiárido plateau por encima de los 4000 m de altitud, y con un ancho promedio de 300 km y ubicado entre los 15°S y 23°S (Charrier y Muñoz 1997). En el Altiplano las cumbres de las montañas alcanzan generalmente los 6000 m de altitud. Debido a la elevación de los Andes en esta región, las montañas actúan como obstáculo a la circulación troposférica generando dos regiones climáticas contrastantes: una ubicada al este de tierras bajas tropicales con alta humedad y precipitación, y otra al oeste ubicada en el desierto de la costa Pacífica (Garreaud et al 2003). Los sitios de estudio se encuentran en el suroeste del Altiplano donde el clima se caracteriza por ser del tipo semiárido, y con valores bajos de precipitación media anual, registrando 277 mm el sitio más al norte (SUR) y 202 mm de precipitación en el sitio con la distribución más al sur (IRR; Figura 1C). La temperatura media anual es relativamente baja y homogénea a través del gradiente latitudinal registrando una media anual en SUR de 3.8 °C y de 3.6 °C en IRR. Para cada

sitio de estudio fue desarrollado un ciclo mensual de precipitación y temperatura, utilizando los datos CR2Met (disponibles en: <https://mawun.cr2.cl/>) para la precipitación. Estos datos presentan una resolución espacial de $0.05^\circ \times 0.05^\circ$ (aproximadamente 5 km), y cubren el periodo 1981-2021 (Figura 1C). En el caso de la temperatura, se utilizaron los datos de ERA 5 con una resolución de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$, cubriendo el periodo 1959 – 2021 (Hersbach et al 2020; Figura 1C).

La especie estudiada es *Polylepis tarapacana* la cual es una angiosperma siempreverde que crece a lo largo del altiplano entre los 16°S y 22°S , y desde los 4200 a 5200 m de altitud (Argollo et al 2004). *P. tarapacana* es un árbol pequeño con múltiples fustes los que pueden alcanzar los 4 m de altura, 40 cm de diámetro y 700 años de edad (Moya 2006, Morales et al 2012). Esta especie crece en condiciones de aridez, alta radiación solar y alta amplitud térmica donde pueden registrarse diferencias de hasta 16°C entre el día y la noche (Aceituno 1996, García-Plazaola et al 2015).

2.3.2 Construcción de cronologías y preparación de muestras para análisis de isótopos

Secciones transversales desde uno de los múltiples fustes y material subfósil de *P. tarapacana* dispersado en el suelo fueron colectados en cada sitio de estudio (Morales et al 2012, Tabla 1). El objetivo original para el desarrollo de estas cronologías fue analizar relaciones entre ancho de anillos y variables climáticas. De allí que las muestras fueron preparadas siguiendo técnicas dendrocronológicas estándar para este tipo de análisis (Stokes y Smiley 1968). Para el fechado de las muestras fue usada la convención de

Schulman (1956) para el Hemisferio Sur, la cual asigna a cada anillo de crecimiento la fecha del año calendario en el cual el crecimiento arbóreo comenzó. Los anchos de anillos fueron medidos bajo un microscopio con una estación de medición Velmex (Velmex Inc., Bloomfield NY, USA) con una precisión cercana a 0,001 mm y conectada a un computador. Para identificar cuantitativamente potenciales errores en el cofechado debido a anillos parcialmente ausentes, anillos falsos o mediciones incorrectas fue usado el programa COFECHA (Holmes 1983). Cada serie fue destendenciada usando una curva exponencial negativa usando el programa ARSTAN (Cook et al 1990). El procedimiento de estandarización remueve los efectos del decrecimiento de los ancho de anillos relacionado a la edad, efectos de la competencia y disturbios en los árboles (Fritts 1976). Este procedimiento estandariza las series de ancho de anillos, reduce la varianza entre las muestras y los transforma a valores de índice adimensional. La calidad de las cronologías fueron evaluadas usando la Señal de la Población Expresada (EPS sigla en inglés), la cual estima la aproximación de una cronología media con un número finito de árboles a una cronología hipotéticamente perfecta basada en un número infinito de árboles (Cook et al. 1990). Para calcular el EPS, usamos una ventana de 30 años con un traslape de 15 años entre ventanas adyacentes.

Después de ser datados, en cada cronología de ancho de anillos se seleccionaron cinco árboles para realizar análisis de isótopos. Los criterios usados para la selección fueron: 1) Árboles con el último anillo conocido, con anillos anchos y distinguibles, 2) árboles con edades mayores a los 150 años para evitar posibles efectos relacionados a la edad, 3) series con valores altos de correlación con las demás series pertenecientes a la cronología. Cada anillo de crecimiento de las cinco series seleccionadas fue cortado

manualmente como láminas delgadas usando un bisturí bajo el microscopio y agrupándolos en una muestra combinada, considerando el periodo 1900 – 2007. De esta forma, por ejemplo el año 1901 fue cortado en cada una de las cinco series seleccionadas y después combinada en una sola muestra contenida en un tubo eppendorf que representa el año 1901 y lo mismo fue realizado para lograr las muestras de los años restantes. Así se elaboraron seis cronologías combinadas de isótopos estables de $\delta^{18}\text{O}$ de *Polylepis tarapacana*. Debido a lo angosto de los ancho de anillos (0.43 a 0.66 mm en promedio, Tabla 1) y por consiguiente la dificultad para distinguir entre madera temprana y tardía en *P. tarapacana*, muestras de todo el anillo fueron preparadas para los análisis isotópicos. Para conocer la variabilidad en composición isotópica entre los árboles analizamos los árboles por separado en cada cambio de década desde 1900 al 2000 (Figura S1). La celulosa de la madera fue extraída para evitar las variaciones isotópicas causadas por los contenidos variables de otras fracciones estructurales y no estructurales de la madera. Este procedimiento se llevó a cabo siguiendo la metodología desarrollada por Loader et al (1997). Después la celulosa fue homogeneizada con un dispositivo ultrasónico y se liofilizó. A continuación, la celulosa de cada año se empaquetó en cápsulas de estaño con pesos entre 160 y 200 microgramos. Por último, las mediciones de isótopos fueron realizadas usando un Espectrómetro de Masa de Relación Isotópica (Thermo Scientific, Germany). Las mediciones generaron seis series de tiempo de $\delta^{18}\text{O}$ con resolución anual que representaban un conjunto de cinco árboles desde 1900 al 2007, y series temporales de $\delta^{18}\text{O}$ de árboles individuales con resolución decadal desde 1900 al 2000. Los valores de $\delta^{18}\text{O}$ se expresaron en notación por mil (‰).

$$\delta\text{‰} = [(R_{\text{muestra}} - R_{\text{estandar}}) / R_{\text{estandar}}] * 1000$$

Donde R es la tasa entre el isótopo más pesado y el más liviano en relación con el Agua Oceánica Media de Viena (Vienna Standard Mean Ocean Water for $\delta^{18}\text{O}$; VSMOW) para $\delta^{18}\text{O}$.

2.3.3 Datos climáticos

Para evaluar las relaciones entre isótopos y el clima utilizamos series regionales de precipitación y temperatura. Los registros climáticos de precipitación se obtuvieron promediando anomalías de 32 estaciones meteorológicas y los de temperatura promediando cuatro estaciones (Morales et al 2012, Rodríguez-Catón et al 2021). Las estaciones meteorológicas utilizadas están ubicadas en Chile, Bolivia, Argentina y Perú (Ver detalles Tabla S1). Las series regionales de precipitación y temperatura media abarcaron los periodos 1950 – 2008 y 1951 – 2008, respectivamente. Los datos de humedad del suelo a dos profundidades (0 – 10 cm y 10 – 40 cm) fueron obtenidos del producto FLDAS (sigla en inglés Land Data Assimilation System; McNally 2018). Estos datos presentan una resolución temporal mensual, y cubren el periodo 1982 – 2022 y su resolución espacial es de $0.1^\circ \times 0.1^\circ$. Estos datos son obtenidos libremente desde https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/FLDAS_NOAH01_C_GL_M_001/summary?keywords=FLDAS. En el caso de los datos del DPV, estos fueron calculados a partir de datos de temperatura media y humedad relativa de datos grillados generados por el CRU (sigla en inglés del Climate Research Unit) cubriendo el periodo 1900 – 2021. Lo primero fue

calcular la saturación de presión de vapor e_s en milibares siguiendo a Hartman (2016), y en base a la siguiente ecuación.

$$e_s = 6.11 * \exp\left(\frac{L}{Rv}\left(\frac{1}{273} - \frac{1}{T}\right)\right)$$

Donde L es el calor latente de evaporación, $2.5 \times 10^6 \text{ J Kg}^{-1}$, Rv es el gas constante para el vapor de agua $461 \text{ J K}^{-1} \text{ Kg}^{-1}$ y T es la temperatura en grados Kelvin.

Después de logrado el e_s fue calculado el déficit de presión de vapor (DPV) con la siguiente formula:

$$vpd = e_s * (100 - RH)/100$$

Donde RH es la humedad relativa en porcentaje.

2.3.4 Análisis de patrones espacio-temporales

Se realizó un análisis de componente principal (ACP), basado en una matriz de correlación, para identificar la señal común entre los seis sitios con cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana* utilizando solamente los primeros dos componentes (PC1 y PC2). Posteriormente, se correlacionaron las series de los dos primeros PCs destendenciados con las series regionales destendenciadas de precipitación, temperatura y humedad del suelo (0 – 10 cm y 10 – 40 cm). Para quitar la tendencia de autocorrelación de los dos primeros PCs, primero se removió la autocorrelación de las cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ con un modelo autorregresivo y posteriormente se realizó un análisis de componentes principales. De este forma, se obtuvieron PC1 y PC2 con una versión destendenciada las que finalmente fueron utilizadas para los análisis de correlación. Para construir series regionales de precipitación, temperatura y humedad del suelo los datos obtenidos a partir de coordenadas de los seis

sitios de estudio fueron normalizados, destendenciados con un modelo autorregresivo, y luego fueron promediados a nivel mensual. Luego de lograr las series de PCs de $\delta^{18}\text{O}$ y las series de variables climáticas destendenciadas considerando un periodo de 20 meses desde septiembre del año anterior hasta abril del año en curso se computó análisis de correlación usando el paquete treeclim en R (Zang y Biondi 2015) el cual se puede utilizar libremente en el software estadístico R (R Development Core Team 2021).

Se emplearon mapas de correlación de Pearson, obtenidos entre el DPV y los PC1 y PC2 de $\delta^{18}\text{O}$. Se consideraron 16 combinaciones de meses correspondientes a la estación previa y actual de crecimiento. Se utilizaron las series de tiempo del DPV y PCs de $\delta^{18}\text{O}$ destendenciadas utilizando un modelo autoregresivo. Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando el software R- project (R Development Core Team 2021).

2.4 Resultados

2.4.1 Cronologías de isotopos estables de oxígeno

Seis cronologías compuestas de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de los anillos de crecimiento de *Polylepis tarapacana* abarcando el periodo común 1900 al 2007 fueron construidas (Figura 2). Los valores medios de $\delta^{18}\text{O}$ mostraron un claro gradiente norte – sur a través de los sitios de estudio (Figura 2 y 3A). Valores empobrecidos en $\delta^{18}\text{O}$ fueron encontrados en los sitios con distribución norte, y con una mediana de 28.93 ‰ para el sitio SUR sitio con la distribución más al norte y de 33.04 ‰ para IRR (sitio con la distribución más al sur; Figura 2). Por otra parte, una coherencia en los valores de $\delta^{18}\text{O}$ fueron encontrados a

través de todo el gradiente y en el tiempo considerado en este estudio. En general, las cronologías han exhibido un decrecimiento en sus valores $\delta^{18}\text{O}$ alrededor de 1910, seguida de una recuperación en torno a la media hasta fines de la década de los 60s. Un decrecimiento en los valores de $\delta^{18}\text{O}$ fue encontrado a comienzos de la década del 70s con un posterior aumento a inicios de los 80s con un nuevo decrecimiento a mediados de los 80s y un aumento a comienzos de los 90s. Desde mediados de los 90s al 2007 los valores de las cronologías de SUR, GUA, SME y QUE permanecieron coherentes y estables en torno a la media mientras que COL e IRR mostraron un leve aumento en el valor de sus amplitudes (Figura 3A). En cuanto a la señal regional que presentan las cronologías aplicando el Análisis de Componente Principal (ACP), el primer componente principal (PC1) de $\delta^{18}\text{O}$ ha retenido el 63% de la varianza común a través de los sitios estudiados (Figura 3A), y las cargas de este primer componente fueron mayormente aportadas desde los sitios del norte (SUR, GUA, SME y QUE), aunque igualmente se registraron valores altos en las cargas en los sitios del sur COL e IRR (Figura 3B). Adicionalmente, el análisis de isotopos a escala decadal, hecho para conocer la variabilidad de $\delta^{18}\text{O}$ de los árboles considerados en cada una de las cronologías compuestas de $\delta^{18}\text{O}$, mostró una alta coherencia (Figura S1).

2.4.2 Relación entre isotopos de oxígeno y variables climáticas

La precipitación y el primer componente principal (PC1) de $\delta^{18}\text{O}$ registraron valores negativos y significativos de correlación de Pearson durante los meses del verano del Hemisferio Sur (Diciembre, Enero y Febrero; Figura 4) los más lluviosos en el suroeste

del Altiplano ($p < 0.01$, $r = -0.74$). Contrariamente, el PC1 de $\delta^{18}\text{O}$ y la temperatura media registró coeficientes de correlación significativos positivos durante el verano (dEF), mostrando su mayor valor de correlación ($r = 0.65$, $p < 0.01$). En el caso del PC2 de $\delta^{18}\text{O}$, este no obtuvo correlaciones significativas con la precipitación y temperatura media. El PC1 de $\delta^{18}\text{O}$ mostró correlaciones significativas y negativas con la humedad del suelo de 0 a 10 cm y 10 a 40 cm de profundidad en los meses de verano desde diciembre a enero ($p < 0.01$; $r = -0.65$ y $r = -0.73$, respectivamente). El PC2 de $\delta^{18}\text{O}$ y la humedad del suelo de 0 a 10 cm de profundidad presentó correlación positiva significativa ($p < 0.01$) en octubre ($r = 0.46$). En contraste, entre el PC2 de $\delta^{18}\text{O}$ y la humedad del suelo de 10 a 40 cm de profundidad no se observó una significancia estadística en sus correlaciones.

2.4.3 Relación entre el DPV y cronologías de *P. tarapacana*

El PC1 de $\delta^{18}\text{O}$ registró una positiva relación espacial con el DPV en los meses de Diciembre, Enero y Febrero (DEF) de la estación actual de crecimiento a través del suroeste del altiplano. Además de la correlación local entre los sitios en el PC1 de $\delta^{18}\text{O}$ y el DPV, existe una fuerte correlación positiva entre estas variables hacia los Andes centrales desde 10°N hasta los 21°S (Figura 5). Además, una alta consistencia en los patrones de correlación a escala regional de los Andes ha sido observada entre el DPV y precipitación de verano (DEF), y entre el DPV y la temperatura (DEF). Por otro lado, una correlación negativa y positiva, y en ambos significativa, ha sido obtenida con la precipitación y la temperatura ($p < 0.05$), respectivamente (Figura S2).

2.5 Discusión

2.5.1 Patrones espacio-temporales de las cronologías

Las cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ permitieron identificar un claro gradiente norte – sur, y con un aumento de los valores medios de $\delta^{18}\text{O}$ hacia los sitios del sur (Figura 2). Este resultado fue concordante a lo esperado debido principalmente a la tendencia que presenta la aridez, incrementado hacia el sur. Estas condiciones que pueden resultar en un enriquecimiento de $\delta^{18}\text{O}$ del agua de la hoja de *P. tarapacana* debido a la evaporación del isótopo más liviano ^{16}O (Barbour et al 2004). Si bien este hallazgo concuerda con lo esperado por la tendencia a la aridez de los sitios del sur, es contraria a la teoría de destilación (Dansgaard 1964) en donde se esperaban valores más enriquecidos de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de los árboles ubicados más cerca del origen de la fuente de agua, en este caso el Océano Atlántico Tropical y la cuenca del Amazonas (Garreaud et al 2003). Aun cuando los resultados en este aspecto son contrarios a lo esperado, son consistentes con los encontrados por Rodríguez-Catón et al (2021) y Rodríguez-Catón et al (2022). Según estos autores el aumento de los valores de $\delta^{18}\text{O}$ observados hacia los sitios del sur puede estar relacionado al mayor monto de precipitaciones en el norte más cerca de la cuenca del Amazonas, por lo que se produce un empobrecimiento en $\delta^{18}\text{O}$ de la precipitación lo que tiene como consecuencia valores más bajos de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de *P. tarapacana* en los sitios con una mayor cantidad de precipitación. También se le atribuye a los reducidos valores de precipitación hacia el sur, por lo tanto, una baja cobertura de nubes lo cual puede implicar mayores montos de radiación solar, podría estar provocando mayor evaporación del agua del suelo en los meses de invierno antes del comienzo del monzón

sudamericano y por consiguiente un enriquecimiento en $\delta^{18}\text{O}$ del agua que será utilizada por las plantas para su crecimiento. Evidencia de esta evaporación del agua del suelo se puede encontrar en nuestros resultados cuando encontramos una relación positiva y significativa entre el DPV de julio y el $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de *P. tarapacana* del PC2 ($r = 0.41$). Otra posible razón para este gradiente norte – sur en aumento es la posible influencia de otra fuente de agua proveniente de una región distinta a la cuenca del Amazonas con valores más enriquecidos en $\delta^{18}\text{O}$ de precipitación (Rodríguez-Catón et al 2021).

En este estudio se ha registrado una alta coherencia espacio-temporal entre las cronologías combinadas de $\delta^{18}\text{O}$ desarrolladas (Figura 3A y B). Se ha registrado un valor ligeramente mayor de correlación entre los sitios ubicados hacia el norte del gradiente latitudinal (sitios SUR, GUA, SME y QUE contenidos en el PC1, Figura 3A y B). Este resultado concuerda con los encontrados en la celulosa de anillos de crecimiento de especies arbóreas creciendo en los Andes Tropicales y el Altiplano (Brienen et al 2012, Baker et al 2015, Baker et al 2022, Rodríguez-Catón et al 2022), las cuales a pesar de sus distancias muestran una alta coherencia entre las series de $\delta^{18}\text{O}$ y confirman la influencia de una señal común regional actuando sobre el $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de *P. tarapacana*, *Cedrela montana* creciendo en Ecuador y *C. odorata* en Bolivia (Figura S5).

2.5.2 Relaciones entre los PCs de $\delta^{18}\text{O}$ y variables climáticas

El clima del altiplano donde crece *Polylepis tarapacana* se caracteriza por una concentración de las precipitaciones y un aumento de la temperatura media durante los meses del verano austral (Figura 1C), y por consiguiente un incremento en los valores de

humedad relativa y DPV (Figura S3), cuando el monzón sudamericano alcanza su mayor actividad (Vera et al 2006). Bajo este contexto climático, la respuesta en $\delta^{18}\text{O}$ en *P. tarapacana* a las variables consideradas en este estudio (precipitación, temperatura media, humedad del suelo 0 – 10 cm y 10 – 40 cm y VPD) concuerdan con lo esperado. En primer lugar, variables relacionadas con la humedad en el ambiente tuvieron una relación negativa con el $\delta^{18}\text{O}$ (Figura 4A), lo que es consistente con un empobrecimiento de $\delta^{18}\text{O}$ cuando las precipitaciones aumentan. Esto ocurre porque al aumentar la humedad relativa el ambiente no demanda agua desde la hoja por lo que no incrementa la evaporación del agua de la hoja, los estomas permanecen abiertos y no hay enriquecimiento en $\delta^{18}\text{O}$ (Roden et al 2000). En segundo lugar, las variables temperatura media y DPV han exhibido una relación positiva con el $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana*, lo que es consistente con un enriquecimiento en $\delta^{18}\text{O}$ cuando la temperatura y DPV aumentan provocando la evaporación del agua de la hoja y el isótopo liviano se evapora (Roden et al 2000). Otros aspectos importantes de destacar son las relaciones estadísticamente significativas entre $\delta^{18}\text{O}$ y variables climáticas obtenidas principalmente durante la estación actual de crecimiento. Esto indicaría que los azúcares utilizados para la síntesis de celulosa son fijados en la hoja durante la estación de crecimiento en curso (Rathgeber et al 2016).

Durante el invierno y comienzos de primavera el Altiplano es relativamente seco y frío (Figura 1C) con valores bajos de humedad relativa, DPV (Figura S3) y un descenso de la temperatura media, y de acuerdo a datos modelados de la fuente de agua valores enriquecidos en $\delta^{18}\text{O}$ (Fiorella et al 2022; Figura S4). En los sitios ubicados en el sur del gradiente latitudinal (COL e IRR ; PC2) muestran relaciones positivas con el DPV de Julio (previo al comienzo del monzón), cuando los valores de $\delta^{18}\text{O}$ de la fuente de agua están

más enriquecidos (Figura S4) y además cuando la temperatura comienza a aumentar (Figura 1C). Es en este periodo del año cuando la probabilidad de un enriquecimiento del agua del suelo por evaporación aumentan (Araguas-Araguas et al 1998, Bhattacharya et al 2003). Este enriquecimiento en $\delta^{18}\text{O}$ del agua del suelo podría ser fijada en la etapa temprana de la estación de crecimiento pudiéndose diferenciar estos valores de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de *P. tarapacana* de la etapa más avanzada. De allí, que se sugiere considerar la posibilidad de dividir los anillos de crecimiento de *P. tarapacana* en madera temprana y tardía tal como se ha hecho con estudios realizados en áreas afectadas por el monzón norteamericano, y donde se ha determinado la influencia estacional e interanual de variabilidad climática en el contenido isotópico en la celulosa de los anillos de crecimiento (Szejner et al 2018).

La correlación positiva entre el $\delta^{18}\text{O}$ y el DPV en los meses de verano sugieren un aumento de los valores de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa cuando aumenta el DPV. Esto indica que cuando existen condiciones más secas en el ambiente, la transpiración de la hoja es mayor por lo que se evapora el isótopo más liviano de oxígeno el ^{16}O enriqueciendo la celulosa en el más pesado el ^{18}O . Esta relación positiva entre el DPV y el $\delta^{18}\text{O}$ se muestra para una amplia región de Sudamérica con una fuerte relación en los Andes Tropicales (Figura 5). En estudios recientes se ha reportado un incremento en valores de DPV en la cuenca del Amazonas (Barkhordarian et al 2019). Este escenario, caracterizado por un ambiente más seco ha tenido como consecuencia una reducción en el crecimiento de la vegetación después de la década de los 90s (Yuan et al 2019). Debido a las significativas relaciones entre el DPV y $\delta^{18}\text{O}$ encontradas en este estudio, además de la importancia que esta variable puede tener en el crecimiento arbóreo y a la tendencia al incremento proyectada

para el DPV (CITAR), es que este estudio sugiere que esta variable sea considerada para contribuir al conocimiento del ciclo hidrológico en esta región de Sudamérica, en la cual se proyecta un incremento en las temperatura y disminución de las precipitaciones.

Los resultados aquí reportados muestran que la precipitación y temperatura media son variables que controlan fuertemente el $\delta^{18}\text{O}$ durante los meses de verano (Diciembre a Febrero), consistente con lo reportado por Rodríguez-Catón et al (2021) y Rodríguez-Catón et al (2022). Además, una fuerte relación entre la humedad del suelo y el PC1 de $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana* durante el verano de la estación actual de crecimiento es reportada en este estudio, la cual no ha sido previamente evaluada en esta región de Sudamérica. Por lo que la inclusión de estas variables ambientales mejoran la comprensión del hidroclima en la región Andina Tropical. Además las seis cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ resultaron útiles para conocer la respuesta de *P. tarapacana* a la variabilidad climática, y además resultan ser complementarias y concordantes a los resultados encontrados previamente utilizando cronologías de ancho de anillos y $\delta^{18}\text{O}$ de la misma especie en el sur del Altiplano.

2.6 Bibliografía

Aceituno P. (1988). On the functioning of the southern oscillation in the South America, sector. Part I: Surface Climate. *Monthly Water Review* 116: 505-524.

Aceituno., P. (1996). Elementos del clima en el Altiplano sudamericano. Revista geofísica. In *Revista geofísica* (Issue 44). Instituto Panamericano de Geografía e Historia.

<https://biblat.unam.mx/es/revista/revista-geofisica/articulo/elementos-del-clima-en-el-altiplano-sudamericano>

Argollo, J., Soliz, C., & Villalba, R. (2004). Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 39(1), 5-24 http://www.scielo.org.bo/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1605-25282004000700002&lng=es&tlng=.

Araguás-Araguás, L., Froehlich, K., & Rozanski, K. (1998). Stable isotope composition of precipitation over southeast Asia. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 103(D22), 28721–28742. <https://doi.org/10.1029/98JD02582>

Arco Molina, J. G., Helle, G., Hadad, M. A., & Roig, F. A. (2019). Variations in the intrinsic water-use efficiency of North Patagonian forests under a present climate change scenario: Tree age, site conditions and long-term environmental effects. *Tree Physiology*, 39(4), 661–678. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy144>

Baker, J. C. A., Hunt, S. F. P., Clerici, S. J., Newton, R. J., Bottrell, S. H., Leng, M. J., Heaton, T. H. E., Helle, G., Argollo, J., Gloor, M., & Brienen, R. J. W. (2015). Oxygen isotopes in tree rings show good coherence between species and sites in Bolivia. *Global and Planetary Change*, 133, 298–308. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2015.09.008>

Baker, J. C. A., Cintra, B. B. L., Gloor, M., Boom, A., Neill, D., Clerici, S., Leng, M. J., Helle, G., & Brienen, R. J. W. (2022). The Changing Amazon Hydrological Cycle—Inferences From Over 200 Years of Tree-Ring Oxygen Isotope Data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 127(10). <https://doi.org/10.1029/2022JG006955>

Barbour MM, Roden JS, Farquhar GD, Ehleringer JR (2004) Expressing leaf water and cellulose oxygen isotope ratios as enrichment above source water reveals evidence of a Péclet effect. *Oecologia* 138:426–435.

Barkhordarian, A., Saatchi, S. S., Behrangi, A., Loikith, P. C., & Mechoso, C. R. (2019). A Recent Systematic Increase in Vapor Pressure Deficit over Tropical South America. *Scientific Reports*, 9(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51857-8>

Bhattacharya, S. K., Froehlich, K., Aggarwal, P. K., & Kulkarni, K. M. (2003). Isotopic variation in Indian Monsoon precipitation: Records from Bombay and New Delhi. *Geophysical Research Letters*, 30(24). <https://doi.org/10.1029/2003GL018453>

Brienen, R. J. W., Helle, G., Pons, T. L., Guyot, J. L., & Gloor, M. (2012). Oxygen isotopes in tree rings are a good proxy for Amazon precipitation and El Niño-Southern Oscillation variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(42), 16957–16962. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205977109>

Cook, E. R., Briffa, K., Shiyatov, S., and Mazepa, V. (1990). Tree ring standardization and growth-trend estimation, in Cook, E. and Kairiuktis, L. (eds.). *Methods of Dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 104-132

Charrier R., N. Muñoz. 1997. Geología y tectónica del altiplano chileno. Departamento de geología, Facultad de Ciencias Físicas y Matemáticas, Universidad de Chile.

Dansgaard, W. (1964). Stable isotopes in precipitation. *Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography*, 16(4), 436. <https://doi.org/10.3402/tellusa.v16i4.8993>

Farquhar, G., Lloyd, J. (1993). Carbon and Oxygen Isotope Effects in the Exchange of Carbon Dioxide between Terrestrial Plants and the Atmosphere. (Ed) Mooney, H. A., Bazzaz, F., Chapin, F. S., Ehleringer, J. R., Pearcy, R. W., & Caldwell, M. M. *Physiological Ecology A Series of Monographs, Texts, and Treatises*.

Fiorella, Richard; Siler, Nicholas; Nusbaumer, Jesse; Noone, David (2021), Enhancing understanding of the hydrological cycle via pairing of process-oriented and isotope ratio tracers, Dryad, Dataset, <https://doi.org/10.5061/dryad.8w9ghx3mr>

Fritts, H. C. 1976. Tree Rings and Climate. Academic Press, London, p. 567.

Gagen, M. Mc Carroll, D. Loader, N. & Robertson, I. 2010. Stables Isotopes in Dendroclimatology: Moving Beyond Potential. In: M.K. Hughes, T.W. Swetnam and H.F. Diaz, eds., Dendroclimatology: Progress and Prospects. Developments in Paleoenvironmental Research.

García-Plazaola, J. I., Rojas, R., Christie, D. A., & Coopman, R. E. (2015). Photosynthetic responses of trees in high-elevation forests: Comparing evergreen species along an elevation gradient in the Central Andes. *AoB PLANTS*, 7(1). <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv058>

Garreaud, R., Vuille, M., & Clement, A. C. (2003). The climate of the Altiplano: Observed current conditions and mechanisms of past changes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 194(1–3), 5–22. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00269-4](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00269-4)

González-Reyes, A., Christie, D., Lequesne, C., Rojas-Badilla, M., Muñoz, T., & Muñoz, A. (2020). *Linking tree rings with satellite observations of soil moisture: toward the reconstruction of water availability in the Mediterranean Andes region*. <https://doi.org/10.5194/egusphere-egu2020-3975>

Hartmann, D. L. (Ed.). (2016). Appendix B - Symbol Definitions. In *Global Physical Climatology (Second Edition)* (Second Edition, pp. 431–442). Elsevier. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-328531-7.00015-3>

Hersbach, H., Bell, B., Berrisford, P., Hirahara, S., Horányi, A., Muñoz-Sabater, J., Nicolas, J., Peubey, C., Radu, R., Schepers, D., Simmons, A., Soci, C., Abdalla, S., Abellan, X., Balsamo, G., Bechtold, P., Biavati, G., Bidlot, J., Bonavita, M., ... Thépaut, J. N. (2020). The ERA5 global reanalysis. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 146(730), 1999–2049. <https://doi.org/10.1002/qj.3803>

Holmes, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bulletin* 44: 69–75.

Kim, H., Wigneron, J. P., Kumar, S., Dong, J., Wagner, W., Cosh, M. H., Bosch, D. D., Collins, C. H., Starks, P. J., Seyfried, M., & Lakshmi, V. (2020). Global scale error assessments of soil moisture estimates from microwave-based active and passive satellites and land surface models over forest and mixed irrigated/dryland agriculture regions. *Remote Sensing of Environment*, 251. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.112052>

Lavergne, A., Daux, V., Villalba, R., Pierre, M., Stievenard, M., & Srur, A. M. (2017). Improvement of isotope-based climate reconstructions in Patagonia through a better understanding of climate influences on isotopic fractionation in tree rings. *Earth and Planetary Science Letters*, 459, 372–380. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2016.11.045>

Leavitt, S. W., & Long, A. (1991). Seasonal stable-carbon isotope variability in tree rings: possible paleoenvironmental signals. In *Chemical Geology (Isotope Geoscience Section)* (Vol. 87, Issue 1).

Loader, N. J., Robertson, I., Barker, A. C., Switsur, V. R., & Waterhouse, J. S. (1997). An improved technique for the batch processing of small wholewood samples to α-cellulose. In *ISOTOPE GEOSCIENCE* (Vol. 136).

McNally, A. NASA/GSFC/HSL (2018). FLDAS Noah Land Surface Model L4 Global Monthly 0.1 x 0.1 degree (MERRA-2 and CHIRPS), Greenbelt, MD, USA, Goddard Earth

Sciences Data and Information Services Center (GES DISC), Accessed: [08-09-22], [10.5067/5NHC22T9375G](https://doi.org/10.5067/5NHC22T9375G)

Martens, B., Miralles, D. G., Lievens, H., van der Schalie, R., de Jeu, R. A. M., Fernández-Prieto, D., Beck, H. E., Dorigo, W. A., & Verhoest, N. E. C. (2017). GLEAM v3: Satellite-based land evaporation and root-zone soil moisture. *Geoscientific Model Development*, 10(5), 1903–1925. <https://doi.org/10.5194/gmd-10-1903-2017>

Minvielle, M., & Garreaud, R. D. (2011). Projecting rainfall changes over the South American Altiplano. *Journal of Climate*, 24(17), 4577–4583. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-11-00051.1>

Morales, M. S., Christie, D. A., Villalba, R., Argollo, J., Pacajes, J., Silva, J. S., Alvarez, C. A., Llancabure, J. C., & Gamboa, C. C. S. (2012). Precipitation changes in the South American Altiplano since 1300 AD reconstructed by tree-rings. *Climate of the Past*, 8(2), 653–666. <https://doi.org/10.5194/cp-8-653-2012>

Morales, M. S., Cook, E. R., Barichivich, J., Christie, D. A., Villalba, R., LeQuesne, C., Srur, A. M., Ferrero, M. E., González-Reyes, Á., Couvreur, F., Matskovsky, V., Aravena, J. C., Lara, A., Mundo, I. A., Rojas, F., Prieto, M. R., Smerdon, J. E., Bianchi, L. O., Masiokas, M. H., ... Boninsegna, J. A. (2020). Six hundred years of South American tree rings reveal an increase in severe hydroclimatic events since mid-20th century. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 117(29), 16816–16823. <https://doi.org/10.1073/pnas.2002411117>

Morales, M. S., Crispín De La Cruz, D. B., Álvarez, C., Christie, D. A., Ferrero, E., Andreu-Hayles, L., Villalba, R., Guerra, A., Ticse-Otarola, G., Rodríguez-Ramírez, E., LLoclla Martínez, R., Sanchez-Ferrer, J., & Requena-Rojas, E. J. (2022). Drought increased since the mid-20th century in the northern South American Altiplano revealed

by a 389-year precipitation record. *Climate of the Past Discussions*, 2022, 1–32. <https://doi.org/10.5194/cp-2022-37>

Moya, J. 2006. Desarrollo de las primeras cronologías de Queñoa (*Polylepis tarapacana* Phil.) en el Altiplano de la región de Tarapacá, Chile. Tesis Magíster en Ciencias. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. 73 p.

Neukom, R., Rohrer, M., Calanca, P., Salzmann, N., Huggel, C., Acuña, D., Christie, D. A., & Morales, M. S. (2015). Facing unprecedented drying of the Central Andes? Precipitation variability over the period AD 1000-2100. *Environmental Research Letters*, 10(8). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/8/084017>

R Development Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rathgeber, C. B. K., Cuny, H. E., & Fonti, P. (2016). Biological basis of tree-ring formation: A crash course. In *Frontiers in Plant Science* (Vol. 7, Issue MAY2016). Frontiers Research Foundation. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00734>

Rawson, H. M., Begg, J. E., & Woodward, R. G. (1977). The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species. *Planta*, 134(1), 5–10. <https://doi.org/10.1007/BF00390086>

Roden, J. S., Lin, G., & Ehleringer, J. R. (2000). A mechanistic model for interpretation of hydrogen and oxygen isotope ratios in tree-ring cellulose. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 64(1), 21–35. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(99\)00195-7](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(99)00195-7)

Rodríguez-Catón, M., Andreu-Hayles, L., Morales, M. S., Daux, V., Christie, D. A., Coopman, R. E., Alvarez, C., Rao, M. P., Aliste, D., Flores, F., & Villalba, R. (2021). Different climate sensitivity for radial growth, but uniform for tree-ring stable isotopes

along an aridity gradient in *Polylepis tarapacana*, the world's highest elevation tree species. *Tree Physiology*, 41(8), 1353–1371. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpab021>

Rodríguez-Catón, M., Andreu-Hayles, L., Daux, V., Vuille, M., Varuolo-Clarke, A. M., Oelkers, R., Christie, D. A., D'Arrigo, R., Morales, M. S., Palat Rao, M., Srur, A. M., Vimeux, F., & Villalba, R. (2022). Hydroclimate and ENSO Variability Recorded by Oxygen Isotopes From Tree Rings in the South American Altiplano. *Geophysical Research Letters*, 49(4). <https://doi.org/10.1029/2021GL095883>

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

Srur, A. M., Villalba, R., Villagra, P. E., & Hertel, D. (2008). Influencias de las variaciones en el clima y en la concentración de CO₂ sobre el crecimiento de *Nothofagus pumilio* en la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural*, 81(2), 239–256. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2008000200007>

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

Szejner, P., Wright, W. E., Belmecheri, S., Meko, D., Leavitt, S. W., Ehleringer, J. R., & Monson, R. K. (2018). Disentangling seasonal and interannual legacies from inferred patterns of forest water and carbon cycling using tree-ring stable isotopes. *Global Change Biology*, 24(11), 5332–5347. <https://doi.org/10.1111/gcb.14395>

Szejner, P., Clute, T., Anderson, E., Evans, M. N., & Hu, J. (2020). Reduction in lumen area is associated with the $\delta^{18}\text{O}$ exchange between sugars and source water during cellulose synthesis. *New Phytologist*, 226(6), 1583–1593. <https://doi.org/10.1111/nph.16484>

Treydte, K., Boda, S., Graf Pannatier, E., Fonti, P., Frank, D., Ullrich, B., Saurer, M., Siegwolf, R., Battipaglia, G., Werner, W., & Gessler, A. (2014). Seasonal transfer of oxygen isotopes from precipitation and soil to the tree ring: Source water versus needle water enrichment. *New Phytologist*, 202(3), 772–783. <https://doi.org/10.1111/nph.12741>

Urrutia-Jalabert, R., Malhi, Y., Barichivich, J., Lara, A., Delgado-Huertas, A., Rodríguez, C. G., & Cuq, E. (2015). Increased water use efficiency but contrasting tree growth patterns in *Fitzroya cupressoides* forests of southern Chile during recent decades. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(12), 2505–2524. <https://doi.org/10.1002/2015JG003098>

Valdivielso, S., Hassanzadeh, A., Vázquez-Suñé, E., Custodio, E., & Criollo, R. (2022). Spatial distribution of meteorological factors controlling stable isotopes in precipitation in Northern Chile. *Journal of Hydrology*, 605. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2021.127380>

Vera, C., Higgins, W., Amador, J., Ambrizzi, T., Garreaud, R., Gochis, D., Gutzler, D., Lettenmaier, D., Marengo, J., Mechoso, C. R., Nogues-Paegle, J., Dias, P. L. S., & Zhang, A. C. (2006). *Toward a Unified View of the American Monsoon Systems*.

Vuille, M., Bradley, R. S., & Keimig, F. (2000). Climate Variability in the Andes of Ecuador and Its Relation to Tropical Pacific and Atlantic Sea Surface Temperature Anomalies. *Journal of Climate*, 13(14), 2520–2535. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2000\)013<2520:CVITAO>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2000)013<2520:CVITAO>2.0.CO;2)

Yuan, W., Zheng, Y., Piao, S., Ciais, P., Lombardozzi, D., Wang, Y., Ryu, Y., Chen, G., Dong, W., Hu, Z., Jain, A. K., Jiang, C., Kato, E., Li, S., Lienert, S., Liu, S., Nabel, J. E. M. S., Qin, Z., Quine, T., ... Yang, S. (2019). *Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth*. <http://advances.sciencemag.org/>

Zang C, Biondi F (2015). “treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships.” *Ecography*, **38**(4), 431-436. ISSN 1600-0587, [doi:10.1111/ecog.01335](https://doi.org/10.1111/ecog.01335).

Tabla 1. Características de las cronologías de ancho de anillos y $\delta^{18}\text{O}$ de *Polylepis tarapacana* para el periodo 1900 – 2007.

Sitios	SUR	GUA	SME	QUE	COL	IRR
Ubicación (lat° S/lon° W)	17.9/69.5	18.5/69.1	18.9/69	19.4/68.9	20/68.8	20.7/68.6
Altitud (m snm)	4760	4570	4640	4380	4200	4320
Número de series periodo 1900-2007	48	129	26	40	75	80
Correlación series IAA	0.56	0.63	0.62	0.66	0.60	0.58
Media ancho de anillos (mm) +/- ds	0.66 +/- 0.35	0.43 +/- 0.18	0.47 +/- 0.21	0.51 +/- 0.28	0.50 +/- 0.31	0.58 +/- 0.29
Media cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ (‰) +/- ds	29 +/-1.5	30.1+/-1.7	30.4+/-1.4	31.1+/-1.2	32.7+/-1.3	32.9+/-1.4
Autocorrelación (lag 1)	0.41	0.57	0.51	0.59	0.58	0.71
Coef cor media series resolución decadal $\delta^{18}\text{O}$	0.40	0.52	0.60	0.42	0.34	0.65

SUR = Suriplaza, GUA = Guallatire, SME = Surire medio, QUE = Queñiza, COL = Collacagua e IRR = Irruputuncu.

ds= desviación estándar

IAA= Índice de ancho de anillos

Coef = Coeficiente

Cor = correlación

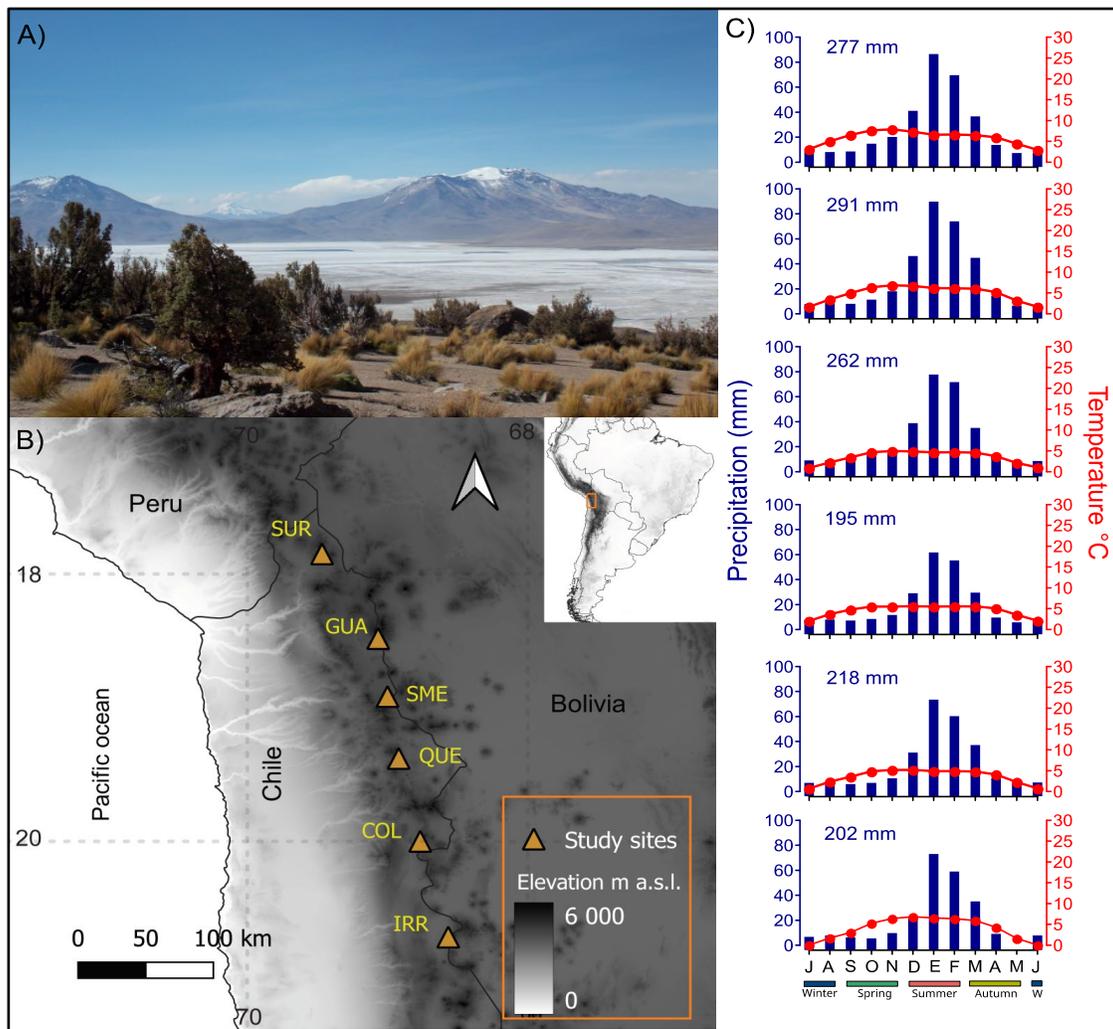


Figura 1. A) Individuos de *Polylepis tarapacana* del sitio Surire medio (SME) creciendo en las cercanías del salar de Surire. B) Ubicación de los seis sitios de estudio analizados en este trabajo (triángulos naranjos). Suriplaza (SUR), Guallatire (GUA), Surire (SME), Queñiza (QUE), Collacagua (COL) e Iruputuncu (IRR). C) Ciclo anual de la temperatura promedio mensual (línea roja) y de la precipitación media mensual en cada uno de los sitios de estudio (barras azules). Datos de precipitaciones a partir de producto grillado CR2Met v2 obtenido desde <https://mawun.cr2.cl/> cubriendo el periodo 1979 – 2020 y de temperatura a partir de datos de ERA5 cubriendo el periodo 1979 – 2020.

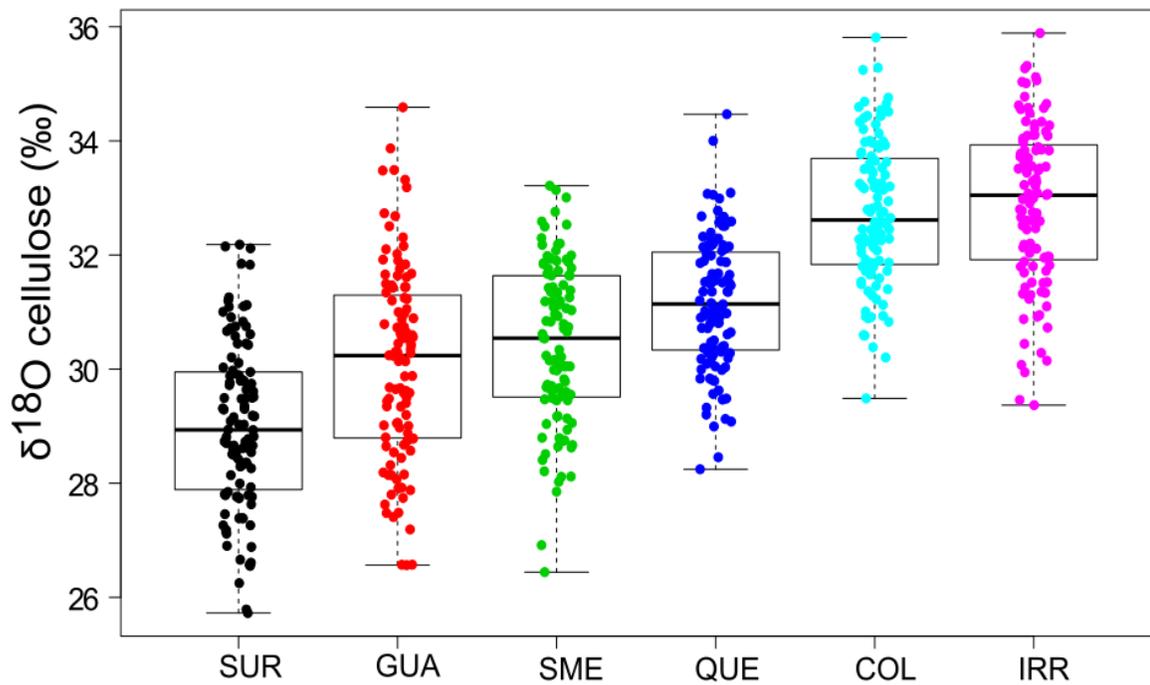


Figura 2. Diagrama de caja obtenido para cada sitio de valores de $\delta^{18}\text{O}$ en la celulosa de los anillos de crecimiento de *P. tarapacana* a lo largo del gradiente latitudinal. Los límites de las cajas indican los percentiles 25 y 75, respectivamente, y el tamaño de la caja representa la distribución del 50% de los datos. La línea horizontal dentro de cada una de las cajas indica la mediana o percentil 50.

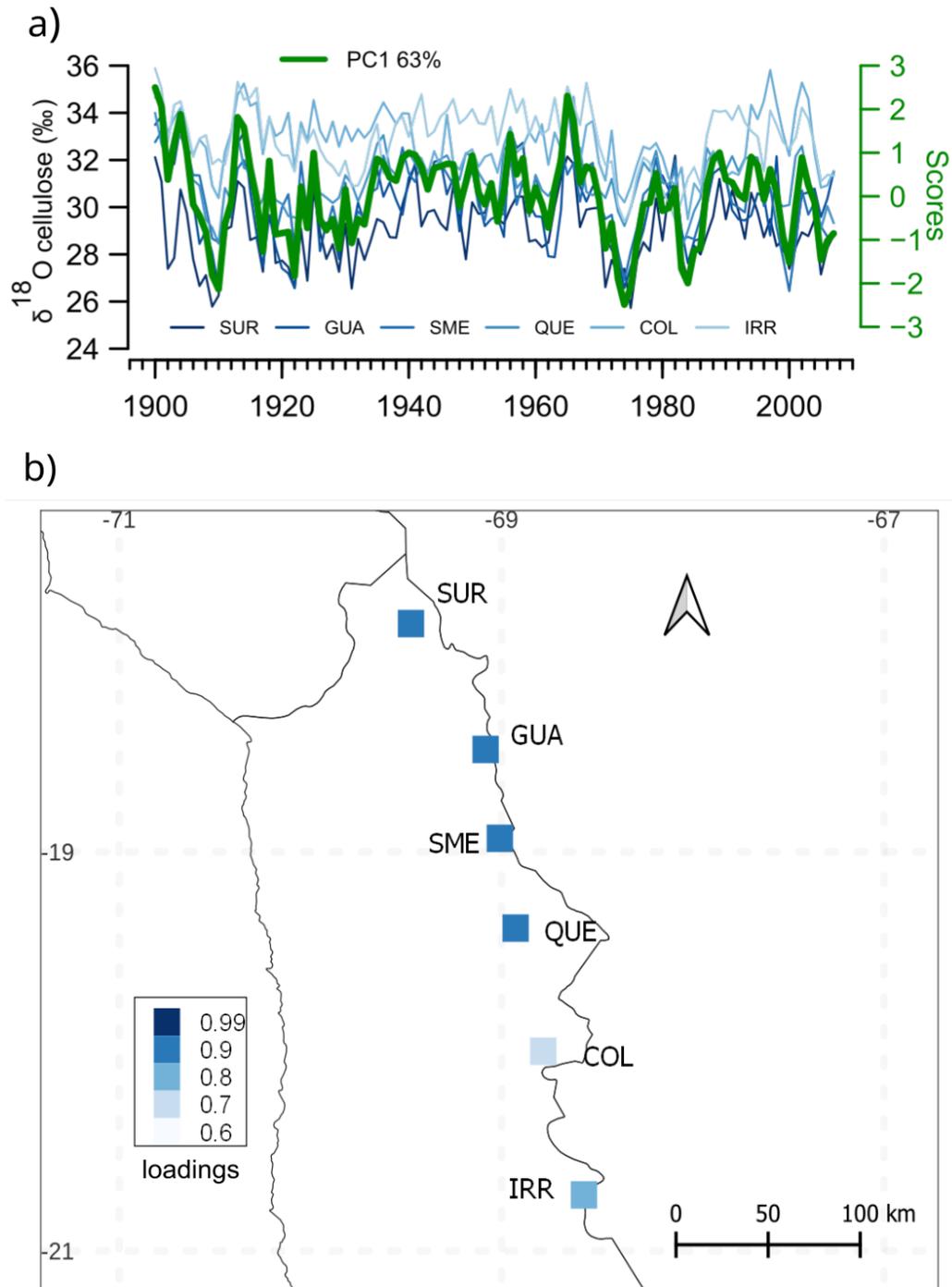


Figura 3. Patrones espacio-temporales de las cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana*. A) Cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de celulosa en los anillos de crecimiento de *P. tarapacana* en cada uno de los sitios de estudio y serie de la amplitud del primer Componente Principal (PC1, línea verde) calculado a partir de ellas, el cual explica el 63% de la varianza total para el

periodo 1900 – 2007. B) Cargas o *loadings* de cada cronología de $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana* con respecto al PC1, expresada como el coeficiente de correlación entre la serie de tiempo de la cronología y la serie de tiempo de la amplitud del PC1 para el periodo 1900 – 2007 (todas las correlaciones son significativas al $p < 0.01$).

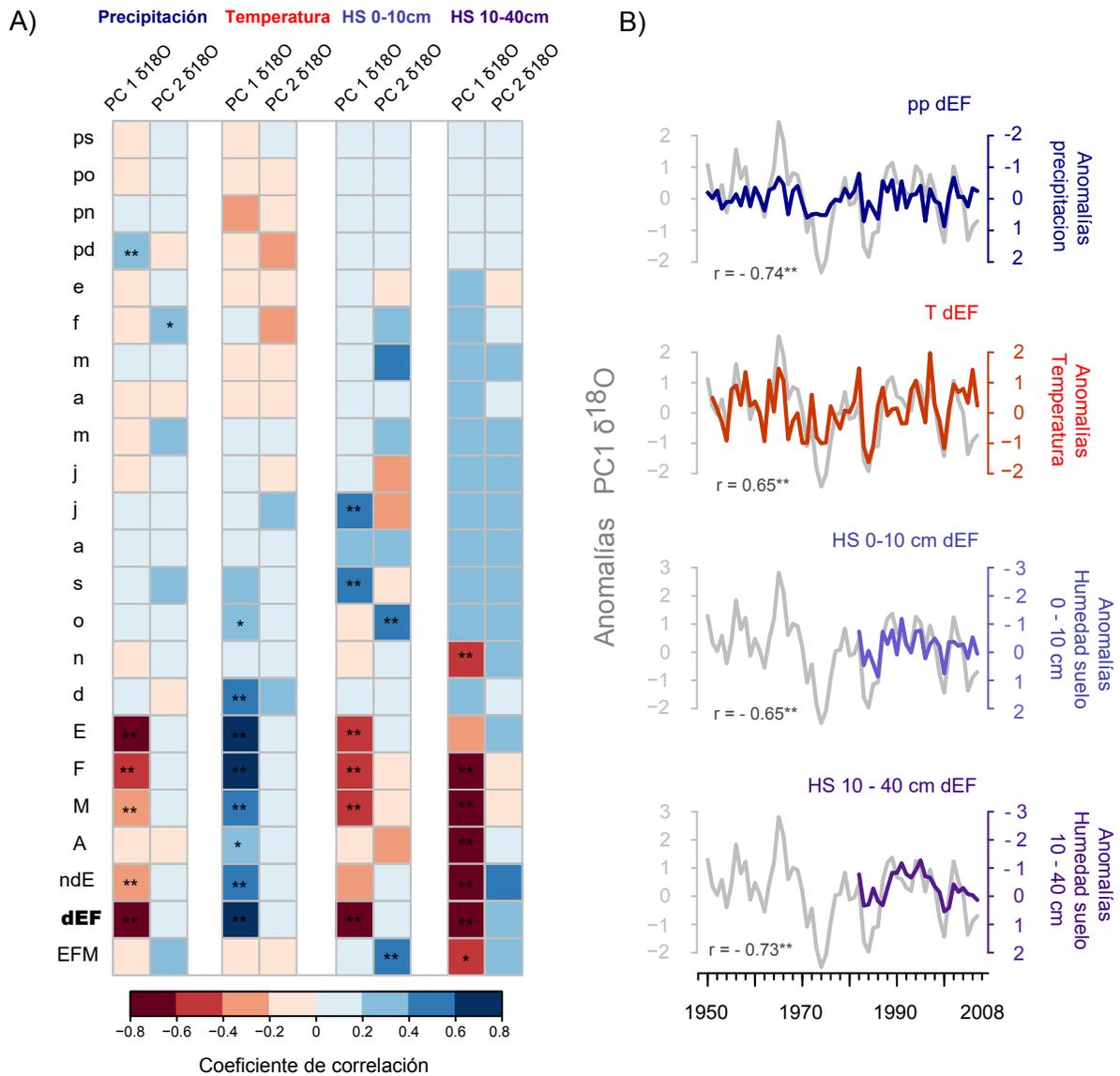


Figura 4. Panel (A): Coeficientes de correlación de Pearson entre las series de tiempo de las amplitudes del PC1 y PC2 de las seis cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ *P. tarapacana*, y la precipitación (pp) y temperatura (T) basada en estaciones meteorológicas (periodo 1956 – 2007), humedad del suelo (HS) entre 0 – 10 cm y 10 – 40 cm de profundidad basada en FLDAS (sigla en inglés Land Data Assimilation System; periodo 1987 – 2007). Los análisis de correlación fueron calculados desde septiembre del año de la estación previa de crecimiento (ps) a Abril de la estación actual de crecimiento (A) y la combinación de meses noviembre, diciembre y Enero (ndE), diciembre, Enero y Febrero (dEF), y Enero, Febrero y Marzo (EFM) de la estación actual de crecimiento. Panel (B): Comparación entre las anomalías normalizadas de las series de tiempo de la amplitud del PC1 de las seis cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ *P. tarapacana*, y la pp, T, HS 0 – 10 y HS 10 – 40 de verano

(dEF). Previo a los análisis de correlación entre todas las series de tiempo, las variables fueron destendenciadas mediante un modelo autorregresivo (*P < 0.05; **P < 0.01).

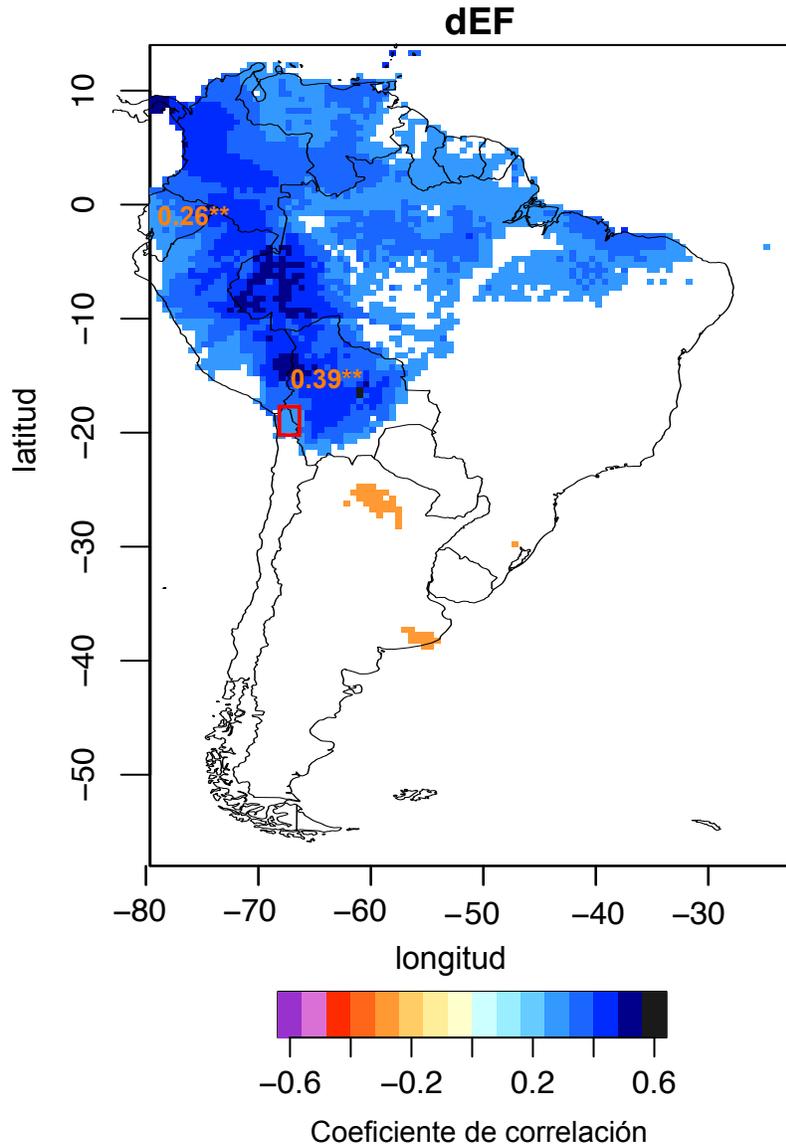


Figura 5. Mapa de correlación entre la serie de tiempo de la amplitud del PC1 de las seis cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ *P. tarapacana* y el campo grillado ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) del Déficit de Presión de Vapor (VPD) para la estación de verano (Diciembre, Enero, Febrero) de la temporada actual de crecimiento (periodo 1950 – 2007). Sólo los valores de correlación significativos están indicados ($p < 0.05$). El rectángulo rojo indica la ubicación de la red de cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana*. Nótese la alta señal de correlación propagada a través de toda la región de los Andes Tropicales. En naranja se indican los coeficientes de correlación entre el PC1 de las seis cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ *P. tarapacana* y las cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ en *Cedrela montana* y *C. odorata* de Baker et al (2015) ubicadas en Ecuador y Bolivia, respectivamente, para el periodo 1950 – 2007 (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$).

2.7 Material Suplementario

Tabla S1. Estaciones meteorológicas midiendo la temperatura y precipitación media mensual

Station	Latitude	Longitude	Elevation (m a.s.l.)	Source	Country	Period covered (Parameter)
Juliaca	-15.5	-70.2	3825	GHCN [‡]	Peru	1963-2011(T)
Desaguadero	-16.58	-69.03	3860	Vuille et al. (2015)	Peru	1957-2009(T)
Patacamaya	-17.25	-67.95	3789	SENAMHI*	Bolivia	1968-1996(T) 1948-1992(PP)
Charaña	-17.58	-69.45	4059	CR2 [†]	Chile	1951-2004(T) 1948-2004(PP)
Visviri	-17.62	-69.50	4066	DGA	Chile	1968-2007(PP)
Alcerreca	-17.98	-69.65	3900	DGA	Chile	1971-2008(PP)
Oruro	-18.05	-67.07	3702	-	Bolivia	1943-2004(PP)
Caquena	18.05	69.22	4058	DGA	Chile	1970-2007(PP)
Cotacotani	-18.18	-69.22	4550	DGA	Chile	1963-2007(PP)
Parinacotaconafdga	-18.20	-69.27	4430	DGA	Chile	1933-1988(PP)
Parinacotaexedesa	-18.20	-69.27	4430	DGA	Chile	1983-2007(PP)
Putre	-18.20	-69.58	3529	-	Chile	1968-2007(PP)
Guallatiri	-18.48	-69.15	4240	DGA	Chile	1969-2007(PP)
Chucuyo.Reten	-18.50	-69.25	4199	DGA	Chile	1961-2007(PP)
Tignamar	-18.58	-69.49	3260	DGA	Chile	1976-2008(PP)
Pumire	-19.10	-69.12	4200	-	Chile	1962-1991(PP)
Colchane.T.Isluga	-19.27	-68.63	3700	DGA	Chile	1978-2007(PP)
Huaytani	-19.55	-68.62	3720	DGA	Chile	1982-2008(PP)
Cancosa	-19.52	-68.57	4100	DGA	Chile	1977-2008(PP)
SalinasGM	-19.63	-67.67	3630	SENAMHI*	Bolivia	1948-1992(PP)
Laguna.Pampa.Lirima	-19.83	-68.87	4000	DGA	Chile	1982-2008(PP)
Coyacagua	-20.05	-68.83	3990	DGA	Chile	1961-2008(PP)
Uyuni	-20.47	-66.80	3660	SENAMHI*	Bolivia	1975-2004(PP)
Colcha	-20.78	-67.78	3700	SENAMHI*	Bolivia	1980-2001(PP)
Oploca	-21.33	-65.83	3121	SENAMHI*	Bolivia	1942-1984(T)
Lequena	-21.65	-68.65	3320	DGA	Chile	1973-2009(PP)
SanPabloLipez	-21.68	-66.62	4165	-	Bolivia	1979-2004(PP)

Ojossanpedro	-21.97	-68.30	3800	DGA	Chile	1969-2009(PP)
Inacaliri	-22.02	-68.05	4040	DGA	Chile	1969-2009(PP)
La Quiaca	-22.10	-65.60	3458	Serv. Meteor. Arg.	Argentina	1911-2001(T) 1903-2001(PP)
Cupo	-22.10	-68.30	3370	DGA	Chile	1978-2009(PP)
Linzor	-22.22	-68.02	4100	DGA	Chile	1973-2009(PP)
Pumahuasi	-22.28	-65.68	3560	FCGB	Argentina	1934-1990(PP)
Paltorco	-22.40	-65.08	3800	-	Argentina	1984-2012(PP)
Calama	-22.45	-68.90	2300	CR2 [†]	Chile	1969-1989(T)
Colanzuli	-22.89	-65.22	3500	BDHI	Argentina	1991-2012(PP)

GHCN: Global Historical Climatology Network. <https://www.ncdc.noaa.gov/data-access/land-based-station-data/land-based-datasets/global-historical-climatology-network-ghcn>

SENAMHI: Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, Bolivia

CR2: Center for Climate and Resilience Research. <http://www.cr2.cl>

DGA: Dirección General de Aguas, Chile.

<https://snia.mop.gob.cl/BNAConsultas> BDHI: Base de Datos

Hidrológica Integrada, Argentina

FCGB: Ferrocarril General Belgrano, Argentina

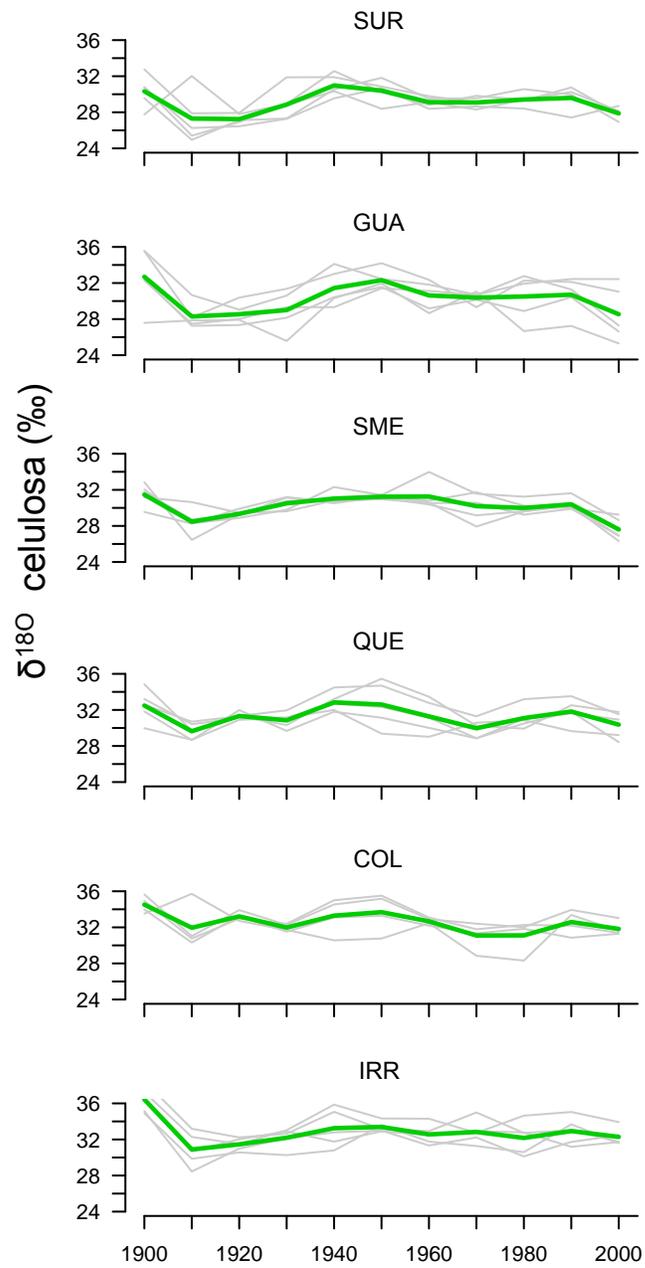


Figura S1. Valores decadales de $\delta^{18}\text{O}$ de las seis cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ *P. tarapacana*. Línea verde indica la media de los valores de las muestras analizadas en cada década.

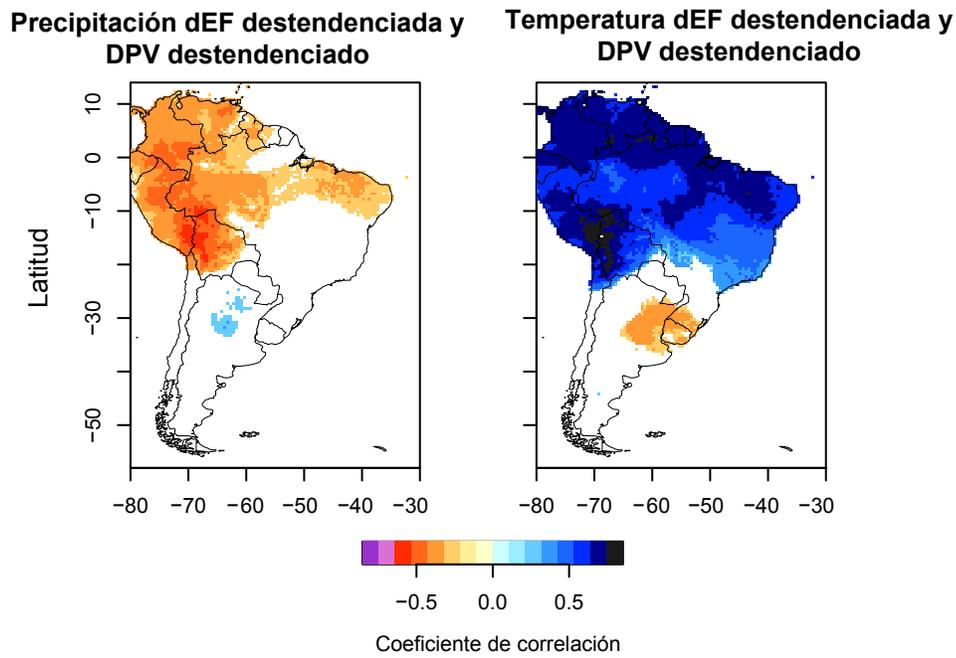


Figura S2. Mapa de correlación entre la serie de tiempo de la precipitación y el campo grillado ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) del Déficit de Presión de Vapor (VPD) para la estación de verano (Diciembre, Enero, Febrero) de la temporada actual de crecimiento (periodo 1950 – 2007). Mapa de correlación entre la serie de tiempo de la temperatura y el campo grillado ($0.5^\circ \times 0.5^\circ$) del Déficit de Presión de Vapor (VPD) para la estación de verano (Diciembre, Enero, Febrero) de la temporada actual de crecimiento (periodo 1950 – 2007). Sólo los valores de correlación significativos están indicados ($p < 0.05$).

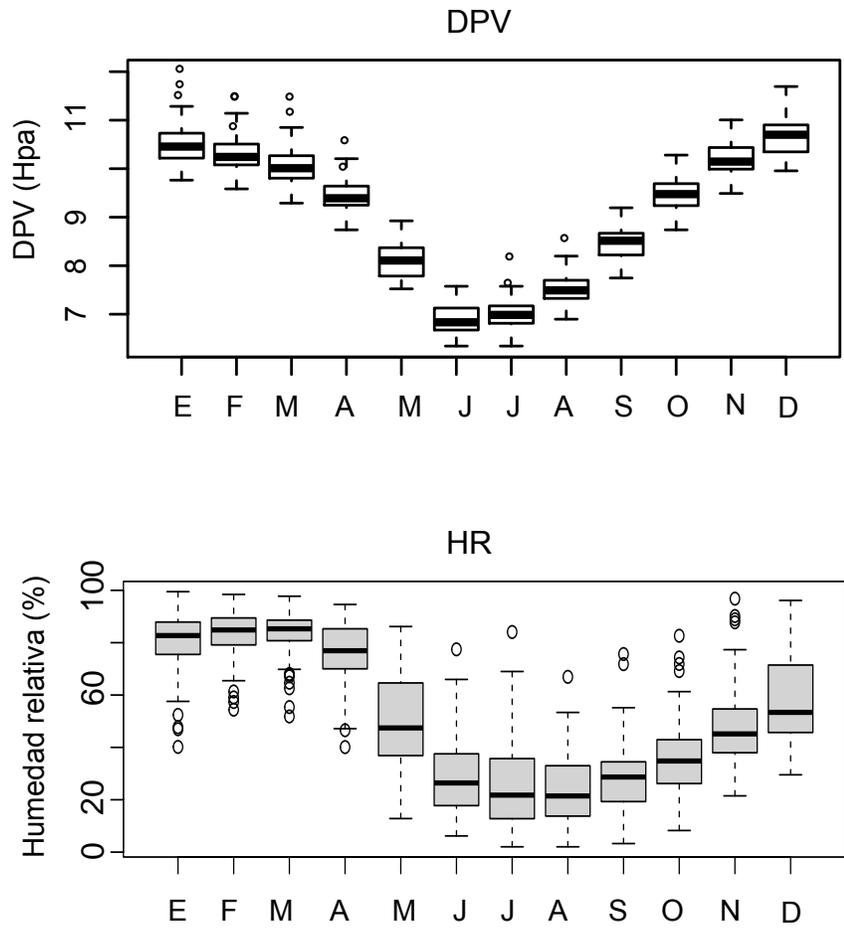


Figura S3. Valores de Déficit de Presión de Vapor (DPV) y Humedad Relativa (HR) en el sitio Surire medio (SME). Los datos fueron obtenidos desde Climate Research Unit (CRU) cubriendo el periodo 1901 – 2020 en el caso del DPV y 1959 – 2021 para la HR.

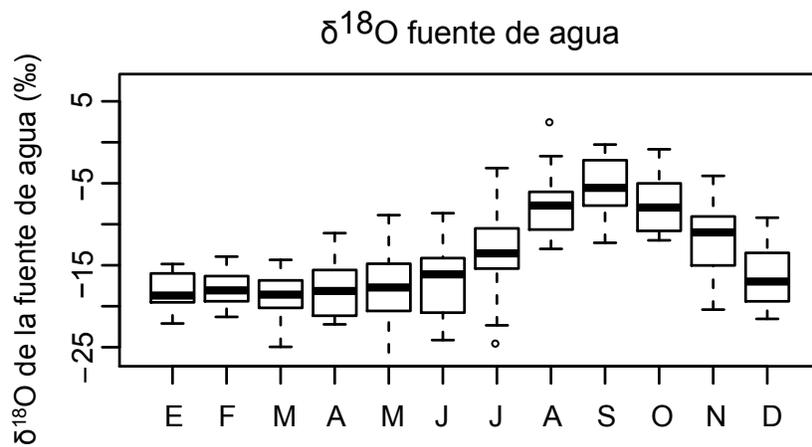


Figura S4. Valores modelados de $\delta^{18}\text{O}$ de la fuente de agua y en el sitio Surire medio (SME). Los datos fueron obtenidos desde Fiorella et al (2022) cubriendo el periodo 1982 – 2004 en el caso del DPV y 1959 – 2021 para la HR.

Serie de $\delta^{18}\text{O}$ Bolivia vs series de $\delta^{18}\text{O}$ de cada sitio de *P. tarapacana* 1900_2007

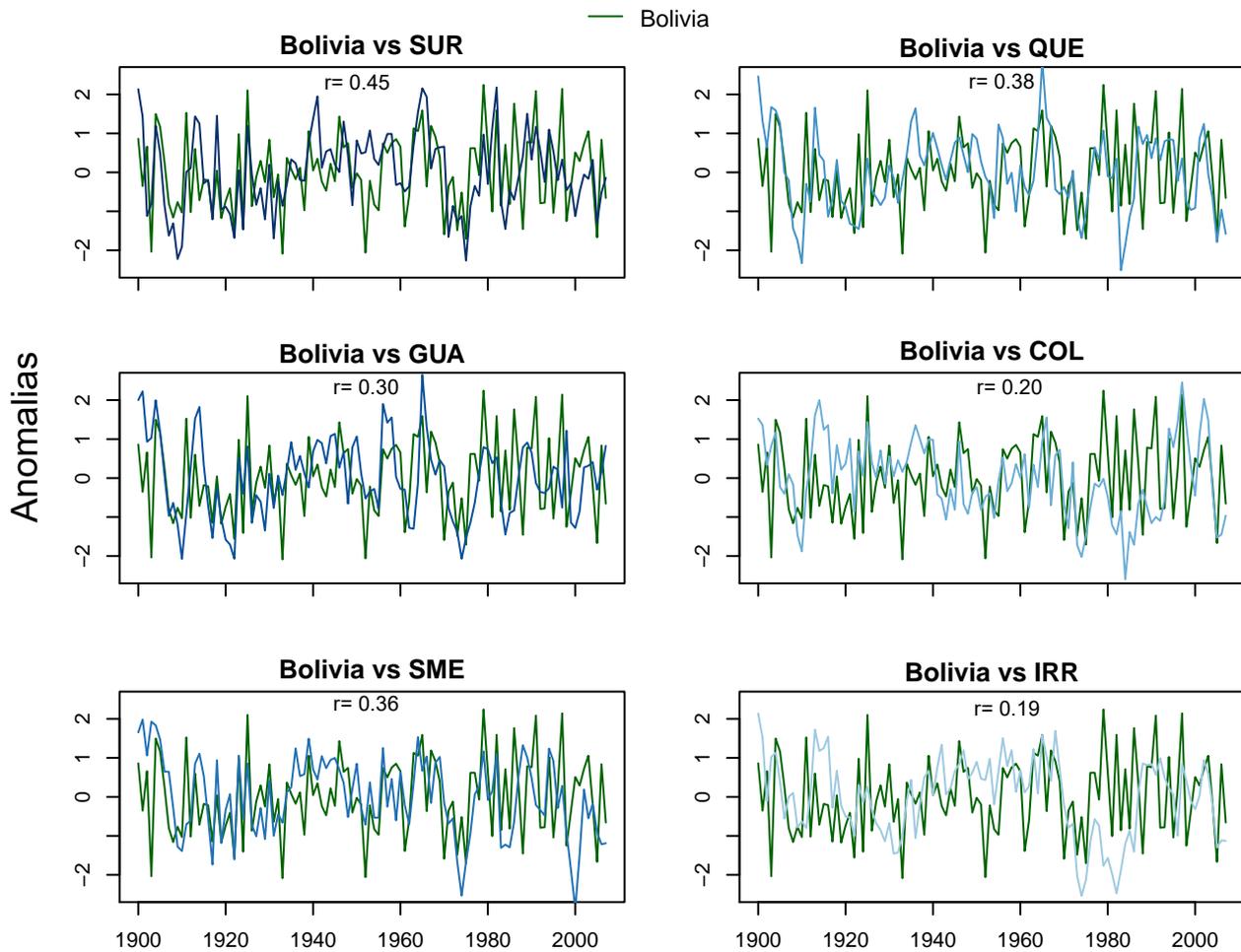


Figura S5. Correlaciones entre las seis cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana* y las cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *Cedrela odorata* en Bolivia desarrolladas por Baker et al (2022).

Capítulo 3

Respuesta al clima y resiliencia a la sequía de tres especies de *Nothofagus* en un gradiente altitudinal en los Andes valdivianos

3.1 Resumen

Identificar y comprender la respuesta de especies arbóreas a la variabilidad climática y eventos de sequía representa un desafío para enfrentar el cambio climático en ecosistemas andinos en el sur de Sudamérica. Los objetivos de este estudio fueron determinar los principales patrones temporales del crecimiento radial de tres especies de *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. dombeyi* y *N. alpina*) en la ladera noroeste del volcán Choshuenco ca. 40°S, examinar la relación entre el crecimiento radial con variables ambientales y forzantes climáticos, y analizar índices de resiliencia de las especies estudiadas a cuatro eventos de sequías a través de un gradiente altitudinal en los Andes valdivianos. Las cronologías de las tres especies de *Nothofagus* fueron evaluadas con un Análisis de Componentes Principales (ACP), análisis de correlación entre las cronologías y variables ambientales, y análisis de resiliencia en los años de sequía determinados a través del Índice de Sequía de Palmer (PDSI). El crecimiento de todas las cronologías fue negativamente correlacionada con la precipitación de noviembre durante la temporada actual de crecimiento. En contraste, temperatura media y la isoterma 0°C de noviembre tuvieron correlaciones positivas en la mayoría de los sitios. Esto implica que la disponibilidad de humedad para el crecimiento de los árboles en primavera es clave para el comienzo de la temporada de

crecimiento. Además, la resiliencia del crecimiento a la sequía muestra que los sitios analizados por sus valores de resiliencia (mayoritariamente > 1) no mostraron ser susceptibles a este tipo de eventos. El análisis integrando patrones de crecimiento temporal, relación entre el crecimiento y variables ambientales, y la resiliencia en el crecimiento ha contribuido a comprender con una perspectiva más amplia como las especies de *Nothofagus* están respondiendo a la variabilidad climática en las últimas décadas.

3.2 Introducción

Identificar y comprender los impactos de la variabilidad climática sobre procesos ecológicos que permitan una adecuada conservación y manejo de ecosistemas boscosos, es uno de los grandes desafíos de nuestra sociedad en el actual contexto de cambio global. El aumento de la temperatura media del aire y la disminución de las precipitaciones que han experimentado y que se proyecta experimentarán amplias regiones de nuestro planeta podrían estar produciendo cambios significativos en diferentes procesos ecológicos como el crecimiento y establecimiento de especies arbóreas (Arias et al 2021). Los ecosistemas boscosos y por consecuente el desempeño de especies arbóreas es directa e indirectamente afectados por el clima, ya sea por cambios en los regímenes de temperatura y precipitación, así como también por alteraciones a los regímenes de perturbaciones como la ocurrencia de deslizamientos de tierra por eventos de altas precipitaciones, y olas de calor que favorecen la incidencia de incendios, entre otros (Seidl et al 2017). Entre los ecosistemas boscosos que han experimentado una de las mayores alteraciones de sus procesos ecológicos están los bosques de altura, los cuales representan límites de la distribución de la vegetación arbórea en los paisajes de montañas a través del mundo.

En los Andes del sur de Sudamérica en el centro – sur de Chile una gran extensión de los bosques de altura es dominado por especies del género *Nothofagus*. En el límite altitudinal domina *Nothofagus pumilio* (Donoso 1993) ampliamente utilizada para llevar a cabo estudios dendroclimáticos (Villalba et al 1997, Lara et al 2001, Lara et al 2005, Álvarez et al 2015, Serrano y Christie 2020, entre otros), en bosques andinos a menos

altitud crecen *N. dombeyi* y *N. alpina* especies en las cuales también han sido exploradas dendrocronológicamente, pero con menos número de estudios (Suarez et al 2004, Suarez et al 2015, Bonada et al 2022a). Entre los estudios previos destacan los desarrollados por Villalba et al (1997) quienes encontraron una positiva significativa correlación entre el crecimiento radial de *N. pumilio* y la precipitación de septiembre, y una relación negativa entre el crecimiento radial y las precipitaciones de la primavera tardía y el verano temprano (Noviembre, Diciembre). Asimismo, para la misma especie Lara et al (2005) analizaron su gradiente latitudinal desde los 37°S a los 55°S encontrando una significativa y positiva correlación entre el crecimiento de *N. pumilio* y la precipitación, y negativa con la temperatura en la parte norte del gradiente. En contraste, en la parte sur del gradiente se determinó una relación positiva y significativa entre el crecimiento de *N. pumilio* y la temperatura media anual. Estudios dendroclimatológicos desarrollados para *N. dombeyi* indican la positiva relación del crecimiento con la precipitación y la negativa relación con la temperatura durante la actual estación de crecimiento en un gradiente longitudinal de precipitación cerca de los 40° S, indicando que a mayor humedad se produce un aumento en el crecimiento de esta especie (Suarez et al 2015). Adicionalmente, se determinó que las poblaciones en zonas más secas hacia el este, eventos de sequías severas han provocado una masiva mortalidad de individuos de *N. dombeyi* (Suarez et al 2004). Finalmente en el caso de *N. alpina*, estudios que consideraron bosques mixtos de *N. obliqua* – *N. alpina* cerca de los 40° S en un gradiente longitudinal de precipitaciones en la vertiente oriental de los Andes se determinó la confiabilidad de los anillos de crecimiento de *N. alpina* para la construcción de cronologías para la realización de estudios dendroclimaticos (Bonada et al 2022a). Además, se determinó la relación negativa entre el crecimiento radial de *N.*

alpina y la temperatura de verano y la relación positiva entre el crecimiento y la precipitación, lo que sugiere un mayor crecimiento de la especie en ambientes húmedos a través del gradiente de precipitación (Bonada et al 2022b).

A pesar de esta amplia investigación en la relación clima – crecimiento llevada a cabo en cada una de las tres especies del género *Nothofagus* por separado, no se ha llevado a cabo estudios que consideren sitios donde estas tres especies cohabiten en sus respectivos pisos altitudinales expuestas al mismo régimen climático y en la vertiente occidental de los Andes. De allí que la ladera noroeste del volcán Choshuenco, donde cohabitan estas tres especies de *Nothofagus*, la cual tiene una baja intervención antrópica por estar en una reserva nacional con grandes quebradas que hacen del área de estudio un sector con poca accesibilidad, y además el extenso periodo en que el volcán ha estado sin actividad ocurriendo las últimas dos erupciones en 1822 (Caldleugh, 1836) y 1864 (Vidal Gormaz 1869), hacen de este sitio ideal para examinar las relación entre el crecimiento radial de tres especies del género *Nothofagus* y variables ambientales a través de un gradiente altitudinal. Estudios previos desarrollados en la ladera noroeste del volcán Choshuenco determinó una negativa significativa correlación entre la precipitación de Noviembre – Diciembre y positiva correlación de la temperatura media de Noviembre a Enero y el crecimiento radial en el bosque del límite altitudinal, cerca de los 1400 m de altitud, del ecotono de *N. pumilio* (Álvarez et al 2015). Mientras que en el límite inferior del ecotono de *N. pumilio*, cerca de los 1100 m de altitud, se encontraron relaciones negativas significativas entre el crecimiento radial de *N. pumilio* y la temperatura máxima de Febrero, y la precipitación de Noviembre (Serrano y Christie 2020). En estos estudios se consideraron análisis hasta el año 2010 por lo que no consideraron los años de sequía

registrados desde el 2010 en el centro – sur de Chile (González-Reyes y Muñoz 2013, Garreaud et al 2017, González- Reyes et al 2021). Además en este estudio, se incluirán variables ambientales como la humedad del suelo (McNally 2018) la cual está basada en información de satélites y reanálisis (Martens et al 2017), el déficit de presión de vapor (DPV) que es un importante controlador de la conductancia estomática (Treydte et al 2014) e Isoterma 0° C que indica la altitud de la línea de nieve y que delimita las zonas que recibirán precipitación líquida o sólida (Minder et al 2011), las cuales podrían aportar con una perspectiva ambiental más amplia de como las especies de *Nothofagus* están respondiendo a la variabilidad climática durante las últimas décadas.

Eventos de sequías son cada vez más frecuentes en el centro – sur de Chile (Garreaud et al 2017, González- Reyes et al 2021) y han tenido severos impactos en el crecimiento arbóreo como una amplia mortalidad de individuos (Suarez et al 2004, Rodríguez-Catón et al 2016) y se espera que tenga efectos más severos en las próximas décadas bajo el actual escenario de cambio global (Trenberth et al 2014). De allí que sea necesario evaluar la respuesta en el crecimiento de los árboles a las sequías y conocer la vulnerabilidad de estos ecosistemas a los cambios que se están produciendo en las últimas décadas.

De esta forma, la presente investigación tiene como objetivo principal determinar la señal climática y ambiental de *N. pumilio*, *N. dombeyi* y *N. alpina* en una red de cinco cronologías de ancho de anillos ubicadas en un gradiente altitudinal en la ladera noroeste del volcán Choshuenco, en los Andes valdivianos cerca de los 40° S. Los objetivos específicos son: a) determinar los principales patrones temporales del crecimiento radial de las especies de *Nothofagus*, b) examinar la relación entre el crecimiento radial de las

especies de *Nothofagus* con variables ambientales y forzantes climáticos a escala mensual y estacional y c) analizar índices de resistencia, recuperación y resiliencia de tres especies de *Nothofagus* a cuatro eventos de sequías a través de un gradiente altitudinal en los Andes valdivianos.

3.3 Métodos

3.3.1 Área de estudio

En los Andes templados valdivianos (~ 40° S) donde se encuentra el área de estudio, las cumbres generalmente alcanzan altitudes entre 2000 a los 2700 m de altitud. Los suelos son andisoles y se han desarrollado del material original de ceniza volcánica (Daniels y Veblen 2003), los cuales bajo los bosques están marcados por un horizonte Ah rico en material orgánico. Además, los suelos son abundantes en alofán, lo que contribuye a la inestabilidad de la pendiente, y generalmente se caracterizan por un alto volumen de poros y una alta tasa de infiltración de agua que tiene como consecuencia suelos con poca capacidad de retención de agua (Hildenbrand 1990). Adicionalmente, los principales determinantes del clima en el centro – sur de Chile (38°S – 42°S) y en el área de estudio son el Anticiclón subtropical del Pacífico y el predominio de los vientos Oeste provenientes del Océano Pacífico. La interacción entre ambos explica la estacionalidad de la precipitación y temperatura en el centro – sur de Chile (Garreaud et al 2009). Debido a un desplazamiento hacia el norte (35 – 40° S) del Anticiclón subtropical del Pacífico, las precipitaciones se incrementan en invierno (Junio-Agosto). En contraste, durante el verano (Diciembre-Marzo) el anticiclón subtropical del pacífico se ubica entre los 40 –

45° S, desviando el flujo de tormentas del oeste hacia las altas latitudes del hemisferio Sur, generando una escasa precipitación en latitudes medias (Aceituno 1988). La precipitación en el área de estudio, tiene un marcado gradiente altitudinal desde los 2000 mm anuales en las bajas altitudes hasta los 4000 mm en altitudes cerca del límite altitudinal arbóreo, concentradas en los meses de invierno (Junio, Julio y Agosto) ocurriendo mayoritariamente durante estos meses como nieve sobre los 1000 m de altitud. La temperatura promedio anual oscila alrededor de los 10°C, el mes más frío es Julio con un promedio de 6.8 °C y el mes más cálido es Enero con un promedio de 16.5 °C.

3.3.2 Especies arbóreas en estudio

Especies del género *Nothofagus* son los árboles dominantes en los bosques de altura de los Andes templados valdivianos. *N. pumilio* (lenga), domina el límite altitudinal de los bosques andinos con una extensa distribución latitudinal entre los 35° S y los 55° S a lo largo de los Andes de Chile y Argentina (Donoso 1993, Veblen et al 1996). *N. pumilio* es un árbol deciduo que puede alcanzar los 30 m de altura, hasta 1,7 m de diámetro y edades hasta 400 años (Donoso 1974, Rebertus and Veblen 1993, Villalba et al 2003). A lo largo de esta extensa distribución, *N. pumilio* forma rodales puros o asociado con otras especies arbóreas como *Araucaria araucana*, *N. antarctica*, *N. dombeyi* y *N. betuloides* entre otras (Veblen et al 1996). *N. dombeyi* (coigue común) es una especie siempreverde que habita los Andes templados valdivianos de amplia distribución latitudinal desde los 34° S a los 48° S, en la vertiente occidental de los Andes (Donoso 1974). Puede alcanzar 4 m de

diámetro y los 38 a 45 m de altura en los Andes valdivianos (Donoso 1974). *N. dombeyi* se encuentra comúnmente en el estrato superior dominante del dosel con una longevidad máxima de 500 a 600 años (Veblen et al 1996), es una especie intolerante a la sombra que regenera principalmente después de perturbaciones de gran escala, en terrenos desnudos generados a partir de erupciones volcánicas y movimientos de tierra causados por terremotos, en menor medida por incendios y caída masiva por viento (Donoso 1993). Finalmente, la tercera especie en estudio es *N. alpina* un árbol monoico caducifolio que crece en ambientes andinos desde los 35° S a los 40° S. *N. alpina* (raulí) puede alcanzar los 3 m de diámetro y los 35 – 40 m de altura (Donoso et al 1986). El ambiente en el cual esta especie crece está caracterizado por precipitaciones que varían desde 1500 a 4000 mm en Chile y suroeste de Argentina, y en la mayoría de los sitios hay un periodo seco durante el verano (Diciembre-Enero) de al menos 3 meses. Comúnmente crece en suelos profundos y bien drenados, fértiles, derivados de ceniza volcánica y evita las depresiones topográficas sujetas a bolsones de frío (Burschel et al 1976, Veblen et al 1996).

3.3.3 Construcción de cronologías

Para la construcción de cronologías en el caso *N. pumilio* se colectaron testigos de madera de al menos 30 individuos en tres altitudes, en el año 2012: altitud baja a los 1200 m (lba), media a los 1300 m (lme) y alta a los 1400 m de altitud (lal), aproximadamente, y en el caso de *N. dombeyi* de al menos 30 individuos a una altitud aproximada de 1100 m (coi). Una segunda colecta con el propósito de actualizar las cronologías hasta el año 2019

fueron realizadas en el verano austral del año 2021 (Enero). Durante ese mismo periodo de trabajo de campo se realizó la colecta de testigos de madera de 19 individuos de *N. alpina* a una altitud aproximada de 1000 m (rau) que representa el límite altitudinal de la especie en el área de estudio. Para la colecta se utilizaron taladros de incremento que permiten obtener testigos de madera de 5 mm de diámetro. Una vez en el laboratorio los testigos de madera fueron fijados a molduras de madera y posteriormente fueron lijados con lijas de granulometría ascendente para observar con mayor nitidez los límites de sus anillos de crecimiento. Una vez identificados los anillos de crecimiento y definidos sus límites bajo lupa estereoscópica, éstos fueron fechados usando la convención de Schulman (1956) para el Hemisferio Sur, la cual asigna a cada anillo de crecimiento la fecha del año calendario en el cual el crecimiento arbóreo comenzó. Luego a partir de las mediciones de ancho de anillos realizadas bajo un microscopio con una estación de medición Velmex (Velmex Inc., Bloomfield NY, USA), con una precisión de 0.001 mm los radios fueron cofechados utilizando el programa COFECHA. Este programa permite verificar a través de análisis de correlación de las series de ancho anillos el correcto datado de las series (Holmes 1983). Las series de ancho de anillos correctamente datadas fueron estandarizadas usando una curva exponencial negativa utilizando el programa ARSTAN (Cook y Holmes 1984), lo que permitió remover de la serie de crecimiento la tendencia no atribuible a la variabilidad climática (Fritts 1976). Este procedimiento estandariza las series de ancho de anillos, reduce la varianza entre las muestras y los transforma a valores de índice adimensional. La calidad de las cronologías fueron evaluadas usando la Señal de la Población Expresada (EPS sigla en inglés), la cual estima la aproximación de una cronología media con un número finito de árboles a una cronología hipotéticamente

perfecta basada en un número infinito de árboles (Cook et al. 1990). Para calcular el EPS, usamos una ventana de 30 años con un traslape de 15 años entre ventanas adyacentes. Finalmente, con el programa ARSTAN se computaron la versión estándar de las cronologías de ancho de anillos de *N. pumilio*, *N. dombeyi* y *N. alpina*, las que son una expresión de las variaciones anuales en el crecimiento radial de los árboles (Cook et al 1990).

3.3.4 Datos climáticos

Para evaluar las relaciones entre las cronologías estándar y variables ambientales utilizamos series obtenidas a partir de datos de precipitación del CR2 Met con una resolución de $0.05^\circ \times 0.05^\circ$ cubriendo el periodo 1981-2021 (<https://mawun.cr2.cl/>). Los datos de temperatura media del aire a 2 m de altura fueron obtenidos desde datos de ERA 5 con una resolución de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ <https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!/dataset/reanalysis-era5-single-levels-monthly-means?tab=overview>, cubriendo el periodo 1959 – 2020. Los datos de humedad del suelo desde 0 a 10 cm de profundidad corresponden a productos grillados FLDAS (sigla en inglés Land Data Assimilation System; McNally 2018) con una resolución temporal mensual, cubriendo el periodo 1982 – 2022 y resolución espacial de $0.1^\circ \times 0.1^\circ$ fueron obtenidos desde https://disc.gsfc.nasa.gov/datasets/FLDAS_NOAH01_C_GL_M_001/summary?keywords=FLDAS. Datos de déficit de presión de vapor (DPV) fueron calculados a partir de datos de temperatura y humedad relativa de productos grillados generados por el CRU

(sigla en inglés del Climate Research Unit) cubriendo el periodo 1901 – 2020. Para lograr los datos lo primero fue calcular la saturación de presión de vapor e_s en milibares (Hartman 2016).

$$e_s = 6.11 * \exp\left(\frac{L}{Rv}\left(\frac{1}{273} - \frac{1}{T}\right)\right)$$

Donde L es el calor latente de evaporación, $2.5 \times 10^6 \text{ J Kg}^{-1}$, Rv es el gas constante para el vapor de agua $461 \text{ J K}^{-1} \text{ Kg}^{-1}$ y T es la temperatura en grados Kelvin. Después de logrado el e_s fue calculado el déficit de presión de vapor (DPV) con la siguiente formula:

$$vpd = e_s * (100 - RH)/100$$

Donde RH es la humedad relativa en porcentaje.

Datos de la isoterma 0°C fueron obtenidos a partir de datos mensuales observados por radiosonda en la estación climática de Puerto Montt cubriendo el periodo 1958 – 2019. Para calcular las correlaciones entre el crecimiento radial de las especies de *Nothofagus* y los forzantes climáticos ENSO y AAO, los índices SST 3.4 <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/indices/ersst5.nino.mth.91-20.ascii> y el índice AAO- Marshall <http://www.nerc-bas.ac.uk/icd/gjma/sam.html> (Marshall 2003) fueron usados para el cálculo.

3.3.5 Análisis estadísticos

Para examinar las relaciones entre variables climáticas mensuales y las cronologías estándar de ancho de anillos fueron calculadas funciones de correlación utilizando el

paquete treeclim en R (Zang y Biondi 2015). Debido a que el crecimiento radial a menudo muestra una correlación significativa con las condiciones climáticas del año anterior a la formación del anillo (Fritts 1976), análisis de correlación fueron realizados para un periodo de 21 meses desde Agosto de la temporada previa hasta Marzo de la temporada actual de crecimiento. Para evaluar las relaciones entre el crecimiento radial y forzantes climáticos de gran escala utilizamos funciones de correlación entre las cronologías estándar de *N. pumilio*, *N. dombeyi* y *N. alpina* con el paquete treeclim en R. Los índices usados para las funciones de correlación fueron AAO – Marshall y el índice SST 3.4 (temperatura superficial del mar) de El Niño y fueron destendenciados con un modelo autoregresivo.

Para evaluar la presencia de diferentes patrones de crecimiento radial en las cinco cronologías de *N. pumilio*, *N. dombeyi* y *N. alpina* desarrolladas, un análisis de componentes principales (ACP) fue calculado para las cronologías estándar durante el periodo común 1900 – 2019. El primer componente principal (PC1) fue evaluado su relación con las variables ambientales, calculando funciones de correlación entre el PC1 y variables ambientales destendenciadas. Para remover la tendencia de autocorrelación de las variables ambientales y PC1 se aplicó un modelo autorregresivo a las series.

Para evaluar la variación temporal de la señal común en el crecimiento radial, ACP fueron calculados de las cinco cronologías estándar y dentro de cada cronología las series ingresadas durante el periodo común 1900 – 2019 (Fig S1). Se consideraron ventanas móviles de 30 años (89 ventanas) entre los índices de ancho de anillos con un traslapo de 29 años y graficamos el porcentaje de la varianza explicada de cada ACP en el año centroide de cada intervalo.

Para analizar la resiliencia del crecimiento radial de las tres especies estudiadas de *Nothofagus* durante y después de eventos de sequía, los índices de resistencia, recuperación y resiliencia fueron calculados siguiendo la metodología de Lloret et al (2011). La resistencia mide la pérdida de crecimiento radial después de una perturbación, relacionando el crecimiento de los árboles individuales durante las sequías con el crecimiento medio de los cuatro años anteriores, mientras que la recuperación mide el crecimiento después del evento de sequía. Por su parte, el índice de resiliencia mide la recuperación del crecimiento radial tras una perturbación y se calculó mediante la relación entre el crecimiento medio de los cuatro años posteriores al evento de sequía con el crecimiento promedio de los cuatro años anteriores. Para estos análisis se usaron las cronologías *raw* de los ancho de anillos de los árboles porque no se observó ninguna tendencia general que pudiera indicar un efecto por edad en los años de sequía determinados para el estudio. Para calcular los índices de resistencia, recuperación y resiliencia, se utilizó la función `res.comp` del paquete `pointRes` en R (Van der Maaten-Theunissen et al 2015). Cuando la resistencia es < 1 menor es la resistencia, recuperación > 1 indica recuperación del crecimiento en comparación con el valor alcanzado durante el año de sequía y resiliencia > 1 indica recuperación total o aumento del crecimiento en relación con las condiciones previas a la sequía (Gazol et al 2017). La detección de los eventos de sequía estuvieron basados en los datos autocalibrados de Palmer Drought Severity Index `scPDSI TS4.05`. (Barichivich et al 2021). Estos datos fueron obtenidos para las coordenadas del punto de la ladera noroeste del volcán Choshuenco latitud 39.9°S longitud 72.07°O a través del paquete “`ncdf4`” en R. El `scPDSI` es un índice mejorado el que representa la condición de la humedad del suelo considerando los aportes de humedad

atmosféricos y la evaporación del suelo (Wells, Goddard y Hayes 2004). Los datos usados para determinar los eventos de sequía fueron promediados desde Octubre a Marzo del scPDSI. Los periodos de octubre a marzo con valores inferiores a -1.5 en scPDSI consideradas sequías moderadas (vale decir, 1983, 1998, 2008 y 2014) fueron los años utilizados para los análisis de resiliencia del crecimiento de las especies arbóreas a la sequía.

3.4 Resultados

3.4.1 Cronologías de ancho de anillos de *N. pumilio*, *N. dombeyi* y *N. alpina*

Tres cronologías estándar de ancho de anillos de *N. pumilio*, lenga alta (lal), lenga media (lme) y lenga baja (lba), una cronología estándar de *N. dombeyi* (coi) y una estándar de *N. alpina* (rau) fueron desarrolladas y actualizadas en este estudio. Las cronologías de *N. pumilio* y *N. dombeyi* incluyeron más de 100 series en las cronologías, mientras que 26 series fueron incluidas en *N. alpina* (Tabla 1). Las cronologías de *N. pumilio* con valores de EPS mayores a 0.85 (Figura 2A, B, C) que indican fortaleza de la señal común abarcaron periodos de 1870 – 2019, 1755 – 2019 y 1770 – 2019, respectivamente, mientras que para *N. dombeyi* el periodo cubrió desde 1770 al 2019 (Figura 2D), y *N. alpina* desde 1865 al 2019 (Figura 2E). Los valores de correlación entre las series en cada una de las cronologías varió desde 0.48 para lal y rau hasta 0.53 en lme y coi (Tabla 1, Figura 2). En el contexto de los últimos 120 años se observaron comportamientos similares entre lme y lba, mostrando una curva similar en el crecimiento con lal posterior a 1990 cuando se produce una fuerte disminución del crecimiento en las tres cronologías.

Posteriormente, después del 2010 se produce un incremento en el crecimiento en lal y lme, mientras permanece estable en lba (Figura 2C). *N. dombeyi* muestra su curva de crecimiento en torno o bajo la media desde 1900 a mediados de los 80s produciendo un fuerte incremento en la década de los 90s. Posteriormente, se produce un ligero disminución en el crecimiento desde mediados de los 90s a mediados del 2010s para luego aumentar su crecimiento desde mediados de 2010s al 2019. *N. alpina* presenta la más alta variabilidad en su curva de crecimiento para todo el periodo de las tres especies analizadas, con un crecimiento bajo la media desde 1860 a 1960. Posterior a 1960 se produce un *peak* de crecimiento a mediados de los 60s, después una tendencia a la disminución del crecimiento que es ligeramente inferior a la media a mediados de los 90s hasta el 2010, después del 2010 se observa un aumento en el crecimiento.

Como se esperaba los más altos valores de correlación se encontraron entre las cronologías de *N. pumilio* con el más alto valor de correlación entre sitios de altitudes bajas para la especie lme y lba ($r = 0.92$, $p < 0.01$) durante el periodo común 1900 – 2019. Las correlaciones entre distintas especies fueron significativas entre rau y lme ($r = 0.34$, $p < 0.05$), rau y lba ($r = 0.34$, $p < 0.05$), coi y lal ($r = 0.22$, $p < 0.05$) y coi y lme ($r = 0.18$, $p < 0.05$). Entre coi y rau no hubo correlaciones significativas entre sus cronologías (Figura 3).

El periodo común 1900 – 2019 fue utilizado para el ACP que incluyó cinco cronologías estudiadas. El ACP mostró principalmente dos patrones de crecimiento PC1 y PC2, los cuales explicaron el 54% y 20%, respectivamente. Los patrones temporales de PC1 y PC2 muestran valores estables en torno al 50% y el 25% a través del tiempo, respectivamente hasta aproximadamente 1980. Después de 1980 se observa un fuerte

incremento en los valores del PC1 que supera el 65% hasta el 2004 y un fuerte decrecimiento en el PC2 a valores cercanos al 15% (Figura 4).

3.4.2 Relación entre el crecimiento radial y variables ambientales

Para el análisis de correlación entre el crecimiento radial de las cronologías de lal, lme, lba, coi y rau más el PC1 calculado para el periodo común entre 1900 – 2019 y variables, fueron consideradas las variables temperatura media (Tmedia), isoterma 0° C (IsoT), déficit de presión de vapor (DPV), precipitaciones (Pp), humedad del suelo (HS; 0 – 10 cm), y los índices de los forzante climáticos El Niño Oscilación del Sur (ENSO) y Oscilación Antártica (AAO; Figura 5).

Las variables ambientales relacionadas a la temperatura presentan valores de correlación positivos con el crecimiento en la temporada actual de crecimiento (Figura 5A, B y C). Específicamente lal tiene valores significativos positivos ($p < 0.01$) entre el crecimiento y la temperatura media, Isoterma 0°C y DPV de Diciembre. Lme, lba y rau mostraron correlaciones positivas significativas ($p < 0.05$) con la Tmedia de noviembre. La IsoT de noviembre presentó correlaciones positivas significativas ($p < 0.05$) con lal, lme, coi y PC1. En contraste, IsoT de diciembre y febrero mostró correlaciones negativas significativas con el crecimiento de rau ($p < 0.01$). Además, se encontró una correlación positiva entre crecimiento de rau y el DPV de noviembre ($p < 0.05$). Interesantemente se encontraron principalmente correlaciones negativas significativas entre el crecimiento y las variables ambientales relacionadas a la temperatura en el mes de Diciembre de la estación previa de crecimiento (Figura 5A, B y C). Destacando en rau un cambio desde

una correlación positiva ($p < 0.01$) entre el crecimiento y la Tmedia de noviembre previo a una correlación negativa significativa entre ambas variables en Diciembre y Marzo de la también estación previa de crecimiento ($p < 0.01$).

Las más fuertes correlaciones fueron negativas y se encontraron entre el crecimiento de todas las cronologías, el PC1 y las precipitaciones de Noviembre en la temporada actual de crecimiento ($p < 0.01$). Además, el crecimiento de coi tuvo una correlación positiva con la precipitación de Diciembre actual y negativa con Agosto y Enero actual ($p < 0.05$; Figura 5D). La humedad del suelo (HS) de la temporada previa de crecimiento registró correlaciones positivas con el crecimiento en mayoría de las especies analizadas. Entre otros resultados, el crecimiento de lba, coi y PC1 ($p < 0.05$) mostró correlaciones positivas con la HS desde Diciembre a Abril durante la temporada previa de crecimiento (Figura 5E). Finalmente no hubo correlaciones significativas con el índice SST 3.4 del forzante climático ENSO y si las hubo en el caso de índice AAO-Marshall. Estas correlaciones fueron principalmente negativas en los meses de verano en la estación previa de crecimiento. Se encontraron correlación negativas entre el AAO de Enero y el crecimiento de lme, lba, rau y PC1 ($p < 0.5$). En contraste, se encontraron correlaciones positivas entre el crecimiento de lal y coi y AAO del mes de Noviembre de la temporada actual de crecimiento ($p < 0.05$, Figura 5F).

3.4.3 Índices de resiliencia de las especies de *Nothofagus*

La resistencia del crecimiento radial de los árboles registró una tendencia al decrecimiento en las sequías de 1983, 1998, 2008 y 2014. Los valores de resistencia estuvieron en torno

y ligeramente superior a 1.0 en 1983 y 1998, mientras que estuvo bajo 1.0 en las sequías de 2008 y 2014 (Figura 6). La recuperación del crecimiento de los árboles tuvo valores ligeramente sobre 1.0 en las sequías de 1983, 1998 y 2008, mientras que presentó valores ligeramente bajo 1.0 en la sequía del 2014. Por su parte el índice de resiliencia mostró valores sobre el valor 1 en 1983 y 2014 y bajo 1 para todas las cronologías en 1998 y 2008 (Figura 6).

3.5 Discusión

3.5.1 Patrones temporales de las cronologías

Los estadísticos de las cinco cronologías desarrolladas en la ladera noroeste del volcán Choshuenco muestran valores de EPS superiores a 0.85 a partir de un periodo común que comienza en 1870 hasta la actualidad (Figura 2), lo que sugiere una adecuada replicación en el muestreo para todas las cronologías. Además nuestros resultados tienen rango de valores de correlación entre las series de las cronologías entre 0.48 y 0.53 (Tabla 1), valores relativamente altos si comparamos con cronologías de *N. pumilio* con valores de correlación entre 0.12 y 0.38 creciendo en la vertiente occidental de los Andes y en la parte norte de su distribución (Lara et al 2001). Rau muestra valores de inter-correlación entre sus series de 0.48 lo que es similar a lo reportado por Bonada et al 2020a en su sitios más méxico en el gradiente de precipitaciones. Las cronologías de lme y lba mostraron una alta coherencia entre sus curvas de crecimiento (Figura 3) exhibiendo crecimiento bajo la media entre 1630 y 1700, 1770 y 1800, 1845 y 1860, 1870 y 1905, 1925 y 1945, y mostrando similar curva de crecimiento con lal bajo el promedio entre 1990 y 2019. La

tendencia negativa en el crecimiento encontrada en lal, lme y lba también es encontrada en coi (1990 – 2015) y rau (1990 – 2010). Estas tendencias a la baja en el crecimiento en las últimas décadas fueron anteriormente reportadas en coníferas creciendo en el centro – sur de Chile *Austrocedrus chilensis*, *Araucaria araucana* (Villalba et al 2012) y *Prumnopitys andina* (Álvarez et al 2021), y las angiospermas *N. pumilio* y *N. dombeyi* con presencia de mortalidad de individuos en la vertiente oriental de los Andes (Rodríguez-Catón et al 2016, Suarez et al 2004). En el contexto de los últimos 120 años se encontraron correlaciones positivas significativas entre cronologías de diferentes especies, entre lme y rau, y lenga baja y rau ($p < 0.05$, Figura 3). Estos valores de correlación entre las cronologías hacen suponer que un factor ambiental común está controlando y aumentando estos altos valores de correlación entre especies. El incremento del porcentaje de la varianza explicada por el PC1 de las 5 cronologías de *Nothofagus* analizadas muestra una mayor sincronía en el crecimiento de los árboles después de 1980 (Figura 4), lo que sugiere un aumento en la señal común que está controlando el crecimiento. Por lo tanto una mayor coherencia entre las curvas de crecimiento de las cronologías lo que indicaría que el factor limitante entre los sitios podría ser el mismo o hubo una intensificación del factor limitante. Esta tendencia al aumento de la señal también después de 1980 se puede observar a nivel de cronología con un ligero aumento de la varianza explicada del PC1 en lal, lba y coi. Los resultados en lba son consistentes a los reportados previamente para el sitio donde el análisis muestra un descenso en el PC1 a fines de los 80s y por lo tanto de la señal común que estaría controlando el crecimiento de los árboles de este sitio (Figura S1). Serrano y Christie (2020) atribuyeron esta pérdida a la señal común a patrones de crecimiento anómalos causado por los procesos de muerte

de individuos. Sin embargo, en nuestros resultados se observa un incremento en la varianza explicada por el PC1 con el consiguiente aumento de la señal común después del mencionado descenso, lo que indicaría la recuperación del patrón común del crecimiento y la posible sobrevivencia de los árboles que estaban con daño de copas en ese periodo (Figura S1). Ese retorno al crecimiento estable de los últimos años en Iba también es posible observarlo en la curva de crecimiento de su cronología (Figura 2C).

3.5.2 Relación entre el crecimiento radial y variables ambientales

El patrón más claro y fuerte para las correlaciones entre las variables ambientales consideradas para este estudio y el crecimiento de las especies arbóreas analizadas fue la precipitación de Noviembre de la temporada actual de crecimiento, la que mostró una correlación negativa con las cinco cronologías. Estas correlaciones concuerdan con lo previamente reportado para Ial (Álvarez et al 2015) y para Iba (Serrano y Christie 2020), además es consistente con lo encontrado por Villalba et al (1997) en la vertiente oriental de los Andes. Adicionalmente, correlaciones positivas con la T_{media} de noviembre implican un incremento en la importancia de la disponibilidad de humedad que pueda existir en el inicio de la temporada de crecimiento (Figura 5A). Esta importancia está relacionado al tipo de precipitación que puede caer en estos bosques en el mes de noviembre, si se producen precipitaciones con baja temperatura, la caída y permanencia de nieve después del inicio de la temporada de crecimiento puede reducir la temporada de crecimiento produciendo anillos más angostos (Villalba et al 2003). Esto también es consistente con un aumento en el crecimiento radial cuando la isoterma 0°C aumenta en

altitud, por lo tanto hay un aumento en el crecimiento cuando existe un incremento en altitud de la precipitación de tipo nieve (Figura 5B). En esta misma línea, la humedad del suelo resultó de importancia en la estación previa de crecimiento especialmente para lba la que registró relaciones positivas entre el crecimiento y la HS desde diciembre a marzo (Figura 5E). En relación a las condiciones de temperatura lal tuvo una relación positiva con Diciembre cálido dado por temperatura media (T_{media}) e isoterma 0° C (IsoT) alta (Figura 5A y B), un ambiente seco dado por un DPV sobre la media (Figura 5C) y el crecimiento, sugiere la importancia de temperaturas altas durante el inicio del crecimiento (diciembre) a la población arbórea de mayor altitud (lal). Poblaciones creciendo a menor altitud como coi tienen mayores crecimientos cuando la precipitación de Diciembre supera la media durante la temporada actual de crecimiento y cuando la HS de diciembre, marzo y abril supera la media durante la estación previa de crecimiento (Figura 5E). Además, destaca un aumento en el crecimiento radial de coi con condiciones de humedad durante el verano en la estación previa y actual de crecimiento, lo que a su vez es consistente con la relación positiva entre el crecimiento y disponibilidad de humedad reportada por Suarez et al (2015). El crecimiento de rau presentó una relación negativa con la precipitación de Noviembre de la temporada actual y previa de crecimiento y una relación positiva con la T_{media} de Noviembre actual y previa. Esto sugiere lo importante que es la humedad para el crecimiento de *N. alpina* consistente con lo reportado por Bonada et al (2022b). Posteriormente avanzando en los meses de la estación de crecimiento tuvo una relación negativa con la T_{media} de Diciembre previo y Marzo previo. Lo que indica la variabilidad en la sensibilidad de rau a las variables ambientales a nivel mensual en la estación de crecimiento.

3.5.3 Resistencia, recuperación y resiliencia del crecimiento a la sequía

De acuerdo a lo esperado nuestros resultados de índices de resistencia, recuperación y resiliencia a la sequía muestran una respuesta variable en el crecimiento a través del gradiente altitudinal y a través de la ocurrencia de sequía en el tiempo (Fang y Zhang 2018, Su et al 2021). En general los valores de resistencia, recuperación y resiliencia presentan valores en un estrecho margen de valores cercanos al valor 1, similares a los encontrados en bosques de *N. obliqua* en el centro – sur de Chile a través de un gradiente latitudinal (Urrutia- Jalabert 2021). La resistencia no tuvo patrón de acuerdo a la altitud, los resultados fueron similares sólo destacó los altos valores de resistencia de raulí en las sequías de 1983 y 1998 indicando mayor resistencia de los árboles en eventos de sequía esporádicas en las últimas décadas del siglo XX (Figura 6). Esto puede estar relacionado a una tendencia general de disminución del crecimiento después de 1990 y a los años más recurrentes de sequía a partir del año 2010 (Garreaud et al 2017, González-Reyes 2021) que estarían provocando índices menores de resistencia para todas las cronologías durante estos años.

La recuperación, aunque con alguna variabilidad, en general tuvo una tendencia al incremento a través del gradiente altitudinal mostrando menores valores en las poblaciones a mayor altitud que en las de baja altitud. Algo diferente ocurrió en la sequía del 2008 y 2014, cuando una tendencia al incremento en la recuperación ocurrió en los sitios de lme a coi y lme a rau (es decir desde 1300 a 1000 m de altitud aproximadamente), sin embargo, valores altos de resistencia fueron encontrados en lal probablemente asociados a condiciones favorables en el mes de noviembre (seco y cálido) para la

ocurrencia de valores altos de ancho de anillos en lal, en las primeras décadas del siglo XXI (Figura 2A).

Los valores de resiliencia no tuvieron tendencia en sus valores de acuerdo a la altitud y fueron superiores o levemente inferiores a 1 en todas las cronologías, en las sequías de 1983, 2008 y 2014. Sólo fueron inferiores a 1 en la sequía de 1998, sequía muy intensa (< -4 de PDSI) que causó mortalidad de individuos de *N. dombeyi* (Suarez et al 2004, Suarez et al 2010) y disminución en el crecimiento de *N. pumilio* en la vertiente oriental de los Andes (Rodríguez-Catón et al 2016).

Los valores de índice de resiliencia del crecimiento a la sequía muestra que los sitios analizados por sus valores mayoritariamente > 1 no mostraron ser susceptibles a este tipo de eventos. En general los valores altos de resiliencia a la sequía de las especies de *Nothofagus* analizadas (Figura 6) está relacionado a que el crecimiento radial de estas especies aumenta cuando las condiciones ambientales son secas y cálidas en primavera por lo que son beneficiadas por estas condiciones (Figura 5A y D). Sin embargo, la tendencia proyectada y registrada en la última década a la disminución de las precipitaciones y al aumento de las temperaturas en la temporada de crecimiento especialmente durante el verano (Enero a Marzo) podría producir cambios hacia la disminución del crecimiento y por consiguiente probablemente menor resiliencia a las sequías por la falta de humedad disponible en el suelo para el crecimiento arbóreo (Figura 5E).

3.6 Bibliografía

Aceituno (1988). On the functioning of the southern oscillation in the South America, sector. Part I: Surface Climate. *Monthly Water Review* 116: 505-524.

Álvarez, C., Veblen, T. T., Christie, D. A., & González-Reyes, Á. (2015). Relationships between climate variability and radial growth of *Nothofagus pumilio* near altitudinal treeline in the Andes of northern Patagonia, Chile. *Forest Ecology and Management*, 342, 112–121. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.01.018>

Álvarez, C., Le Quesne, C., Rojas-Badilla, M., Rozas, V., & González-Reyes, Á. (2021). Dendrochronological potential of *Prumnopitys andina* (Podocarpaceae) at the southern limit of its range in the Chilean Andes. *New Zealand Journal of Botany*, 59(4), 423–439. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2021.1877158>

Arias, P.A., N. Bellouin, E. Coppola, R.G. Jones, G. Krinner, J. Marotzke, V. Naik, M.D. Palmer, G.-K. Plattner, J. Rogelj, M. Rojas, et al., (2021): Technical Summary. In *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, A. Pirani, S.L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M.I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J.B.R. Matthews, T.K. Maycock, T. Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, and B. Zhou (eds.)]. Cambridge University

Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 33–144, doi:[10.1017/9781009157896.002](https://doi.org/10.1017/9781009157896.002).

Barichivich J, Osborn TJ, Harris I, van der Schrier G and Jones PD (2021) Monitoring global drought using the self-calibrating Palmer Drought Severity Index [in "State of the Climate in 2020" eds. Dunn RJH, Aldred F, Gobron N, Miller JB & Willett KM]. *Bulletin of the American Meteorological Society* **102**, S68-S70. (<https://doi.org/10.1175/BAMS-D-21-0098.1>)

Bonada, A., Amoroso, M., & Gedalof, Z. (2022a). The First Network of Tree-Ring Chronologies for Co-Occurring *Nothofagus nervosa* and *Nothofagus obliqua* along a Precipitation Gradient in Patagonia, Argentina. *Tree-Ring Research*, 78(1), 1–12. <https://doi.org/10.3959/TRR2021-8>

Bonada, A., Amoroso, M. M., Gedalof, Z., Srur, A. M., & Gallo, L. (2022b). Effects of climate on the radial growth of mixed stands of *Nothofagus nervosa* and *Nothofagus obliqua* along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Dendrochronologia*, 74. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2022.125961>

Burschel, P., Gallegos C., Martínez, O., Moll. W. (1976). Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de raulí y coigue. *Bosque*, 2: 55-74.

Caldcleugh, A., (1836). An Account of the great earthquake experienced in Chile on the 20th of February, 1835: with a map. Philos. Trans. R. Soc. Lond. 126, 21–26.

Cook, E. R. and Holmes, R. L. (1984). *Program ARSTAN User Manual*, Laboratory of Tree Ring Research, University of Arizona, Tucson. 49p

Cook, E. R., Briffa, K., Shiyatov, S., and Mazepa, V. (1990). Tree ring standardization and growth-trend estimation, in Cook, E. and Kairiuktis, L. (eds.). *Methods of Dendrochronology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp 104-132

Daniels, L.D., Veblen, T.T., (2003). Regional and local effects of disturbance and climate on altitudinal treelines in northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 14: 733-742.

Donoso, C. (1974). *Dendrología: Árboles y Arbustos Chilenos*. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Manual No. 2. 142 pp

Donoso, C., Deus, R., Cockbaine, J.C. Castillo, H. (1986). Variaciones estructurales del tipo forestal Coihue-Raulí-Tepa. *Bosque* 7, (1): 17- 35.

Donoso, C. (1993). *Ecología Forestal: el bosque y su medio ambiente*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Fang, O., & Zhang, Q. bin. (2019). Tree resilience to drought increases in the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 25(1), 245–253. <https://doi.org/10.1111/gcb.14470>

Fritts, H. C. (1976). *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, p. 567.

Garreaud, R., Vuille, M., Compagnucci, R., Marengo, J. (2009). Present-day South American climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281:180- 195. doi: 10.1016/j.palaeo.2007.10.032

Garreaud, R. D., Alvarez-Garreton, C., Barichivich, J., Pablo Boisier, J., Christie, D., Galleguillos, M., LeQuesne, C., McPhee, J., & Zambrano-Bigiarini, M. (2017). The 2010-2015 megadrought in central Chile: Impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology and Earth System Sciences*, 21(12), 6307–6327. <https://doi.org/10.5194/hess-21-6307-2017>

Gazol, A., Camarero, J.J., Anderegg, W.R.L., Vicente-Serrano, S.M., 2017. Impacts of droughts on the growth resilience of Northern Hemisphere forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 26, 166–176. <https://doi.org/10.1111/geb.12526>.

González-Reyes, Á., & Muñoz, A. A. (2013). Cambios en la precipitación de la ciudad de Valdivia (Chile) durante los últimos 150 años. *Bosque*, 34(2), 191–200. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002013000200008>

González-Reyes, Á., Jacques-Coper, M., & Muñoz, A. A. (2021). Seasonal precipitation in south-central Chile: Trends in extreme events since 1900. *Atmosfera*, 34(4), 371–384.
<https://doi.org/10.20937/ATM.52871>

Hartmann, D. L. (Ed.). (2016). Appendix B - Symbol Definitions. In *Global Physical Climatology (Second Edition)* (Second Edition, pp. 431–442). Elsevier.
<https://doi.org/https://doi.org/10.1016/B978-0-12-328531-7.00015-3>

Hildebrand-Vogel, R., Godoy, R., Vogel, A., (1990). Subantarctic-Andean *Nothofagus pumilio* forests. *Vegetatio* 89, 55–68.

Holmes, R.L. (1983). Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-ring Bulletin* 44: 69–75.

Lara, A., Villalba, R., Wolodarsky-Franke, A., Carlos, J., Luckman, B. H., & Cuq, E. (2005). Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35° – 55° S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 879-893.

Lara, A., Aravena, J.C., Villalba, R., Wolodarsky-Franke, A., Luckman, B., Wilson, R., (2001). Dendroclimatology of high-elevation *Nothofagus pumilio* forests at their northern distribution limit in the central Andes of Chile. *Can. J. For. Res.* 31, 925–936.
[doi:10.1139/cjfr-31-6-925](https://doi.org/10.1139/cjfr-31-6-925)

Lloret, F., Keeling, E., Sala, A., (2011). Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120, 1909–1920. [https:// doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x).

Marshall, G. J., (2003). Trends in the Southern Annular Mode from observations and reanalyses. *J.Clim.*, **16**, 4134-4143, doi:10.1175/15200442%282003%29016<4134%3ATI TSAM>2.0.CO%3B2

Martens, B., Miralles, D. G., Lievens, H., van der Schalie, R., de Jeu, R. A. M., Fernández-Prieto, D., Beck, H. E., Dorigo, W. A., & Verhoest, N. E. C. (2017). GLEAM v3: Satellite-based land evaporation and root-zone soil moisture. *Geoscientific Model Development*, *10*(5), 1903–1925. <https://doi.org/10.5194/gmd-10-1903-2017>

McNally, A. NASA/GSFC/HSL (2018). FLDAS Noah Land Surface Model L4 Global Monthly 0.1 x 0.1 degree (MERRA-2 and CHIRPS), Greenbelt, MD, USA, Goddard Earth Sciences Data and Information Services Center (GES DISC), Accessed: [08-09-22], [10.5067/5NHC22T9375G](https://doi.org/10.5067/5NHC22T9375G)

Minder, J. R., Durran, D. R., & Roe, G. H. (2011). Mesoscale controls on the mountainside snow line. *Journal of the Atmospheric Sciences*, *68*(9), 2107–2127. <https://doi.org/10.1175/JAS-D-10-05006.1>

Rebertus, A. and Veblen T.T. (1993). Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth

Nothofagus forests in Tierra del Fuego, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 4: 641-654.

Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., Morales, M., & Srur, A. (2016). Influence of droughts on *Nothofagus pumilio* forest decline across northern Patagonia, Argentina. *Ecosphere*, 7(7). <https://doi.org/10.1002/ecs2.1390>

Schulman, E. (1956). *Dendroclimatic change in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson.

Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Reyer, C. P. O. (2017). Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change*, 7(6), 395–402. <https://doi.org/10.1038/nclimate3303>

Serrano-León, H., & Christie, D. A. (2020). Tree-growth at the rear edge of a *Nothofagus pumilio* Andean forest from Northern Patagonia show different patterns and a decline in the common signal during the last century. *Forest Ecology and Management*, 475. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118426>

Su, J., Shen, J., Li, S., Huang, X., Liu, W., & Lang, X. (2021). *Quantifying Radial Growth Response of Pinus Yunnanensis to Climate Change and Drought Event at Different Altitudes and Ages in the Jinsha River Basin*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-633818/v1>

Suarez, M. L., Ghermandi, L., & Kitzberger, T. (2004). Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* - Site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, 92(6), 954–966. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00941.x>

Suarez, M. L., Villalba, R., Mundo, I. A., & Schroeder, N. (2015). Sensitivity of *Nothofagus dombeyi* tree growth to climate changes along a precipitation gradient in northern Patagonia, Argentina. *Trees - Structure and Function*, 29(4), 1053–1067. <https://doi.org/10.1007/s00468-015-1184-5>

Trenberth, K. E., Dai, A., van der Schrier, G., Jones, P. D., Barichivich, J., Briffa, K. R., & Sheffield, J. (2014). Global warming and changes in drought. In *Nature Climate Change* (Vol. 4, Issue 1, pp. 17–22). <https://doi.org/10.1038/nclimate2067>

Treydte, K., Boda, S., Graf Pannatier, E., Fonti, P., Frank, D., Ullrich, B., Saurer, M., Siegwolf, R., Battipaglia, G., Werner, W., & Gessler, A. (2014). Seasonal transfer of oxygen isotopes from precipitation and soil to the tree ring: Source water versus needle water enrichment. *New Phytologist*, 202(3), 772–783. <https://doi.org/10.1111/nph.12741>

Urrutia-Jalabert, R., Barichivich, J., Rozas, V., Lara, A., Rojas, Y., Bahamondez, C., Rojas-Badilla, M., Gipoulou-Zuñiga, T., & Cuq, E. (2021). Climate response and drought resilience of *Nothofagus obliqua* secondary forests across a latitudinal gradient in south-

central Chile. *Forest Ecology and Management*, 485.

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.118962>

Van der Maaten-Theunissen, M., van der Maaten, E. and Bouriaud, O. (2015) pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. *Dendrochronologia* **35**: 34–38.

Veblen, T.T., Donoso, C., Kitzberger, T., Rebertus A. (1996). The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests (eds) Veblen T.T., Hill R., Reid J. Ecology of Southern Chilean and Argentinean Nothofagus Forests. 293-353 p.

Vidal Gormaz., (1869). Continuación de los trabajos de exploracion del Rio Valdivia I sus afluentes. Imprenta Nacional, Chile. 46 p.

Villalba, R., Boninsegna, J., Veblen, T.T., Schmelter, A., & Rubulis S. (1997). Recent trends in Tree-rings Records from High Elevation Sites in the Andes of Northern Patagonia. *Climatic Change* 36: 425–454

Villalba, R., Lara, A., Boninsegna, J.A., Masiokas, M., Delgado, S., Aravena, J.C., Roig, F.A., Schmelter, A., Wolodarsky, A. and Ripalta, A. (2003). Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change* 59: 177-232.

Wells, N., Goddard, S., & Hayes, M. J. (2004). A self-calibrating Palmer Drought Severity Index. *Journal of Climate*, 17(12), 2335–2351. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2004\)017<2335:ASPDSI>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2004)017<2335:ASPDSI>2.0.CO;2)

Zang C, Biondi F (2015). “treeclim: an R package for the numerical calibration of proxy-climate relationships.” *Ecography*, **38**(4), 431-436. ISSN 1600-0587, [doi:10.1111/ecog.01335](https://doi.org/10.1111/ecog.01335).

Tabla 1. Parámetros estadísticos de las cronologías de *Nothofagus pumilio* (LAL lenga alta; LME lenga media, LBA lenga baja), *N. dombeyi* (COI) y *N. alpina* (RAU) en la ladera noroeste del volcán Choshuenco.

Sitio	LAL	LME	LBA	COI	RAU
Correlación series	0.48	0.53	0.52	0.53	0.48
Media ancho de anillos (mm) +/- ds	1.3 +/- 0.66	0.93 +/- 0.47	0.99 +/- 0.5	1.24 +/- 0.66	1.08 +/- 0.70
Sensibilidad media	0.32	0.31	0.3	0.3	0.31
No de árboles	93	116	112	110	15
No de series	111	128	123	119	26
Largo cronología > 5 series	1814-2019	1710-2019	1669-2019	1635-2019	1775-2019
Anillos perdidos (%)	0.06	0.07	0.06	0.07	0.22
Media de autocorrelación	0.62	0.67	0.69	0.72	0.75
Altitud (m)	1400	1300	1200	1100	1000
EPS (> 0.85) IAA cronología estándar	1870	1755	1770	1770	1865

IAA : Índice de ancho de anillos

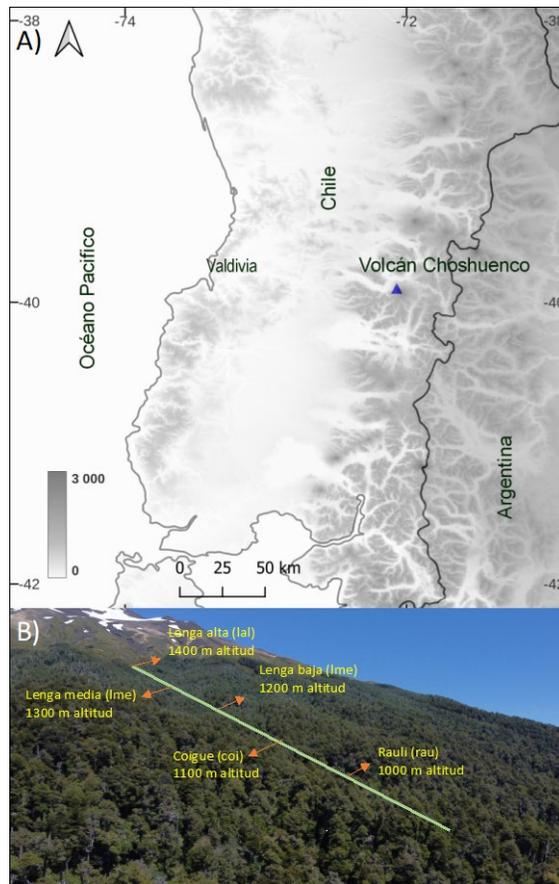


Figura 1. A) Ubicación del volcán Choshuenco (triángulo azul) cerca de los 40°S. B) Perfil altitudinal de las cronologías desarrolladas en la ladera noroeste del volcán Choshuenco ubicadas desde mayor (1400 m) a menor altitud (1000 m) son: tres sitios de *N. pumilio* lal (lenga alta), lme (lenga media) y lba (lenga baja), un sitio de *N. dombeyi* coi (coigue) y uno de *N. alpina* rau (raulí).

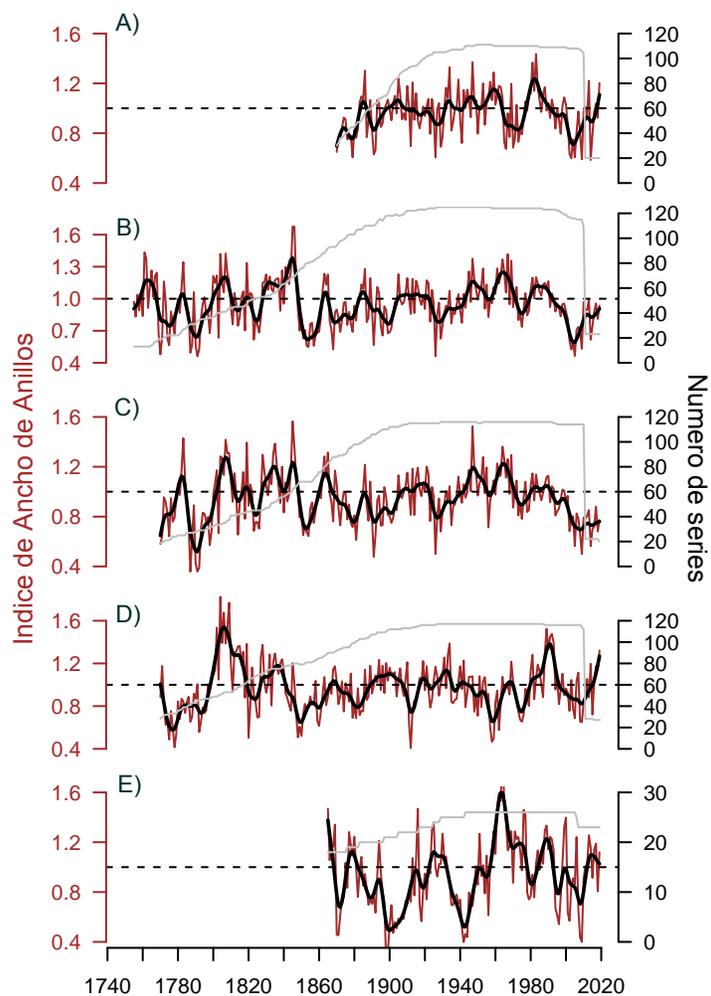


Figura 2. Cronologías estándar de las especies *Nothofagus pumilio*. A) Lengua alta (lal), B) lenga media (lme), C) lenga baja (lba), D) *Nothofagus dombeyi* (coi) y E) *Nothofagus alpina* (rau). La línea punteada horizontal indica el valor medio del índice de Ancho de Anillos y la línea gris el número de series ingresadas en cada cronología. La línea negra sólida es un spline de 10 años aplicado a cada cronología estándar.

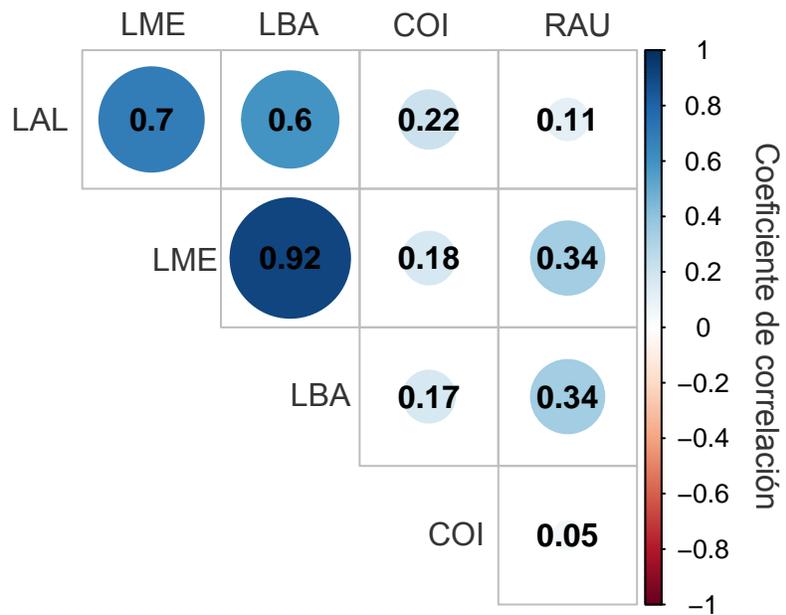


Figura 3. Coeficientes de correlación de Pearson entre cronologías estándar de cinco sitios de especies de *Nothofagus* en la ladera noroeste del volcán Choshuenco. El análisis de correlación calculado en el periodo 1900 – 2019. LAL = lenga alta; LME = lenga media; LBA = lenga baja, COI = Coihue; RAU = raulí).

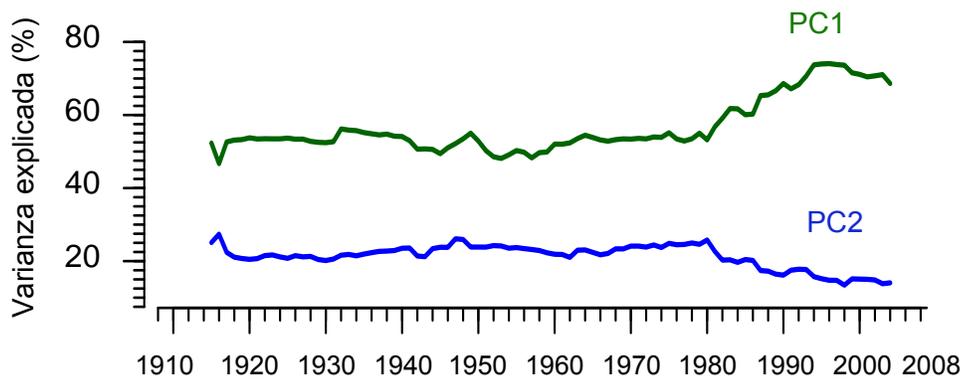


Figura 4. Variación temporal de la señal común explicada por un Análisis de Componente Principal (ACP) de las series de ancho de anillos estandarizada en el periodo común de las cronologías 1900 – 2019. Los análisis de componente principal (89) fueron calculados para ventanas móviles de 30 años con un traslape de 29 años y graficadas como porcentajes de la varianza explicada (%) en el centroide para cada ventana.

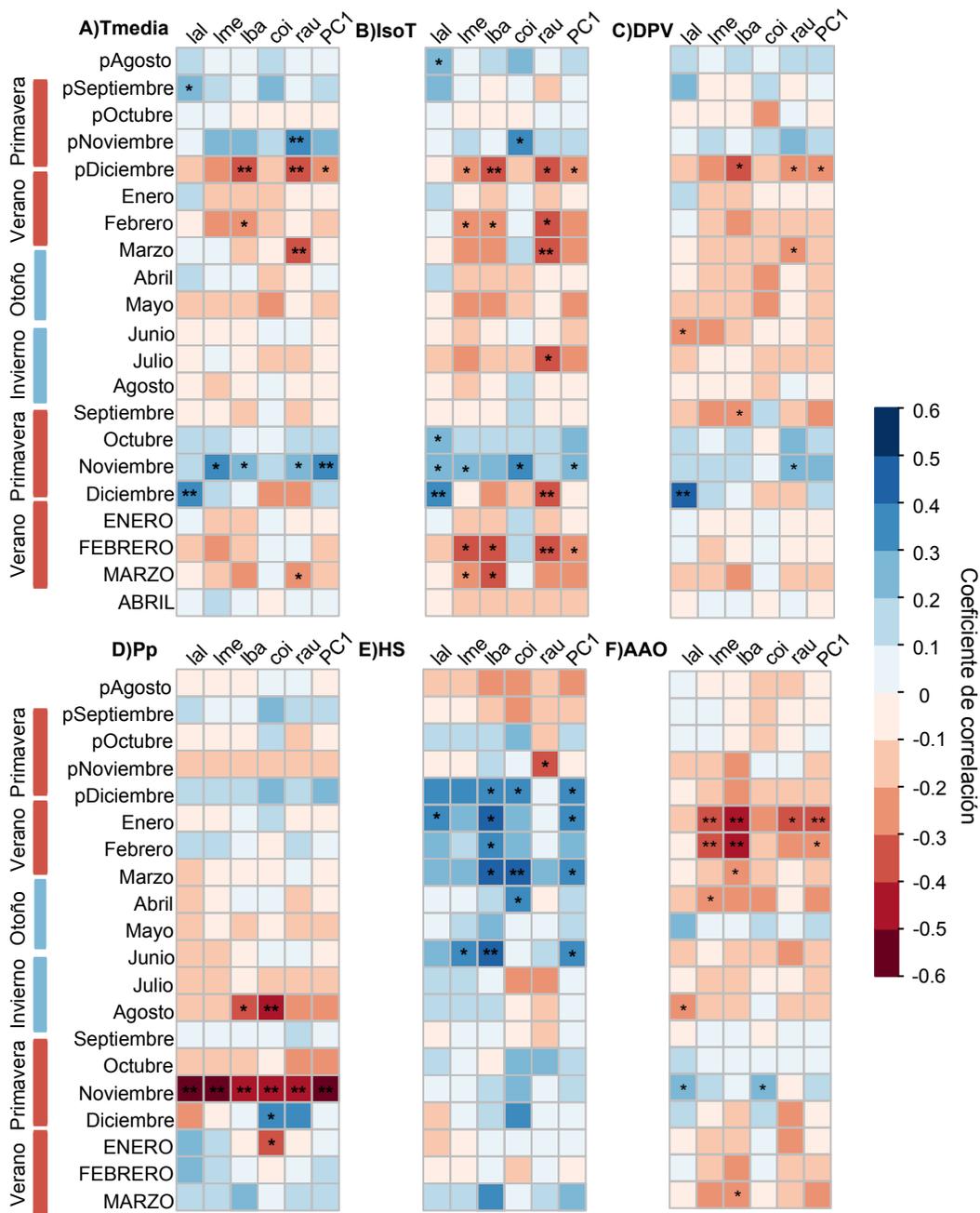


Figura 5. Coeficientes de correlación de Pearson entre las cronologías estándar de las especies de *Nothofagus* (lal = lenga alta; lme = engu media, lba = lenga baja; coi = coihue; rau = rauli), PC1 y variables ambientales a escala mensual, en el volcán Choshuenco. Análisis de Componentes Principales (ACP) calculado a partir de 5 cronologías de las especies de *Nothofagus* cubriendo el periodo 1900 – 2019. A) Temperatura media (Tmedia; 1967 – 2019) , B) Isotherma 0° C (IsoT; 1964 – 2019) , C) Déficit de presión de vapor (DPV), D) Precipitación datos CR2 Met (Pp; 1983 – 2019), E) Humedad del suelo (HS; 1987 – 2019) y F) índice de Oscilación antártica (AAO).

Los análisis de correlación fueron calculados desde Agosto del año de la estación previa de crecimiento a Abril de la estación actual de crecimiento. Previo a los análisis de correlación entre las cronologías estándar y las variables ambientales, estas últimas fueron destendenciadas mediante un modelo autorregresivo (*P < 0.05; **P < 0.01).

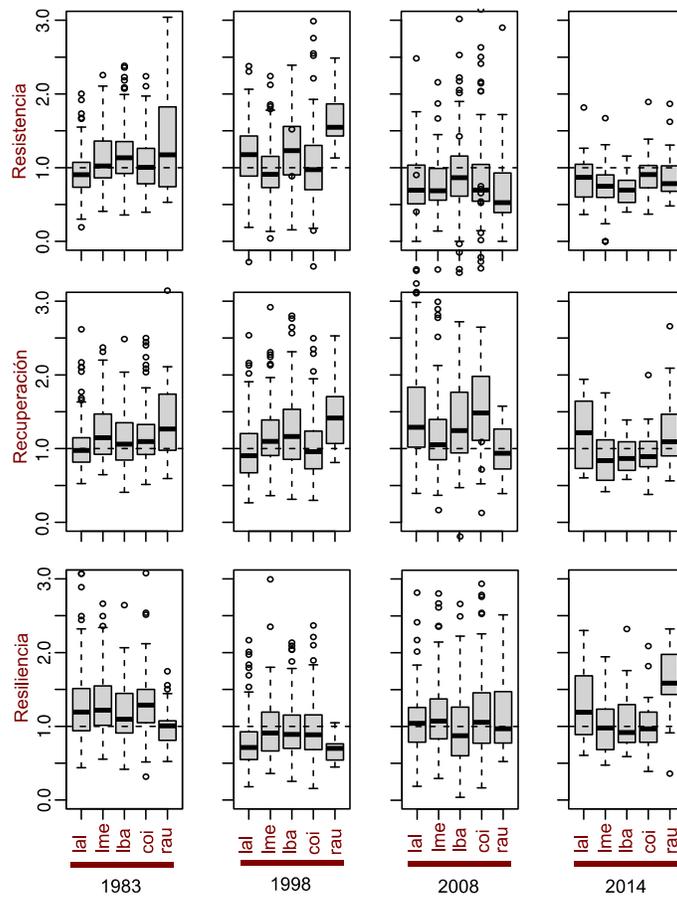


Figura 6. Variaciones en los índices de resistencia, recuperación y resiliencia de las cronologías a través del gradiente altitudinal. lal = lenga alta; lme = lenga media; lba= lenga baja, coi = coihue; rau = raulí para cada evento de sequía 1983, 1998, 2008, 2014 registrado por el índice de sequía de Palmer (scPDSI). Los valores de los índices del año siguiente a la sequía fueron graficados basados en la relación positiva del crecimiento radial con la Humedad del suelo en los meses de la estación previa de crecimiento. Las cajas indican los cuartiles 25 y 75, y las líneas en el medio indican la mediana.

3.7 Material suplementario

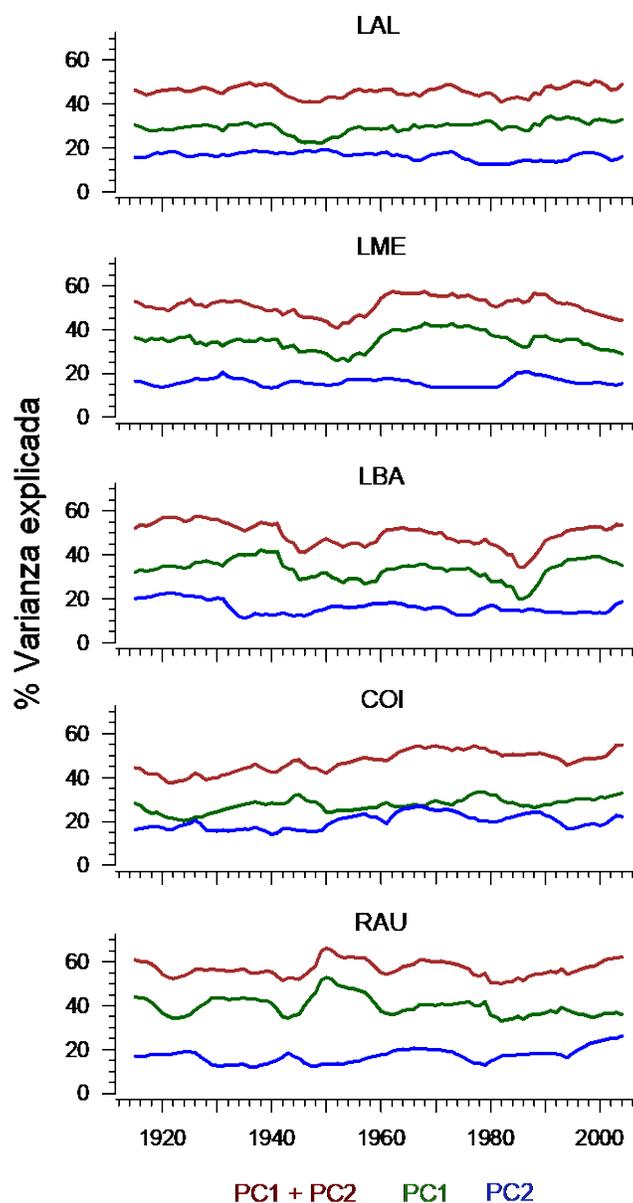


Figura S1. Variación temporal de la señal común explicada por un Análisis de Componente Principal (ACP) de las series de ancho de anillos estandarizadas en el periodo común de cada una de las cinco cronologías de las especies de *Nothofagus* estudiadas, cubriendo el periodo 1900 – 2019. Los análisis de componente principal (89) fueron calculados para ventanas móviles de 30

años con un traslape de 29 años y graficadas como porcentajes de la varianza explicada (%) en el centroide para cada ventana. LAL (Lenga alta); LME (Lenga media); LBA (Lenga baja); COI (coihue); RAU (Raulí).

Capítulo 4

4.1 Discusión General

Capítulo 2:

Las cronologías de $\delta^{18}\text{O}$ de *Polylepis tarapacana* mostraron en sus valores un gradiente norte – sur, con un aumento de los valores medios de $\delta^{18}\text{O}$ hacia los sitios del sur. Esto sugiere un enriquecimiento de $\delta^{18}\text{O}$ del agua de la hoja debido a una tendencia a un ambiente más seco en los sitios del sur.

Existe una alta coherencia espacio-temporal entre las cronologías combinadas de $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana*, reteniendo el primer componente principal el 63% de la varianza concentrándose las cargas mayormente en los sitios del norte (SUR, GUA, SME y QUE).

Las variables relacionadas con la humedad en el ambiente tuvieron una relación negativa con el $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana* asociado a una baja demanda de agua desde la hoja por lo que los estomas permanecen abiertos y no hay enriquecimiento en $\delta^{18}\text{O}$.

Las variables temperatura media y déficit de presión de vapor DPV exhibieron una relación positiva con el $\delta^{18}\text{O}$ de *P. tarapacana* por lo que se produce un enriquecimiento en $\delta^{18}\text{O}$ cuando la temperatura y DPV aumentan debido principalmente a la transpiración del agua de la hoja.

Una relación positiva entre el DPV y el $\delta^{18}\text{O}$ se muestra para una amplia región de Sudamérica con una fuerte correlación en los Andes Tropicales. En tanto, la humedad del suelo mostró una fuerte relación negativa con el PC1 y el $\delta^{18}\text{O}$ durante los meses de verano de la estación actual de crecimiento. Estas variables ambientales, las cuales no han sido previamente evaluada en esta región de Suramérica, contribuyen a una mejor comprensión del hidro – clima en la región Andina Tropical.

Capítulo 3

En el contexto de los últimos 120 años, una positiva y significativa correlación fue encontrada entre las cronologías de ancho de anillos de *N. pumilio* a través del gradiente altitudinal. En el caso de las cronologías de *N. dombeyi* y *N. pumilio* mostraron positiva y significativa correlación entre ellas, mientras que la cronología de *N. alpina* sólo mostró positivas y significativa correlación con las cronologías de *N. pumilio* (lme y lba).

Se registró un incremento a partir de 1980 en el porcentaje de la varianza explicada por el PC1 de las cinco cronologías de *Nothofagus* analizadas, después de aplicar el cálculo del ACP móvil, lo que sugiere una mayor sincronía y un aumento de la señal común en el crecimiento radial de los árboles de las especies estudiadas desde 1980 y hasta la actualidad.

Se encontró una fuerte negativa y significativa correlación entre la precipitación de Noviembre de la temporada actual de crecimiento y el crecimiento radial de las tres especies arbóreas analizadas.

Los valores de los índices de resistencia, recuperación y resiliencia a la sequía muestran una respuesta variable en el crecimiento a través de la ocurrencias de sequías en el tiempo y del gradiente altitudinal.

Los valores del índice de resiliencia de las tres especies de *Nothofagus* estudiadas no mostraron un patrón o tendencia en sus valores de acuerdo a la altitud y se registraron alrededor del valor 1, lo que sugiere que los anchos de anillos de crecimiento permanecieron estables antes y después de la ocurrencia de la sequía. Sólo fueron inferiores a 1 en la sequía de 1998, la más intensa registrada para el área de estudio, lo que significa una disminución del crecimiento después de la ocurrencia de esta sequía, sugiriendo que sequías intensas pueden afectar considerablemente el crecimiento de las especies de *Nothofagus* estudiadas en la ladera noroeste del volcán Choshuenco.