



**Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche**

"Variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinal y radial de *Nothofagus pumilio* y los efectos del medio ambiente sobre tales variaciones"



Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

**Autor
Lic. Noel Amaru Magnin**

**Director: Dr. Javier Guido Puntieri
Codirector: Ricardo Villalba**

2014

RESUMEN

Los conocimientos adquiridos sobre la morfología, arquitectura y dendrocronología de la especie arbórea patagónica *Nothofagus pumilio* (lenga) aportan una base sólida sobre la cual analizar su desarrollo y comparar la dinámica de los crecimientos longitudinal (o primario) y radial (o secundario) a lo largo de secuencias temporales. En el presente trabajo de Tesis se plantea indagar sobre las relaciones entre los crecimientos longitudinal y radial de esta especie y los efectos de factores ambientales sobre esta relación. Para ello, se estudiaron las relaciones entre ambos tipos de crecimiento para plantas desarrolladas en distintas condiciones en los bosques templados del norte de la Patagonia. El trabajo se estructura en cuatro capítulos. En el primero se introducen los conceptos que más adelante son utilizados como marco teórico en las hipótesis de esta Tesis y se aportan los antecedentes encontrados acerca de ambos tipos de crecimiento. En el segundo capítulo se analiza retrospectivamente la relación entre los crecimientos longitudinal y radial y los efectos de las precipitaciones y temperaturas sobre esta relación. En el tercero, se analiza experimentalmente el efecto de la disponibilidad de agua en el suelo sobre el crecimiento de árboles completos (incluyendo sus raíces), y en el cuarto se evalúan los efectos de la erupción del Complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle de 2011 sobre los crecimientos longitudinal y radial en árboles duplicados y no duplicados.

(Cap. II) En un rodal de altura ubicado sobre una ladera del Mt. Tronador, para un período de diez años, se analizaron los efectos de las precipitaciones y las temperaturas sobre las variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinal y radial, a partir de marcadores morfológicos y/o anatómicos. Se midieron la longitud y el número de entrenudos de los brotes del tronco extendidos en el periodo 2001-2010 y el ancho de los anillos de xilema formados en la base del tronco y correspondientes al mismo periodo. Se encontraron relaciones significativas entre los crecimientos longitudinal y radial, y entre cada uno de estos tipos de crecimiento y las temperaturas y precipitaciones en el periodo considerado. Las temperaturas del invierno y la primavera temprana (junio-octubre) inmediatamente precedentes al periodo de extensión de los brotes estuvieron asociadas positivamente tanto con el crecimiento longitudinal como con el radial. Las precipitaciones de verano (diciembre-marzo) se relacionaron positivamente con el alargamiento de los brotes, mientras que la temperatura media del verano de la estación de crecimiento previa (enero-marzo) se relacionó con el crecimiento radial del tronco. Se propone que las condiciones ambientales podrían jugar un papel muy importante en la regulación de la expresión de la preformación y la neoformación en *N. pumilio*.

(Cap. III) En un experimento de vivero a cielo abierto se analizaron los efectos de la disponibilidad de agua en el suelo sobre la dinámica del crecimiento radial y sobre las variaciones arquitecturales del crecimiento longitudinal de *N. pumilio* a lo largo de dos temporadas de crecimiento. Para ello, se asignaron individuos juveniles a tres tratamientos de riego: sin riego o control, riego medio y riego alto. Los tratamientos de riego trataron de emular las precipitaciones de sitios mésicos y húmedos. En términos generales las modificaciones en la disponibilidad de agua en el suelo alteraron los crecimientos longitudinal y radial. Mayor disponibilidad de agua produjo: (1) el desarrollo de brotes más largos y con mayor número de entrenudos; (2) anillos de crecimiento más anchos; (3) cambios en la locación de los recursos entre el sistema aéreo y subterráneo, con mayor

asignación proporcional de biomasa a los tallos que a las raíces; (4) cambios en la asignación de recursos entre el tronco y las ramas, produciéndose brotes del tallo más ramificados (y, desde este punto de vista, menos jerárquicos), pero un tronco de mayor tamaño en relación a sus ramas (mayor jerarquía a nivel de la planta entera).

(Cap. IV) En un rodal de *N. pumilio* ubicado en el Paso Puyehue en cercanías al cráter del Complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle se evaluó el efecto de la erupción ocurrida en junio de 2011 sobre los crecimientos longitudinal y radial de árboles juveniles a juvenil-adultos. El efecto de las cenizas se probó sobre dos condiciones arquitecturales contrastantes: ejemplares con un único tronco dominante y ejemplares con el tronco duplicado. El análisis se llevó a cabo a lo largo de secuencias temporales, de modo de poder contrastar las variaciones del crecimiento pre- y post-erupción. Complementariamente, se compararon las secuencias de variación temporal del crecimiento de estos árboles con las obtenidas para ejemplares desarrollados en el sitio Mt Tronador en el cual no se depositaron cenizas luego de esa erupción. Contrariamente a lo previsto, el crecimiento longitudinal de los árboles de *N. pumilio* cercanos al epicentro eruptivo aumentó sustancialmente en la estación de crecimiento siguiente a la erupción, registrándose valores entre dos y tres veces mayores a lo esperado por las variaciones debidas a factores ontogenéticos y climáticos regulares. El crecimiento radial no mostró variaciones notables por efecto de la erupción. En promedio, los árboles con tronco duplicado presentaron mayor crecimiento longitudinal y radial en el tronco que los árboles no duplicados; el efecto volcánico no pareció modificar tales diferencias.

Como una conclusión final de esta Tesis se puede indicar que el análisis simultáneo y retrospectivo de las variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinal y radial de *N. pumilio* en el norte de la Patagonia se encuentran estrechamente relacionadas entre sí; tales variaciones pueden responder independientemente a diferentes factores medioambientales.

ABSTRACT

Recent advances regarding the morphology, architecture, and dendrochronology, of *Nothofagus pumilio* provide a solid basis from which we can analyze its development and compare the dynamics of primary and secondary growth along of temporal sequences. In the present work I focus on the relationships among primary and secondary growth of *N. pumilio*, and on the effects that environmental factors may have on this relationship. For this purpose, I studied the relationships among both types of growth under the influence of different environmental factors in temperate forests of Northern Patagonia. This work is structured in four chapters. The first one introduces the concepts that form the theoretical framework for the hypotheses of this Thesis, and provides previously-published background information. The second chapter is a retrospective analysis of the relationship between primary and secondary growth and the effects of precipitation and temperature on this relationship. In the third chapter, the effects of soil water availability on the growth of whole trees (including roots) were evaluated. Finally, the fourth chapter deals with the effects of the Puyehue-Cordón Caulle volcanic eruption of 2011 on the primary and radial growth of forked and unforked trees.

(Ch. II) In a high-altitude stand on a slope of Mt Tronador, the effects of precipitation and temperature in a 10-year period on the inter-annual variations of longitudinal and radial growth were analyzed using morphological and/or anatomical markers. The length and number of internodes of the annual shoots developed in the period 2001-2010, and the tree-ring width of the xylem formed in the base of the trunk for the same period were recorded. Longitudinal and radial growths were significantly related to each other, and to temperatures and precipitations. Mean temperatures in winter and early spring (June to October) prior to the period of shoot extension were positively associated with both length and radial growth. In addition, total summer precipitation (December to March) was positively related to shoot extension, whereas mean summer temperature during the previous growth season (January to March) was directly related to radial growth. Climatic factors may have major influences on the regulation of the expressions of preformation and neoformation in *N. pumilio*.

(Ch. III) The effects of soil water availability on radial-growth dynamics and on the architectural variations of the primary growth of nursery-grown *N. pumilio* trees were assessed for two growing seasons. To this end, three irrigation treatments to juvenile trees were assigned: no irrigation or control, mid-irrigation and high-irrigation; water provisions emulated natural precipitations in mesic and humid environments. Soil water availability modified both primary and secondary growth. Plants with higher water availability had: (1) longer shoots and with more internodes; (2) wider trunk growth-rings; (3) changes in resources allocation between the above- and below-ground parts of the tree, assigning proportionally more photoassimilates to stems than to roots; (4) changes in resource allocation between the trunk and branches, producing more profusely branched trunk shoots (i.e. a less hierarchical structure from this viewpoint), and a larger trunk as compared to its branches (i.e. a more hierarchical whole-tree structure).

(Ch. IV) On a stand of *N. pumilio* located near the crater of the Volcanic Complex Puyehue-Cordón Caulle, the effects of the June-2011 eruption on the primary and radial growth of juvenile-adult trees were assessed. The effect of eruption was tested on two contrasting architectural conditions: trees with a single dominant trunk and forked trees.

The analysis was conducted along time sequences, so as to compare the pre- and post-eruption growth variations. Complementarily, the time growth sequences obtained for these trees were compared with those obtained for trees from a site that was not affected by June-2011 ash accretion. Contrary to expectations, the primary growth of *N. pumilio* increased substantially after the eruption, with shoot lengths between two and three times higher than expected from variations due to ontogenetic and regular climatic effects. Radial growth did not change notably under the effect of the eruption. The trunk of forked trees was, on average, longer and thicker than that of single-trunk trees; the June-2011 eruption did not seem to affect such differences.

As a final conclusion of this thesis, it may be pointed out that concurrent and retrospective analysis of the inter-annual variations in longitudinal and radial growths, in *N. pumilio* trees of northern Patagonia are related to each other; such variations may respond independently to environmental factors.

INDICE

RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 Marco teórico	1
1.1.1 El crecimiento	1
1.1.2 Bases morfológicas y conceptuales para el análisis y descripción del crecimiento longitudinal.....	2
1.1.3 El análisis del crecimiento radial	8
1.1.4 Crecimiento arbóreo y clima	9
1.1.5 Los bosques templados de la Patagonia como objeto de estudio de la variabilidad dendro-arquitectural	10
1.1.6 La especie bajo estudio	13
1.1.7 Morfología y crecimiento longitudinal de <i>N. pumilio</i>	16
1.1.8 El análisis retrospectivo del crecimiento radial en <i>N. pumilio</i>	20
1.1.9 Fundamentación y objetivos de este estudio	21
CAPÍTULO II: VARIACIONES INTER-ANUALES EN LOS CRECIMIENTOS LONGITUDINAL Y RADIAL DE <i>NOTHOFAGUS PUMILIO</i> Y SUS RELACIONES CON EL CLIMA	23
2.1 Introducción	23
2.2 Materiales y métodos	27
2.2.1 Sitio de estudio	27
2.2.2 Material de estudio y muestreo	27
2.2.3 Preparación de las muestras y análisis de las cronologías dendro-arquitecturales	30
2.3 Resultados	32
2.3.1 Características de los árboles	32
2.3.2 Variaciones temporales en los crecimientos longitudinal y radial	32
2.3.3 Relaciones entre el crecimiento arbóreo y el clima.....	35
2.4 Discusión	38
2.4.1 El crecimiento radial y el clima.....	38

2.4.2 El crecimiento longitudinal y clima	39
2.4.3 Cambio climático y crecimiento	42
CAPÍTULO III: EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA SOBRE LA ASIGNACIÓN DE BIOMASA Y LOS CRECIMIENTOS LONGITUDINAL Y RADIAL DE <i>NOTHOFAGUS PUMILIO</i>	43
3.1 Introducción	43
3.2 Materiales y métodos	48
3.2.1 Sistema de estudio y diseño experimental.....	48
3.2.2 Mediciones	50
3.2.3 Análisis estadísticos	52
3.3 Resultados	56
3.3.1 Diferenciación de los crecimientos longitudinal y radial.....	56
3.3.2 Crecimiento diamétrico	63
3.3.3 Caracterización de las raíces y producción y asignación de biomasa	64
3.4 Discusión	67
3.4.1 Efecto de la disponibilidad de agua sobre los crecimientos longitudinal y diamétrico del tronco de <i>N. pumilio</i>	67
3.4.2 Asignación de recursos entre el tronco y las ramas según la disponibilidad de agua en el suelo	70
3.4.3 Asignación de recursos entre raíz y tallo según la disponibilidad de agua en el suelo	73
CAPÍTULO IV: EFECTO DE LA ERUPCIÓN DEL PUYEHUE SOBRE LOS CRECIMIENTOS LONGITUDINAL Y RADIAL DE <i>NOTHOFAGUS PUMILIO</i> ..	76
4.1 Introducción	76
4.2.1 Sitio de estudio.....	80
4.2.2 Material de estudio y muestreo	82
4.2.3 Análisis.....	84
4.3 Resultados	86
4.3.1 Características de los árboles	86
4.3.2 Efecto de las cenizas volcánicas sobre el crecimiento	86
4.3.3 Efecto de la duplicación del tronco sobre su crecimiento	90
4.4 Discusión	92

4.4.1 Efecto de las cenizas sobre el crecimiento longitudinal.....	92
4.4.2 Efecto de las cenizas sobre el crecimiento radial.....	96
4.4.3 Comparación entre sitios con y sin depósito de cenizas	97
CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS	100
BIBLIOGRAFÍA	103
AGRADECIMIENTOS	113
ARTÍCULO DE RESPALDO.....	114

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 Marco teórico

1.1.1 El crecimiento

En la mayoría de las especies vegetales arbóreas existen dos procesos morfogenéticos de crecimiento básicos vinculados a las actividades meristemáticas apicales y laterales (Evert, 2008). Los crecimientos iniciales de las raíces y brotes que se van formando de forma sucesiva son resultado de la actividad meristemática apical, es decir que tales órganos solamente crecen en longitud, por lo cual a este tipo de crecimiento se lo suele denominar crecimiento primario o longitudinal. Todos los tejidos resultantes de esta actividad, tanto de la parte aérea como subterránea, conforman el cuerpo primario de la planta (Beck, 2010). El crecimiento en grosor de los tallos y raíces es el resultado de la actividad meristemática lateral del cambium vascular y del felógeno (o cambium del corcho) que, en su conjunto, conforman lo que se conoce como crecimiento secundario o radial; a los tejidos resultantes se los denomina secundarios (Evert, 2008; Beck, 2010). Tradicionalmente, la medida más utilizada para caracterizar el crecimiento de un árbol en años o décadas es la acumulación de tejidos secundarios en el tronco (Fritts, 1991). Numerosas ramas de la biología, como la dendrología, dendrocronología, fisiología y ecología, entre otras (Kozlowski y Pallardy, 1979; Kitzberger *et al.*, 2000; Villalba *et al.*, 2003; Tortorelli, 2009), han centrado sus estudios en diversos aspectos del incremento radial del tronco. Por el contrario, los estudios del crecimiento primario o longitudinal estuvieron, inicialmente, asociados a plantas herbáceas. No obstante, a partir de las décadas de 1960 y 1970, el desarrollo de la disciplina botánica conocida como arquitectura vegetal (Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978) permitió un abordaje sistemático y detallado del estudio del crecimiento longitudinal de los árboles. Los estudios en los cuales se han considerado tanto el crecimiento longitudinal como el crecimiento radial son, hasta donde he podido indagar, escasos (Cochard *et al.*, 2005; Colin *et al.*, 2012; Camarero *et al.*, 2013). Este trabajo contribuye a la comprensión de las relaciones entre los crecimientos longitudinal y radial trabajando sobre la lenga, *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser. En las primeras secciones (1.1.2 y 1.1.3) desarrollo una serie de conceptos básicos que son necesarios para la comprensión de la tesis.



1.1.2 Bases morfológicas y conceptuales para el análisis y descripción del crecimiento longitudinal

Los estudios sobre el crecimiento longitudinal de los árboles se han multiplicado a partir de los trabajos de síntesis de F. Hallé y colaboradores (Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978), cuyo objetivo fundamental es interpretar la estructura global de las plantas y comprender los mecanismos morfológicos que la originan. La arquitectura de una planta es interpretada como el resultado del funcionamiento de sus meristemas, que determinan el número, tamaño y disposición relativa de sus ejes vegetativos aéreos y subterráneos (Hallé y Oldeman, 1970); es la expresión de un equilibrio entre el desarrollo endógeno e influencias externas ejercidas por el medio ambiente (Edelin, 1984). El análisis arquitectural permite identificar la secuencia endógena de desarrollo y su diferenciación de los efectos de factores externos, como el clima, sobre el desarrollo de las plantas (Hallé *et al.*, 1978). Para este objetivo es necesario lograr la síntesis del patrón de desarrollo a partir de la observación de las características morfológicas de sus unidades estructurales y de la determinación de la secuencia de diferenciación ontogenética (Barthélémy y Caraglio, 2007). A pesar de que el actual no es un estudio puramente arquitectural, los siguientes aspectos del crecimiento primario o longitudinal son necesarios para lograr una buena comprensión de la tesis: (1) la visualización del crecimiento longitudinal como la integración de un proceso de diferenciación de tallos y hojas a partir de los meristemas y del alargamiento de los ejes, (2) el proceso de ramificación y (3) los conceptos asociados al crecimiento longitudinal: categorías de ejes y reiteración.

(1) El crecimiento *longitudinal o primario* de una planta es el resultado del funcionamiento de células indiferenciadas que constituyen el meristema apical de un eje. Se pueden distinguir dos procesos principales de morfogénesis coordinados que están implicados en el crecimiento longitudinal: la organogénesis y el alargamiento (Champagnat *et al.*, 1986). La organogénesis es el proceso de división y diferenciación de las células del meristema, dando lugar a conjuntos de células con diferentes potencialidades, lo cual permite la formación de distintos tipos de órganos desarrollados de manera parcial o total (Lyndon, 1998). El alargamiento es el incremento de la longitud de las células y el responsable del crecimiento macroscópico de tallos y hojas.



La periodicidad en la actividad del meristema apical puede dar lugar a un crecimiento de tipo continuo o rítmico. El *crecimiento continuo* es aquel en el cual no cesan, por causas endógenas, la organogénesis y el alargamiento (Fig. 1.1 a; Hallé *et al.*, 1978). Las plantas con crecimiento continuo se asocian, principalmente, a climas tropicales, donde la producción de hojas y tallos puede mantenerse a lo largo del año. Por el contrario, el *crecimiento rítmico* se caracteriza por la existencia de fases de reposo en la actividad meristemática y el alargamiento entre dos periodos de crecimiento. Como consecuencia de la alternancia de fases de reposo y fases de crecimiento, se pueden reconocer sobre un eje unidades estructurales, que se denominan comúnmente *unidades de crecimiento* o *unidades de alargamiento* (Gill y Tomlinson, 1971; Hallé *et al.*, 1978). Esta última designación se considera más adecuada ya que son las marcas dejadas por el alargamiento de los ejes, y no su organogénesis, lo que permite delimitar estas unidades (Fig. 1.1 b). En climas templados, es decir, con estacionalidad marcada, los ejes de las plantas generalmente desarrollan una única unidad de alargamiento por año, denominándose a esta porción de eje, comúnmente, *brote anual* (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy y Caraglio, 2007). En este sentido, cada fase de alargamiento comienza en la primavera con la caducidad de las estructuras que protegen al meristema terminal en reposo y continúa con el alargamiento longitudinal de los tallos y el desarrollo de hojas fotosintéticas hasta que el crecimiento se detiene, al formarse la yema invernal. Una yema consiste, generalmente, en un eje con un meristema terminal y primordios de órganos parcialmente diferenciados y en estado de reposo (Hallé *et al.*, 1978). Todos los elementos diferenciados en una yema que se alargan al producirse la brotación son calificados como *preformados* (Fig. 1.2 a; Critchfield, 1960; Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy y Caraglio, 2007). En otros casos puede ocurrir que en un eje en crecimiento se produzcan, simultáneamente, la diferenciación y el alargamiento de órganos, a los que se califica como *neoformados* (Fig. 1.2 b; Critchfield, 1960; Hallé *et al.*, 1978). Los brotes anuales de un eje pueden constituirse enteramente de órganos preformados, enteramente de órganos neoformados o incluir ambos tipos de órganos (Fig. 1.2 a, b y c; Critchfield, 1960; Hallé y Martin, 1968; Kozłowski, 1971; Hallé *et al.*, 1978; Nitta y Ohsawa, 1998; Puntieri *et al.*, 2000; Souza *et al.*, 2000; Puntieri *et al.*, 2002; Costes *et al.*, 2003).

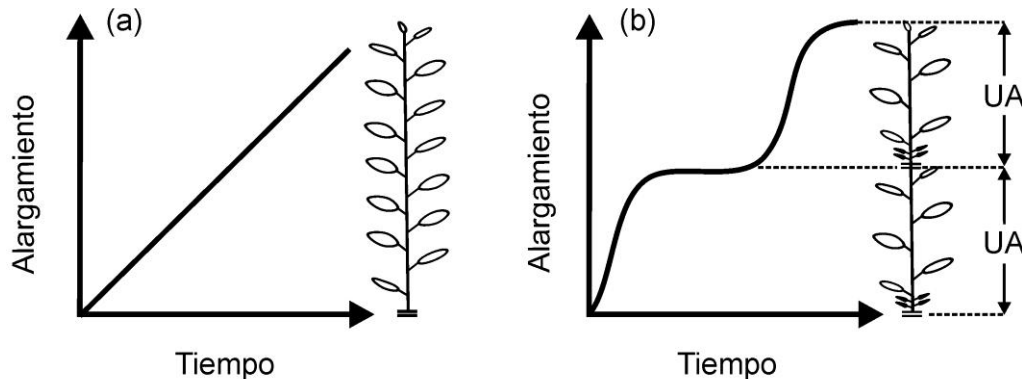


Figura 1.1. Tipos de crecimiento longitudinal o primario: (a) continuo y (b) rítmico. *UA*, unidad de alargamiento; modificado de Hallé *et al.* (1978).

(2) La arquitectura de algunas plantas vasculares consiste en un único eje vegetativo a lo largo de toda su vida; no obstante la gran mayoría de las plantas desarrollan estructuras más complejas, con ejes que derivan de ejes pre-existentes, mediante el proceso conocido como *ramificación* (Barthélémy y Caraglio, 2007). En la gran mayoría de los casos la ramificación deriva de la actividad de las yemas axilares. Si la ramificación se produce en un eje de crecimiento indefinido se dice que el sistema ramificado es monopodial; por el contrario si la ramificación deriva de un eje con crecimiento definido se dice que el sistema ramificado es simpodial. La ramificación se puede clasificar siguiendo el siguiente criterio de disposición de las ramas respecto del brote portador: la ramificación se describe como acrótona, mesótona o basítona respectivamente, si las ramas se desarrollan predominantemente sobre el ápice, la porción media o basal del brote portador (Caraglio y Barthélémy, 1997; Barthélémy y Caraglio, 2007). Cuando el proceso de ramificación está separado en el tiempo del alargamiento del brote portador de las ramas (es decir que hay un periodo de reposo antes del alargamiento de las ramas), se dice que la ramificación es *diferida*. En cambio, si las ramas se desarrollan simultáneamente con el alargamiento del brote portador, se dice que la ramificación es *inmediata* (Fig. 1.3) (Barthélémy y Caraglio, 2007). Las ramas inmediatas suelen identificarse por su ubicación mesótona y siguiendo un gradiente de tamaño que aumenta desde los extremos proximal y distal del brote portador hacia la porción intermedia del mismo (Fig. 1.3 a), mientras que las ramas diferidas en un



año suelen identificarse por su disposición predominantemente acrótona y su vigor aumenta distalmente sobre el brote portador. (Fig. 1.3 b) (Caraglio y Barthélémy, 1997). Por último, según su orientación espacial, un eje puede describirse como ortotrópico cuando crece en forma vertical y tiene sus hojas dispuestas en varios planos, y como plagiotrópico si se dispone en forma horizontal y sus hojas se disponen en un plano (Koriba, 1958).

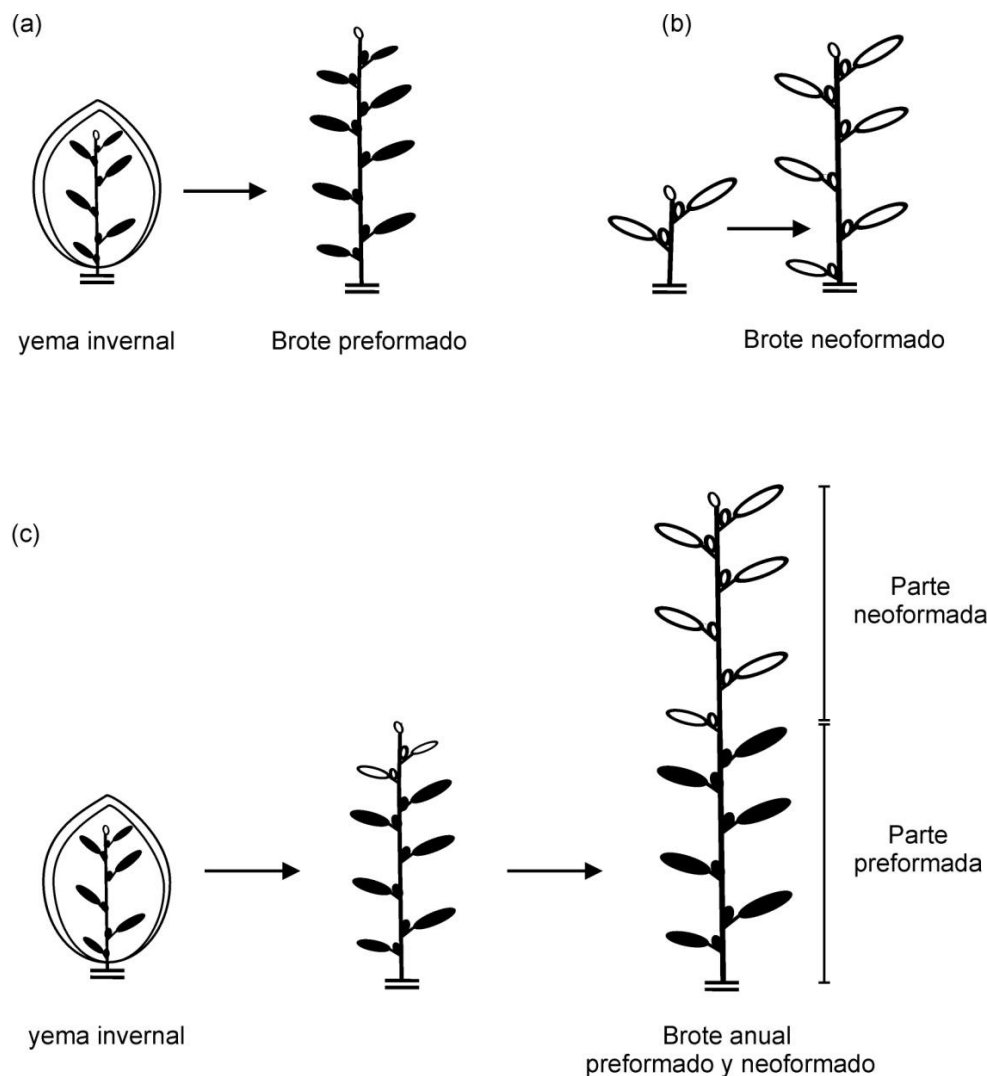


Figura 1.2. Procesos morfogénicos del crecimiento longitudinal: (a) brote preformado en yema invernall (izquierda) y brote preformado alargado (derecha), (b) brote enteramente neoformado (los procesos de diferenciación y alargamiento son simultáneos, no hay yema invernall) y, (c) brote mixto (constituido por una parte preformada y por una parte neoformada (modificado de Stecconi, 2006).

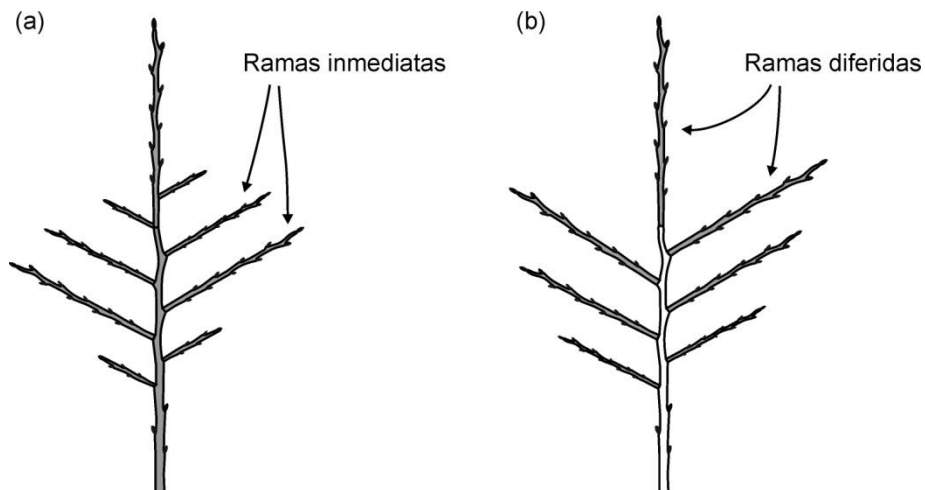


Figura 1.3. Esquemas de ramificación: (a) ramas inmediatas y (b) ramas diferidas. Los tallos en gris se han alargado con posterioridad a aquellos en blanco.

(3) A partir de las características de los brotes u otras unidades estructurales repetidas, se ha desarrollado una metodología que permite describir sintéticamente el modo de crecimiento de los árboles, para lo cual se han elaborado varios conceptos ligados al análisis arquitectural de las plantas (Barthélémy y Caraglio, 2007). En los siguientes párrafos se describirán los conceptos de “categoría de ejes” y de “reiteración”, esenciales para la comprensión de esta tesis. El desarrollo de una planta responde a una secuencia de diferenciación precisa y ordenada, desde la germinación hasta la muerte de la planta. En términos generales, en los primeros estadios de desarrollo de una especie arbórea se edifica el eje vertical que constituirá el tronco. A partir de esta categoría de ejes se desarrollan ejes de categoría inferior, como las ramas principales y las ramas cortas. En los árboles adultos de cada especie es posible distinguir un número finito de categorías de ejes diferenciables entre sí por sus características morfológicas, funcionales y topológicas (Barthélémy *et al.*, 1989). En términos generales, la diferenciación de las categorías de ejes que componen una planta se asocia con la edad (cronológica o fisiológica) de sus meristemas (Barthélémy y Caraglio, 2007).

Un hecho repetidamente confirmado en muchas especies vegetales es la variación en la estructura de cada eje a lo largo del tiempo (desde el inicio del eje a partir de un eje precedente o de la semilla hasta la muerte del eje) siguiendo una secuencia dependiente de



la especie en cuestión. Cuando un eje produce un eje lateral que se encuentra en una fase de la secuencia de desarrollo anterior o igual a aquella en la que se encuentra el eje portador, se hace referencia al proceso conocido como *reiteración*, un mecanismo esencial por el cual se construye la copa en la mayoría de los árboles (Barthélémy *et al.*, 1989). El resultado de este proceso es llamado *complejo reiterado* (Fig. 1.4) (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy *et al.*, 1989). Si un complejo reiterado reproduce sólo una parte de la secuencia de desarrollo de una planta, a la reiteración producida se la denomina reiteración parcial. En cambio, si el complejo reiterado repite íntegramente la secuencia de diferenciación de la planta, incluyendo todas sus categorías de ejes, se dice que la reiteración es total (Fig. 1.4). El concepto de reiteración es uno de los que mejor relaciona la arquitectura de las plantas con los efectos de factores externos (Oldeman, 1974). Mediante este proceso una planta genera, a partir de un eje que ha alcanzado una determinada fase del desarrollo de esa especie, un sistema de ejes con propiedades de una fase de desarrollo menos diferenciada (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy *et al.*, 1989). Las reiteraciones pueden surgir como una respuesta adaptativa a un aumento en los niveles de los recursos, o pueden ser respuestas a daños o pérdidas de una parte del sistema ramificado (Oldeman, 1974; Hallé *et al.*, 1978). También se ha argumentado que las reiteraciones podrían ser inherentes al patrón de crecimiento de una especie y ocurrir automáticamente durante el desarrollo de una planta luego de alcanzado un umbral de diferenciación (Barthélémy y Caraglio, 2007). A pesar de que las reiteraciones juegan un papel muy importante en el desarrollo ontogenético, se desconocen los mecanismos morfogénicos que las originan. Se sabe que el desarrollo de reiteraciones implica cambios arquitecturales importantes en un árbol y existen razones para suponer su vinculación con cambios fisiológicos significativos (Ishii *et al.*, 2007).

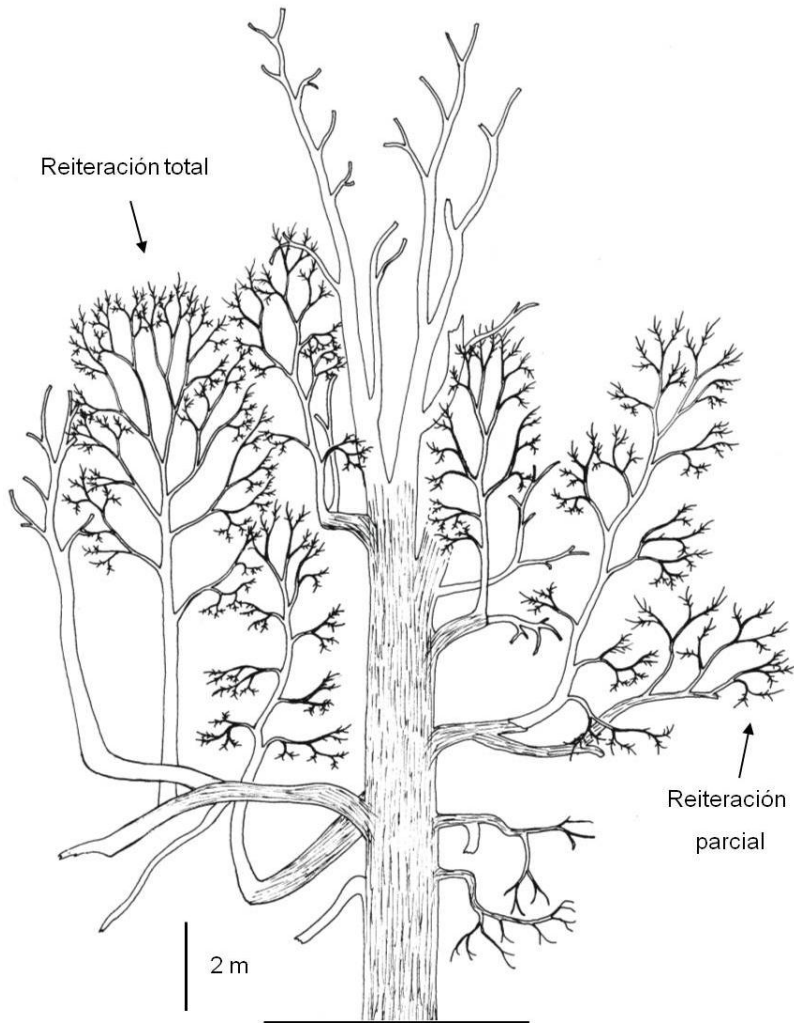


Figura 1.4. Reiteración en *N. pumilio* (modificado de Stecconi, 2006). Se indican los sistemas de ramas derivados de una reiteración total y de una reiteración parcial.

1.1.3 El análisis del crecimiento radial

En climas con estacionalidad marcada se pueden identificar los incrementos inter-
anuales en el espesor de los ejes de las plantas. Tales incrementos son visualizados como
anillos de crecimiento en cortes transversales de esos ejes. El incremento radial del tronco y
las ramas de los árboles es debido a la actividad meristemática del tejido llamado cambium,
por lo cual dicho incremento suele denominarse crecimiento cambial (Kozlowski, 1971),
aunque la expresión más utilizada para denominarlo es *crecimiento radial o secundario*
(Evert, 2008; Beck, 2010). A través de la dendrocronología se pueden analizar las
relaciones entre las variaciones inter-
anuales de las características del leño, tales como el



ancho y densidad de los anillos de crecimiento, y los factores climáticos (Fritts, 1991). Estas relaciones permiten estimar las condiciones climáticas del pasado y los efectos del clima sobre el crecimiento de los árboles (Cook, 1985; Schweingruber, 1988; Fritts, 1991). Además, esta metodología permite cuantificar retrospectivamente - en escalas de tiempo que abarcan desde décadas hasta siglos - el crecimiento radial de los árboles a partir del estudio de los anillos que se observan en secciones transversales del tronco. De esta manera, en climas con estacionalidad marcada, a cada anillo de crecimiento se le puede asignar un año calendario específico. El crecimiento radial de los árboles es el resultado de un conjunto de estímulos ambientales bióticos (por ej. competencia e interacción, entre otros) y abióticos (por ej. temperatura, precipitación, entre otros), de manera que en la estructura de sus anillos de crecimiento hay registros que representan verdaderos “archivos ambientales”. Es así como por medio de la obtención de tarugos testigo se puede documentar el crecimiento radial de los árboles de una población.

1.1.4 Crecimiento arbóreo y clima

Es ampliamente aceptado que a grandes escalas espaciales y temporales, la estructura y la composición de las comunidades vegetales está determinada principalmente por factores climáticos (Overpeck *et al.*, 2003). Las interacciones entre las plantas y las condiciones climáticas durante la estación de crecimiento y el período invernal, determinan en forma directa, la supervivencia, el éxito de establecimiento y el vigor de las plantas. Las variaciones en el vigor y la velocidad de crecimiento regulan las interacciones competitivas entre las especies, las que a su vez influyen los patrones de sucesión vegetal, la mortalidad y la formación de claros en el bosque (Shugart, 1984). Asimismo, el clima afecta indirectamente la frecuencia, la magnitud, el tipo y la extensión de los disturbios (Overpeck *et al.*, 1990). Las desviaciones de la temperatura y las precipitaciones de los patrones históricos, registradas en las últimas décadas, indudablemente están afectando el crecimiento de los bosques (Valladares *et al.*, 2006; Villalba *et al.*, 2012) y conducirían a cambios en las distribuciones actuales de las plantas y en la estructura de las comunidades (Hamann y Wang, 2006; Parmesan, 2006; IPCC, 2013). Estos cambios en la vegetación inducidos por el clima serían, muy probablemente, regulados por el efecto directo de las variaciones climáticas sobre la fisiología de las plantas e indirectamente por la alteración de



los regímenes de disturbios (Johnson y Briggs, 1975). En la última mitad del siglo XX se han reportado numerosos cambios en las tasas de crecimiento de las especies leñosas, principalmente en el Hemisferio Norte, postulándose que los cambios en el clima y/o la fertilización por CO₂ serían los causantes más probables del cambio de los patrones de crecimiento de las especies vegetales (Becker *et al.*, 1994). En consecuencia, las plantas podrían cambiar sus distribuciones latitudinal y/o altitudinal hacia sitios donde las probabilidades de establecimiento exitoso sean mayores, aumentando sus tasas de reproducción y crecimiento (Walther *et al.*, 2002). Los efectos de los cambios de clima sobre una especie vegetal deberían ser más evidentes en proximidades de sus límites de distribución (Parmesan, 2006) o donde los recursos son limitantes. En este sentido, las poblaciones localizadas en los ambientes cercanos a los límites altitudinales de una especie constituyen excelentes fuentes de registro de la dinámica ambiental, ya que se trata de sistemas físicos y biológicos altamente sensibles a las variaciones ambientales que, en muchos casos, están poco sometidos a degradación por factores antrópicos de uso (Fritts, 1991; Villalba *et al.*, 1997).

1.1.5 Los bosques templados de la Patagonia como objeto de estudio de la variabilidad dendro-arquitectural

Las primeras investigaciones en el campo de la arquitectura vegetal se realizaron inicialmente sobre especies arbóreas tropicales (Hallé y Oldeman, 1970; Hallé *et al.*, 1978). Sin embargo, los conceptos arquitecturales han resultado ser una herramienta útil para el estudio de las plantas en general y su aplicación se hizo extensiva a especies templadas y de diferentes hábitos, como arbustos, lianas o hierbas. Asimismo, la dendrocronología a partir del análisis del registro de los anchos de anillo se ha constituido en una herramienta fundamental para comprender la historia y dinámica de los bosques templados Sudamericanos (Boninsegna *et al.*, 2009). Los bosques de la región Andino-Patagónica presentan una flora muy diversa, fruto de una rica historia biogeográfica; son abundantes en endemismos y particularidades adaptativas por su condición insular. Además presentan una conexión evolutiva estrecha con los bosques de Tasmania y Nueva Zelanda (Donoso, 1993).



Los Bosques Andino-Patagónicos se extienden en Argentina y Chile sobre una franja angosta de unos 63.000 km² que abarca ambos lados de la Cordillera de los Andes, desde los 35° S hasta los 55° S, a lo largo de aproximadamente 2.200 km de longitud (Dimitri, 1972; Donoso, 2006). En la región septentrional de los Bosques Andino-Patagónicos los suelos han sido desarrollados a partir de cenizas y escorias volcánicas (post-glacial; Peralta, 1975), denominados comúnmente como trumaos (Gerding y Thiers, 2002). En la región más austral, Tierra del Fuego y Magallanes, los suelos se desarrollan sobre materiales glaciarios y volcánicos (Gerding y Thiers, 2002). El clima de los bosques Andino-Patagónicos se caracteriza por ser templado-frío y marcadamente estacional (De Fina, 1972). Presenta inviernos fríos y húmedos y veranos templados y secos (Fig. 1.5). La distribución de las lluvias está regulada por el desplazamiento latitudinal de los vientos del Oeste en combinación con la presencia del anticiclón semipermanente del Pacífico Sur que modifica la circulación de las masas de aire a nivel regional (Villalba y Veblen, 1996). Las precipitaciones están concentradas entre abril y octubre, presentando una fuerte disminución en los meses de verano (Fig. 1.5; De Fina, 1972). La Cordillera de los Andes ejerce una influencia notable en la distribución de las lluvias, ya que las masas de aire saturadas de humedad, provenientes del Pacífico, se van enfriando a medida que ascienden, descargando las lluvias principalmente en el sector occidental (Donoso, 1993). A medida que los vientos descienden por la ladera oriental, se van alejando de la cordillera y pierden humedad. Este efecto tiene como resultado un fuerte gradiente decreciente de precipitaciones de Oeste a Este (Villalba y Veblen, 1996) que determina la distribución de la vegetación y la formación de los distintos tipos forestales. Por ejemplo, en la Patagonia Norte las lluvias aumentan progresivamente desde Puerto Montt (2342 mm anuales) hasta alcanzar su pico máximo en la parte alta de la Cordillera de los Andes (con picos mayores a 3000 mm anuales) y luego disminuyen drásticamente en la estepa patagónica (menos de 600 mm anuales en la zona del aeropuerto de Bariloche; Villalba *et al.*, 2003). Como consecuencia de este gradiente de precipitaciones, se manifiesta una transición en la vegetación que abarca desde bosques higrófilos siempreverdes en el oeste hasta bosques xerófilos en el este.

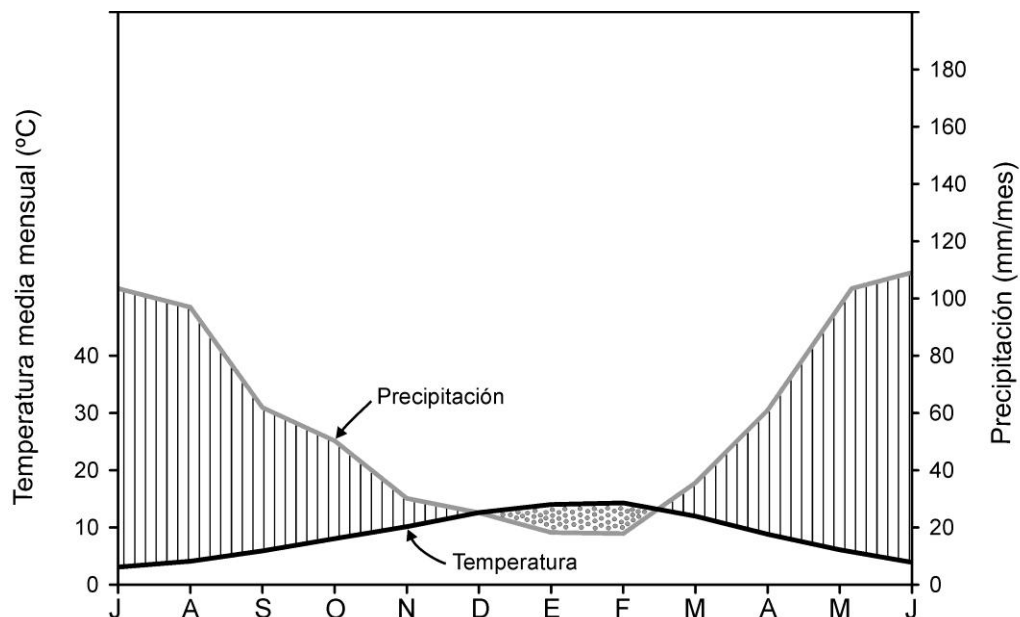


Figura 1.5. Diagrama climático de la región de estudio. Se indican las precipitaciones mensuales y las temperaturas medias mensuales de registros provenientes de la estación meteorológica del INTA-Bariloche (periodo 1981-2010). Los periodos con líneas verticales corresponden a estaciones húmedas y el periodo con puntos corresponde a una estación seca.

Dentro de las plantas arbóreas de los bosques Andino-Patagónicos, la familia *Nothofagaceae* es la más representada y ampliamente distribuida (Donoso, 2006). Las especies del género *Nothofagus* cumplen un rol importante en la mayoría de los tipos forestales de los bosques Andino-Patagónicos, tanto en bosques puros como en asociaciones con otras especies. Por ejemplo en Argentina, en los bosques septentrionales (desde los 36° 45' hasta los 40° 23', provincia de Neuquén), *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica* se asocian con *Araucaria araucana* y *Austrocedrus chilensis*. Desde el centro hasta el sur de la provincia de Neuquén, estas dos especies de *Nothofagus* y *Nothofagus dombeyi*, crecen junto a *Lophozonia alpina* (ex *Nothofagus alpina*) y *Lophozonia obliqua* (ex *Nothofagus obliqua*, Heenan y Smissen, 2013), de distribución más restringida. Hacia el sur, aproximadamente hasta el río Corcovado (43° 35' S), predominan



N. dombeyi y *N. antarctica* en las zonas más bajas y *N. pumilio* en las más elevadas. Hacia el límite este de esta zona tiende a predominar *A. chilensis*. En los sitios ubicados más al oeste de esta misma zona y con precipitaciones más elevadas se desarrollan los bosques higrófilos siempreverdes denominados comúnmente “selva valdiviana”. Estos bosques están formados por varios estratos arbóreos y poseen alta diversidad de especies. En los bosques más australes, aproximadamente desde los 47° S hasta el cabo de Hornos, junto a *N. pumilio* y *N. antarctica* se desarrolla *Nothofagus betuloides*, al sur de esta región el crecimiento de estas tres especies está asociado con especies típicas de turberas como juncáceas, ciperáceas y musgos, entre otras (Dimitri, 1972; Cabrera y Willink, 1980).

Las especies de *Nothofagaceae* han sido foco de estudio de distintas disciplinas de la ciencia debido a su importancia ecológica, evolutiva y económica (Hill y Jordan, 1993; Hill y Dettmann, 1996; Veblen *et al.*, 1996; Tortorelli, 2009; Bernal *et al.*, 2012). Estas especies son, actual e históricamente, componentes de importancia principal en los bosques templados del Hemisferio Sur (Veblen *et al.*, 1996). Esta familia botánica, por su historia evolutiva y amplio registro fósil, es considerada una pieza clave para reconstruir la historia biogeográfica de los bosques del Hemisferio Sur (Swenson *et al.*, 2000). Por otra parte, las especies sudamericanas de *Nothofagaceae* han recibido mayor interés dentro de proyectos de domesticación de especies forestales nativas patagónicas de aptitud comercial (e.g. PNFOR4232), debido a sus altos potenciales como especies forestales y sus altas calidades de madera (Tortorelli, 2009). Si bien los crecimientos longitudinal y radial han sido estudiados para varias especies de *Nothofagaceae* (Barthélémy *et al.*, 1999; Boninsegna *et al.*, 2009), aun resta conocer cómo se relacionan estos dos tipos de crecimiento y cómo el medio modula sus variaciones. Por lo tanto la integración de los dos componentes principales de crecimiento permitiría hacer nuevas inferencias sobre el crecimiento global de esta especie.

1.1.6 La especie bajo estudio

La lenga, *N. pumilio*, es una especie endémica de los bosques templados sudamericanos, que se extiende desde los 35°35' S en el sector chileno occidental y desde los 36° 50' S en el sector argentino oriental de la Cordillera de los Andes hasta los 55° 31' S en el extremo austral del continente, en Tierra del Fuego (Fig. 1.6 a; Donoso, 2006). Junto



con *N. antarctica* es la especie de *Nothofagus* con mayor distribución geográfica, cubriendo más de 18 grados de latitud (2200 km; Fig. 1.6 a). Se la encuentra en diferentes rangos altitudinales que se modifican con la latitud (Fig. 1.6 b). En el norte de los Andes Patagónicos (36-44° S) forma una faja angosta de bosque que conforma el límite superior de la vegetación (Donoso, 1993). Hacia el sur va disminuyendo progresivamente su altitud hasta llegar a la altura del mar en Tierra del Fuego (Donoso, 2006). Se la considera una especie criófila (con afinidad al frío) ya que puede permanecer durante varios meses cubierta de nieve. *N. pumilio* se desarrolla sobre un amplio rango ecológico derivado de su extensa distribución latitudinal. El clima asociado a esta distribución está caracterizado por bajas temperaturas, precipitaciones en forma de nieve y fuertes vientos (Donoso, 2006). Las precipitaciones en su rango de distribución son muy variadas y dependen de la altitud y la ubicación geográfica: van desde 400-500 mm en los 55° S hasta más de 3000 mm en el lado oeste de la cordillera a los 41° S (Veblen *et al.*, 1996). Esta especie se desarrolla preponderantemente sobre suelos trumaos (Gerding y Thiers, 2002), caracterizados por ser derivados de cenizas volcánicas que dan lugar a los típicos Andisoles de los Andes Patagónicos (Schlatter, 1994). La mayoría de los suelos ocupados por la lenga son de composición granulométrica entre arena-franca a franco-arcillo-arenosa. La lenga requiere suelos de moderada profundidad a profundos (50-60 cm o más) que si bien aseguran una buena reserva de humedad para las exigencias de consumo hídrico del sitio, no se anegan dado su buen drenaje (Schlatter, 1994). En Tierra del Fuego, los suelos en los cuales se desarrolla derivan esencialmente de materiales glaciares con depósitos de cenizas volcánicas y suelen ser más delgados y ácidos (Schlatter, 1994; Gerding y Thiers, 2002).

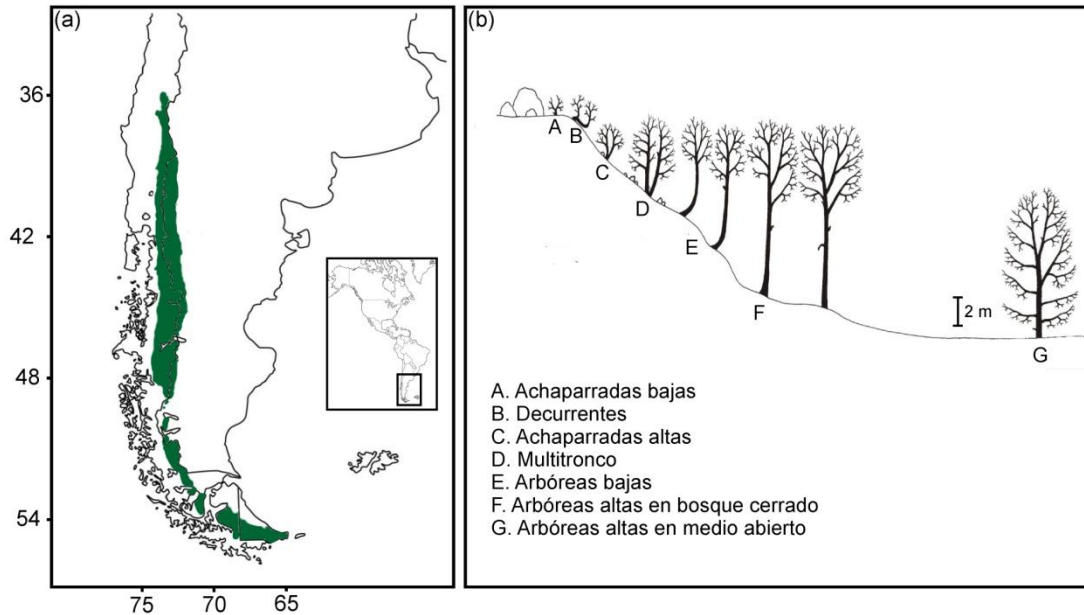


Figura 1.6. Distribución de *N. pumilio*. (a) a lo largo de un gradiente latitudinal y longitudinal y, (b) a lo largo de un gradiente altitudinal donde *N. pumilio* adopta diferentes formas de crecimiento (de Stecconi, 2006).

Nothofagus pumilio puede alcanzar hasta 35 m en altura y 1,5 m en diámetro de tronco (Tortorelli, 2009), pero su tamaño decrece paulatinamente hasta transformarse en un arbusto que adopta formas achaparradas o de krummholz en el límite altitudinal del bosque (Fig. 1.6 b; Dimitri, 1972; Arno y Hammerly, 1984; Stecconi *et al.*, 2010). Esta especie puede vivir alrededor de 350 años (Veblen *et al.*, 1996), aunque se han encontrado ejemplares de más de 400 años (Villalba *et al.*, 1997). Sus hojas son caducas, ovado-elípticas, de base brevemente cuneiforme, con el borde crenado con 2 dientes subagudos entre dos nervios (Correa, 1984). Las flores estaminadas son brevemente pediceladas, solitarias, con perigonio infundibuliforme, veloso, 5-7 lobulado, y tienen 15-20 estambres. Las flores pistiladas son solitarias y están rodeadas por una cúpula con dos divisiones lineares que llevan un apéndice obtuso en el dorso. El fruto es un aquenio trígono y pubérulo. La madera de *N. pumilio*, reconocida por su alta calidad, es de color rosado y se usa para construcciones y carpintería (Donoso, 2006). Por este motivo ha sido y es una



especie muy explotada, principalmente en Tierra del Fuego donde existen planes de manejo específicos para esta especie (Bava, 1998; Martínez Pastur *et al.*, 2000).

1.1.7 Morfología y crecimiento longitudinal de *N. pumilio*

En las últimas décadas se han analizado detalladamente las características arquitecturales y morfológicas de los *Nothofagus* sudamericanos (Barthélémy *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 1999; Souza *et al.*, 2000; Passo *et al.*, 2002; Puntieri *et al.*, 2003; García *et al.*, 2006; Guédon *et al.*, 2006; Stecconi, 2006), así como sus variaciones arquitecturales (Stecconi *et al.*, 2010). Estos trabajos han caracterizado los diferentes niveles de organización de la planta desde los más simples (los metámeros) hasta los más complejos (planta entera), a lo largo de la vida de los individuos.

El tipo básico de metámero de *N. pumilio* está constituido (excluyendo a los metámeros que incluyen a los cotiledones) por un nudo con una lámina peciolada, dos estípulas, una yema axilar y un entrenudo (distal o proximal respecto del nudo). Las hojas de los metámeros de un mismo brote se ordenan en forma dística o, raramente, en forma trística (Barthélémy *et al.*, 1999). Los brotes anuales de *N. pumilio* están constituidos por una porción proximal compuesta por varios entrenudos cortos cuyos nudos respectivos portan catafilos; las cicatrices o la presencia de estos órganos no fotosintéticos son de gran utilidad para determinar los límites entre brotes (Fig. 1.7 a, b y c) (Barthélémy y Caraglio, 2007). Distalmente respecto de esa porción hay otra constituida por entrenudos largos y nudos portadores de hojas fotosintéticas o nomofilos (Fig. 1.7 b) (Barthélémy *et al.*, 1999).

El inicio del alargamiento de los brotes tiene lugar entre septiembre y octubre (inicio de la primavera) cuando la nieve del suelo se derrite y el suelo supera cierto umbral térmico (Villalba *et al.*, 1997). Se han observado variaciones en una o dos semanas en cuanto al momento de apertura de las yemas de individuos ubicados en el mismo sitio. Estas diferencias pueden ser mayores cuando se comparan individuos que crecen a diferentes alturas (Rusch, 1993). Mediciones semanales llevadas a cabo sobre *N. pumilio* indican que una alta proporción de todos los brotes producidos en una planta tienen un solo pico de alargamiento, al cabo del cual el ápice del brote muere espontáneamente. En algunos casos, al primer pico de alargamiento le sigue un período de baja tasa de alargamiento con persistencia del ápice del brote, luego del cual se produce un segundo



pico de alargamiento (P. Martínez, datos no publicados), algo también observado para *N. dombeyi* (Puntieri *et al.*, 1998).

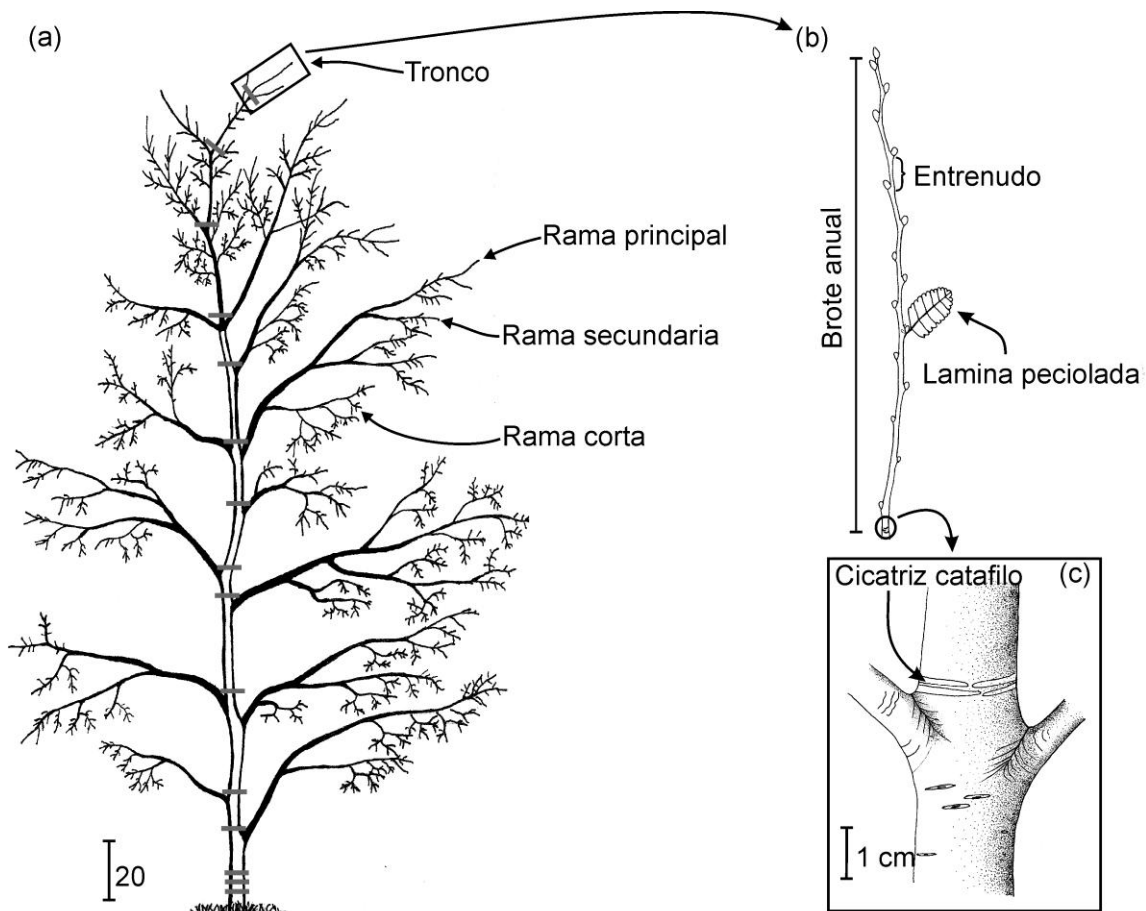


Figura 1.7. Morfología del brote anual de *Nothofagus*: (a) aspecto general de un árbol juvenil en el que se indican los límites de los brotes anuales con barras grises y las categorías de ejes, (b) aspecto general de un brote anual y, (c) detalle de la parte proximal del brote anual.

Los brotes anuales de *N. pumilio* se constituyen mayormente de órganos que han pasado el período invernal previo al crecimiento en estado de primordios en yemas: es decir



que se trata de órganos preformados. Sin embargo, es común que los brotes vigorosos desarrollen órganos neoformados una vez finalizado el alargamiento de los órganos preformados, hacia el final de la estación de crecimiento (Fig. 1.2) (Souza *et al.*, 2000; Guédon *et al.*, 2006). El número de órganos preformados en una yema varía según un gradiente creciente desde yemas proximales hacia yemas distales sobre el mismo brote portador; en otras palabras, yemas ubicadas distalmente presentan más órganos preformados que las yemas ubicadas en posiciones más proximales (Souza *et al.*, 2000). En el caso de los brotes floríferos, las flores se desarrollan en la axila de catafilos o nomofilos preformados (Stecconi, 2006). La floración en estas especies se produce en plena brotación, al inicio del período de crecimiento estacional (Rusch, 1993).

En *N. pumilio* pueden distinguirse dos tipos básicos de ramificación: ramas diferidas en un año y ramas inmediatas (Fig. 1.3) (Barthélémy *et al.*, 1999). Las ramas diferidas, constituyen la casi totalidad del sistema ramificado de esta especie. Las ramas de este tipo se disponen sobre el brote portador con un gradiente acrótono (Souza *et al.*, 2000; Stecconi, 2006). Las ramas inmediatas se desarrollan sólo en brotes muy vigorosos, en forma mesótona y siguiendo un gradiente de tamaño que aumenta desde los extremos proximal y distal del brote portador hacia la porción intermedia del mismo (Fig. 1.3).

En ejemplares juveniles de *Nothofagus* se pueden diferenciar las siguientes categorías de ejes: (1) el tronco, (2) las ramas principales, (3) las ramas secundarias y (4) las ramas cortas (Fig. 1.7 a; Barthélémy *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 2003). Los brotes anuales derivados de las diferentes categorías de ejes difieren principalmente en cuanto a su longitud, diámetro y número de hojas, y a su capacidad de producir órganos preformados y neoformados (Puntieri *et al.*, 2003; Guédon *et al.*, 2006). Estas características están asociadas al nivel de diferenciación del eje involucrado (Barthélémy *et al.*, 1997). Siguiendo el concepto de diferenciación de los ejes, el tronco se encuentra en un nivel de diferenciación bajo (diferenciación mínima) y las ramas cortas en un nivel de diferenciación alto (diferenciación máxima).

En *N. pumilio* se distinguen dos tipos básicos de reiteración, las parciales y las totales. Las reiteraciones totales sobre el tronco y las ramas principales son las que inciden de manera considerable en la arquitectura de los árboles de esta especie (Barthélémy *et al.*, 1999; Stecconi, 2006). Tal es el caso de las reiteraciones totales del tronco, que en los casos



más frecuentes conllevan la duplicación u horquetamiento del tronco (Fig. 1.8). Esto significa que el volumen desarrollado por este eje se incrementa notablemente, ya que se suman los incrementos de los dos brotes que constituyen la horqueta. Al igual que para la mayor parte de las especies patagónicas, se dispone de poca información acerca del efecto que este tipo de reiteraciones puede tener sobre el crecimiento radial.

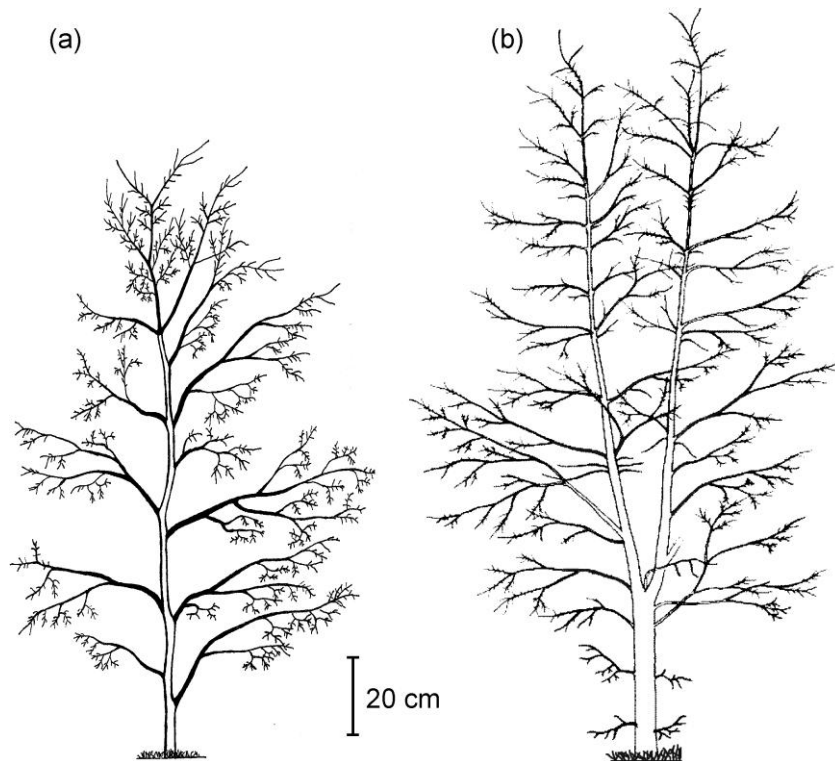


Figura 1.8. Duplicación del tronco de *Nothofagus*: (a) árbol sin duplicación (b) árbol con duplicación total.



1.1.8 El análisis retrospectivo del crecimiento radial en *N. pumilio*

Las cronologías de ancho de anillo de *N. pumilio* son los registros paleoambientales de alta resolución más numerosos y ampliamente distribuidos de la Patagonia (Boninsegna *et al.*, 2009). Estas cronologías constituyen los mejores registros proxy de la variabilidad climática, proveyendo datos fundamentales para la comprensión de la historia y dinámica de estos ambientes. En *N. pumilio* se han llevado a cabo reconstrucciones de la temperatura, de la precipitación, de historiales de fuegos, de cobertura nival y de los principales forzantes ambientales (ENSO y SAM), utilizando anillos de crecimiento de árboles (Boninsegna *et al.*, 2009, y referencias allí incluidas). *Nothofagus pumilio* es la especie más estudiada en cuanto a las respuestas del crecimiento ante variaciones ambientales debido, en gran medida, a su distribución a lo largo de gradientes ambientales marcados, que abarcan desde zonas ecotonales semi-áridas hasta zonas húmedas, ocupando el límite superior de distribución del bosque a lo largo de los Andes Patagónicos. Para esta especie se han encontrado fuertes relaciones entre sus atributos del crecimiento y el clima. Por ejemplo, en la estepa patagónica y en los sitios más bajos la mayoría de los árboles parecen ser sensibles a las precipitaciones, mientras que en los límites altitudinales superiores (*treelines*) el factor limitante del crecimiento es mayormente la temperatura (Villalba y Veblen, 1998). Villalba *et al.* (1997) mostraron que las variaciones en el crecimiento en árboles de *N. pumilio* desarrollados en zonas subalpinas, están relacionadas con las temperaturas anuales y con las precipitaciones en la primavera tardía. Las nevadas y bajas temperaturas de primavera prolongan la permanencia de la capa de nieve y por lo tanto atrasan el calentamiento del suelo, lo que aparentemente controlaría el inicio del crecimiento en esta especie. Por lo tanto, el grosor de la capa de nieve acumulada durante el invierno y la primavera tardía controlarían el número de días con cobertura nival o su efecto indirecto controlando la extensión de la temporada de crecimiento. En base a estas relaciones, se desarrollaron modelos de regresión para reconstruir la duración de la permanencia de la capa de nieve y la temperatura anual media. Las comparaciones entre las variaciones climáticas y los anillos de crecimiento de árboles de *N. pumilio* en cercanías al límite altitudinal muestran diferentes relaciones según el sitio (Lara *et al.*, 2001). Por ejemplo, en sitios secos cercanos al límite norte de su distribución, el crecimiento radial se



correlaciona positivamente con las precipitaciones de la primavera tardía y el verano temprano. Por el contrario, las temperaturas altas reducen el crecimiento radial debido al aumento en la tasa de evapotranspiración y la disminución en la disponibilidad de humedad en el suelo. Para sitios húmedos y fríos del sur de la Patagonia, se ha encontrado una correlación positiva entre el crecimiento de *N. pumilio* y las temperaturas (Lara *et al.*, 2005). Por otro lado, la sensibilidad del crecimiento de *N. pumilio* al clima en el *treeline* varía acorde con la latitud, siguiendo los cambios en precipitación y temperatura a medida que aumenta la latitud (Lara *et al.*, 2005).

1.1.9 Fundamentación y objetivos de este estudio

La diversidad de ambientes en los que habita *N. pumilio* y la variedad de formas que sus individuos pueden adoptar, hacen de esta especie un material ideal para evaluar el crecimiento arbóreo. Los conocimientos adquiridos sobre la morfología, arquitectura y dendrocronología de *Nothofagus* representan una base sólida sobre la cual analizar el desarrollo de esta especie y comparar la dinámica de los crecimientos longitudinal y radial a lo largo de secuencias temporales. Un mejor conocimiento de los aspectos básicos de las variaciones inter-anales en el tamaño de los brotes y de los procesos morfogénicos implicados (preformación y neoformación), en relación a las condiciones ambientales, permitiría mejorar nuestra comprensión acerca de la dinámica de crecimiento longitudinal. Asimismo, sería interesante determinar si las variaciones inter-anales en el ancho de los anillos de crecimiento del tronco pueden usarse para inferir y reconstruir los incrementos anuales de la longitud y/o del número de entrenudos de los brotes anuales. Entre los conocimientos que deben mejorarse se incluyen: los efectos del medio ambiente sobre la asignación de recursos entre categorías de ejes de la planta y cómo esta asignación es modulada por factores climáticos. Otro aspecto del conocimiento básico a mejorar sería la relación entre la variabilidad arquitectural de los árboles y el crecimiento radial: al día de hoy no se dispone de datos acerca de cómo se vincula la arquitectura de un individuo con las variaciones en el grosor de sus anillos de crecimiento. En términos generales, el abordaje de la variabilidad dendro-arquitectural permitirá realizar nuevos aportes al conocimiento de la dinámica inter-anual del crecimiento arbóreo de la especie patagónica *N. pumilio* y ayudará a la comprensión general de la dinámica de sus bosques. Los



resultados de este trabajo pueden contribuir en la configuración de nuevos criterios de manejo de este recurso forestal y colaborar con otras disciplinas como ecofisiología, anatomía, ecología forestal, silvicultura, mejoramiento genético y conservación.

Sobre la base de las consideraciones expuestas, en el presente trabajo se plantea abordar los siguientes aspectos relativos a la relación entre los crecimientos longitudinal (o primario) y radial (o secundario) y los efectos de factores ambientales sobre esta relación en la especie arbórea patagónica *N. pumilio*:

1. Analizar la relación fenológica entre los crecimientos longitudinal y radial de *N. pumilio* a lo largo de secuencias temporales.
2. Establecer relaciones entre factores climáticos (temperatura y precipitación) y los crecimientos longitudinal y radial de *N. pumilio*.
3. Conocer los efectos de la disponibilidad de agua en el suelo sobre los crecimientos longitudinal y radial de *N. pumilio*.
4. Analizar el efecto de la variabilidad arquitectural y, en particular, de la presencia de reiteraciones, en el crecimiento radial de *N. pumilio*.
5. Analizar los efectos de la erupción del Volcán Puyehue de 2011 sobre los crecimientos longitudinal y radial de árboles de *N. pumilio* de una población próxima al volcán.

CAPÍTULO II: VARIACIONES INTER-ANUALES EN LOS CRECIMIENTOS LONGITUDINAL Y RADIAL DE *NOTHOFAGUS PUMILIO* Y SUS RELACIONES CON EL CLIMA



2.1 Introducción

Existe abundante evidencia de que las condiciones climáticas inusuales registradas en las últimas décadas están afectando la estructura y la composición de los bosques (Andreu *et al.*, 2007; Allen *et al.*, 2010; Anderegg *et al.*, 2013). También se ha señalado que las desviaciones de los patrones históricos de temperatura y precipitación indudablemente están afectando el crecimiento de las plantas (Valladares *et al.*, 2006; Villalba *et al.*, 2012). Para algunas regiones, estas variaciones climáticas conducirían a cambios en las distribuciones actuales de las plantas y en la estructura de las comunidades (Hamann y Wang, 2006; Parmesan, 2006; IPCC, 2013). Los efectos de los cambios de



clima sobre una especie vegetal deberían ser más evidentes en proximidades de sus límites de distribución (Parmesan, 2006). En este sentido, se ha reconocido que los bosques que se desarrollan en cercanías de los límites altitudinales constituyen excelentes fuentes de registros proxy de información climática, ya que se trata de sistemas físicos y biológicos altamente sensibles a las variaciones ambientales y que, en muchos casos, están poco sometidos a degradación por factores antrópicos de uso (Fritts, 1991; Villalba *et al.*, 1997).

En plantas leñosas desarrolladas en climas marcadamente estacionales, los efectos del clima sobre el crecimiento pueden abordarse a través de la identificación de marcadores anatómicos, morfológicos y/o arquitecturales del alargamiento de los ejes, llamado comúnmente crecimiento longitudinal o primario (Kozłowski, 1971; Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy y Caraglio, 2007). Los efectos del clima sobre el crecimiento de esas plantas también pueden investigarse a partir de las variaciones en el engrosamiento de los ejes, también denominado crecimiento radial o crecimiento secundario, que da lugar a la formación de anillos de crecimiento en la mayoría de los árboles de climas templados y fríos (Evert, 2008; Beck, 2010). Está ampliamente aceptado que las variaciones inter-anales tanto del crecimiento longitudinal como del crecimiento radial están relacionadas con factores ontogenéticos y ambientales (Barthélémy y Caraglio, 2007). Tradicionalmente se ha estudiado la influencia del clima sobre el crecimiento secundario mediante estudios dendrocronológicos (Fritts, 1976). El efecto de las variaciones climáticas sobre el crecimiento longitudinal raramente ha sido evaluado. Una de las dificultades que se presentan en el estudio de la relación clima-crecimiento longitudinal es la falta de conocimiento acerca de la arquitectura y la ontogenia de cada especie. Estos conocimientos son necesarios para poder identificar y evaluar la dinámica del crecimiento longitudinal (Passo *et al.*, 2002; Heuret *et al.*, 2006; Magnin *et al.*, 2012).

Las fases más evidentes y cuantificables de los crecimientos longitudinal y radial en especies de climas templados y fríos se producen en primavera y verano, y por lo tanto suelen contrastarse estos incrementos con las condiciones ambientales en dichas estaciones (Fritts, 1991). Sin embargo, es bien sabido que el crecimiento de las plantas también involucra procesos de diferenciación a nivel celular previos a las fases de extensión de los brotes o del ensanchamiento de los anillos del tronco. Los procesos de diferenciación celular, habitualmente menos estudiados y menos conspicuos que los de alargamiento



celular, pueden ser afectados por las condiciones ambientales precedentes a la primavera-verano (Fritts, 1976). A esta complejidad debe sumarse el hecho de que, según la especie que se estudie y su etapa ontogenética de crecimiento, los procesos de diferenciación y extensión pueden ocurrir en más de un momento por año, debido a la formación de órganos preformados y neoformados (ver pág. 3, Guédon *et al.*, 2006). De manera que los estudios referidos a las influencias del clima en el crecimiento longitudinal deberían tener en cuenta que los procesos de diferenciación y extensión pueden verse afectados por diferentes factores ambientales y en diferentes momentos. Igualmente, el crecimiento radial en una temporada determinada podría ser afectado por las condiciones climáticas de esa misma estación de crecimiento, pero más frecuentemente, el crecimiento puede reflejar influencias climáticas tanto de la temporada en la que se forma el anillo como de la temporada de crecimiento previa (Fritts, 1976).

Los cambios climáticos que se prevén debido al calentamiento global (IPCC, 2013) probablemente influyan sobre los bosques de *N. pumilio*, siendo aquellos cercanos al límite altitudinal superior de la especie (*treeline*) especialmente sensibles a dichos cambios (Hill y Dettmann, 1996). Los estudios dendrocronológicos que evalúan los efectos del clima sobre el crecimiento de *N. pumilio* en el límite superior del bosque muestran que las variaciones inter-anales en el crecimiento radial están inversamente relacionadas con las precipitaciones del periodo invernal y directamente relacionadas con las temperaturas, particularmente al inicio de la estación de crecimiento (septiembre-marzo; Villalba *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 2005). Por otro lado, el efecto del clima sobre el crecimiento longitudinal de *N. pumilio* raramente ha sido evaluado. El avance del conocimiento arquitectural y de la dinámica de alargamiento longitudinal ha permitido la evaluación retrospectiva (es decir, del crecimiento primario pasado) en ejemplares de esta especie. La influencia climática sobre el crecimiento longitudinal a lo largo del tiempo ha sido evaluada por Passo *et al.*, (2002), pero la poca información con la que se cuenta es insuficiente para entender la influencia del clima sobre la dinámica de alargamiento. El abordaje de esta problemática a través del estudio simultáneo de los crecimientos longitudinal y radial puede mejorar la comprensión de los aspectos del desarrollo de las plantas que estarían sujetos a efectos ambientales.



El objetivo principal de este capítulo es evaluar, para un período de diez años, la relación entre los crecimientos longitudinal y radial, y la relación de ambos tipos de crecimiento con la temperatura y las precipitaciones para una población de *N. pumilio*, cercana a su límite altitudinal superior. Se propone poner a prueba la siguiente hipótesis: los crecimientos longitudinal y radial están correlacionados positivamente entre sí, y con las temperaturas y las precipitaciones a lo largo de la temporada de crecimiento de la secuencia temporal analizada.



2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Sitio de estudio

El estudio fue llevado a cabo sobre un rodal de *N. pumilio* ubicado sobre la ladera este del Monte Tronador, La Almohadilla, Parque Nacional Nahuel Huapi, en el noroeste de la Patagonia Argentina (41° 11' S, 71° 47' O, 1411 m). El clima del área de estudio está caracterizado por marcada estacionalidad en las precipitaciones y las temperaturas. Los inviernos son fríos con abundantes precipitaciones, mientras que los veranos son templados y presentan niveles de precipitación notablemente más bajos que en invierno (Fig. 2.1). La precipitación media anual registrada por la Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas (estación meteorológica Hotel Tronador, a 13,4 km del sitio de estudio; 41°16' S, 71°39' O, 815 m, periodo 2000-2011) es de 1447 mm. Del total de las precipitaciones registradas para este sitio, el 72 % ocurren entre mayo y octubre. Además, en elevaciones superiores a 1000 m sobre el nivel del mar las precipitaciones suelen depositarse en forma de nieve. La temperatura media anual en la zona de La Almohadilla en el periodo 2000-2011 fue de 4,6 °C (tomado por un datalogger Hobo).

2.2.2 Material de estudio y muestreo

Los muestreos fueron llevados a cabo en abril de 2011, una vez terminada la temporada de crecimiento 2010-2011. De un rodal homogéneo de ejemplares juveniles-adultos que ocupa aproximadamente dos hectáreas, se seleccionaron 40 ejemplares de *N. pumilio* con alturas y diámetros semejantes, en buenas condiciones sanitarias y sin daños evidentes por agentes externos (caídas de árboles o actividad de herbívoros, Fig. 2.2). De cada individuo seleccionado se recolectó la porción distal del tronco (eje principal), conteniendo al menos diez brotes anuales. Los límites entre brotes anuales se identificaron a partir de la observación con lupa de mano de las cicatrices dejadas por los catafilos y por las posiciones de las ramas principales sobre el tronco, como se hiciera en estudios anteriores sobre esta especie (Fig. 2.3 a y b; Barthélémy *et al.*, 1999; Stecconi, 2006). Debido a que el crecimiento secundario del tronco enmascara los marcadores morfológicos que delimitan los brotes anuales y a la autopoda de las ramas principales, solamente se pudieron identificar 10 años consecutivos sin que las mediciones se volvieran inexactas.

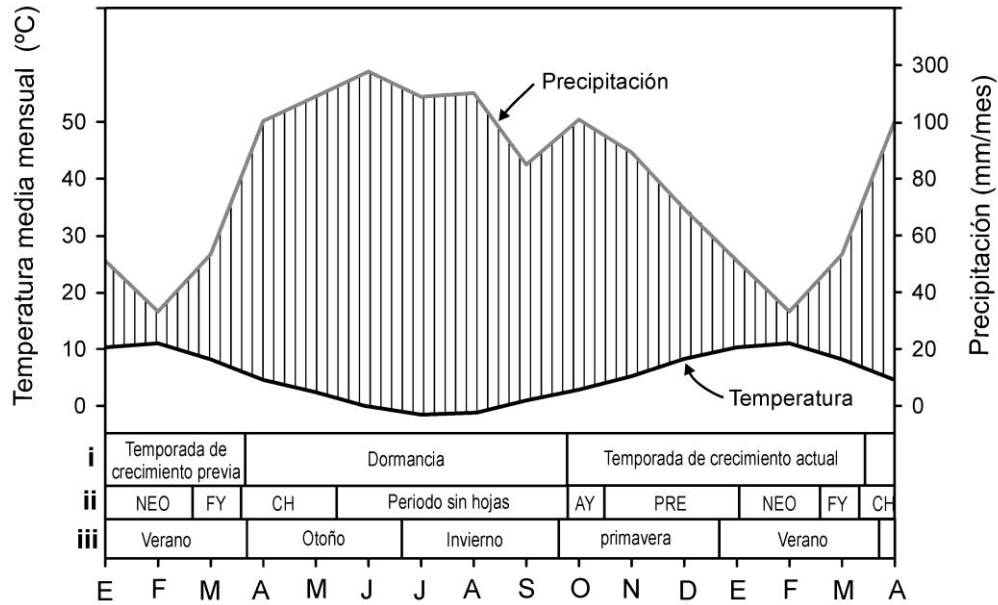


Figura 2.1. Diagrama climático del área de estudio. Se indican las precipitaciones mensuales y las temperaturas medias mensuales del periodo 2001-2010 a partir de registros provenientes de la estación meteorológica Hotel Tronador (Precipitaciones) y de un datalogger ubicado en La Almohadilla (Temperaturas). El área encerrada entre las curvas de temperatura y precipitación (líneas verticales) indican la variación de la disponibilidad de humedad a lo largo del año, con los niveles más bajos en verano. A continuación se indican: (i) los periodos de crecimiento y dormancia y (ii) los estadios fenológicos de *N.pumilio*, basados en estudios previos (Rusch, 1993; García et al., 2006). Se indican los periodos de extensión de órganos neoformados (NEO), formación de la yemas (FY), caída de las hojas (CH), apertura de yemas (AY) y extensión de órganos preformados (PRE).



Figura. 2.2. Rodal semejante al seleccionado para el estudio.



Por lo tanto, en este estudio se consideró una serie temporal de 10 años. A cada brote anual se le midió la longitud y se le contó el número de entrenudos; para brotes de más de un año los entrenudos se contaron utilizando las cicatrices dejadas por las hojas sobre el tallo (Fig. 2.3 c). Por último, de la base del eje principal de cada árbol se extrajo una sección transversal en la cual se fecharon y midieron los anillos de crecimiento del periodo 2001-2010 (Fig. 2.3 d). Dada la abundancia de ejemplares juveniles de esa población (estimada en más de 5000 árboles) y la extensión del rodal, se consideró que el muestreo realizado no impactó significativamente en la dinámica poblacional de *N. pumilio* de ese sitio.

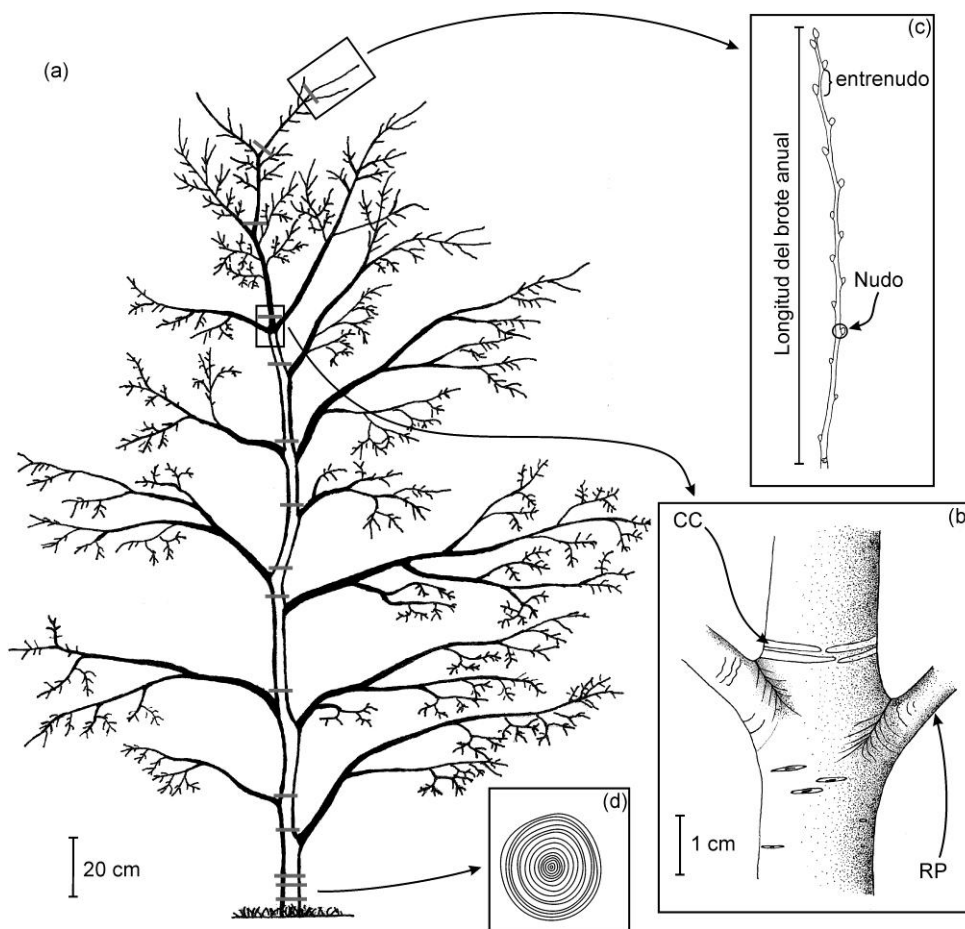


Figura 2.3. Diagrama de un árbol juvenil de *N. pumilio* similar a aquellos seleccionados para este estudio (a). Las líneas horizontales grises que cruzan el tallo principal indican los límites inter-anales. Los marcadores morfológicos que indican un límite anual se muestran en el recuadro inferior derecho (b). En el recuadro superior derecho se muestra el último brote extendido (c). Una sección transversal de la base del tronco está representada en el recuadro inferior izquierdo (d). CC: cicatriz de catafilo, RP: Rama principal.



2.2.3 Preparación de las muestras y análisis de las cronologías dendro-arquitecturales

En el laboratorio, las secciones transversales de todos los ejemplares se pulieron y dataron siguiendo los procedimientos descritos por Stokes y Smiley (1968). Una vez lograda la visualización neta de los anillos de crecimiento, las muestras fueron fechadas (i.e. asignación de un año calendario a cada anillo de crecimiento anual) bajo lupa con aumentos variables de entre 6x y 50x. El procedimiento de fechado siguió la convención de Schulman (1956) para el Hemisferio Sur, la cual asigna a cada anillo anual el año calendario en el cual se inició el crecimiento. El espesor de los anillos de crecimiento fue medido utilizando una máquina Velmex cuya precisión es de 0,001 mm. Se empleó el programa TURBO ARSTAN (Cook, 1985) para desarrollar las cronologías de ancho de anillo, número de entrenudos y longitud del brote anual. Este programa genera cronologías combinando las series estandarizadas de ancho de anillos, número de entrenudos y longitud del brote anual con una estimación robusta de los valores medios. La estandarización ajusta las series de los datos observados a una curva o línea de tendencia y genera un índice adimensional a partir de la división del atributo observado por el valor esperado, sin que el promedio sea dominado por los individuos de mayor crecimiento. Para evitar introducir tendencias artificiales en las series temporales de crecimiento, dichos valores fueron estandarizados empleando un ajuste lineal equivalente al valor medio de la serie considerada. Por lo tanto, en este estudio las cronologías finales constituyen series temporales que representan las variaciones inter-anales en los crecimientos longitudinales y radiales de *N. pumilio* a lo largo de una secuencia de diez años consecutivos.

Dado que los atributos del crecimiento longitudinal (longitud y número de entrenudos del brote anual) describieron tendencias muy similares a lo largo de la secuencia temporal analizada ($r = 0,98$; $P < 0,001$), se optó por emplear solamente al número de entrenudos como variable del crecimiento longitudinal a relacionar con las condiciones climáticas. La variable “longitud” fue incluida en el cálculo de la relación longitud/número de entrenudos, que representa la distancia promedio entre dos nudos consecutivos de un brote anual; de aquí en adelante, a esta variable derivada se la denomina “longitud media de entrenudo”. Con el fin de comparar las variaciones medias de los crecimientos longitudinal



y radial, se calcularon correlaciones simples de Pearson a lo largo de la secuencia temporal 2001-2010.

Se estimó el grado de relación entre los atributos del crecimiento (longitudinal y radial) y el clima mediante la determinación de los coeficientes de correlación entre las variables ancho de anillo, número de entrenudos y longitud media de los entrenudos, y los registros mensuales de temperatura y precipitación. Los periodos climáticos (precipitaciones y temperaturas) seleccionados para comparar con el crecimiento arbóreo fueron identificados promediando las precipitaciones y las temperaturas de los valores mensuales a lo largo de dos a cuatro meses consecutivos, comenzando en enero de la estación de crecimiento previa y terminando en mayo de la estación de crecimiento actual (Fig. 2.1). Por último, para establecer el porcentaje de variación en los atributos de los crecimientos longitudinal y radial explicados por el clima, se empleó una regresión lineal múltiple por pasos (F de entrada = 4,0; F de salida = 3,9) usando las variaciones en el crecimiento y los periodos estacionales de las variables climáticas como variables dependientes e independientes respectivamente. Los datos mensuales de precipitación total usados en las comparaciones fueron obtenidos de la estación meteorológica Hotel Tronador, mientras que los datos de temperatura están expresados como las desviaciones estándar de la media del periodo considerado (2001-2010), derivadas del registro proveniente de un datalogger Hobo establecido por IANIGLA en la zona de La Almohadilla.



2.3 Resultados

2.3.1 Características de los árboles

Los individuos seleccionados presentaron una edad promedio (\pm error estándar) de $33,2 \pm 0,2$ años, una altura promedio de $4,0 \pm 0,1$ m y un diámetro promedio del tronco de $5,6 \pm 0,2$ cm (Fig. 2.2)

2.3.2 Variaciones temporales en los crecimientos longitudinal y radial

El número de entrenudos por brote anual y el ancho de anillo del tronco de *N. pumilio* variaron sustancialmente a lo largo del periodo 2001-2010 (Fig. 2.4). El número de entrenudos disminuyó entre 2001 y 2002, aumentó entre 2002 y 2004 y bajó notablemente hasta alcanzar un valor mínimo en el año 2007. En los años siguientes el número de entrenudos aumentó hasta alcanzar un pico en 2009, y disminuyó entre 2009 y 2010 (Fig. 2.4 a).

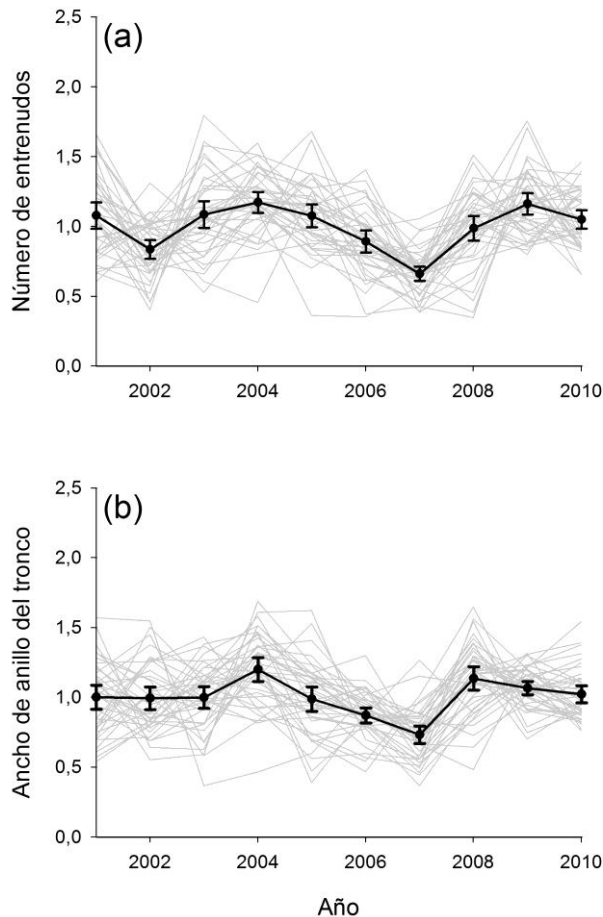


Figura 2.4. Variaciones inter-anales estandarizadas del número de entrenudos de los brotes anuales (a) y del ancho de los anillos del tronco (b) para individuos de *N. pumilio* a lo largo del periodo 2001-2010. Los círculos negros representan los valores medios anuales (\pm el 95% del intervalo de confianza) de los atributos de crecimiento medidos, y las líneas grises muestran los valores individuales.



El ancho de anillo produjo una tendencia de variación media muy similar a la descrita para el número de entrenudos, excepto que entre los años 2000 y 2001 no se registró disminución de crecimiento y entre los años 2008 y 2009 no se observó incremento de crecimiento radial, como sí ocurrió en el caso del número de entrenudos (Fig. 2.4 b).

Las variaciones en el ancho de anillo del tronco a lo largo de la secuencia temporal analizada estuvieron positivamente correlacionadas con el número de entrenudos y la longitud media de los entrenudos. Asimismo, el número y la longitud media de entrenudos estuvieron estrechamente relacionados entre sí (Fig. 2.5; Tabla 2.1).

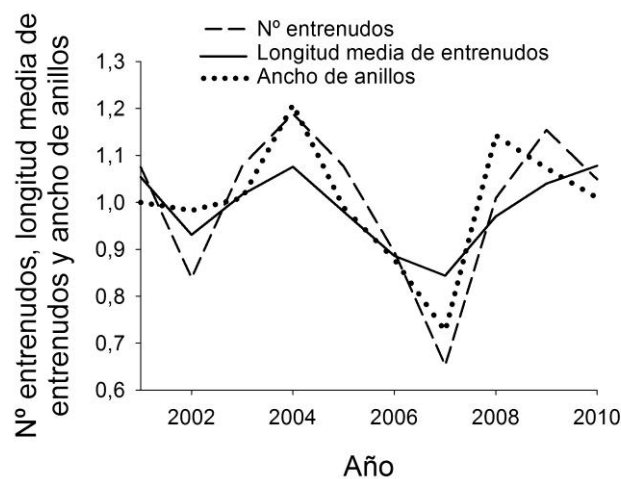


Figura 2.5. Variaciones inter- anuales estandarizadas de los crecimientos longitudinal (número de entrenudos y longitud media de entrenudos) y radial (ancho de anillo del tronco) de *N. pumilio* a lo largo del periodo 2001-2010.



Tabla 2.1. Coeficientes de correlación de Pearson entre los atributos de crecimiento estandarizados de *N. pumilio* y las variables climáticas seleccionadas a lo largo del periodo 2001-2010. Las temperaturas de los periodos enero-marzo y junio-octubre son previas a la estación de crecimiento y las precipitaciones del periodo diciembre-marzo son concurrentes con la estación de crecimiento. La significancia estadística de las correlaciones entre las variables está indicada por: * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; ns $P \geq 0,05$.

	Longitud media de los entrenudos	Ancho de anillos del tronco	Temperatura enero-marzo	Temperatura junio-octubre	Precipitación diciembre-marzo
N° entrenudos	0,98***	0,84**	0,31 ^{ns}	0,76**	0,69*
Longitud media de los entrenudos		0,76**	0,20 ^{ns}	0,66*	0,66*
Ancho de anillos del tronco			0,67*	0,73**	0,28 ^{ns}



2.3.3 Relaciones entre el crecimiento arbóreo y el clima

Las variaciones en el número de entrenudos y la longitud media de los entrenudos estuvieron significativamente correlacionadas con las precipitaciones acumuladas en los meses de diciembre-marzo de la estación de crecimiento y con las temperaturas en los meses de junio-octubre previos a la estación de crecimiento (Tabla 2.1). Las variaciones en el ancho de los anillos del tronco estuvieron correlacionadas significativamente con las temperaturas en el periodo enero-marzo de la estación de crecimiento del año anterior y con las temperaturas del periodo junio-octubre previas a la estación de crecimiento (Tabla 2.1). Temperaturas relativamente altas en junio-octubre correspondieron al desarrollo de brotes con valores elevados de número de entrenudos, longitud media de entrenudos y espesor de anillo de crecimiento (e.g. 2004; Fig. 2.6); se observó lo contrario luego de temperaturas muy bajas en junio-octubre (e.g. año 2007; Fig. 2.6; Tabla 2.1). La temperatura durante el periodo enero-marzo de la temporada de crecimiento previa se correlacionó significativa y positivamente con el ancho de anillo (Fig. 2.6 c; Tabla 2.1), pero no con el número y la longitud media de los entrenudos de los brotes anuales correspondientes a esa estación de crecimiento (Fig. 2.6 a y b; Tabla 2.1). La precipitación durante el periodo diciembre-marzo concurrente con la temporada de alargamiento de los brotes se correlacionó positivamente con el número y la longitud media de los entrenudos (Fig. 2.6 a y b; Tabla 2.1), pero no con el crecimiento en ancho del anillo del tronco correspondiente (Fig. 2.6 c; Tabla 2.1).

Los modelos de regresión indican que las temperaturas del periodo junio-octubre previas a la temporada de crecimiento y las precipitaciones totales (diciembre-marzo) durante la temporada de crecimiento explican el 79 % de la variación en el número de entrenudos y el 59 % de la variación inter-anual de la longitud media de los entrenudos durante el intervalo 2001-2010 (Tabla 2.2). Las variaciones de la temperatura en los periodos enero-marzo y junio-octubre que anteceden a la temporada de crecimiento explican el 72 % de la variación en el ancho de los anillos del tronco para ese mismo intervalo de diez años (Tabla 2.2).

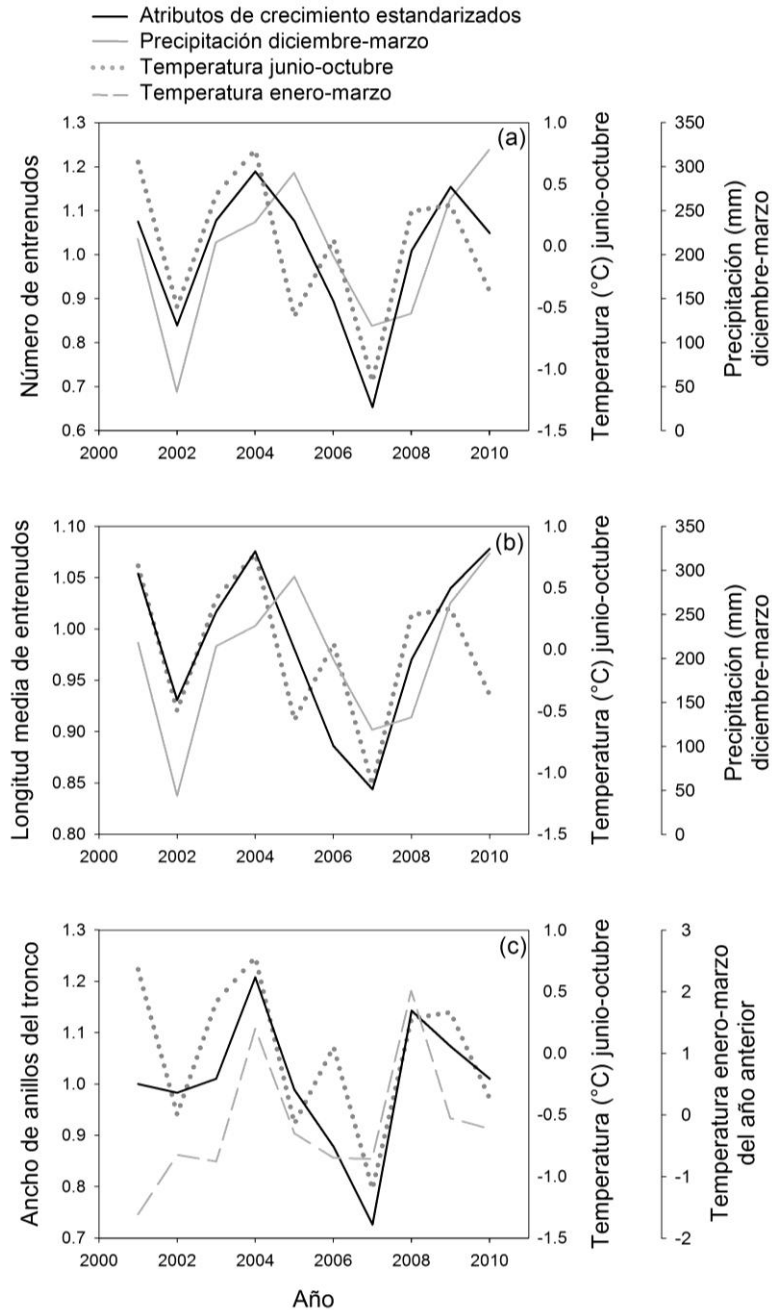


Figura 2.6. Atributos estandarizados del crecimiento de *N. pumilio*: número de entrenudos (a), longitud media de entrenudos (b) y ancho de anillos del tronco (c), a lo largo del periodo 2001-2010. Las temperaturas (°C) de verano (enero-marzo) e invierno-primavera temprana (junio-octubre) previos a la estación de crecimiento están expresadas como desviaciones estándar (DE) de las medias del periodo 2001-2010; las precipitaciones de verano (diciembre-marzo) concurrentes con la estación de crecimiento representan el total acumulado de agua (mm).



Tabla 2.2. Regresiones múltiples por pasos (F de entrada = 4,0; F de salida = 3,9) para los crecimientos longitudinal (número de entrenudos y longitud media de los entrenudos) y radial (ancho de anillo del tronco), utilizando a las temperaturas en los periodos enero-marzo y junio-octubre previas a la estación de crecimiento y las precipitaciones en el periodo diciembre-marzo de la estación de crecimiento como variables predictoras, a lo largo del periodo 2001-2010. Las tres variables dependientes fueron estandarizadas. Se indican los componentes del modelo de regresión múltiple: F estadístico de Fisher, P nivel de significancia, R^2 (aj.) coeficiente de determinación ajustado y R^2 (aj.) par. coeficiente de determinación ajustado parcial.

Variables dependientes	F	P	R^2 (aj.)	R^2 (aj.) par.	Variables independientes
Número de entrenudos	18,4	0,002	0,79	0,55 0,24	• Temperatura junio-octubre • Precipitación diciembre-marzo
Longitud media de los entrenudos	7,5	0,018	0,59	0,37 0,22	• Temperatura junio-octubre • Precipitación diciembre-marzo
Ancho de anillo del tronco	12,4	0,005	0,72	0,49 0,23	• Temperatura junio-octubre • Temperatura enero-marzo



2.4 Discusión

Este estudio constituye, hasta donde he podido indagar, el primero en el que se analizan las relaciones entre los crecimientos longitudinal y radial en *N. pumilio* y de cada uno de estos procesos con las temperaturas y las precipitaciones. En el límite arbóreo superior, el crecimiento de *N. pumilio* en una estación determinada está influenciado por las condiciones climáticas en esa misma estación, pero también por condiciones climáticas previas al crecimiento. El crecimiento longitudinal de *N. pumilio* es favorecido notablemente por temperaturas medias altas durante el período comprendido entre junio y octubre, es decir, el invierno previo al crecimiento y el comienzo de la primavera en que se produce el crecimiento. El crecimiento longitudinal también se incrementa con mayor nivel de precipitaciones durante el verano (diciembre-marzo) del periodo de crecimiento en que se produce el alargamiento. Por otro lado, el crecimiento radial es más sensible a las temperaturas de verano (enero-marzo) e invierno-primavera temprana (junio-octubre) previas a la estación de crecimiento. Además, los anillos de crecimiento anchos se corresponden con el desarrollo de brotes anuales más largos y con mayor número de entrenudos. Las relaciones entre los crecimientos longitudinal y radial han sido poco exploradas hasta el momento (Cochard *et al.*, 2005; Paul-Victor y Rowe, 2011; Colin *et al.*, 2012; Camarero *et al.*, 2013). Un estudio reciente ha evaluado la relación entre el crecimiento longitudinal (e.g. brotes epicórmicos) y el crecimiento radial de *Fagus sylvatica* (Colin *et al.*, 2012), y otros trabajos han mostrado cómo algunos elementos físicos del medio ambiente (e.g. altitud, microtopografía y tipos de suelo) afectan a estos dos componentes del incremento de tamaño de las plantas (Bret-Harte *et al.*, 2002; Campioli *et al.*, 2012).

2.4.1 El crecimiento radial y el clima

El presente estudio indica que el ancho de anillo del tronco en *N. pumilio* está fuertemente asociado con las temperaturas medias del verano e invierno-primavera temprana precedentes a la formación del anillo. Trabajos dendrocronológicos previos llevados a cabo en la Patagonia subalpina mostraron que las variaciones en el espesor de los anillos del tronco de *N. pumilio* están vinculadas a variaciones anuales y estacionales tanto en las precipitaciones como en las temperaturas (Villalba *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 2001; Boninsegna *et al.*, 2009). En concordancia con parte de nuestros resultados, estos estudios indican que la temperatura media en el periodo primavera-verano en el cual se forma un anillo de crecimiento, es un factor



climático estrechamente asociado con el ancho de los anillos (Villalba *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 2005). Sin embargo, como señalan Villalba y sus colaboradores (Villalba *et al.*, 1997), las variaciones de las temperaturas en otros periodos del año también parecen estar relacionadas al crecimiento radial de *N. pumilio*, al menos para áreas cercanas al límite superior del bosque, como sugieren los resultados presentados aquí. En contraste con estudios previos (Villalba *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 2005), no se han encontrado aquí relaciones significativas entre el crecimiento radial y las precipitaciones del verano correspondiente a ese anillo, lo cual podría ser el resultado de la ausencia de periodos de sequía estival severa cerca del límite altitudinal superior de *N. pumilio* (Fig. 2.2). La inconsistencia entre los resultados de estudios previos y del actual también podría tener otras razones. En primer lugar, las cronologías empleadas en este trabajo fueron cortas (10 años) en comparación con las de estudios dendrocronológicos clásicos (50 o más años). En segundo lugar, los estudios previos y el actual abarcaron periodos de tiempo diferentes. La tercera razón para esta discrepancia entre estudios puede relacionarse con cuestiones ontogenéticas: los estudios dendrocronológicos citados utilizaron ejemplares adultos (en general mayor a 60 cm de diámetro) en tanto que en el presente trabajo se midieron ejemplares juveniles. El efecto sobre el crecimiento radial de las temperaturas de verano de la temporada de crecimiento previa, podría explicarse argumentando que los fotoasimilados generados por los brotes de *N. pumilio* en una temporada de crecimiento son asignados en primer lugar a tejidos de reserva. Luego, las reservas podrían ser movilizadas en la siguiente estación de crecimiento para contribuir en la formación de tejidos de conducción, incluidos aquellos que componen los anillos del xilema del tallo. Se ha encontrado que en otras especies que habitan a gran altitud, algunas respuestas a los factores climáticos se expresan en forma tardía (Kibe y Masuzawa, 1992). Sería necesario realizar estudios adicionales sobre el almacenamiento de recursos y la re-movilización de los recursos reservados desde los tejidos de almacenamiento hacia los puntos en crecimiento de *N. pumilio*, para confirmar algunos de los supuestos mencionados.

2.4.2 El crecimiento longitudinal y clima

En un estudio previo se ha analizado la influencia del medio ambiente sobre la arquitectura y el crecimiento longitudinal de *N. pumilio*, con el foco en las variaciones de tamaño de brotes y ejes de árboles presentes en ambientes contrastantes (Stecconi *et al.*, 2010) . Se cuenta con algunos trabajos que relacionan las variaciones arquitecturales con factores



climáticos. Passo *et al.*, (2002) mostraron que la ocurrencia de precipitaciones abundantes durante el periodo seco del año (diciembre-marzo) podría aumentar el crecimiento de los brotes anuales (medidos como longitud y número de entrenudos) en el mismo periodo. Para años con bajos niveles de precipitaciones en verano, estos autores encontraron valores bajos de número de entrenudos y de longitud media de los entrenudos por brote anual. Se ha demostrado que en individuos juveniles de *N. pumilio* y *N. dombeyi* los brotes de mayor tamaño crecen en primavera por extensión de sus órganos preformados y en verano por el desarrollo de órganos neoformados (Puntieri *et al.*, 2000; Souza *et al.*, 2000). Por lo tanto podría pensarse que mayores precipitaciones en el verano promoverían el desarrollo de órganos neoformados. La falta de humedad en el suelo durante el verano induciría, en *N. pumilio*, la muerte del ápice y de algunas hojas distales del brote hacia el final de la temporada de crecimiento, limitando de esta manera la adición de nuevos órganos por neoformación y, por consiguiente, el número de entrenudos del brote anual (Passo *et al.*, 2002). La muerte del ápice y de varias hojas distales de brotes anuales a poco de finalizar el crecimiento longitudinal de esos brotes fue observada también para la mayoría de las especies de *Nothofagus* (Puntieri *et al.*, 1998; Barthélémy *et al.*, 1999).

El análisis de las variaciones inter-anales de la longitud promedio de los entrenudos y su relación con las condiciones ambientales contribuye a comprender mejor los procesos morfogenéticos involucrados en el crecimiento longitudinal. En este estudio se encontró que tanto las precipitaciones de verano como las temperaturas del periodo invierno-primavera temprana se correlacionaron positivamente, no sólo con el tamaño de los brotes anuales, sino con la longitud media de sus entrenudos. Si bien la longitud que un brote anual puede alcanzar se relaciona con el número de entrenudos que la planta adiciona, el alargamiento de los entrenudos es variable según la posición del entrenudo en el brote en cuestión. Para *N. pumilio* se ha encontrado que los brotes con entrenudos más largos (en promedio) presentan alto grado de neoformación, mientras que brotes con entrenudos cortos se componen enteramente de órganos preformados (Souza *et al.*, 2000). De modo que el desarrollo de brotes con entrenudos más largos (o sea con mayor relación longitud/número de entrenudos) en años con precipitaciones altas en verano (e.g. años 2004 y 2009, Fig. 2.6) respondería a una mayor producción de órganos neoformados, en contraste con el desarrollo de brotes predominantemente preformados en periodos con bajas precipitaciones estivales (e.g. años 2002 y 2007, Fig. 2.6). Los resultados obtenidos en este estudio apoyan la perspectiva de trabajos anteriores que han sugerido que las



plantas con la capacidad de adicionar entrenudos por neformación han desarrollado una estrategia orientada a la explotación de condiciones ambientales favorables de ocurrencia imprevisible durante la estación de crecimiento (Davidson y Remphrey, 1994; Guédon *et al.*, 2006). La relación entre las temperaturas de invierno-primavera temprana y la longitud media de los entrenudos puede explicarse aludiendo a un posible estímulo de esas temperaturas sobre: (1) el alargamiento de los entrenudos preformados de un brote y/o (2) el estímulo hacia mayor neformación. Se deberían realizar estudios bajo condiciones controladas a fin de obtener una evaluación más explícita del rol de los factores ambientales sobre los procesos involucrados en el crecimiento de los brotes anuales. Asimismo, debería realizarse el seguimiento detallado de la longitud media de los entrenudos a lo largo del desarrollo de brotes anuales marcados para poder identificar con exactitud las porciones de ejes con órganos preformados y neoformados.

El efecto positivo de las temperaturas de invierno-primavera temprana sobre el crecimiento de *N. pumilio* en ese mismo año puede sustentarse en el efecto que tienen las temperaturas de invierno-primavera temprana sobre la cubierta de nieve en áreas subalpinas como la incluida en este estudio. Villalba y colaboradores (1997) demostraron que el factor ambiental de mayor influencia sobre el crecimiento de *N. pumilio* en el límite superior de su distribución es la temperatura de invierno y primavera que, al regular la permanencia de la nieve en el suelo, modifica la extensión del periodo de crecimiento. Condiciones locales específicas de cada micrositio, tales como la exposición solar y la exposición al viento (Wardle, 1998), entre otras, podrían influir sobre la acumulación y persistencia de la nieve, lo que podría explicar las diferencias inter-individuales en las respuestas del crecimiento al clima a elevaciones similares. Bajo condiciones frías de invierno-primavera, la capa de nieve se mantendrá durante más tiempo cubriendo parte de los árboles y la superficie del suelo, retrasando así el inicio de la brotación de las yemas y reduciendo la extensión del período de crecimiento y, por lo tanto, el alargamiento de los brotes y el ensanchamiento de los anillos de crecimiento. Por otro lado, si el periodo invierno-primavera temprana fue cálido y sin limitaciones hídricas, la temporada de crecimiento se iniciaría antes, favoreciendo en forma directa el crecimiento e incrementando la conductancia estomática, la tasa fotosintética y el periodo en el cual la planta puede fijar carbono (Sruar *et al.*, 2008).



2.4.3 Cambio climático y crecimiento

Para la región de Los Andes patagónicos, los modelos de circulación general de la atmósfera (GCMs) estiman que para finales del siglo XXI habrá un aumento de las temperaturas de verano de 1,5 a 2 °C y reducciones en las precipitaciones estivales de entre 10 y 20% dependiendo de la ubicación geográfica (IPCC, 2013). En base a este escenario podría predecirse que las poblaciones de *N. pumilio* que se desarrollan en el límite superior del bosque tendrán inicios del crecimiento estacional más tempranos debido a la reducción de la permanencia de la capa de nieve. No obstante, esta predicción debe ser tomada con cautela debido que se ha demostrado que existe un factor genético que retrasa el inicio de la brotación en individuos de esta especie desarrollados cerca del límite altitudinal arbóreo (Premoli *et al.*, 2007). Por otro lado, los aumentos del déficit hídrico y de las temperaturas durante el verano serán más marcados, lo que podría provocar, de acuerdo a lo sugerido en este estudio, aumento de muertes distales de los brotes y menores producciones de entrenudos por neoformación. En consecuencia, sólo en aquellos sectores más húmedos de la región andina el crecimiento longitudinal de *N. pumilio* se vería favorecido por periodos de crecimiento más extensos. De forma similar, veranos más cálidos podrían aumentar el crecimiento secundario en los límites arbóreos superiores, no obstante el aumento del déficit hídrico en los sitios más secos podría ser perjudicial para el crecimiento radial de la especie, reduciendo de esta manera los efectos potencialmente beneficiosos de las estaciones de crecimiento más largas. Es esperable que en el futuro las variaciones de los factores ambientales afecten en mayor grado la dinámica de crecimiento de los bosques Andino-Patagónicos que en las últimas décadas, induciendo, muy probablemente, desviaciones en el patrón histórico de crecimiento, cambios en los regímenes de disturbios, y desplazamientos de las masas boscosas hacia zonas donde existan las condiciones ambientales más adecuadas para el desarrollo del bosque (Villalba y Veblen, 1998; Villalba *et al.*, 2005b; Veblen *et al.*, 2011).

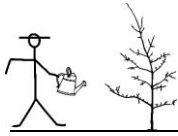
La probable modulación del crecimiento de *N. pumilio* por factores climáticos refleja respuestas plásticas en el patrón de crecimiento ante variaciones en el ambiente. Este ejemplo ilustra cómo podría modificarse la estructura y dinámica de crecimiento de las plantas ante posibles escenarios de cambio climático.

CAPÍTULO III: EFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE AGUA SOBRE LA ASIGNACIÓN DE BIOMASA Y LOS CRECIMIENTOS LONGITUDINAL Y RADIAL DE *NOTHOFAGUS PUMILIO*



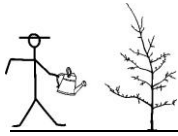
3.1 Introducción

En plantas que están expuestas a gradientes ambientales marcados, es posible reconocer amplias variaciones en el crecimiento (Fritts, 1991; Stecconi *et al.*, 2010). Uno de los factores ambientales que mayor relevancia tiene sobre el crecimiento arbóreo es la disponibilidad de agua en el suelo. En la Patagonia, dicha disponibilidad varía marcadamente a lo largo de gradientes latitudinales, longitudinales y altitudinales (Conti, 1998). En regiones templadas con clima Mediterráneo, los modelos de cambio climático prevén un aumento del déficit hídrico para los próximos 100 años (IPCC, 2013). Particularmente, para el norte de la Patagonia, se espera que las precipitaciones estivales disminuyan entre 10 y 20% dependiendo de la ubicación geográfica (IPCC, 2013). En base a este escenario previsto, el aumento en la severidad de las sequías podría tener efectos



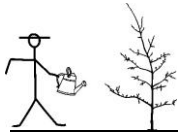
remarcables sobre la dinámica del crecimiento arbóreo, y presumiblemente tendrían incidencia sobre los gradientes ambientales que determinan la distribución de las especies (Veblen *et al.*, 2011). En este sentido, el déficit hídrico y el anegamiento generados por los cambios de magnitud e intensidad de las precipitaciones a lo largo de estos gradientes inducirían alteraciones en la fisiología, el metabolismo y, en última instancia, en la morfología de las plantas (Passioura, 1982; Ni y Pallardy, 1991). El conocimiento sobre las respuestas de las plantas de la Patagonia a la disponibilidad de agua en el suelo es escasa y limitada a unas pocas especies (Suarez *et al.*, 2004; Lencinas *et al.*, 2007; Martínez Pastur *et al.*, 2007; Piper *et al.*, 2007; Peri *et al.*, 2009; Varela *et al.*, 2010). La disponibilidad de agua en el suelo podría afectar tanto a las variaciones del crecimiento longitudinal, que se traducen en variaciones arquitecturales de la fisonomía de la copa de los árboles (Barthélémy y Caraglio, 2007), como a las variaciones en el crecimiento radial, que se evidencian en el grosor de los anillos de crecimiento (Fritts, 1991).

En plantas leñosas desarrolladas en climas marcadamente estacionales, los efectos de la disponibilidad de agua en el suelo sobre el crecimiento pueden abordarse a través de la identificación de marcadores morfológicos y/o arquitecturales del alargamiento de los ejes, que permiten cuantificar el crecimiento longitudinal a lo largo de los años (Kozłowski, 1971; Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy y Caraglio, 2007). La disponibilidad de agua también podría afectar al crecimiento radial, que en la mayoría de los árboles de climas templados y fríos da lugar a la formación de anillos de crecimiento (Evert, 2008; Beck, 2010). Está ampliamente aceptado que las variaciones inter-anales tanto del crecimiento longitudinal como del crecimiento radial están relacionadas tanto con factores inherentes a la especie (genéticos y ontogenéticos) como con factores medioambientales (Fritts, 1976; Barthélémy y Caraglio, 2007). La fase más evidente y cuantificable de los crecimientos longitudinal y radial se produce en primavera y verano, y por lo tanto suelen contrastarse estos incrementos con las condiciones ambientales en dichas estaciones (Fritts, 1991). En la Patagonia la influencia de las precipitaciones sobre el crecimiento radial ha sido ampliamente estudiada (Boninsegna *et al.*, 2009 y referencias allí incluidas); no obstante, el efecto de las variaciones de las precipitaciones - o su efecto indirecto, la disponibilidad de agua en el suelo -, sobre el crecimiento longitudinal raramente ha sido evaluado (Passo *et al.*, 2002; Magnin *et al.*, 2014).



El crecimiento longitudinal de las plantas involucra no sólo el alargamiento de sus ejes sino también el desarrollo de ejes laterales o ramificaciones. El proceso de ramificación de los ejes aéreos le permite a las plantas aumentar su área de influencia; sería uno de los procesos que mejor se relaciona con los efectos del medio ambiente (Tomlinson, 1987; Valladares y Niinemets, 2008). En la mayoría de las plantas leñosas de climas templados es posible reconocer patrones de ramificación que se suceden a lo largo de los ejes (ver pág. 4). Los sistemas ramificados resultantes pueden caracterizarse tanto por las distribuciones espacio-temporales de las ramas como por el grado de diferenciación de éstas respecto de la unidad de crecimiento que las porta (Suzuki y Suzuki, 2009). El grado de diferenciación de un sistema ramificado suele evaluarse en base a la relación entre el tamaño de las ramas y el tamaño del eje principal del que éstas derivan; cuanto más alta es esta relación menor será la diferenciación del eje principal respecto de sus ramas y viceversa (Puntieri *et al.*, 2013). Los sistemas ramificados con valores altos de diferenciación entre las categorías de ejes que lo componen suelen ser descriptos como sistemas jerárquicos (Stevens y Perkins, 1992), lo que supone la existencia de ejes especializados en funciones específicas (Puntieri *et al.*, 1999; Suzuki y Suzuki, 2009).

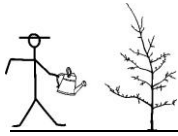
A partir del análisis de la compartimentación y asignación de la biomasa se puede determinar el tamaño de cada componente de un sistema ramificado y, en consecuencia, su estructura jerárquica. Constituye, además, un análisis que permite realizar comparaciones objetivas entre plantas desarrolladas bajo diferentes condiciones ambientales. La compartimentación y la asignación de la biomasa se han estudiado detalladamente para muchas plantas a nivel mundial (Poorter y Nagel, 2000; Poorter *et al.*, 2012 y referencias allí incluidas). Muchos de estos estudios han sugerido que las plantas responden a variaciones del medio ambiente cambiando el balance de la distribución de la biomasa entre tallo y raíz, de modo de optimizar la incorporación de recursos (e.g. luz, agua y CO₂ entre otros) y maximizar la tasa de crecimiento (Dewar, 1993). Algunos de estos estudios se han focalizado sobre el efecto de la humedad en la compartimentación y asignación de la biomasa en diferentes órganos (Peri *et al.*, 2006; Lencinas *et al.*, 2007; Martínez Pastur *et al.*, 2007; Padilla *et al.*, 2009). La mayoría de estos estudios se han centrado en los efectos de la sequía, que con frecuencia es uno de los factores limitantes más importantes para el crecimiento y los patrones de asignación de los recursos (Boyer, 1982). Sin embargo, hasta



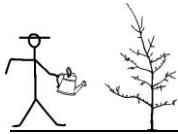
donde he podido indagar, la asignación de biomasa entre las diferentes categorías de ejes del sistema ramificado no ha sido caracterizada para ninguna especie arbórea fuera de la fase ontogenética de desarrollo más temprana (plántula). La evaluación de la asignación de la biomasa bajo el efecto de humedad en el suelo, muy probablemente, ayudaría a describir cómo se distribuye la ganancia de carbono dentro de los sistemas ramificados de la planta y hacer inferencias acerca de las condiciones en las cuales se han desarrollado plantas que presentan una determinada estructura jerárquica en sus sistemas de ramas.

La variación de la disponibilidad de humedad en el suelo es una característica común de los bosques patagónicos en los que domina *N. pumilio* (Donoso, 2006). En las últimas décadas varios estudios han evaluado la influencia de las precipitaciones sobre el crecimiento de *N. pumilio* a lo largo de gradientes latitudinales y altitudinales en los Andes Patagónicos. Estos estudios mostraron que las variaciones inter-anales en el crecimiento radial están relacionadas directamente con las precipitaciones, particularmente en la primavera temprana y el verano (Villalba *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 2005); no obstante, hay un porcentaje de dicha variación que hasta el momento no ha sido explicado. Por otro lado, se han realizados estudios de campo referidos al crecimiento longitudinal de *N. pumilio* (Barthélémy *et al.*, 1999; Puntieri *et al.*, 1999; Souza *et al.*, 2000; Passo *et al.*, 2002; Puntieri *et al.*, 2003), y a sus variaciones arquitecturales (Stecconi *et al.*, 2010). Passo *et al.* (2002) concluyeron que las precipitaciones estivales estarían positivamente relacionadas con el crecimiento longitudinal de esta especie. Sin embargo, se dispone de poca información experimental que aporte evidencia sobre los efectos del medio ambiente sobre el crecimiento longitudinal de *N. pumilio*, al igual que para la mayoría de las especies arbóreas. El análisis pormenorizado de los procesos que integran el crecimiento longitudinal de una planta, como son la ramificación de los ejes y la diferenciación de las ramas, ayudaría a comprender mejor las variaciones en el crecimiento radial del tronco de una planta. Asimismo esta metodología permite realizar una evaluación más integral de las variaciones en la estructura de la copa y la fisonomía de los árboles a lo largo del tiempo.

En este contexto, la aplicación de un enfoque dendro-arquitectural puede contribuir a abordar de una forma más integral las variaciones del crecimiento y nos permitiría inferir las estrategias de fijación de carbono de *N. pumilio*. Además ayudaría a comprender posibles modificaciones de la distribución de esta especie por cambios en los regímenes de



precipitación, ya avizorados por modelos de cambio climático (IPCC, 2013). En el presente estudio se evalúan los efectos de la disponibilidad de agua en el suelo sobre las variaciones de los crecimientos longitudinal y radial de *N. pumilio*. Para ello, se emularon en forma experimental las variaciones en la disponibilidad de agua que se presentan durante la estación de crecimiento en los bosques de *N. pumilio* en la latitud de estudio (41° S). En base a lo mencionado, los objetivos del presente trabajo son los siguientes: (a) conocer las variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinal y radial, (b) analizar la jerarquía de sus sistemas ramificados y (c) analizar la asignación de biomasa entre ejes aéreos y entre tallo y raíz. Por lo tanto propongo poner a prueba la siguiente hipótesis: los crecimientos longitudinal y radial de los ejes, la jerarquía de sus sistemas ramificados, la asignación de biomasa entre ejes aéreos y entre tallo y raíz variarán en función de la disponibilidad de agua en el suelo. Si, tal como fuera discutido anteriormente, la disponibilidad de agua se refleja en el crecimiento de la planta, esperaríamos las siguientes respuestas: que los atributos de los crecimientos longitudinal y radial aumenten acorde a la disponibilidad de agua en el suelo y que dicho aumento esté correlacionado positivamente entre tales variables, que la asignación de la biomasa hacia los tallos sea mayor y hacia las raíces menor y que el tronco de la planta se desarrolle en mayor medida que sus ramas.



3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Sistema de estudio y diseño experimental

El estudio fue llevado a cabo sobre ejemplares de *N. pumilio* plantados en el campo experimental del INTA-Bariloche ($41^{\circ}07' S$, $71^{\circ}14' O$, altitud 790 m), cercano al extremo longitudinal oriental (seco) del gradiente de distribución de esta especie en el norte de Patagonia (Fig. 3.1). En la latitud de estudio ($41^{\circ} S$) las precipitaciones se encuentran entre las isoyetas de 3000 mm y de 600 mm anuales (Fig. 3.1; Conti, 1998).

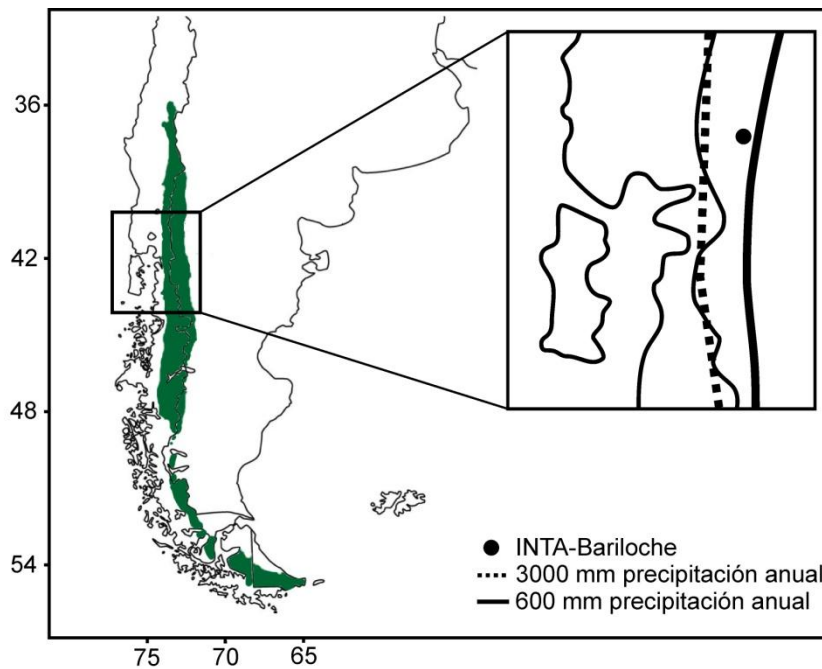
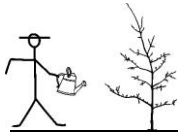


Figura 3.1. Mapa de la distribución de *N. pumilio* (superficie verde). En el detalle recuadrado se indican el sitio de estudio (punto negro) y las isoyetas de 3000 mm y 600 mm en esa zona.

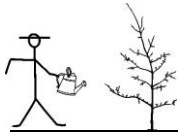
El sitio elegido para establecer el experimento fue debajo de árboles de raulí y roble pellín de alrededor de 30 años plantados en hileras con distancias mínimas entre ellos de 3 m. Dado que estos árboles se encontraban podados a 2 m de altura al inicio de este experimento, se consideró que el ambiente lumínico debajo de ellos era adecuado para el desarrollo de ejemplares juveniles de *Nothofagus* y homogéneo para el establecimiento de un experimento de niveles hídricos. Debajo de esta cubierta se establecieron seis parcelas de 1,2 x 1,8 m. Cada parcela fue separada de las demás y del suelo circundante mediante



paneles rígidos de material fenólico, sellados en sus aristas con material hidrófugo para evitar el pasaje de agua entre tratamientos (Fig. 3.2). Los paneles fueron enterrados a 80 cm en el sustrato para reducir el pasaje de agua entre las parcelas. En base a observaciones previas, esa profundidad duplica aquella alcanzada por las raíces de individuos de *N. pumilio* de cinco años (datos no publicados). El suelo de las parcelas presentaba características típicas de aquellos derivados de cenizas volcánicas (N: 0,24%; MO: 5,7; P: 10 mg kg⁻¹; K: 244 mg kg⁻¹; Ce: ds m⁻¹; pH-H₂O: 6,2; ph-FNa: 9,7). El análisis del suelo de las parcelas fue realizado por el Laboratorio de Suelos del INTA-Bariloche (informe de laboratorio N° 38/10).



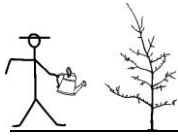
Figura. 3.2. Diseño experimental. De izquierda a derecha se indican los tratamientos de disponibilidad de agua: sin riego, riego intermedio y riego alto.



De una población de individuos de *N. pumilio* de cinco años de edad (juveniles) que fueron mantenidos en macetas hasta un año antes de iniciado este estudio, se seleccionaron 90 ejemplares sin signos de daño severo de la copa o del eje principal. En cada una de las seis parcelas delimitadas se plantaron quince plantas elegidas al azar del grupo seleccionado en tres hileras de cinco plantas (30 cm de distancia mínima entre plantas). A cada uno de los tres tratamientos proyectados se le asignaron dos parcelas no contiguas, totalizándose 30 plantas por tratamiento. Los ejemplares de *N. pumilio* fueron trasplantados en el invierno del año 2009, dejándoselos una temporada de crecimiento completa, previa al inicio del experimento, en la cual el estrés del trasplante podría haber afectado el crecimiento de los mismos de forma imprevisible. Los tratamientos aplicados fueron los siguientes: (I) sin riego o control (seco), cuyo suministro de agua dependió de las lluvias; (II) riego cada 14 días (mésico), administrándose el doble de la cantidad de agua que cae en el sitio naturalmente por lluvia y nieve; (III) riego cada siete días (húmedo), aportándose el triple de agua respecto de la que cae naturalmente por lluvia y nieve (Fig. 3.2). Los suministros de agua de los niveles II y III se determinaron procurando emular las precipitaciones en sitios mésicos y húmedos de norpatagonia para los meses de octubre a marzo. Para ello se utilizaron los registros de precipitación de los últimos 30 años para esos meses tomados en la misma estación experimental INTA Bariloche donde se ubicó la parcela de estudio (precipitación anual ~ 800 mm). La elección del periodo de tratamiento de riego (octubre-marzo) tuvo en cuenta los meses en los cuales la disponibilidad de agua en el suelo podría ser limitante para el crecimiento de *N. pumilio* (ver pág. 12). Considerando el período de tratamiento completo, las plantas de los tratamientos II y III recibieron, respectivamente, ~200 mm y ~400 mm extra de precipitaciones respecto de las del tratamiento I.

3.2.2 Mediciones

Semanalmente desde el inicio de la brotación (octubre de 2010), se registró el diámetro en la base del tronco (o eje mayor más cercano al desarrollo vertical), utilizando un calibre digital Köln de 0.01 mm de precisión. Dicha medición se realizó en un sitio marcado del tronco, de modo de reducir el error de medición (Fig. 3.3 c). Durante el segundo año de experimento se optó por realizar las mediciones cada dos semanas, y



solamente se midió semanalmente en el periodo de crecimiento máximo. Al final del experimento (mayo de 2012) se cosecharon las plantas de los tres tratamientos de riego. Cada una de las plantas cosechadas fue dividida en parte aérea y parte subterránea. De la parte aérea se registraron las principales características arquitecturales de los brotes del tronco a lo largo de las 7 temporadas de crecimiento consideradas (2005/2006 a 2011/2012; Fig. 3.3 a): longitud, número de entrenudos y producción axilar, medida como la presencia/ausencia y diámetro de ramas producidas a partir de una yema de la axila de cada hoja (Fig. 3.3 b). Complementariamente, se extrajo una sección transversal del tronco (correspondiente al sitio donde se midió el diámetro repetidamente) para medir el ancho de anillo correspondiente a los años considerados en el estudio (Fig. 3.3 c). Las raíces fueron cuidadosamente lavadas para retirar el suelo.

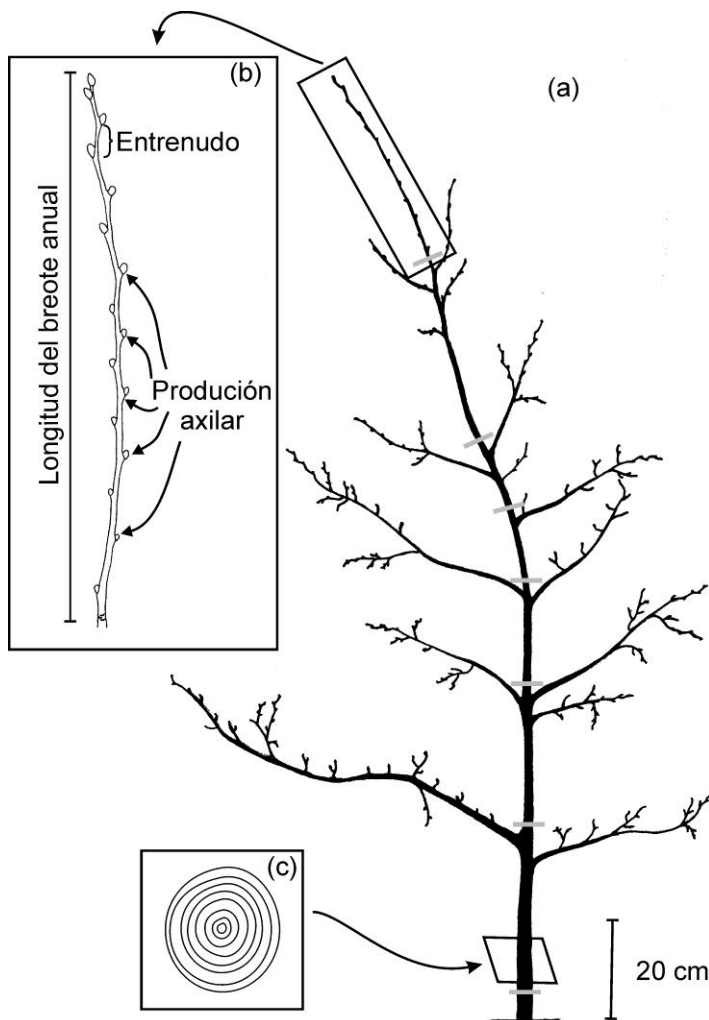
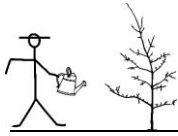


Figura 3.3. Diagrama de un árbol juvenil de *N. pumilio* similar a los seleccionados para este estudio (a). Las líneas horizontales grises indican los límites inter-anales de los brotes del tronco. El último brote anual del tronco es indicado en el recuadro superior izquierdo (b) y la sección transversal de la base del tronco es indicada en el recuadro inferior izquierdo (c).



De la parte subterránea, se midieron la longitud y el diámetro basal de al menos 10 raíces secundarias (cada raíz principal contenía una media [\pm el error estándar, EE] de $14,5 \pm 0,09$ raíces secundarias). En dos de las 10 raíces se midió el número de ramificaciones a lo largo de un segmento de 10 cm. Una vez registrados todos los atributos dendroarquitecturales, cada planta fue fraccionada en los siguientes compartimentos: (1) brote del tronco del último año (2011-2012), (2) todos los brotes del último año excluido el del tronco, (3) todos los ejes aéreos excluidos los brotes del último año y (4) raíces (Fig. 3.4 a). Cada compartimento fue secado en estufa a 60 °C hasta peso constante y se obtuvieron las siguientes biomásas deshidratadas: (a) BA = (1) biomasa del ápice del tronco (brote 2011-2012), (b) BCL = (1+2) biomasa del crecimiento longitudinal (i.e. todos los brotes de todas las categoría de ejes de la planta) producido en la temporada de crecimiento 2011-2012, (c) BaT = (1+2+3) biomasa aérea total generada en los siete años de vida de la planta, (d) BsT = (4) biomasa subterránea total y, (e) biomasa total de la planta BT = (1+2+3+4). Debido a que los términos “asignación”, “particionamiento” y “distribución” son usados en forma poco consistente en la literatura (Poorter y Nagel, 2000), en este trabajo utilizaré la terminología empleada por Pizarro y Bisigato (2010), que hacen referencia a la expresión “compartimentación de la biomasa deshidratada” como la cantidad absoluta de biomasa en cada tipo de órgano, y al término “asignación” para indicar la cantidad de biomasa presente en uno o varios órganos relativa a la masa total o parcial de la planta. A partir de las biomásas de los diferentes compartimentos se calcularon las siguientes relaciones: i) asignación de biomasa a la raíz respecto de la del tallo (BsT/BaT), ii) asignación de biomasa al crecimiento longitudinal generado en un año con respecto a la biomasa total de la planta (BCL/BT) y, iii) asignación de biomasa hacia el ápice del tronco respecto del crecimiento longitudinal total generado en una temporada (BA/BCL).

3.2.3 Análisis estadísticos

Para analizar las variaciones del número de entrenudos, la longitud total y la longitud promedio de los entrenudos del brote anual, y el ancho de anillo a lo largo de los siete años de vida de las plantas, se graficaron las medias (\pm EE) y se realizaron comparaciones de medias mediante respectivos análisis de variancia (ANDEVAs). Para el periodo de vida previo al inicio del experimento (2005-2009), se emplearon ANDEVAs de

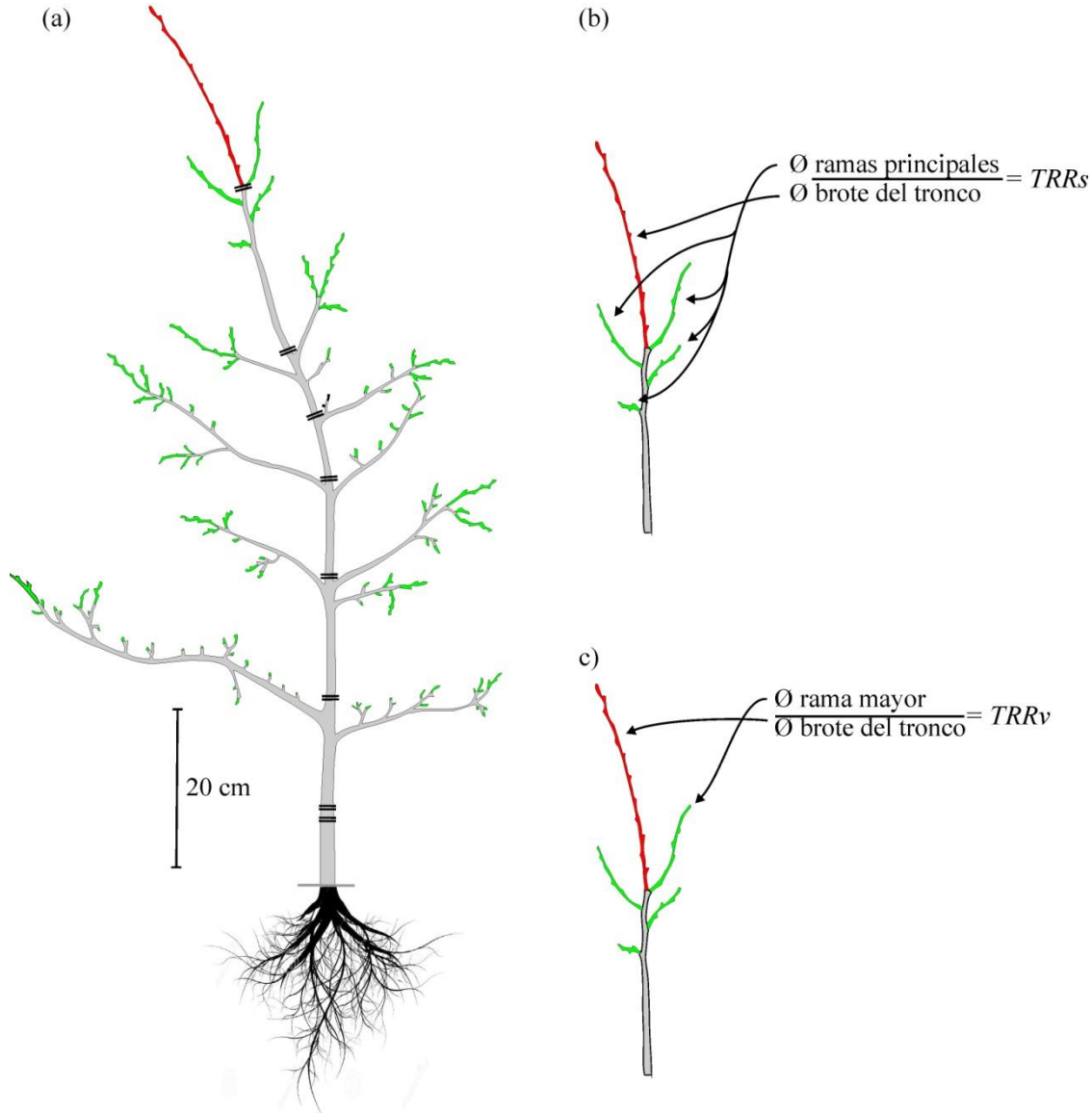
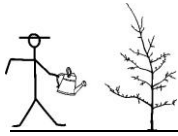
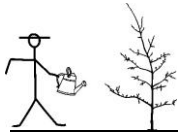


Figura 3.4. (a) Diagrama de un árbol juvenil de *N. pumilio* similar a los seleccionados para este estudio en el cual se indica la compartimentación de la biomasa. (b-c) Detalles del ápice del individuo ilustrado en “a” en los cuales se muestran dos brotes anuales del tronco y sus ramas derivadas. (b) Fórmula para el cálculo de la relación entre el peso de las ramas principales y el del brote del tronco desarrollado en el mismo año ($TRRs$). (c) Fórmula para el cálculo de la relación entre el peso de la rama más vigorosa respecto al brote del tronco ($TRRv$). Se indican: en rojo (1) el brote del tronco de la última temporada de crecimiento (2011-2012), en verde (2) todos los brotes del último año excluido el del tronco, en gris (3) todos los ejes aéreos excluidos los brotes del último año y, en negro (4) las raíces (esquemáticas). Las líneas dobles horizontales negras indican los límites inter-anales de los brotes del tronco del diagrama “a”.

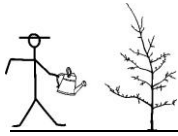


medidas repetidas de dos factores, de efectos fijos para las variables graficadas, con medidas repetidas en un factor. Se tuvo en cuenta, por lo tanto, un factor inter-plantas, con un grupo de plantas en cada nivel de riego, y un factor intra-planta, por cuyos niveles pasan todas ellas, es decir, el tiempo en años. Para el periodo experimental (2010-2011) se emplearon ANDEVAs de una vía de efecto fijo para cada año de vida de las plantas. Cuando no fue posible normalizar los datos u homogenizar las variancias, se empleó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis sobre datos no transformados (Sokal y Rohlf, 1981).

Dado que los atributos del crecimiento longitudinal (longitud total y número de entrenudos del brote anual) describieron relaciones muy similares entre sí para los tres tratamientos de riego ($R^2(\text{aj.}) = 0,94$; $P < 0,001$), se optó por emplear solamente al número de entrenudos como variable del crecimiento longitudinal a relacionar con el crecimiento radial. Para evaluar la relación entre estos dos tipos de crecimiento se emplearon modelos de regresión lineal simple y, dado que las variables a comparar eran medidas con error se empleó el modelo tipo II (Sokal y Rohlf, 1981). Dicho análisis fue llevado a cabo con el programa R y ajustado usando el paquete lmodel2 (R Development Core Team, 2009).

Se calcularon y graficaron las probabilidades de ramificación del tronco según la posición de los nudos en el brote portador para los tres tratamientos de disponibilidad de agua. Para cada posición y para cada ejemplar considerado se registró la presencia o ausencia de una rama diferida o inmediata y se dividió ese valor por el número total de nudos considerados para esa posición en el brote anual (correspondiente en la mayoría de los casos al número total de individuos de cada tratamiento). Las posiciones de los nudos sobre el brote portador se contaron desde el ápice (posición 1) hacia la base del brote (posición 20). Para determinar si las probabilidades de ramificación variaron según la disponibilidad de agua en el suelo se emplearon pruebas de χ^2 para cada posición de ramificación.

Para determinar el desarrollo jerárquico del tronco respecto de sus ramas más cercanas, se midió el tamaño relativo de las ramas respecto del tamaño del brote del tronco que se desarrolló simultáneamente con éstas. Como medida del tamaño se utilizó el diámetro basal. Se obtuvieron dos variables, una que toma en cuenta a todas las ramas desarrolladas simultáneamente con el brote del tronco (ecuación 1; Fig. 3.4 b) y otra que sólo toma en



cuenta a la rama de mayor tamaño desarrollada simultáneamente con el brote del tronco (ecuación 2; Fig. 3.4 c):

Ecuación 1 (Fig. 3.4 b):

$$TRRs \text{ (tamaño relativo de las ramas)} = \frac{\sum \text{diámetro ramas principales}}{\text{diámetro brote del tronco}}$$

es la relación entre la sumatoria de los diámetros de las ramas del brote portador y el diámetro del brote del tronco que continúa con el crecimiento vertical de la planta,

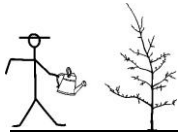
Ecuación 2 (Fig. 3.4 c):

$$TRRv \text{ (tamaño relativo de la rama más vigorosa)} = \frac{\text{diámetro rama mayor}}{\text{diámetro brote del tronco}}$$

es la relación entre el diámetro de la rama más vigorosa del brote portador (la de mayor diámetro entre aquellas formadas simultáneamente por el mismo brote del tronco) y el diámetro del brote del tronco coetáneo con esa rama; brinda una medida de la probabilidad de que una rama reemplace al eje principal. Ambas expresiones de la estructura jerárquica del tronco se compararon entre tratamientos mediante pruebas de Kruskal-Wallis.

A fin de evaluar el efecto de la disponibilidad de humedad en el suelo sobre la variación diamétrica semanal, se graficaron las medias (\pm EE) semanales para los dos años de experimento. Para evaluar estadísticamente si la disponibilidad de agua en el suelo afecta diferencialmente el incremento diamétrico, se emplearon ANDEVAs de una vía para el diámetro acumulado durante los dos años de experimento (octubre 2010–abril 2012); las comparaciones a posteriori, cuando fueron necesarias, se llevaron a cabo con el método de Holm-Sidak.

El efecto de los tratamientos sobre la compartimentación y la asignación de biomasa fue probado utilizando ANDEVA de una vía. Debido a que la compartimentación de la biomasa suele tener distribución Log-normal en lugar de distribución Gaussiana, los valores de las relaciones fueron transformados previo a los análisis estadísticos (Poorter y Nagel, 2000). Las comparaciones de las características de las raíces entre los tratamientos de riego se llevaron a cabo utilizando ANDEVAs de una vía y en aquellos casos en que no se logró normalidad u homogeneidad de variancias luego de haber realizado dicha transformación, se optó por utilizar el test no paramétrico de Kruskal-Wallis, seguido por comparaciones a posteriori realizadas mediante la prueba de Dunn.

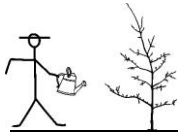


3.3 Resultados

3.3.1 Diferenciación de los crecimientos longitudinal y radial

La longitud total, el número de entrenudos y la longitud promedio de los entrenudos (crecimiento longitudinal) de los brotes anuales, así como el ancho de anillo (crecimiento radial) del tronco correspondiente a esos brotes anuales, no difirieron para las plantas asignadas a los tres tratamientos a lo largo de los cinco años de vida previos al inicio de las mediciones para todas las plantas analizadas (Fig. 3.5 a y 3.6; Tabla 3.1). Una vez transcurrida la primera temporada de crecimiento con riego diferencial (2010-2011), el número de entrenudos, la longitud total y la longitud promedio de los entrenudos del brote anual, así como el ancho de anillo fueron mayores para los tratamientos irrigados (II y III) que para el control, sin riego (I). El número de entrenudos, la longitud total y la longitud promedio de los entrenudos del brote anual del tronco no difirieron entre los tratamientos II y III (Fig. 3.6 b, c y d); el ancho de anillo fue mayor para el tratamiento III que para el II (Fig. 3.6 a; Tabla 3.1). En el segundo año de experimento (temporada de crecimiento 2011-2012), la longitud promedio de los entrenudos y el número de entrenudos del brote anual, y el ancho de anillo del tronco se diferenciaron según el tratamiento de riego, presentándose valores medios máximos en el tratamiento III, intermedios en el tratamiento II y mínimos en los controles (Fig. 3.5 b y 3.6 a, b y c; Tabla 3.1). La longitud promedio de los entrenudos para el brote del último año fue menor, en las plantas de los tres tratamientos, con respecto al promedio para el brote del año precedente, pero las diferencias entre tratamientos se mantuvieron (Fig. 3.6 d; Tabla 3.1).

Los análisis de regresión lineal indicaron relaciones positivas entre las variables número de entrenudos y longitud total del brote anual, y ancho de anillos para cada tratamiento de riego (Fig. 3.7; Tabla 3.2), excepto en el caso de la relación ancho de anillo / número de entrenudos para el tratamiento de riego alto cuya regresión no fue significativa (Tabla 3.2). Los coeficientes de regresión indican un aumento no proporcional para todas las comparaciones y todos los tratamientos de riego con regresión significativa (Tabla 3.2). Los modelos de regresión indican que la variación en el número de entrenudos explica el 94, 75 y 71 % de la variación de la longitud total de los brotes anuales en los tratamientos I, II y III respectivamente, mientras que las variaciones de los atributos del crecimiento longitudinal explican menos del 40 % de las variaciones en el ancho de anillo (Tabla 3.2).



Las plantas bajo las tres condiciones de disponibilidad de agua presentaron ramas diferidas en un año, exhibiendo un gradiente acrótono en sus probabilidades de ramificación (o sea, creciente desde los entrenudos proximales hacia los distales). La presencia de ramas diferidas fue máxima en el tercer nudo (contado desde el extremo distal; tratamientos I y II) o en el cuarto nudo (tratamiento III). El decrecimiento de la probabilidad de ramificación diferida fue similar en las tres condiciones para cada una de las posiciones de ramificación a lo largo del brote anual ($P > 0,05$ para todas las comparaciones de χ^2 , Fig. 3.8).



Figura 3.5. Vista parcial de las parcelas de los tratamientos de riego. De izquierda a derecha: sin riego, riego intermedio y riego alto. (a) condición inicial y (b) condición post tratamiento. La línea roja indica la altura alcanzada por las plantas mayores.

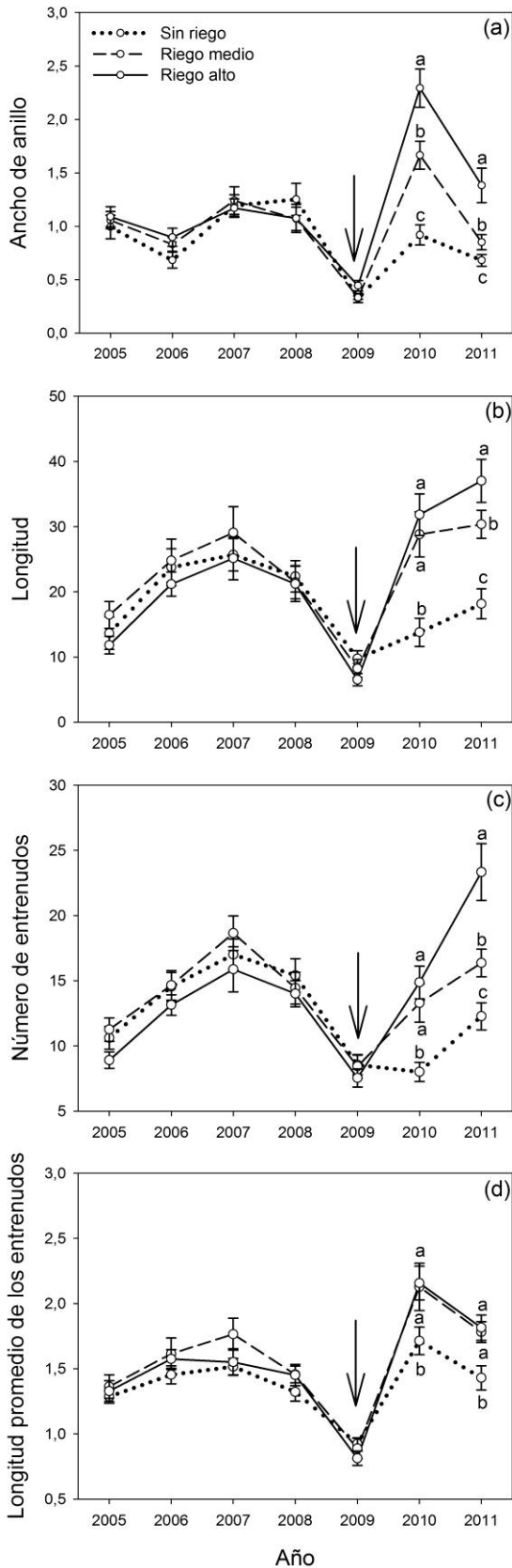
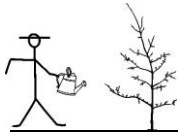


Figura 3.6. Variación anual en el ancho de los anillos en la base del tronco (a) y en la longitud total (b), el número de entrenudos (c) y la longitud promedio de los entrenudos (d) del brote anual del tronco a lo largo de los siete años de vida de las plantas bajo tres condiciones de riego. Las flechas indican el año de trasplante de los árboles a la condición experimental. Los círculos representan los valores medios (\pm EE) para cada uno de los atributos de crecimiento. Las diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$) entre tratamientos son indicadas con letras minúsculas diferentes para el periodo experimental.

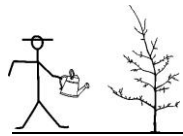


Tabla 3.1. Efectos de la disponibilidad de agua en el suelo (niveles de riego: I, II, III) sobre el ancho de anillo, la longitud total, el número de entrenudos y la longitud promedio de los entrenudos para el periodo experimental (2010-2011, sombreado gris) de *N. pumilio*, utilizando ANDEVAs de una vía. Para el periodo pre-experimental (2005-2009) se utilizaron ANDEVAs de medidas repetidas. Las variables indicadas en negrita fueron log-transformadas. Se indican el estadístico de Fisher (*F*), el grados de libertad del error (*GL*) y el nivel de significancia estadística (*P*) de las diferencias para cada variable (**P* <0,05; ** *P* <0,01; *** *P* <0,001; ns *P* ≥ 0,05).

Periodo/año	Disponibilidad de agua (I, II y III)											
	Ancho de anillo			Longitud			N° de entrenudos			Longitud promedio entrenudos		
	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
2005-2009	0.05	83	ns	0.7	83	ns	0.7	83	ns	1.9	83	ns
2010	13.4	84	***	6.2	84	**	4.9	84	*	6.12	84	**
2011	27.8	84	***	13.4	84	***	5.1	84	*	5.86	84	**

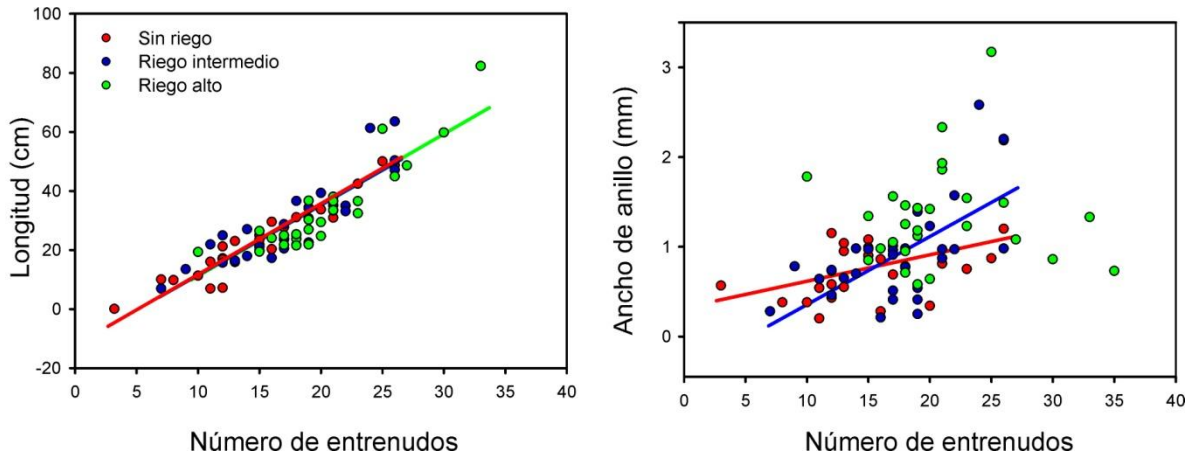
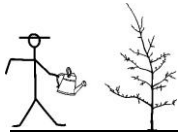


Figura 3.7. Regresiones lineales por pares de la longitud total y el número de entrenudos del brote anual y el ancho de anillo comparadas por cada tratamiento de riego (sin riego, riego intermedio y riego alto) para la temporada de crecimiento 2011-2012. Ver detalles de las regresiones en Tabla 3.2.

Tabla 3.2. Regresiones lineales por pares de la longitud total (Lon) y el número de entrenudos (Ent) del brote anual y el ancho de anillo (Anillo) para cada tratamiento de riego (sin riego, riego intermedio y riego alto) para la temporada de crecimiento 2011-2012. Se indican los siguientes componentes del modelo de regresión simple (modelo tipo II): P nivel de significancia de la regresión (** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$; ns $P \geq 0,05$), b coeficiente de regresión y R^2 (aj.) coeficiente de determinación ajustado.

Tratamiento	Regresión	P	b	R^2 (aj.)
Sin riego	Lon-Ent	***	2,405	0,94
	Anillo-Ent	**	0,029	0,35
Riego intermedio	Lon-Ent	***	2,369	0,75
	Anillo-Ent	***	0,075	0,40
Riego alto	Lon-Ent	***	2,284	0,71
	Anillo-Ent	ns	0,001	0,01

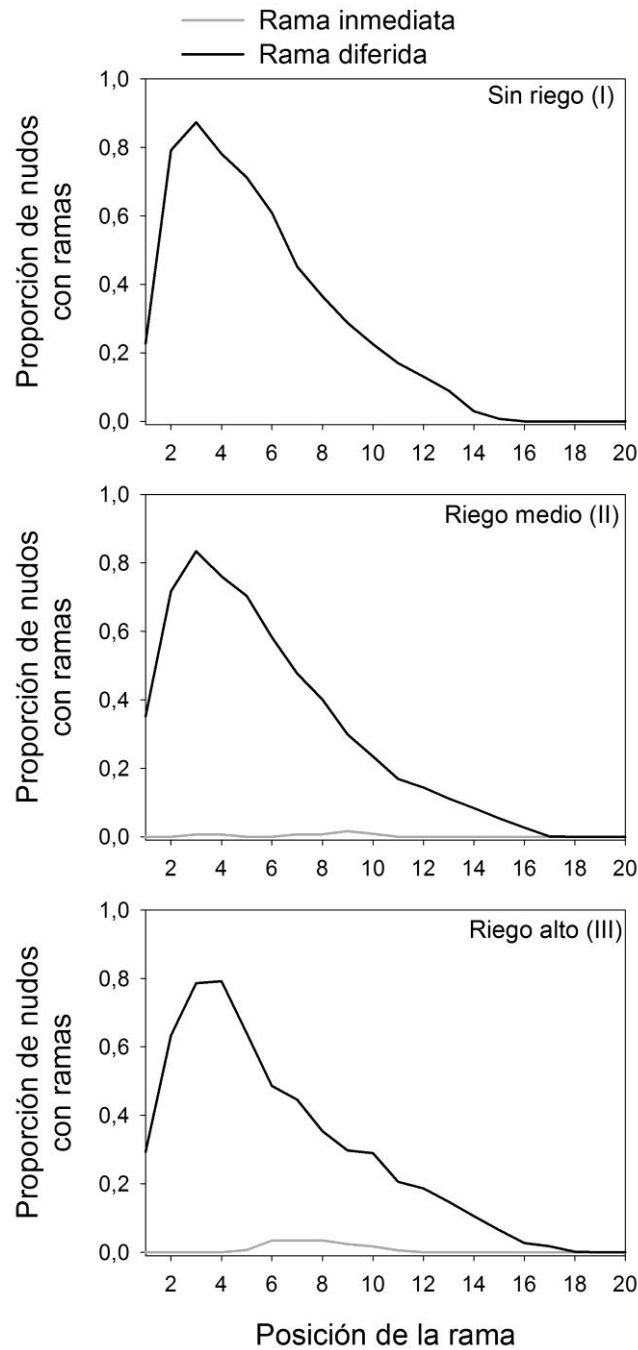
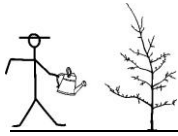


Figura 3.8. Variaciones en las proporciones de nudos con ramas diferidas en un año (líneas negras) y de ramas inmediatas (líneas grises) para brotes anuales del tronco en plantas de *N. pumilio* en función de la posición del nudo en el brote, para diferentes diponibilidades de humedad en el suelo. La posición de cada nudo se contó desde el ápice (posición 1) hacia la base del brote (posición 20).

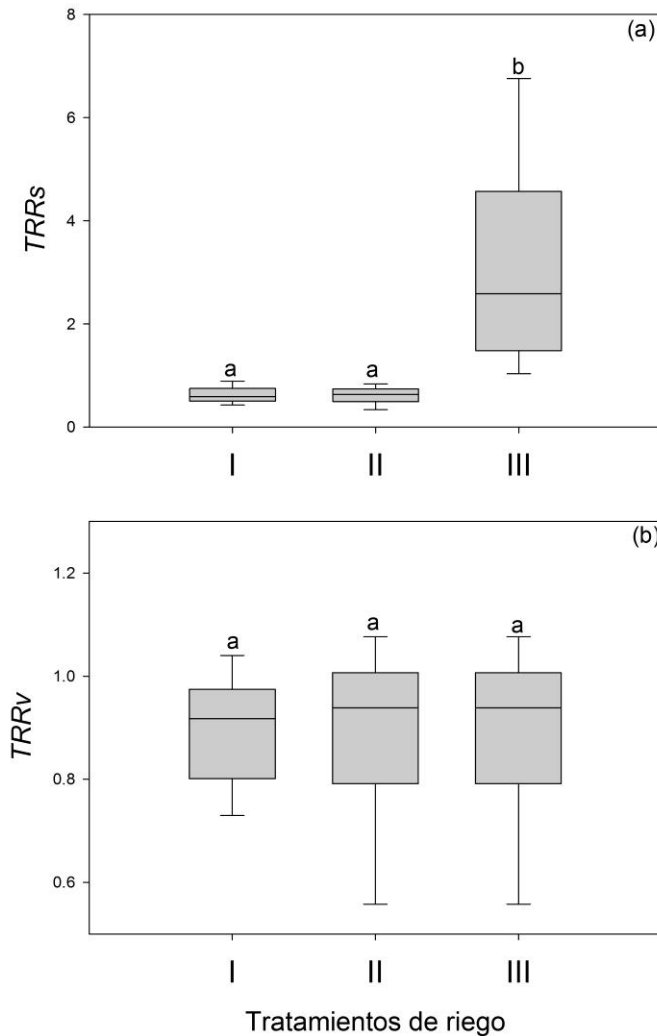
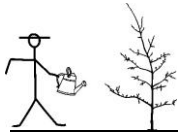
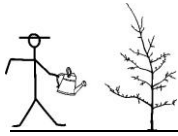


Figura 3.9. Jerarquía del sistema ramificado: (a) relación entre la sumatoria de los diámetros de las ramas del brote portador del tronco y el diámetro del brote distal del tronco (Tamaño relativo de las ramas, *TRRs*) y, (b) relación entre el diámetro de la rama más vigorosa del tronco y el diámetro del brote distal del tronco (Tamaño relativo de la rama más vigorosa, *TRRv*). Las diferencias entre los tratamientos son indicadas con letras diferentes. Se indica la mediana (línea que divide la caja en dos). Los valores extremos no fueron considerados.

Los brotes apicales desarrollados durante los dos años de experimento presentaron ramas inmediatas en posiciones medio-distales en el 10 % de las plantas de los tratamientos de riego II y III (Fig. 3.8); en las plantas control (I) no se observaron ramas inmediatas. La relación entre la sumatoria de los diámetros de las ramas del brote portador del tronco y el diámetro del brote del tronco fue mayor para el tratamiento III y menor para los tratamientos I y II (*TRRs*; $F = 52,4$; $P < 0,05$; seguido de la prueba de Tukey; Fig. 3.9 a). La relación entre la rama más vigorosa desarrollada sobre el tronco y el brote distal del tronco no difirió entre tratamientos (*TRRv*; $F = 2,5$; $P > 0,05$; Fig. 3.9 b).



3.3.2 Crecimiento diamétrico

El diámetro del tronco antes del inicio de los tratamientos de disponibilidad de agua no difirió entre las plantas asignadas a las diferentes condiciones (octubre de 2010; $F = 0,71$; $p = 0,73$). El incremento diamétrico a lo largo de dos temporadas de crecimiento consecutivas (2010-2011 y 2011-2012) tendió a ser mayor en las plantas de los tratamientos de riego (II y III) que en las plantas control (I), especialmente en el segundo año de tratamiento (2011-2012; Fig. 3.10). Para cada temporada de crecimiento, la curva de incremento del diámetro siguió una tendencia sigmoidea, con el período de mayor crecimiento entre fines de noviembre y mediados de enero. Una vez terminado el experimento (abril de 2012) el diámetro acumulado fue máximo en el tratamiento III y mínimo en el I; el tratamiento II no se diferenció de los otros dos ($F = 6,21$; $P = 0,003$; Fig. 3.10).

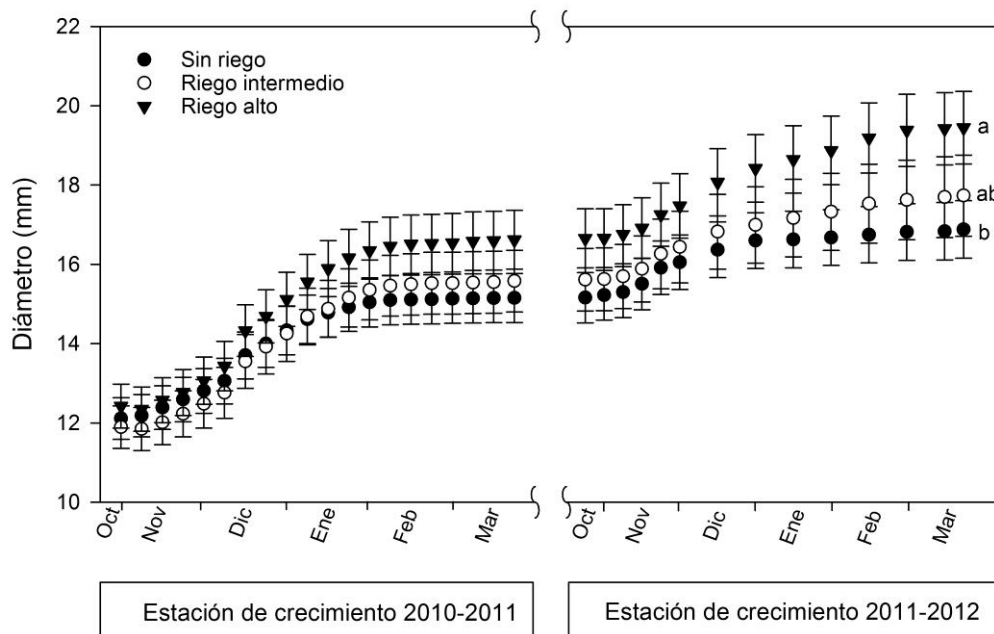
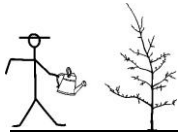


Figura 3.10. Diámetro medio (\pm EE) en la base del tronco de *N. pumilio* a lo largo de dos temporadas de crecimiento (2010-2011 y 2011-2012). Las diferencias estadísticamente significativas ($P \leq 0,05$) entre los diámetros medios de las plantas bajo diferentes condiciones de disponibilidad de agua al final de la segunda temporada de crecimiento (abril 2012) se han indicado con letras diferentes en la esquina superior derecha del gráfico.



3.3.3 Caracterización de las raíces y producción y asignación de biomasa

Las raíces presentaron valores máximos de longitud y diámetro en las plantas del tratamiento III, intermedio en las plantas del tratamiento II y mínimo en las plantas control (Fig. 3.11 a y b). Las plantas del tratamiento I presentaron raíces más ramificadas que aquellas de los tratamientos II y III (Fig. 3.11 c).

Las comparaciones estadísticas de la compartimentación y asignación de biomasa indicaron diferencias significativas entre los tratamientos de disponibilidad de agua para los compartimentos *BA* y *BCL* (Fig. 3.12 a y b), pero no para *BaT* y *BsT* (Fig. 3.12 c y d). Por un lado, la asignación de biomasa al crecimiento longitudinal en la última temporada (*BCL/BT*) fue creciente acorde a la disponibilidad de agua en el suelo, mientras que la asignación de biomasa al crecimiento longitudinal del tronco en relación a la biomasa asignada al crecimiento longitudinal de los demás ejes de la planta (*BA/BCL*) fue mayor para el tratamiento III que para el I, y similar entre los tratamientos I y II y entre II y III (Fig. 3.12 e y f). Por otro lado, la asignación de biomasa de raíz respecto a la de tallo (*BsT/BaT*) fue mayor para las plantas control que para aquellas a las cuales se les adicionó agua (Fig. 3.12 g).

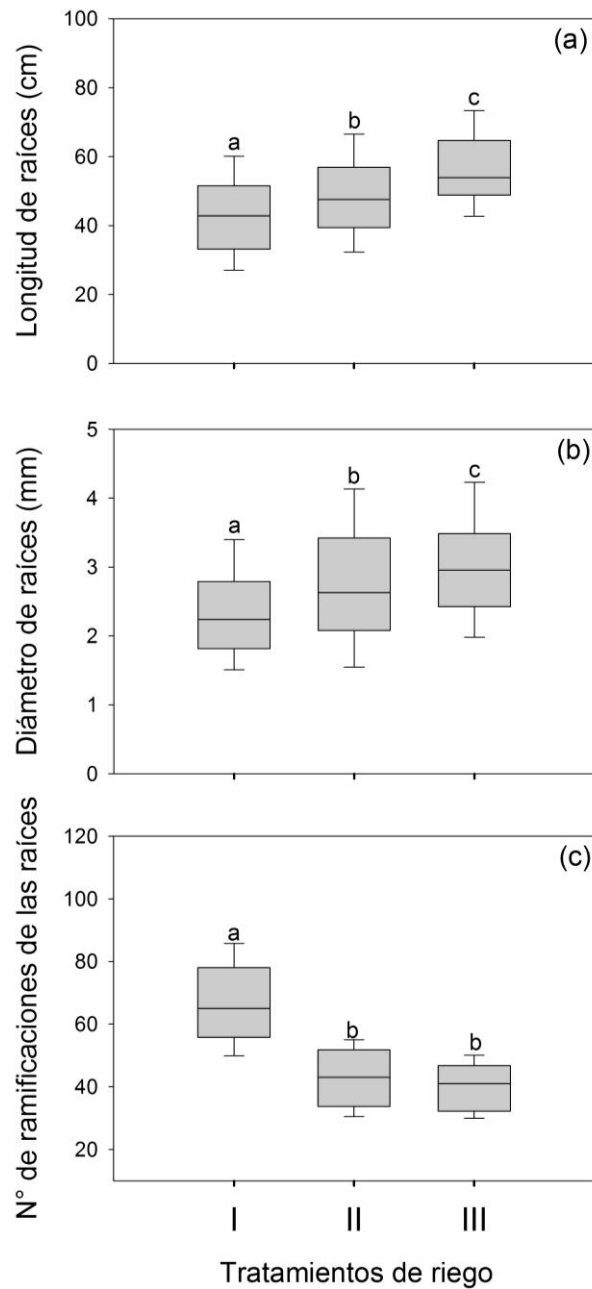
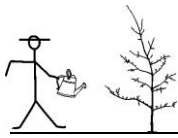


Figura 3.11. Efecto de la disponibilidad de agua en el suelo sobre las características cuantitativas de las raíces de *N. pumilio*. Las diferencias entre los tratamientos son indicadas con letras diferentes. Para todas las comparaciones $P < 0,001$.

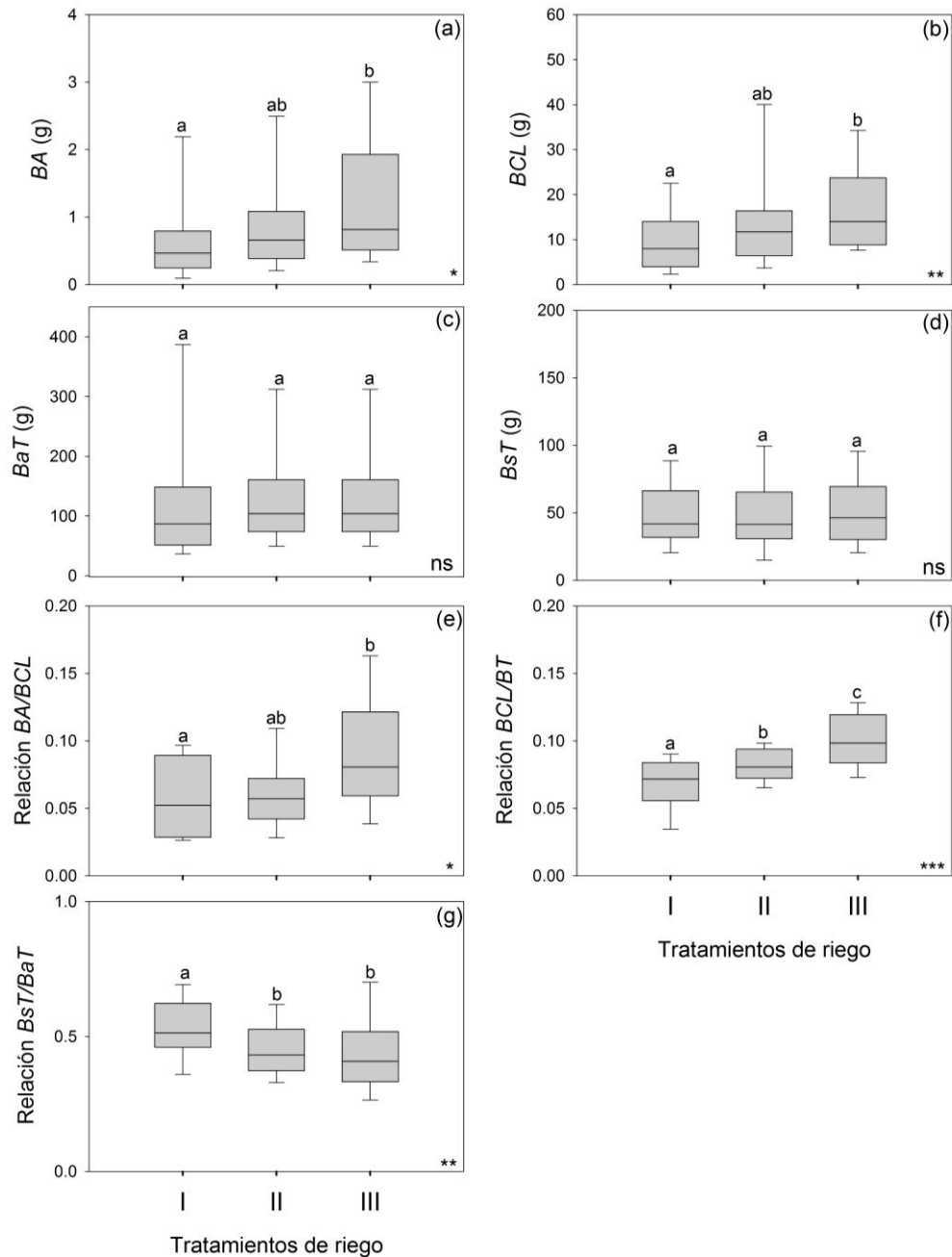
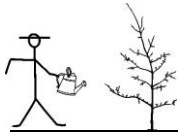
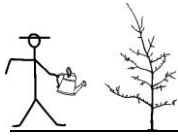


Figura 3.12. Efecto de la disponibilidad de agua en el suelo sobre la compartimentación y asignación de biomasa de *N. pumilio*. Las diferencias entre los tratamientos son indicadas con letras diferentes y la significancia estadística está indicada en la esquina inferior derecha de cada gráfico (* $P < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $P < 0,001$; ns $P \geq 0,05$). BA biomasa del brote distal (ápice) del tronco, BCL biomasa del crecimiento longitudinal, BaT biomasa aérea total, BsT biomasa subterránea total, BT biomasa total, I sin riego o control, II riego intermedio y III riego alto.

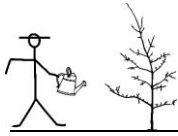


3.4 Discusión

Este estudio muestra, de forma experimental, que la modificación de la disponibilidad de agua en el suelo altera los crecimientos longitudinal y radial, tanto en el sistema aéreo como en el subterráneo de ejemplares juveniles de *N. pumilio*. En términos generales, a mayor disponibilidad de agua en el suelo se incrementaron los crecimientos longitudinal y radial del tronco, y se redujo el crecimiento de las raíces.

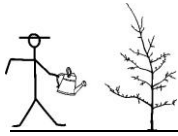
3.4.1 Efecto de la disponibilidad de agua sobre los crecimientos longitudinal y diamétrico del tronco de *N. pumilio*

De acuerdo con las mediciones realizadas antes del inicio de los tratamientos de riego, las plantas asignadas a estos tratamientos eran similares en altura y diámetro basal luego de completados sus cinco períodos de crecimiento iniciales (2005-2009). Desde el inicio del experimento (octubre 2010) los brotes apicales del tronco fueron más largos, desarrollaron mayor número de entrenudos (o sea de nudos portadores de hojas) y presentaron entrenudos más largos (relación longitud/número de entrenudos del brote anual) en las plantas de los tratamientos irrigados (II y III) que en aquellas sin riego (I). Esta diferencia en el crecimiento longitudinal se correspondió con un aumento del crecimiento radial del tronco. La mayor producción de hojas y el desarrollo de brotes y entrenudos más largos en las plantas regadas estarían relacionados con señales ambientales que desencadenan los procesos morfogénicos de preformación y neoformación (ver pág. 3). Considerando que las plantas utilizadas comenzaron a ser regadas al inicio de un período de crecimiento (primavera de 2010), es pertinente pensar que las plantas de todos los tratamientos disponían, en promedio, de cantidades similares de órganos preformados. En consecuencia, las diferencias de crecimiento longitudinal entre condiciones hídricas a lo largo de la temporada 2010-2011 se habrían vinculado con diferencias cuantitativas en la neoformación. La escasa disponibilidad de agua hacia mediados y fines del verano, cuando el déficit hídrico es común en este tipo de ambientes, podría determinar el final de la temporada de crecimiento para esta especie. El aumento de la disponibilidad de agua le permitiría a *N. pumilio* desarrollar más órganos por neoformación durante el verano. De acuerdo con estudios previos, los órganos neoformados incrementan la asimilación de CO₂ luego de que las hojas preformadas han superado su etapa de funcionamiento óptimo



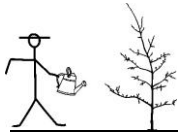
(Critchfield, 1960; Puntieri *et al.*, 2007; Varela *et al.*, 2012). Se ha argumentado que la adición de hojas por neoformación estaría relacionada a una estrategia oportunista de explotación de los recursos medioambientales (Remphrey y Powell, 1984; Guédon *et al.*, 2006). No obstante, deberían realizarse estudios complementarios para determinar el peso del medio ambiente sobre la expresión del proceso morfogénico implicado. La capacidad de producir entrenudos largos (i.e. una relación alta longitud/número de entrenudos) se relaciona, en *N. pumilio*, con el desarrollo de órganos neoformados (Capítulo II; Magnin *et al.*, 2014), lo que concuerda con la interpretación de los resultados expuesta arriba. De modo que un aporte de agua como el aplicado en este estudio, puede significar una diferencia de crecimiento relevante especialmente en verano, cuando las células del tallo necesitan hidratarse para que se produzca el alargamiento de los entrenudos (Capítulo II; Magnin *et al.*, 2014). Aunque la disponibilidad de agua es un factor importante para el desarrollo de entrenudos largos, la longitud media de los entrenudos también podría ser afectada por otros factores ambientales. Por ejemplo, en un estudio realizado en invernadero, Agüero *et al.* (2014) encontraron efectos positivos de altos niveles de fertilización sobre la longitud de los entrenudos en *Lophozonia obliqua* (ex *Nothofagus obliqua*) pero no en *L. alpina* (ex *N. alpina*). Para otras especies se ha mencionado el efecto de la incidencia de la luz sobre la longitud de los entrenudos (Henry y Thomas, 2002; Valladares y Niinemets, 2008). En síntesis, se comprueba en el presente estudio que parte de la variabilidad encontrada en los atributos del crecimiento longitudinal de *N. pumilio* se debe a los efectos de la disponibilidad de agua, como han sugerido estudios previos (Capítulo II; Valladares y Niinemets, 2008; Stecconi *et al.*, 2010).

Las relaciones entre los atributos de los crecimientos longitudinal y radial fueron positivas para las tres condiciones de disponibilidad de humedad en el suelo, aunque las variables medidas a menudo no se modificaron en igual proporción. La longitud del brote anual aumentó más que proporcionalmente con el número de entrenudos para todos los tratamientos de riego, mientras que el ancho de los anillos aumentó con el número de entrenudos pero en menor medida para los tratamientos control y riego intermedio (Tabla 3.2). Estos resultados implican que, en esta especie, la longitud de los brotes anuales se relaciona no sólo con el número de entrenudos que constituyen el brote sino también con la extensión que cada entrenudo puede alcanzar (Stecconi, 2006; Magnin *et al.*, 2014). El



ancho del anillo de xilema formado en la base del tronco para un año determinado también está relacionado con el número de entrenudos que desarrolla el brote anual desarrollado por el tronco en ese mismo año, excepto cuando la disponibilidad de agua es alta (Fig. 3.7). La adición de agua parecería mover esta relación hacia un modelo no lineal, pero serían necesarios más datos para confirmar esto. Aunque los resultados incluidos en este estudio no confirman el tipo de relación que describirían las variaciones entre el número de entrenudos y el ancho de anillo, sería muy interesante evaluar, en estudios complementarios, las implicancias morfogénicas de la disponibilidad de agua a nivel anatómico. El alto grado de correlación entre las variables del crecimiento longitudinal ha sido extensamente documentado para esta especie (Barthélémy *et al.*, 1999; Passo *et al.*, 2002; Stecconi, 2006; Magnin *et al.*, 2014), pero las relaciones entre el crecimiento longitudinal de los brotes y el grosor de los anillos de crecimiento requieren más investigación (Magnin *et al.*, 2014).

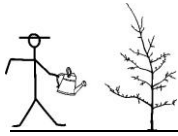
El incremento diamétrico semanal mostró relación positiva con el nivel de disponibilidad de agua en el suelo. A pesar de que no se detectaron diferencias significativas al finalizar el experimento entre el tratamiento de riego intermedio y los tratamientos de riego alto y control, las tendencias encontradas sugieren que las diferencias entre los tres tratamientos de riego se incrementarían con el transcurso del tiempo (ver, Fig. 3.10). Estos resultados podrían potencialmente explicar algunas de las variaciones del crecimiento radial de esta especie ante variaciones de las condiciones de disponibilidad de agua en el suelo a lo largo de los gradientes de precipitación de la Patagonia norte. Por ejemplo, los individuos de *N. pumilio* que se desarrollan en ambientes másicos y húmedos (situaciones emuladas en este experimento con 200 y 400 mm adicionales de agua extra, respectivamente, a lo largo de la temporada de crecimiento), podrían tener mayores crecimientos radiales que aquellos que se desarrollan en ambientes secos. Es sabido que el anegamiento o el exceso de agua en el suelo afecta negativamente el crecimiento de *N. pumilio*, por ejemplo en la región de la isla de Tierra del Fuego (Lencinas *et al.*, 2007; Peri *et al.*, 2009). En el norte de la Patagonia andina los suelos suelen ser más profundos y presentan texturas predominantemente franco-arenosas a franco-limosas que, si bien aseguran buena reserva de humedad para las exigencias de consumo hídrico, no se anegan dado su buen drenaje (Schlatter, 1994). Por lo tanto, el crecimiento de *N. pumilio* en este



estudio no debería ser afectado negativamente por niveles altos de precipitación. Es interesante destacar que la mayor parte del agua transportada en un árbol pasa a través del anillo de crecimiento más recientemente formado, de manera que el ancho de anillo estaría directamente relacionado con la cantidad de agua que una planta puede transportar (Granier *et al.*, 1994). De este modo, la ocurrencia de sequías extremas o el crecimiento de plantas que se distribuyen en los sectores más secos del gradiente de distribución de *N. pumilio* (como en la zona donde se realizó el ensayo reportado aquí) tendrían, por el hecho de desarrollar anillos de crecimiento más angostos, menor capacidad de transporte de agua, lo que podría impactar negativamente en el crecimiento longitudinal del tronco. No obstante, habría mecanismos de compensación en *Nothofagus* que le permitirían respuestas plásticas ante situaciones de sequía. Se ha argumentado que bajo situaciones de estrés, como por ejemplo sequía o anegamiento, la asignación de recursos para el crecimiento radial del tronco no sería prioritaria para un árbol, por lo cual se considera que la variación en el crecimiento radial es indicadora del estado fisiológico de un árbol (Pedersen, 1998). Es interesante destacar que la mayor disponibilidad de agua en el suelo tendió a incrementar el crecimiento radial estival y no el de primavera, lo cual podría estar estrechamente ligado a que el déficit hídrico que comúnmente afecta a esta especie se produce en verano, como lo confirman estudios previos (e.g. Veblen *et al.*, 1996). Se ha sugerido que las sequías estivales inducirían la abscisión prematura de las hojas en esta región (Veblen *et al.*, 1996), en respuesta a la regulación de su contenido hídrico (Peri *et al.*, 2009). Esto apoya la idea ya expresada de que el mayor crecimiento radial de *N. pumilio* en los tratamientos irrigados se debería a la mayor producción de órganos fotosintéticos por neoformación hacia mediados y fines del verano (ver capítulo II).

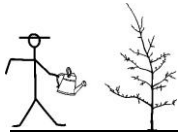
3.4.2 Asignación de recursos entre el tronco y las ramas según la disponibilidad de agua en el suelo

El grado de diferenciación entre el tronco y las ramas de una planta depende de atributos como el tamaño, la disposición y el momento de desarrollo de las ramas que derivan del tronco. La cuantificación de estos atributos permite arribar a estimaciones del nivel de estructura jerárquica de un sistema ramificado (Suzuki y Suzuki, 2009). Típicamente, la mayoría de las ramas que desarrollan las plantas de regiones templado-frías



son ramas diferidas en un año, es decir que se alargan aproximadamente un año después que el brote que las porta (Barthélémy y Caraglio, 2007). Sin embargo en muchas de estas plantas además de las ramas diferidas se pueden desarrollar ramas inmediatas, es decir aquellas que se diferencian y alargan en la misma temporada de crecimiento sin mediar una temporada de crecimiento (ver pág. 4) (Barthélémy y Caraglio, 2007). En el presente estudio el 10 % de las plantas de los tratamientos irrigados, en contraste con las no irrigadas, presentaron ramas inmediatas en posiciones medias-distales de los brotes anuales (Fig. 3.8). El desarrollo de este tipo de ramas es muy frecuente en ejes vigorosos de algunos miembros de la familia *Nothofagaceae*, como por ejemplo en los casos de *N. dombeyi* y *L. obliqua* (Puntieri *et al.*, 1998; Guédon *et al.*, 2006), y muy poco frecuente en *N. pumilio* (por lo menos en Norpatagonia). El desarrollo de ramas inmediatas en *N. pumilio* aparentemente estaría ligado a condiciones ambientales favorables, aunque se desconoce qué factor ambiental, específicamente, estaría más vinculado a ese desarrollo. Las ramas inmediatas permitirían, en primera instancia, incrementar el área foliar y, por lo tanto, la asimilación de CO₂ de un brote, por lo cual se las asocia con una respuesta oportunista de aprovechamiento del recurso lumínico ante situaciones favorables no previstas (Sabatier *et al.*, 1999; Guédon *et al.*, 2006). El presente estudio sugiere que en el caso *N. pumilio* el aumento en la disponibilidad de agua en el suelo podría generar esa respuesta (Capítulo II; Magnin *et al.*, 2014). De todas formas, esta conclusión debe tomarse con precaución, ya que el número de brotes con ramas inmediatas fue bajo, incluso para los tratamientos de mayor riego.

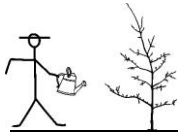
En el caso de las plantas de *N. pumilio* estudiadas aquí, la disposición de las ramas diferidas en un año a lo largo de los brotes del tronco presentó un patrón similar para los tres tratamientos de disponibilidad de humedad, con probabilidades de ramificación decrecientes hacia el extremo proximal del brote portador. Este gradiente decreciente se torna más marcado para brotes del tronco de mayor edad, debido a la muerte de las ramas proximales por autopoda (no cuantificado). La disposición acrótona y el gradiente de tamaño de las ramas con aumento en sentido proximal-distal parecen ser características de origen endógeno comunes en las especies de *Nothofagaceae* sudamericanas (Barthélémy *et al.*, 1999), como en otras especies arbóreas de clima templado (Suzuki y Kohno, 1987; Costes *et al.*, 2000; Nicolini *et al.*, 2001; Seleznyova *et al.*, 2002). En base al presente



estudio y a otros, el patrón de ramificación no parece ser afectado notablemente por variaciones en las condiciones del medio ambiente (Stecconi, 2006; Puntieri *et al.*, 2013).

Si bien la disposición y el gradiente de las ramas formadas a partir del tronco no fueron afectados por los tratamientos de riego, el tamaño de las ramas derivadas del tronco sí se modificó. El tamaño del conjunto de las ramas derivadas del tronco (eje portador), medido como la suma de sus diámetros en relación al diámetro del nuevo brote desarrollado como continuación del tronco, fue marcadamente mayor para el tratamiento de riego alto que para los tratamientos de riego intermedio y control. No obstante, los tratamientos de riego no afectaron la relación entre el tamaño de la rama más vigorosa derivada del tronco y el tamaño del brote más reciente del tronco. Es decir que, si bien el tamaño de las ramas aumentó más que el tamaño del tronco en el tratamiento de mayor disponibilidad de agua, no se registró, bajo ese tratamiento, una tendencia mayor a la duplicación del tronco por el desarrollo de una rama codominante. Merece destacarse que las plantas con disponibilidad de agua intermedia no mostraron una respuesta intermedia en la estructura jerárquica de la ramificación del tronco, sino que se asemejaron a las plantas sin riego. Esto indica que las respuestas de esta especie a cambios en la disponibilidad de recursos podrían depender de que se superen umbrales específicos para que se inicien determinados eventos morfogénicos.

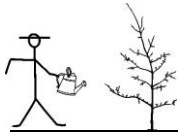
La jerarquía de una planta arbórea suele evaluarse a partir del análisis de los sistemas ramificados (Suzuki y Suzuki, 2009; Puntieri *et al.*, 2013). Su análisis desde una perspectiva a nivel de planta entera brinda información novedosa y abarcativa. La evaluación de la estructura jerárquica mediante el cociente entre el peso seco del brote distal del tronco (BA) y el peso seco combinado de todos los brotes del último año formados en todas las categorías de ejes que conforman la planta (biomasa seca del crecimiento longitudinal total anual, BCL), representa una medida adecuada de la diferenciación del tronco a nivel de planta entera. En este sentido, los resultados de este estudio apoyan la idea de que la estructura jerárquica a nivel de planta entera, para *N. pumilio*, es afectada por la disponibilidad de agua en el suelo: con mayor disponibilidad de agua aumenta la asignación de biomasa al tronco. Estudios previos sobre otras especies arbóreas encontraron que la estructura de los árboles adquiere un desarrollo más jerárquico con mayor luminosidad del ambiente (Delagrangue *et al.*, 2006; Charles-Dominique *et al.*,



2012; Puntieri *et al.*, 2013). Por lo tanto podría postularse que las estrategias de fijación de carbono de esta especie podrían variar en función de gradientes hídrico-lumínicos en el que esta especie se distribuye. Sin embargo cerca del límite altitudinal superior parecen anularse los efectos de la disponibilidad de luz y la humedad sobre la jerarquía de *N. pumilio*, a juzgar por la fisonomía achaparrada de sus ejemplares. Esto podría deberse, en parte, al menor espesor y calidad de suelo, y en parte a las temperaturas extremadamente bajas que limitan el crecimiento de esta especie (Villalba *et al.*, 1997). Es interesante destacar, desde un punto de vista eco-forestal, que las plantas que tienen la capacidad de asignar recursos de forma diferencial entre sus categorías de ejes, podrían modificar el patrón de locación de los recursos para cada ambiente. En este sentido, *N. pumilio* aparece como una especie en la cual el desarrollo de un tronco bien diferenciado de las restantes categorías de ejes de la planta, uno de los atributos forestales más deseables, se expresa mejor cuando la disponibilidad de agua durante la estación de crecimiento se incrementa.

3.4.3 Asignación de recursos entre raíz y tallo según la disponibilidad de agua en el suelo

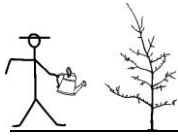
En este estudio no se encontraron diferencias significativas en la biomasa de las estructuras aéreas y subterráneas entre las plantas con diferentes disponibilidades de agua, lo que puede atribuirse al peso que tienen los cinco años de vida previos al inicio del experimento. Sin embargo, la asignación de biomasa a la raíz respecto de los tallos (BsT/BaT) resultó mayor en las plantas que crecieron con el nivel de agua más bajo que en las plantas más irrigadas. El incremento de la asignación de fotosintatos a la producción de raíces en condiciones de estrés hídrico es una respuesta frecuentemente reportada (Poorter y Nagel, 2000; Ammer, 2003; Padilla *et al.*, 2009). Los resultados del presente estudio apoyan la teoría planteada por Brouwer (1963) y más tarde desarrollada por Poorter y Nagel (2000), la cual indica que las plantas asignan en términos relativos mayor biomasa hacia la raíz si el factor ambiental limitante para el crecimiento es incorporado por la parte subterránea de la planta (e.g. agua, nutrientes) y mayor biomasa hacia los tallos (incluyendo brotes y hojas) si el factor ambiental limitante es captado por la parte aérea (e.g. luz, CO_2). El aspecto funcional de esta respuesta se interpreta como un aumento diferencial del crecimiento de la planta para mejorar la captura o absorción del recurso limitante (Poorter *et al.*, 2012). En concordancia a lo expuesto, los individuos de *N. pumilio* que crecen en



ambientes de alta disponibilidad de agua en el suelo, estarían asignando mayor cantidad de fotosintatos a los brotes (unidades portadoras de hojas), dejando menos carbono disponible para el crecimiento de la raíz, y lo contrario ocurre con bajos niveles de disponibilidad de agua.

Los cambios en la asignación diferencial de biomasa acorde a la disponibilidad de agua en el suelo están acompañados por modificaciones en la estructura cuantitativa de las raíces. Las plantas de *N. pumilio* con menor disponibilidad de agua presentaron raíces laterales más cortas, delegadas y ramificadas que aquellas de los tratamientos de mayor disponibilidad de agua. Mayor asignación de biomasa a las raíces y mayor grado de ramificación de raíces en condiciones de suelo más seco, muy probablemente estén asociadas a un aumento en la capacidad de absorción de agua y la toma de nutrientes en el volumen de suelo ya ocupado por una planta (Chapin *et al.*, 1987; Lambers *et al.*, 2008). Estas respuestas podrían ser interpretadas como parte de una tendencia a maximizar la superficie de absorción de las raíces (Wright y Westoby, 1999; Martínez Pastur *et al.*, 2000) sin costo adicional de biomasa. Se ha demostrado que altos niveles de humedad en el suelo o el anegamiento, inhibirían el desarrollo de raíces finas en *N. pumilio* (Lencinas *et al.*, 2007) y, en consecuencia, su relación BsT/BaT . Si el exceso de agua es continuado en el tiempo, se llega a una situación de estrés extrema que podría causar muertes parciales e incluso totales del sistema radical. La disminución de la relación BsT/BaT podría estar relacionada con una inadecuada aireación del suelo, que conduciría a cambios morfológicos y fisiológicos en dichas plantas (Kozłowski y Pallardy, 1979; Parent *et al.*, 2008). Aunque el presente estudio no se realizó en una zona con suelos anegados, los resultados muestran una tendencia en el mismo sentido: menor desarrollo de raíces con mayor disponibilidad de agua en el suelo.

En especies leñosas que crecen en climas con estacionalidad marcada, como por ejemplo *N. pumilio*, es posible diferenciar la biomasa producida en un año para el crecimiento en longitud (i.e. aquella acumulada en una temporada de crecimiento por los nuevos brotes) de todas las categorías de ejes de una planta, mediante la identificación de marcadores morfológicos (ver pág. 6). La biomasa acumulada del crecimiento longitudinal para un año dado en relación a la biomasa total de la planta BCL/BT aumentó acorde a la disponibilidad de agua en el suelo. Este tipo de relación permitiría evaluar y discriminar el



crecimiento de una especie para un año dado de forma precisa y global, pudiéndose contrastar esta información con aspectos fisiológicos, ecológicos y del medio ambiente. Es interesante destacar que la teoría del equilibrio funcional planteada por Poorter y Nagel (2000) podría hacerse extensiva también a compartimentos más diferenciados, como por ejemplo el aporte anual de cada una de las categorías de ejes en que se compone el sistema ramificado de las plantas con respecto a otra categoría de eje u órgano de la planta, aunque esta perspectiva ha sido poco investigada en árboles.

CAPÍTULO IV: EFECTO DE LA ERUPCIÓN DEL PUYEHUE SOBRE LOS CRECIMIENTOS LONGITUDINAL Y RADIAL DE NOTHOFAGUS PUMILIO



4.1 Introducción

Los eventos extremos, como las erupciones volcánicas, juegan un papel vital en la fisiología, ecología y evolución de los organismos debido a que su efecto puede hacerse extensivo a grandes escalas espaciales y temporales (Gutschick y BassiriRad, 2003; Kitzberger, 2013). Los disturbios generados por las erupciones volcánicas cumplen un rol crítico en los ecosistemas, alterando la fisonomía del paisaje y modificando la estructura de las poblaciones (Moore *et al.*, 2008). Este tipo de eventos, de naturaleza impredecible y de baja frecuencia, se diferencian de eventos más leves porque la capacidad de aclimatación de los organismos está ampliamente excedida (Gutschick y BassiriRad, 2003), lo que puede modificar la estructura y/o funcionamiento de los ecosistemas más allá de los límites típicos (Smith, 2011). En consecuencia, luego de un evento extremo, los organismos (o poblaciones) exhiben respuestas fisiológicas y de desarrollo significativamente diferentes de la aclimatación normal de esos organismos (o poblaciones) (Gutschick y BassiriRad,



2003). Los eventos volcánicos se caracterizan porque a partir de ellos pueden dispararse respuestas abruptas y muchas veces irreversibles (Lindenmayer *et al.*, 2010), por ejemplo debido a la remoción total o parcial de la vegetación, o por la generación de un nuevo sustrato para las especies. Dado que los disturbios generados por los eventos volcánicos son de baja frecuencia pero de gran intensidad y durabilidad (pueden durar varias décadas o siglos), resulta sumamente importante y una gran oportunidad, estudiar sus consecuencias sobre diferentes atributos ecosistémicos, especialmente si se dispone de información que permita conocer cuáles eran las propiedades de un ecosistema antes de ser afectado por un evento volcánico dado (Lindenmayer *et al.*, 2010; Smith, 2011).

Las consecuencias de la caída y deposición de cenizas volcánicas en ambientes boscosos produce, muy probablemente, efectos directos e indirectos sobre el crecimiento y la productividad de los árboles (Yamaguchi, 1983; Hinckley *et al.*, 1984; Segura *et al.*, 1995; Biondi *et al.*, 2003; Lawrence, 2005). Por ejemplo, la caída de cenizas sobre el follaje, muy probablemente, produce un efecto directo sobre el balance energético del sistema, sobrepasando los umbrales críticos de temperatura aceptables por el follaje. Estos desbalances producen cambios en la geometría del follaje y el deterioro de grandes porciones de la copa fotosintética por senescencia prematura, con consecuencias negativas sobre el crecimiento de las plantas (Seymour *et al.*, 1983). Por otro lado, la deposición de cenizas tiene efectos indirectos sobre el crecimiento arbóreo y la producción de hojas, por ejemplo por aumento de la disponibilidad de humedad en el suelo por la disminución de la evapotranspiración (Black y Mack, 1986) y/o por un enriquecimiento de nutrientes (Dahlgren *et al.*, 2004).

El efecto de las cenizas volcánicas sobre individuos de especies arbóreas desarrolladas en climas marcadamente estacionales, pueden abordarse a través de la identificación de marcadores morfológicos y/o arquitecturales del alargamiento o crecimiento longitudinal (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy y Caraglio, 2007), y del engrosamiento o crecimiento radial del tronco (Evert, 2008; Beck, 2010). La identificación de los límites interanuales mediante marcadores morfológicos del crecimiento, permite analizar las variaciones de los crecimientos longitudinal y radial en forma retrospectiva. De modo que, a priori, se podrían diferenciar las variaciones en el crecimiento resultantes de la erupción de un volcán de aquellas debidas a factores ontogenéticos y/o ambientales de los periodos pre- y post-erupción (Fritts, 1991; Barthélémy y Caraglio, 2007). El efecto de los



factores medioambientales, incluidos aquellos debidos al vulcanismo, sobre el crecimiento radial de las plantas ha sido evaluado tradicionalmente a través de la dendrocronología (Fritts, 1991). En el caso del crecimiento longitudinal de los árboles, se dispone de escasa información acerca de los efectos de las condiciones climáticas (Grosfeld, 2002; Passo *et al.*, 2002; Stecconi, 2006) y menos aún de los efectos de eventos extremos como el vulcanismo. Para el análisis del crecimiento longitudinal en una especie leñosa y sus variaciones en el tiempo debe escogerse un eje de larga vida que pueda considerarse representativo del crecimiento global de un individuo. En el caso de los árboles en etapas de vida juveniles, el tronco suele cumplir con ese requisito, ya que de su desarrollo depende la formación de la copa del árbol adulto. En fases ontogenéticas más avanzadas de muchas especies arbóreas es común que el tronco se duplique y pase a estar formado por dos ejes codominantes, orientados verticalmente (Barthélémy y Caraglio, 2007). La duplicación del tronco se suele incluir entre los procesos morfogenéticos denominados reiteraciones (Hallé *et al.*, 1978), que se expresan tanto en forma espontánea, al alcanzarse etapas ontogenéticas específicas, como a consecuencia de factores ambientales determinados (ver pág. 7). Tales duplicaciones podrían tener un efecto notable sobre el crecimiento longitudinal de esos ejes, ya que se suman los incrementos de los dos brotes que constituyen la horqueta. Por lo tanto, la duplicación del tronco podría significar un cambio en el funcionamiento morfogenético del tronco que debe tomarse en cuenta al evaluar el efecto de factores medioambientales sobre el desarrollo de los árboles.

La erupción del complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle (CVPCC) ocurrida el 4 de junio de 2011, produjo cambios sustanciales en la fisonomía de los paisajes del noroeste Patagónico (Ruggiero y Kitzberger, 2014). Debido al carácter explosivo del CVPCC se expelieron a la atmósfera gran cantidad de fragmentos de piedra pómez y ceniza durante un periodo relativamente prolongado (4 de junio de 2011 - 12 de marzo de 2012), aunque la mayor proporción de material volcánico se depositó durante los primeros días siguientes a la erupción. Las cenizas se distribuyeron a lo largo de gradientes centrífugos y escalonados hacia el este de la Patagonia argentina debido al efecto de los vientos predominantes del oeste ocurridos luego de la explosión, en estratos de profundidad y granulometría variable (Fig. 4.1; Gaitán *et al.*, 2011). En cercanías al volcán (~ 15 km) la mayoría de las plantas murieron por efecto directo de la erupción; a mayores distancias del



cráter, los efectos de la erupción sobre las plantas fueron menos evidentes y dependieron de la ubicación geográfica.

La erupción CVPCC ofrece una gran oportunidad para estudiar los efectos del vulcanismo sobre *N. pumilio*, la especie arbórea más importantes en las laderas montañosas de la Patagonia (Donoso, 2006). En esta especie tanto el crecimiento longitudinal como el crecimiento radial se producen en primavera y verano, y por lo tanto suelen contrastarse estos incrementos con las condiciones ambientales en dichas estaciones (Villalba *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 2001; Passo *et al.*, 2002; Stecconi, 2006). Sin embargo puede esperarse que la ocurrencia de un evento extremo (e.g. erupción volcánica) desencadene una serie de respuestas marcadamente diferentes a las esperadas por las presiones ambientales normales (Gutschick y BassiriRad, 2003), incluso si ese evento se produce fuera del periodo de crecimiento. En base a lo expuesto y a los conocimientos adquiridos sobre la morfología, arquitectura y dendrocronología de esta especie (Villalba *et al.*, 1997; Barthélémy *et al.*, 1999; Villalba *et al.*, 2005a), se plantea evaluar retrospectivamente las variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinal y radial del tronco de ejemplares de *N. pumilio* de una zona cercana al CVPCC. Se tomó en cuenta el crecimiento de los últimos 14 años de vida de árboles en dos condiciones arquitecturales contrastantes: ejemplares con el tronco duplicado y ejemplares con el tronco no duplicado. Se pone a prueba la siguiente hipótesis: la ocurrencia de un evento eruptivo provoca alteraciones significativas en la secuencia de variación inter-anual de los crecimientos longitudinal y radial en árboles próximos al epicentro del evento. A partir de esta hipótesis se espera que en los años posteriores a la erupción haya ocurrido una disminución notable en el crecimiento longitudinal por efecto de la muerte total o parcial de los brotes distales del tronco. Al disminuir la superficie fotosintética del árbol, la tasa anual de incremento radial en los años post- erupción también disminuiría con respecto a la tasa en los años pre- erupción. A modo de comparación también se evaluaron las variaciones de los crecimientos longitudinal y radial de ejemplares de una población de *N. pumilio* cercana que no fue afectada por depósitos de ceniza de esa erupción.



4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Sitio de estudio

El estudio fue llevado a cabo sobre dos rodales de árboles juveniles a juvenil-adultos de *N. pumilio* del noroeste de la Patagonia Argentina. Uno de estos rodales está ubicado a 3,5 km del paso internacional Argentino-Chileno Cardenal Samoré, en cercanías de la ruta internacional (N° 231) que une a ambos países, sobre una de las laderas del Cerro Pantojo (Parque Nacional Nahuel Huapi; 40° 43' S, 71° 54' O, 1200 m.); de aquí en adelante este sitio será denominado “Paso Puyehue”. Este sitio se encuentra a unos 20 km del epicentro de la erupción del CVPCC. El segundo rodal está ubicado en una de las laderas del Monte Tronador (Parque Nacional Nahuel Huapi; 41° 11' S, 71° 47' O, 1400 m, Fig. 4.1) a unos 75 km del CVPCC; de aquí en adelante este sitio será denominado “Mt. Tronador”. En ambos sitios los rodales fueron generados a partir de disturbios. En el caso del sitio Paso Puyehue los ejemplares regeneraron a pocos metros de la banquina de la ruta N°231 luego de los trabajos de construcción de la misma, y en el caso del sitio Mt. Tronador el rodal fue generado a partir de la formación de grandes claros por caídas naturales de árboles. En ambos sitios hay gran abundancia de individuos de *N. pumilio* (~5 individuos/m²) en fase de crecimiento vigoroso y de altura homogénea (Fig. 4.2). El rodal de Paso Puyehue fue cubierto con ~50 cm de cenizas volcánicas de diferentes granulometrías, mientras que sobre el rodal del Mt. Tronador no hubo caída de cenizas (Fig. 4.1 a; Gaitán *et al.*, 2011). El clima del área de estudio está modulado por la cordillera de los Andes que forma una barrera para los vientos húmedos provenientes del oeste (ver pág. 12). La precipitación y la temperatura están caracterizadas por estacionalidad marcada, con inviernos fríos y húmedos (más del 70 % las precipitaciones se concentran entre los meses mayo y octubre en forma de nieve) y veranos templados y relativamente secos. Ambos sitios de estudio se encuentran aproximadamente al mismo nivel del gradiente de precipitaciones (Conti, 1998) y presentan suelos formados por andisoles de origen volcánico (Peralta, 1975).

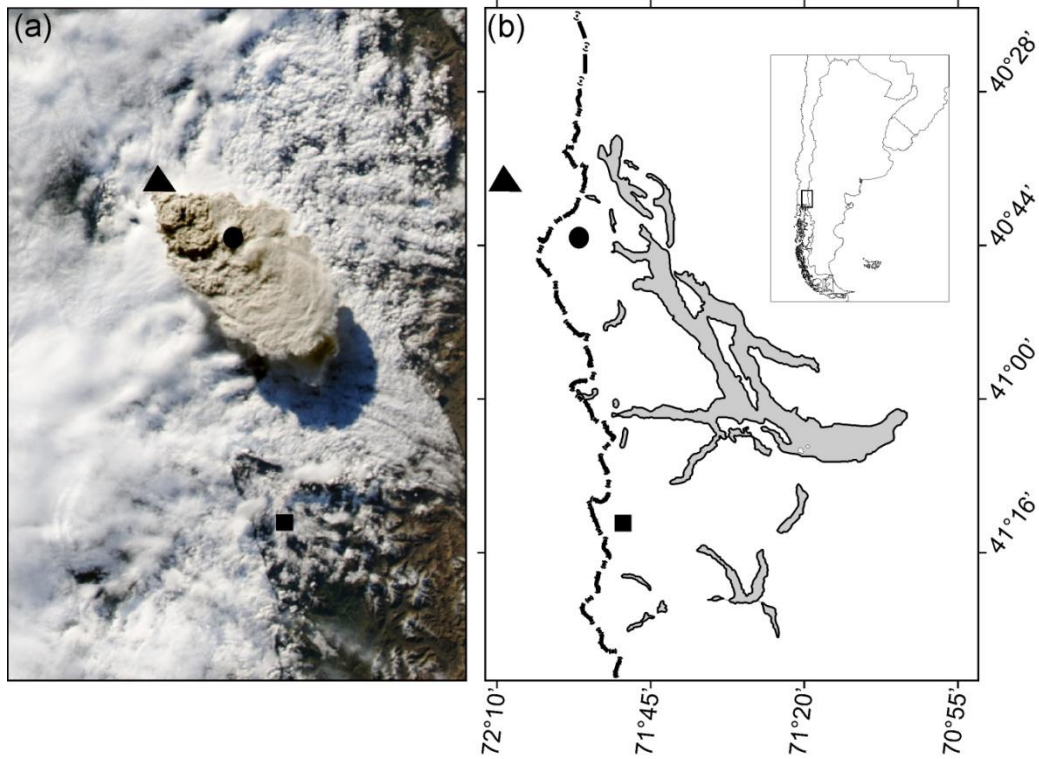
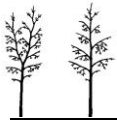


Figura 4.1. Área de estudio. (a) Imagen Aqua-MODIS (NASA-GSFC) tomada el 4 de junio de 2011 minutos después de la erupción; la nube de ceniza alcanza unos ~50 km en dirección sudeste. (b) Ubicación del Complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle CVPCC (▲) y de los sitios de estudio: (●) Paso Puyehue y (■) Mt. Tronador.



Figura 4.2. Rodales estudiados. Izquierda Paso Puyehue y derecha Mt. Tronador.



4.2.2 *Material de estudio y muestreo*

Los muestreos fueron llevados a cabo en abril de 2012 y 2013, una vez terminada la temporada de crecimiento correspondiente. Se seleccionaron 90 ejemplares de *N. pumilio*, 40 de ellos del sitio Mt. Tronador y 50 del sitio Paso Puyehue (Fig. 4.1). De los 50 ejemplares del sitio Paso Puyehue, 25 presentaban una reiteración total (duplicación del fuste; Fig. 4.3 a i) ubicada en el segundo tercio de la altura total de la planta y los restantes 25 no presentaban reiteraciones totales (el fuste de la planta estaba constituido solamente por un tronco principal; Fig. 4.3 a ii). Los árboles de ambos rodales se encontraban en buenas condiciones sanitarias y no presentaban daños evidentes por herbivoría. A cada individuo seleccionado se le midieron el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura total. Luego se identificó el eje con desarrollo vertical más importante (en las plantas duplicadas se eligió como eje principal al eje con mayor diámetro y altura a partir de la duplicación; Fig. 4.3 a i). Se identificaron los brotes anuales constituyentes del eje principal de cada árbol marcado mediante el reconocimiento de los límites entre brotes anuales por observación con lupa de mano de las cicatrices dejadas por los catafilos sobre el tallo y por las posiciones de las ramas principales sobre el tronco, tal como se hiciera en estudios anteriores sobre esta especie (Fig. 4.3 c; Capítulos II y III; Barthélémy et al., 1999; Puntieri et al., 1999). Se midió la longitud y se contó el número de entrenudos de cada brote anual (Fig. 4.3 b) para el periodo 1999-2013 en los árboles del sitio Paso Puyehue y para el periodo 2001-2012 en los del sitio Mt Tronador. Para las mediciones de altura de los árboles y de sus brotes anuales distales se accedió a las porciones altas de los árboles mediante una escalera (Fig. 4.2). A cada ejemplar seleccionado se le extrajo un tarugo del tronco con un barreno de incremento (Haglof) a la altura del pecho (1,3 m). Para cada tarugo se fecharon y midieron los anillos de crecimiento correspondientes al periodo 1992-2013 (Fig. 4.3 d). Las series temporales del número de entrenudos y la longitud de los brotes anuales fueron más cortas que las series del ancho de los anillos de crecimiento radial debido a que los marcadores morfológicos que delimitan los brotes anuales se enmascaran con el crecimiento en grosor de los ejes, tornándose difusos con el paso del tiempo.

En el laboratorio, los tarugos de barreno extraídos de todos los ejemplares se pulieron y dataron siguiendo la metodología descripta Stokes y Smiley (1968). Una vez



lograda la perfecta visualización de los anillos de crecimiento, las muestras fueron fechadas (i.e. asignación de un año calendario a cada anillo de crecimiento anual) bajo la lupa con aumentos variables de entre 6x y 50x. El procedimiento de fechado siguió la convención de Schulman (1956) para el hemisferio Sur, asignándosele a cada anillo anual el año calendario en el cual se inició su crecimiento. El espesor de los anillos de crecimiento fue medido utilizando una máquina Velmex cuya precisión es de 0,001 mm.

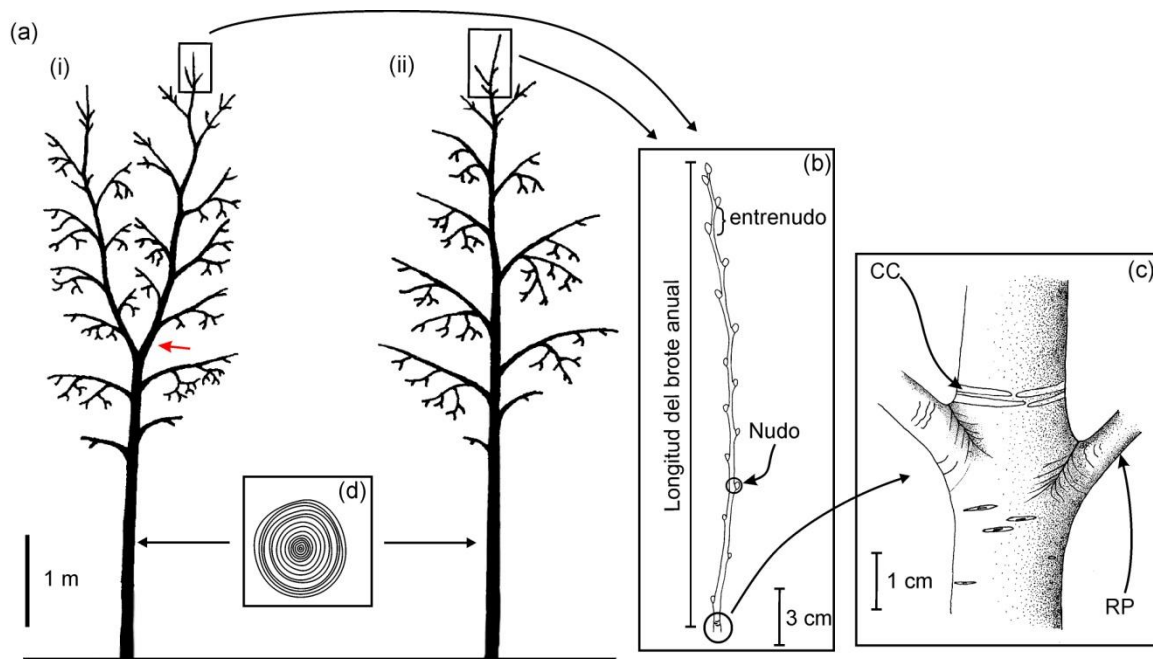


Figura 4.3. Dibujos semi-esquemáticos de árboles juveniles de *N. pumilio* similares a aquellos seleccionados para este estudio (a): árbol duplicado (i, una flecha roja indica el eje de la duplicación con mayor desarrollo) y árbol sin duplicación (ii). Se indican: en el recuadro (b) el brote más distal de un tronco; en el recuadro (c) el detalle de un límite interanual entre brotes; en el recuadro (d) una sección transversal a la altura del DAP del tronco. CC: cicatriz de catafilo, RP: Rama principal.



4.2.3 Análisis

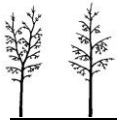
Para la longitud y el número de entrenudos de los brotes anuales y de los anchos de anillo se graficaron las medias anuales (\pm los intervalos de confianza del 95 %) a lo largo del periodo 1999-2013, el cual incluye 11 años pre-erupción y 3 post-erupción. Para cada una de estas variables se aplicó análisis de variancia (ANDEVA) de medidas repetidas, incluyendo el tiempo (en años) como factor fijo. El estadístico empleado del factor tiempo corresponde a los efectos multivariados de la Traza de Pillai; los supuestos de esfericidad, normalidad y homocedasticidad fueron probados para cada análisis.

A fin de evaluar las variaciones del crecimiento de *N. pumilio* debidas al efecto de la erupción volcánica se comparó el comportamiento de las variaciones del crecimiento entre los sitios Paso Puyehue y Mt. Tronador a lo largo del periodo 2001-2012. Se graficaron las medias del valor relativo (\pm los intervalos de confianza del 95 %) de cada año en la secuencia temporal para cada atributo de crecimiento:

$$x \text{ (relativo)}_i = \left(\frac{x_i}{\sum_j^i x} \right) \cdot 100$$

Donde i es el primer valor de la secuencia y j es el último valor. Para cada una de las variables analizadas se aplicó análisis de variancia (ANDEVA) de medidas repetidas de dos factores con medidas repetidas en un factor, considerándose los efectos del tiempo (año), del sitio y de la interacción entre ambos factores (año x sitio).

Para determinar si había, en los árboles duplicados, diferencias entre los tamaños de los dos ejes producidos por la duplicación del tronco (eje co-dominante versus eje principal del tronco con mayor desarrollo; Fig. 4.3 a i) se compararon las medias de los diámetros (medidos en la base de cada uno de los ejes derivados de la duplicación) mediante una prueba t , luego de confirmar el cumplimiento de los pre-requisitos de normalidad y homocedasticidad. Se graficaron las medias (\pm EE) de la longitud y del número de entrenudos de los brotes anuales desarrollados en el periodo 1999-2013 y para cada condición arquitectural (con y sin duplicación del tronco). Para el ancho de anillos se graficaron las medias para el periodo 1993-2013, indicándose la frecuencia con que ocurrieron las duplicaciones en cada año. Los efectos de la erupción sobre árboles en estas dos condiciones arquitecturales a lo largo del tiempo se evaluaron mediante análisis de variancia (ANDEVA) de medidas repetidas de dos factores con medidas repetidas en un



factor. Se evaluaron los efectos del tiempo (año), de la condición arquitectural (tronco duplicado y tronco sin duplicar), y de la interacción entre tiempo y condición arquitectural (año x condición arquitectural).



4.3 Resultados

4.3.1 Características de los árboles

Los individuos del Paso Puyehue tienen mayor edad, diámetro y altura que los de Mt. Tronador. Dentro del rodal Paso Puyehue las plantas duplicadas presentaron, en promedio, menor altura y mayor DAP que las no duplicadas (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Características de los rodales estudiados. Los valores representan las medias (\pm error estándar)

	Mt. Tronador		Paso Puyehue	
	Sin duplicar	Duplicado	Sin duplicar	Duplicado
Condición arquitectural				
Edad (años)	32,2 \pm 0,2	50, 2 \pm 0,3	50,4 \pm 0,2	
Altura (m)	4,0 \pm 0,1	7,8 \pm 0,1	8,2 \pm 0,2	
DAP (cm)	5,6 \pm 0,2	9,1 \pm 0,3	7,8 \pm 0,3	

4.3.2 Efecto de las cenizas volcánicas sobre el crecimiento

La erupción volcánica de junio de 2011 tuvo un efecto significativo sobre la longitud ($F = 47,03$; $P < 0,001$) y el número de entrenudos ($F = 43,79$; $P < 0,001$) del brote anual: en la temporada de crecimiento iniciada en la primavera de ese año se desarrollaron brotes que, en promedio, fueron dos o más veces más largos que los desarrollados en la temporada de crecimiento previa a la erupción (2010). En los años posteriores (2012-2013) el crecimiento longitudinal disminuyó, no obstante lo cual siguió siendo notablemente más alto que la media general pre-erupción (Fig. 4.4). Si bien se observa un aumento leve de los valores medios del ancho de anillo en el periodo post-erupción (2011-2013) las variaciones



medias de toda la secuencia temporal (1999-2013) no difirieron para el ancho de anillo ($F = 1,48$; $P > 0,05$; Fig. 4.4 c).

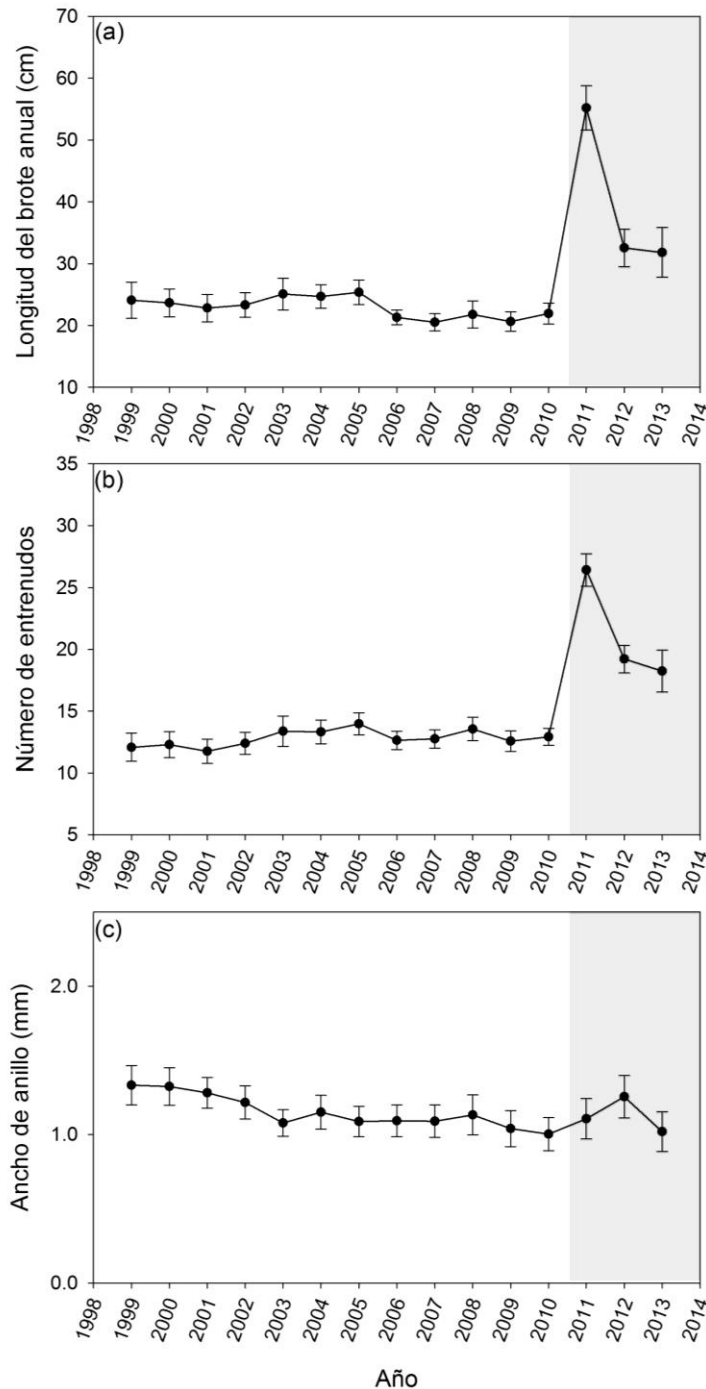


Figura 4.4. Variaciones interanuales de la longitud del brote anual (a), del número de entrenudos del brote anual (b) y el ancho de anillo (c) para ejemplares de *N. pumilio* del sitio Paso Puyehue para el periodo 1999-2013. El área sombreada indica el periodo post-erupción. Los puntos representan los valores medios para cada uno de los atributos de crecimiento y las barras de error representan los intervalos de confianza del 95% de las variaciones entre individuos.



Las comparaciones estadísticas indicaron diferencias significativas entre años y entre sitios para la longitud y el número de entrenudos (Fig. 4.5 a y b; Tabla 4.2). La variable ancho de anillo varió entre años pero no entre sitios (Fig. 4.5 c; Tabla 4.2). La interacción entre las variables año y sitio (año x sitio) fue significativa para los tres atributos del crecimiento evaluados (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Efectos del tiempo (año), del sitio de crecimiento y de la interacción entre ambos factores (año x sitio) sobre la longitud, el número de entrenudos y el ancho de anillo, mediante ANDEVAs de dos factores con medidas repetidas en un factor (*F*: estadístico de Fisher, *GL*: grados de libertad del error, *P*: nivel de significación). Se indica la significación estadística: *** $P < 0,001$; ** $P < 0,01$; ns $P \geq 0,05$.

	Año			Sitio			Año x Sitio		
	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
Longitud	25,6	34	***	257,9	44	***	15,7	34	***
N° Entrenudos	30,0	34	***	51,70	44	***	16,8	34	***
Ancho de Anillos	3,5	33	**	1,87	43	ns	9,5	33	***

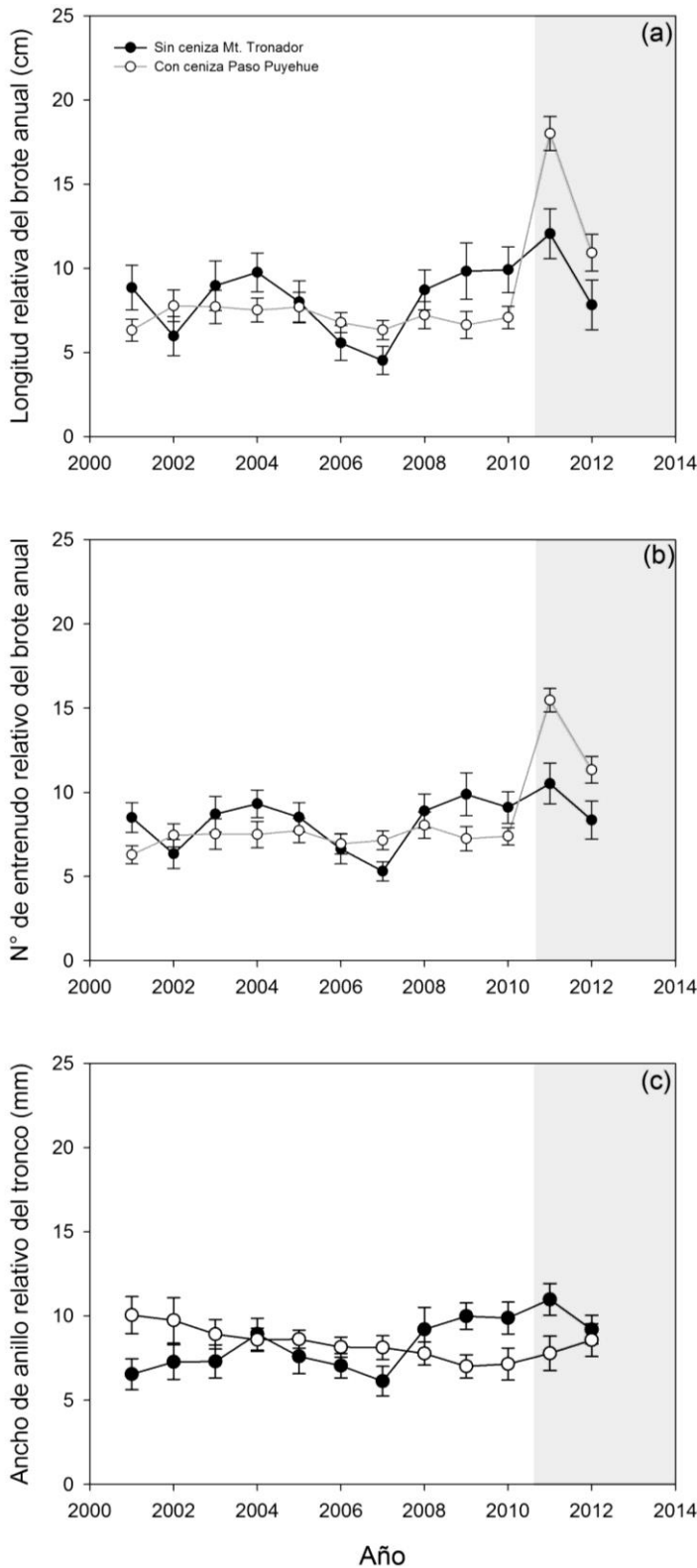


Figura 4.5. Variaciones interanuales relativas de la longitud (a), el número de entrenudos (b) y el ancho de anillo (c) a lo largo del periodo 2001-2012 para los sitios Mt. Tronador y Paso Puyehue. El área sombreada indica el periodo post-erupción. Los puntos representan los valores medios para cada uno de los atributos de crecimiento y las barras de error representan los intervalos de confianza del 95% de las variaciones entre individuos.

**4.3.3 Efecto de la duplicación del tronco sobre su crecimiento**

La longitud y el número medio de entrenudos de cada brote anual del eje principal del tronco variaron a lo largo de los años y fueron similares entre ambas condiciones arquitecturales (Fig. 4.6 a y b; Tabla 4.3). Entre las plantas duplicadas, el tronco principal presentó un diámetro marginalmente superior al de su duplicación ($t = 2,58$; $P = 0,047$). El 70 % de las duplicaciones del tronco se concentraron en el tercio superior del tronco y fueron producidas entre los años 1995 y 1999 (Fig. 4.3 a i y Fig. 4.6 c). Con el transcurso de los años, los ejemplares que desarrollaron duplicaciones produjeron anillos de crecimiento más anchos que aquellos sin duplicaciones (efectos significativos de los factores tiempo y condición arquitectural; Fig. 4.6 c; Tabla 4.3). La interacción entre el tiempo y la condición arquitectural no tuvo influencia sobre la longitud, el número de entrenudos y el ancho de anillos a lo largo de las secuencias analizadas (Fig. 4.6; Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Comparaciones de los atributos longitud del brote anual, número de entrenudos del brote anual y ancho de anillo del tronco para ejemplares de *N. pumilio* del Paso Puyehue, entre años y condiciones arquitecturales (Con. Arq., tronco duplicado y tronco sin duplicar) mediante ANDEVAs de medidas repetidas. Años x Con. Arq.: efecto de la interacción entre año y condición arquitectural. *F*: estadístico de Fisher, *GL*: grados de libertad del error, *P*: nivel de significación: *** $P < 0,001$; * $P < 0,05$; ns $P \geq 0,05$.

	Años			Con.Arq.			Años x Con. Arq.		
	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>GL</i>	<i>P</i>
Longitud	11,1	36	***	0,01	48	ns	1,52	36	ns
N° Entrenudos	41,9	36	***	2,05	48	ns	0,87	36	ns
Ancho de Anillos	7,76	36	***	4,67	48	*	1,14	36	ns

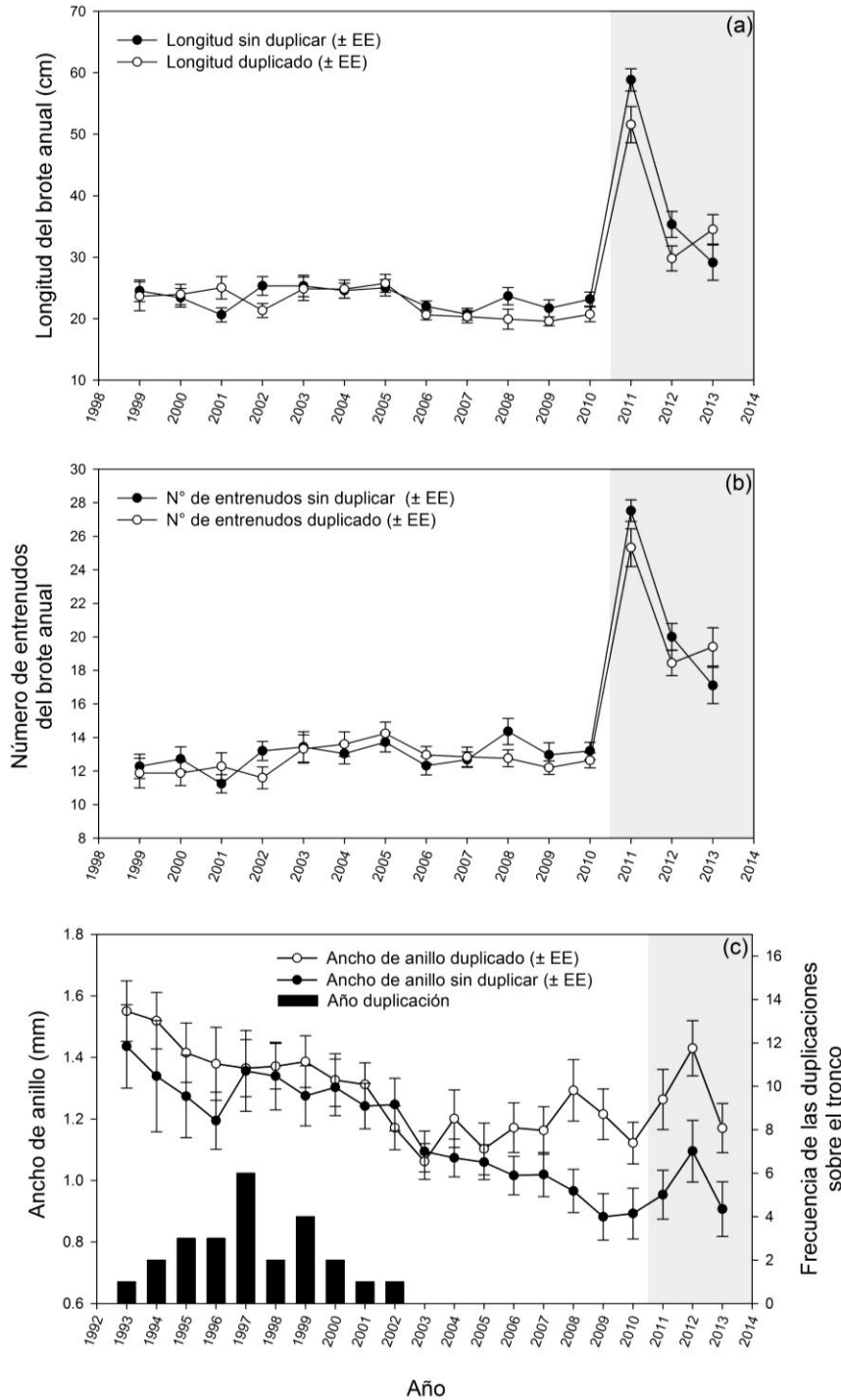


Figura 4.6. Variaciones interanuales de la longitud (a), del número de entrenudos (b) y del ancho de anillo (c) para ejemplares de *N. pumilio* desarrollados en el Paso Puyehue. En la parte inferior izquierda del grafico “c” se muestra la distribución de frecuencias de los años de inicio de las duplicaciones. El área sombreada indica el periodo post-erupción. Los puntos representan los valores medios (\pm EE) para cada uno de los atributos de crecimiento



4.4 Discusión

4.4.1 Efecto de las cenizas sobre el crecimiento longitudinal

La erupción volcánica del CVPCC del 4 de junio de 2011 produjo la muerte de extensas superficies de bosque en el entorno inmediato al epicentro eruptivo y afectó en diferentes grados a más del 50 y 97 % del territorio de las Provincias de Neuquén y Río Negro respectivamente (Gaitán *et al.*, 2011). El análisis llevado a cabo en el presente estudio muestra que bosques de *N. pumilio* ubicados a 20 km del CVPCC y no afectados letalmente por la erupción fueron afectados en su dinámica de crecimiento. Contrariamente a lo previsto, el crecimiento longitudinal de *N. pumilio* aumentó sustancialmente en el período de crecimiento siguiente a la erupción en estos bosques, produciéndose brotes entre dos y tres veces más largos que lo esperado de acuerdo con las variaciones registradas para los 12 años previos y asociadas a factores ontogenéticos y climáticos (Passo *et al.*, 2002; Magnin *et al.*, 2014).

Debido a la cantidad de ceniza caída en el sitio Paso Puyehue (~50 cm de espesor a 20 km del cráter del volcán) se esperaba menor desarrollo del follaje por disminución del número de yemas sanas en la copa de los árboles, menor crecimiento por efecto del estrés causado en los árboles por la erupción, y una drástica reducción de la copa fotosintética, como fue observado por Chaneton *et al.* (2014) para esta erupción y por Lawrence (2005) para la erupción del Mt. Santa Helena. Por lo tanto, para la temporada de crecimiento iniciada unos cuatro meses después de la erupción volcánica, era esperable una disminución en la producción foliar que podría haber sido inducida por factores físicos y/o químicos durante la caída de la ceniza en la fase temprana de la erupción (Antos y Zobel, 2005). Sin embargo, los meristemas y primordios foliares de las yemas de los árboles de *N. pumilio* estudiados no sufrieron daños, al menos en la zona de estudio, que se encontraba a pocos kilómetros (~ 6 km, comunicación personal Santiago Quiroga) de la zona en la cual se produjo la muerte de rodales completos de *N. pumilio* luego de la erupción (“la zona de la muerte” o “Kill Zone”, área cercana al cráter de un volcán en la que la mayoría de los individuos mueren por efecto directo del volcán; Zobel y Antos, 1985; Antos y Zobel, 2005). En las plantas analizadas no se encontraron evidencias de daño que pudiera haber sido causado por las temperaturas elevadas de las cenizas, o por abrasión debido al impacto de las cenizas sobre las yemas invernales de *N. pumilio*.



La mayor parte de las cenizas depositadas sobre los ejemplares de *N. pumilio* en el área de estudio fue lavada durante el invierno post-erupción, aunque parte de las cenizas quedaron adheridas a la corteza de las ramas y de las yemas. El hecho de que la erupción se produjera en el periodo de dormancia determinó que los árboles de esta especie no sufrieran daños foliares ni retuvieran gran volumen de cenizas. En contraste, los árboles de la especie perennifolia *N. dombeyi* ubicados a pocos kilómetros al este de la población estudiada (i.e. con menor exposición a las cenizas) sufrieron muertes extensivas de hojas y ramas y desgajamientos de ramas y troncos por efecto de la caída de cenizas (J. Puntieri, comunicación personal). Durante la erupción del Mt. Santa Helena (año 1980), las especies arbóreas circundantes, mayormente coníferas de hojas perennes, retuvieron cantidades variables de cenizas (Antos y Zobel, 2005), las cuales produjeron un intercambio calórico ineficiente que provocó la muerte de masas extensas de follaje (Seymour *et al.*, 1983). El depósito de cenizas se tradujo en varios efectos adversos para estas especies: la pérdida de las hojas condujo a una reducción de los crecimientos radiales y longitudinales por disminución del alargamiento de los brotes (Hinckley *et al.*, 1984). En un estudio se determinó que la remoción artificial de la ceniza depositada sobre el follaje de los abetos se tradujo en un incremento del crecimiento longitudinal de las ramas durante los dos años posteriores a la erupción del Mt. Santa Helena (Zobel y Antos, 1985). En este sentido, podría argumentarse que el aumento del crecimiento longitudinal en *N. pumilio* podría justificarse en parte por el desfasaje entre la erupción del volcán y la apertura de las yemas que contenían a los primordios foliares, los cuales se desarrollaron normalmente en la primavera. Tener follaje caduco le permitió a esta especie reducir la superficie de adhesión de cenizas con lo cual no se vieron afectados el equilibrio térmico, el intercambio gaseoso y la captación de las radiaciones necesarias para la fotosíntesis en la temporada de crecimiento siguiente a la erupción volcánica.

En vista de los efectos positivos de la erupción volcánica sobre el crecimiento longitudinal de *N. pumilio*, propongo tres hipótesis, que podrían ser de efecto aditivo, para explicar los resultados obtenidos:

(1) *La acumulación de grandes capas de cenizas en el suelo podría incrementar el crecimiento longitudinal al favorecer la retención de agua en el suelo.* La capa de ~ 50 cm de cenizas que se depositó luego de la erupción habría disminuido la pérdida de agua del



suelo por evapotranspiración, como se demostró para otras situaciones similares (Black y Mack, 1986). Asimismo, la capa superficial de cenizas caída en los días posteriores a la erupción estuvo constituida por partículas de granulometría menor (algo que se verificó en el caso del CVPCC), que suelen presentar baja permeabilidad al agua (Antos y Zobel, 2005). En el presente caso de estudio, la erupción se produjo a finales del otoño, de modo que la capa de nieve depositada con anterioridad a la erupción (que puede alcanzar ~1-2 m de espesor en esta zona) quedó cubierta por la capa de cenizas. Por consiguiente, en el periodo primavera-verano posterior a la erupción se habría reducido substancialmente el déficit hídrico de verano al que están expuestas normalmente las especies vegetales de la zona de estudio, como *N. pumilio* (Villalba *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 2001). Esta podría ser una explicación plausible para el incremento sustancial del tamaño de los brotes del tronco de *N. pumilio* en la estación de crecimiento inmediatamente posterior a la erupción (2011). La disminución del crecimiento en las temporadas subsiguientes a la de 2011 podría justificarse (1) por el hecho de que ya no hubiera una capa de nieve entre el suelo pre-erupción y la capa de cenizas y (2) por la restricción que imponen las cenizas a la percolación del agua de lluvia y nieve hasta el suelo donde se encuentran las raíces de *N. pumilio*. No obstante, el crecimiento en esas dos temporadas aun fue alto respecto del promedio del periodo pre-erupción. Sin embargo, otros factores podrían también modular el crecimiento como pueden ser los lixiviados o la disminución de la herbívora (Marske *et al.*, 2007; Chaneton *et al.*, 2014).

(2) *Los lixiviados de las cenizas volcánicas podrían favorecer el incremento longitudinal de N. pumilio.* Los lixiviados de las cenizas volcánicas algunas veces poseen elementos tóxicos que pueden dañar el sistema radical de las plantas, pero con frecuencia representan una fuente de nutrientes para las plantas, aunque regularmente carecen de nitrógeno y la mayor parte de su fósforo no se lixivian fácilmente (Hinkley y Smith, 1987). Aunque según mi conocimiento no se cuenta con datos precisos sobre el efecto inmediato (semanas/meses) de los lixiviados de las cenizas de la erupción del CVPCC del 4 de junio de 2011 sobre el crecimiento arbóreo, existen registros para medios acuáticos. Por ejemplo, se encontró que en los lagos que circundan al CVPCC, el fósforo liberado por las cenizas volcánicas al cabo de pocas semanas, produjo aumentos sustanciales en el crecimiento de las comunidades algales (Modenutti *et al.*, 2013). En base a estos resultados, podría



postularse que el fósforo liberado por lixiviación podría ser al menos en parte causante del incremento longitudinal de *N. pumilio*. Experimentos con lixiviados de las cenizas volcánicas de esta erupción del CVPCC deberían ser llevados a cabo para comprobar si elementos claves como el nitrógeno y el fosforo son liberados fácilmente y en forma accesible para las plantas vasculares en ambientes terrestres y si las cantidades liberadas podrían afectar la tasa de crecimiento de *N. pumilio*.

(3) *El efecto de las cenizas volcánicas sobre el follaje disminuiría la herbivoría a favor del crecimiento longitudinal.* El aumento significativo del crecimiento longitudinal post-erupción podría deberse, en parte, a la disminución de la herbivoría en las temporadas subsiguientes a la erupción. Chaneton *et al.* (2014) sugieren que la caída de cenizas podría actuar como insecticida natural de amplio espectro que puede actuar sobre el dosel del bosque de *N. pumilio* a grandes escalas espaciales, pudiendo persistir el efecto por varios años antes de volver a los valores pre-erupción. Estos autores encontraron que la herbivoría sobre *N. pumilio* disminuyó sustancialmente luego del evento volcánico del CVPCC y que dicho proceso podría tener influencia sobre el ciclado del carbono y de los nutrientes a nivel del suelo por una alteración en la tasa de descomposición de la hojarasca (Hartley y Jones, 2008). Al liberar a los árboles de los insectos defoliadores (Chaneton *et al.*, 2014), la ceniza ayudaría a aumentar el área fotosintética y la productividad del dosel de estos bosques (Schowalter, 2006).

La mayor producción de entrenudos (o sea nudos portadores de hojas) y el desarrollo de ejes con brotes más largos bajo el efecto de la erupción del CVPCC podrían estar relacionados con ciertas señales ambientales que habrían afectado los procesos morfogenéticos de preformación y neoformación (ver pág. 3). No se dispone de información acerca del periodo exacto en el que se produce la preformación de órganos en los árboles de *N. pumilio* de la población de Paso Puyehue, pero estudios sobre otras poblaciones de *Nothofagus* spp. indican que la preformación concluye a principios del otoño (marzo-abril; Puntieri *et al.*, 2000; Souza *et al.*, 2000; García *et al.*, 2006). Tomando en cuenta este periodo de finalización de la preformación, se puede proponer, con alto grado de certidumbre, que la erupción del CVPCC fue posterior a la preformación de los órganos en los árboles de *N. pumilio* de ese sitio. Es pertinente pensar, entonces, que esas plantas disponían de un promedio de número de órganos preformados similar al de los años



previos a la erupción volcánica. En consecuencia, las diferencias de crecimiento longitudinal entre los brotes desarrollados en el periodo pre-erupción y los desarrollados en el primer año post-erupción, se vincularían con diferencias cuantitativas en la neoformación. Se ha argumentado que la adición de hojas por neoformación estaría relacionada a una estrategia oportunista de explotación de los recursos medioambientales (Guédon *et al.*, 2006). En este sentido, el aumento de la disponibilidad de agua retenida en la capa de cenizas (como se plantea más arriba), al menos para el primer año post-erupción, le permitiría a *N. pumilio* desarrollar más órganos por neoformación durante el verano, cuando el déficit hídrico es común en este tipo de ambientes (Lara *et al.*, 2001). La adición de hojas por neoformación, le permitiría a *N. pumilio* incrementar la asimilación de CO₂ luego de que las hojas preformadas han superado su fase de funcionamiento óptimo (Critchfield, 1960; Puntieri *et al.*, 2007; Varela *et al.*, 2012). La disminución de la longitud y número de entrenudos en los años siguientes (2012-2013) podrían justificarse por el aumento en el número de yemas axilares en los brotes de 2011 asociado al número de nudos excepcional que produjeron esos brotes: en el año 2012 las plantas debieron asignar recursos para un número excepcionalmente alto de brotes laterales derivados del brote extendido en la temporada de crecimiento precedente. Otros aspectos ya mencionados, como el enriquecimiento de nutrientes o la disminución de la herbívora, también podrían tener un efecto significativo sobre la adición de hojas neoformadas. Serían necesarios estudios complementarios para determinar el peso de cada uno de los factores que componen el medio ambiente sobre la expresión de la neoformación.

4.4.2 Efecto de las cenizas sobre el crecimiento radial

Si bien se registró un aumento leve de los valores medios del ancho de anillo en el periodo post-erupción, las variaciones medias de toda la secuencia temporal no difirieron (incluyendo los periodos pre- y post-erupción) para el ancho de anillo, más allá de los valores esperados por las variaciones climáticas locales y ontogenéticas. En base a los resultados del crecimiento longitudinal se podría haber esperado que el crecimiento radial del tronco se incrementase en mayor medida luego de la erupción. Existe una tendencia ontogenética para cada atributo de crecimiento que el clima puede alterar dentro de ciertos límites. Podría argumentarse que las respuestas positivas o negativas en las tendencias



ontogenéticas por efecto de un determinado factor ambiental podrían ser diferentes, o expresarse en plazos diferentes, para distintos atributos del crecimiento. En este sentido, sería necesaria la evaluación, a futuro, del incremento radial a lo largo de secuencias temporales a fin de determinar si el efecto del volcán desencadena algún tipo de tendencia en el grosor de los anillos de crecimiento a más largo plazo.

Trabajos previos llevados a cabo en cercanías al Mt. Santa Helena demostraron efectos negativos de las cenizas volcánicas sobre el crecimiento radial, llegando a anularse totalmente la formación del anillo de crecimiento (Yamaguchi, 1983; Segura *et al.*, 1995). Las especies incluidas en ese estudio, a diferencia de la estudiada aquí, son coníferas de hojas aciculares y perennes por lo cual, como se menciona arriba, la acumulación de cenizas sobre los brotes habría sido mucho mayor que en el caso tratado en este estudio (Seymour *et al.*, 1983; Hinckley *et al.*, 1984). Además, la erupción del Mt. Santa Helena ocurrió en plena primavera, momento en que los árboles se encontraban en pleno crecimiento longitudinal. En concordancia, los anillos de crecimiento disminuyeron su grosor cuanto mayor fue la cantidad de cenizas depositadas sobre el sistema foliar (Yamaguchi, 1983).

4.4.3 Comparación entre sitios con y sin depósito de cenizas

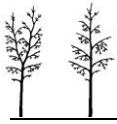
Después de la erupción volcánica del 4 de junio de 2011, el crecimiento longitudinal de *N. pumilio* difirió significativamente entre el sitio con acumulación abundante de cenizas (Paso Puyehue) y el sitio en el que no se depositaron cenizas (Mt. Tronador). El ancho de anillo, por el contrario, no difirió entre sitios, lo que se podría asociar con el limitado efecto de las cenizas volcánicas sobre el crecimiento radial en el Paso Puyehue (Fig. 4.5). En el sitio Mt. Tronador, si bien se observaron variaciones de los atributos del crecimiento longitudinal a lo largo del tiempo, tales variaciones no difirieron en magnitud de las desviaciones históricas generadas por las condiciones climáticas regulares y/o por la variabilidad intrínseca de las plantas en los períodos pre- y post-erupción. Por el contrario, en el sitio Paso Puyehue las desviaciones del crecimiento longitudinal difirieron sustancialmente entre los periodos pre- y post-erupción. Los efectos significativos de la interacción entre año y sitio para las tres variables del crecimiento medidas sugieren que estos atributos están modulados por condiciones ambientales locales de cada sitio. También



podría vincularse con el efecto significativo de la interacción año x sitio el hecho de que los árboles muestreados diferían entre sitios tanto en edad como en tamaño (Tabla 4.1).

4.4.4 Efecto de la duplicación del tronco y de la erupción volcánica sobre el crecimiento

La erupción volcánica tuvo efectos similares sobre individuos de *N. pumilio* con el tronco duplicado y no duplicado. Al analizar las diferencias entre los árboles en las dos condiciones arquitecturales, encontramos que los anillos de crecimiento del tronco fueron más anchos en los árboles duplicados que en los no duplicados. Esta diferencia se acentuó en los últimos seis años (tres antes de la erupción) y se mantuvo luego de la erupción. Por otro lado, el crecimiento en longitud y número de entrenudos del eje principal (considerando una sola de las partes que componen la duplicación) no difirió entre plantas duplicadas y no duplicadas. No obstante, es importante destacar que las plantas duplicadas presentaban un eje co-dominante (duplicación que representaba un 90 % del tamaño del tronco del eje vertical más vigoroso), por lo que podríamos postular que la longitud y la producción de entrenudos del tronco como eje duplicado fueron aproximadamente dos veces mayores que en los árboles no duplicados. En consecuencia tanto los atributos del crecimiento longitudinal como el crecimiento radial se diferenciaron entre condiciones arquitecturales. Estas diferencias de crecimiento relacionadas con el desarrollo de duplicaciones del tronco no podrían justificarse por cuestiones ontogenéticas o ambientales puesto que las plantas analizadas son coetáneas y están expuestas a las mismas condiciones ambientales (exposición solar, características de suelo y disponibilidad hídrica). En el proceso de duplicación del tronco de *N. pumilio*, uno de los ejes laterales de un árbol, destinado a formar una de las ramas principales en un árbol no duplicado, adopta las características de un eje en fase de desarrollo menos diferenciada, es decir, más juvenil (Hallé *et al.*, 1978; Barthélémy *et al.*, 1999). Dado que este eje codominante se desarrolla en forma vertical, puede alcanzar mayor altura que la rama principal que se habría desarrollado de no haberse producido la duplicación. Esto le permite a la planta duplicada desplegar mayor superficie fotosintética en un ambiente lumínico más favorable, lo que explicaría que estas plantas produzcan troncos de mayor diámetro. A pesar de que las reiteraciones, entre ellas las duplicaciones, juegan un papel muy importante en el desarrollo ontogenético de *N. pumilio*, se desconocen los mecanismos morfogénicos que las



originan. Se sabe que el desarrollo de reiteraciones implica cambios arquitecturales importantes en esta especie (Stecconi, 2006) que, como indica este trabajo, se relacionan con el incremento en grosor del tronco. Se apoya así la idea de que las reiteraciones del tronco implican cambios fisiológicos significativos (Ishii *et al.*, 2007).

CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS

El estudio de los atributos dendro-arquitecturales de la especie patagónica *N. pumilio* resulta de gran interés debido al rol preponderante que ocupa esta especie en los bosques Andino-Patagónicos. A partir del estudio simultáneo y retrospectivo de las variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinal y radial en los bosques templados de *N. pumilio* del norte de la Patagonia se puede concluir que las variaciones de ambos tipos de crecimiento se encuentran estrechamente relacionadas entre sí y que dichas variaciones están moduladas por factores medioambientales.

El estudio retrospectivo de las variaciones inter-anales de los crecimientos longitudinal y radial, llevado a cabo en el límite superior del bosque de *N. pumilio* (Capítulo II), mostró un efecto significativo de las temperaturas y las precipitaciones sobre ambos tipos de crecimiento. Tanto el crecimiento longitudinal como el radial estuvieron relacionados positivamente entre sí y con las temperaturas en el período invierno-primavera temprana (junio-octubre) previo a la extensión de los brotes y a la formación del anillo de crecimiento. Se propone que la temperatura ambiente intervendría en el inicio de la brotación de las yemas, la extensión del período de crecimiento y el ancho de los anillos de crecimiento a través de su efecto sobre el derretimiento de la nieve. El alargamiento de los brotes en un periodo de crecimiento también estaría positivamente relacionado con las precipitaciones de verano (diciembre-marzo) en ese mismo periodo. Las precipitaciones y las temperaturas regularían la expresión de la preformación y la neoformación en *N. pumilio*. El crecimiento radial del tronco, por otro lado, se relaciona con la temperatura media del verano de la estación de crecimiento previa (enero-marzo) al periodo en el que se forma un anillo.

En el vivero a cielo abierto y mediante un experimento de riego se analizó el efecto de la disponibilidad de agua en el suelo sobre el crecimiento radial y sobre las variaciones arquitecturales del crecimiento longitudinal de *N. pumilio*, a lo largo de dos temporadas de crecimiento (Capítulo III). En términos generales la modificación de la disponibilidad de agua en el suelo alteró los crecimientos longitudinal y radial. Plantas con mayor disponibilidad de agua en el suelo produjeron brotes más largos y con mayor número de

entrenados, lo cual se correspondió con anillos de crecimiento más anchos. Probablemente la disponibilidad de agua afecte a los procesos morfogénicos de diferenciación de órganos preformados y neoformados. Aumentos de la disponibilidad de agua en el suelo también produjeron cambios en la locación de los recursos entre los sistemas aéreo y subterráneo: aumentó la asignación al tallo y disminuyó la asignación a las raíces. Dentro del sistema aéreo, mayor disponibilidad de agua en el suelo produjo mayor ramificación en el tronco. Sin embargo, según aumenta la disponibilidad de agua, se incrementa el grado de diferenciación en tamaño del tronco respecto de las demás categorías de ejes de la planta.

A partir de un estudio de campo en el Paso Puyehue en cercanías al cráter del Complejo volcánico Puyehue-Cordón Caulle, se evaluó el efecto de la erupción producida en junio de 2011, sobre los crecimientos longitudinal y radial para árboles juveniles a juvenil-adultos (Capítulo IV). Los resultados obtenidos, contrariamente a lo esperado, mostraron que el crecimiento longitudinal de *N. pumilio* aumentó substancialmente en el periodo de crecimiento inmediatamente posterior a la erupción, registrándose valores entre dos y tres veces mayores a los esperados regularmente por las variaciones ontogénicas y climáticas de los años previos a la erupción. Se plantean, en forma hipotética, tres factores no excluyentes para explicar el crecimiento longitudinal excepcional: mayor retención de agua en el suelo, enriquecimiento de nutrientes y disminución de la herbivoría. A diferencia del crecimiento longitudinal, el crecimiento radial no mostró variaciones notables bajo el efecto de la erupción. Árboles con el tronco duplicado presentaron mayores crecimientos longitudinal y radial del tronco que aquellos con el tronco sin duplicar, pero la respuesta a los efectos de la erupción volcánica fue semejante en ambos casos.

Perspectivas

- Mediante el seguimiento periódico del crecimiento longitudinal y la instalación de dendrómetros, que permiten registrar las variaciones diarias del incremento radial, y de sensores de temperatura y humedad, se podría evaluar la dinámica de los crecimientos longitudinal y radial a lo largo de la temporada de crecimiento y, establecer con mayor precisión qué factores ambientales modulan esta relación. Asimismo, estos resultados ayudarían a entender las desviaciones que se han

documentado para otras regiones del mundo (fenómeno llamado divergencia), entre las relaciones del crecimiento arbóreo y los factores climáticos.

- Mediante análisis de lixiviados de ceniza volcánica conservada luego de la erupción, sería interesante determinar experimentalmente si existen aportes diferenciales de elementos clave como fósforo y nitrógeno sobre el crecimiento longitudinal de renovales de *N. pumilio*.
- Determinar para un gradiente hídrico-lumínico o poli-ambiental el grado de jerarquía a nivel de planta entera, ayudaría a comprender cómo son las estrategias de asignación de biomasa de *N. pumilio*, sobre todo en cercanías de los límites de distribución, donde otros factores ambientales parecerían tener más relevancia sobre esta especie. Asimismo, ayudaría a establecer planes de manejo con fines de producción de madera, para los cuales se busca el desarrollo de ejemplares con estructura claramente jerárquica (o sea, con el tronco bien diferenciado de las ramas).
- A nivel de planta entera, determinar cómo se relacionan la altura y el diámetro de la planta con el crecimiento longitudinal, podría ayudarnos a determinar si la altura y el diámetro siguen relaciones semejantes a las estimaciones clásicas entre altura, diámetro y crecimiento radial. Ampliar estos estudios al crecimiento longitudinal podría ayudar a desarrollar nuevas herramientas para el manejo forestal de esta especie.
- A nivel anatómico, mediante cortes periódicos y simultáneos de los brotes apicales y de secciones de la base del tronco, se podrían inferir las variaciones temporales de la actividad meristemática de los tejidos formados por cada tipo de crecimiento. Esto permitirá desarrollar modelos de crecimiento que ayudarían a comprender mejor la dinámica de estos crecimientos.

BIBLIOGRAFÍA

- Agüero, M.L., Puntieri, J., Mazzarino, M.J., Grosfeld, J., Barroetaveña, C., 2014. Seedling response of *Nothofagus* species to N and P: linking plant architecture to N/P ratio and resorption proficiency. *Trees* 28, 1185-1195.
- Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660-684.
- Ammer, C., 2003. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation. *Annals of Forest Science* 60, 163-171.
- Anderegg, W.R., Kane, J.M., Anderegg, L.D., 2013. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nature Climate Change*, 30-36.
- Andreu, L., Gutiérrez, E., Macias, M., Ribas, M., Bosch, O., Camarero, J.J., 2007. Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biology* 13, 804-815.
- Antos, J.A., Zobel, D.B., 2005. Plant responses in forests of the tephra-fall zone, in: Dale, V., Swanson, F., Crisafulli, C. (Eds.), *Ecological responses to the 1980 eruption of Mount St. Helens*. Springer, New York, pp. 47-58.
- Arno, S.F., Hammerly, R.P., 1984. *Timberline: mountain and arctic forest frontiers*. Mountaineers, Seattle.
- Barthélémy, D., Edelin, C., Hallé, F., 1989. Architectural concepts for tropical trees, in: Holm-Nielsen L, B.H. (Ed.), *Tropical forests: botanical dynamics, speciation and diversity*. American Press, London, pp. 89-100.
- Barthélémy, D., Caraglio, Y., Costes, E., 1997. Architecture, gradients morphogénétiques et âge physiologique chez les végétaux, in: Bouchon J, D.P., Barthélémy D (Ed.), *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*. INRA Editions, Paris, pp. 89-136.
- Barthélémy, D., Puntieri, J., Brion, C., Raffaele, E., Marino, J., Martinez, P., 1999. Características morfológicas y arquitecturales de las especies de *Nothofagus* Blume (Fagaceae) del norte de la Patagonia Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 34, 29-38.
- Barthélémy, D., Caraglio, Y., 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Annals of Botany* 99, 375-407.
- Bava, J., 1998. Los bosques de lenga en Argentina. *Patagonia Forestal* 4, 5-8.
- Beck, C.B., 2010. *An introduction to plant structure and development: plant anatomy for the twenty-first century*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Becker, M., Nieminen, T., Gérémia, F., 1994. Short-term variations and long-term changes in oak productivity in northeastern France. The role of climate and atmospheric CO₂. *Annales des Sciences forestières* 51, 477-492.

-
- Bernal, P.M.L., Defossé, G.E., Quinteros, P.C., Bava, J.O., 2012. Sustainable Management of Lenga (*Nothofagus pumilio*) Forests Through Group Selection System, in: Diez, J. (Ed.), Sustainable Forest Management - Current Research. Intech, Rijeka, pp. 45-66.
- Biondi, F., Estrada, I.G., Gavilanes Ruiz, J.C., Torres, A.E., 2003. Tree growth response to the 1913 eruption of Volcán de Fuego de Colima, Mexico. *Quaternary Research* 59, 293-299.
- Black, R.A., Mack, R.N., 1986. Mount St. Helens ash: recreating its effects on the steppe environment and ecophysiology. *Ecology* 67, 1289-1302.
- Boninsegna, J., Argollo, J., Aravena, J., Barichivich, J., Christie, D., Ferrero, M., Lara, A., Le Quesne, C., Luckman, B., Masiokas, M., Morales, M., Oliveira, J., Roig, F., Srur, A., Villalba, R., 2009. Dendroclimatological reconstructions in South America: A review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 281, 210-228.
- Boyer, J.S., 1982. Plant productivity and environment. *Science* 218, 443-448.
- Bret-Harte, M.S., Shaver, G.R., Chapin III, F.S., 2002. Primary and secondary stem growth in arctic shrubs: implications for community response to environmental change. *Journal of Ecology* 90, 251-267.
- Brouwer, R., 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek van het Instituut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek aan Landbouwgewassen* 1963, 31-39.
- Cabrera, A.L., Willink, A., 1980. *Biogeografía de América latina*, 2 ed ed. Acme S.A.C.I., Buenos Aires.
- Camarero, J., Palacio, S., Montserrat-Martí, G., 2013. Contrasting seasonal overlaps between primary and secondary growth are linked to wood anatomy in Mediterranean sub-shrubs. *Plant Biology* 5, 798-807.
- Campioli, M., Leblans, N., Michelsen, A., 2012. Stem secondary growth of tundra shrubs: impact of environmental factors and relationships with apical growth. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 44, 16-25.
- Caraglio, Y., Barthélémy, D., 1997. Revue critique des termes relatifs à la croissance et à la ramification des tiges des végétaux vasculaires, in: J. Bouchon, P.d.R., and D. Barthélémy (Ed.), *Modélisation et simulation de l'architecture des plantes*. INRA Editions, Science Update, Paris, pp. 11-87.
- Cochard, H., Coste, S., Chanson, B., Guehl, J.M., Nicolini, E., 2005. Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiology* 25, 1545-1552.
- Colin, F., Sanjines, A., Fortin, M., Bontemps, J.-D., Nicolini, E., 2012. *Fagus sylvatica* trunk epicormics in relation to primary and secondary growth. *Annals of Botany* 110, 995-1005.
- Conti, H., 1998. Características climáticas de la Patagonia, in: Correa, M. (Ed.), *Flora Patagónica*. INTA, Buenos Aires, pp. 31-47.
- Cook, E., 1985. A time series analysis approach to tree-ring standardization. University of Arizona, Tucson, p. 183.
- Correa, M., 1984. *Fagaceae*, in: Correa, M. (Ed.), *Flora Patagónica*. INTA, Buenos Aires, pp. 4-11.

-
- Costes, E., Fournier, D., Salles, J., 2000. Changes in primary and secondary growth as influenced by crop load in 'Fantasme®' apricot trees. *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 75, 510-519.
- Costes, E., Sinoquet, H., Kelner, J., Godin, C., 2003. Exploring within tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Annals of Botany* 91, 91-104.
- Critchfield, W.B., 1960. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. *American Journal of Botany* 47, 699-711.
- Champagnat, P., Barnola, P., Lavarenne, S., 1986. Quelques modalités de la croissance rythmique endogène des tiges chez les végétaux ligneux. *Naturalia Monspeliensia*, 279-302.
- Chaneton, E.J., Mazía, N., Garibalidi, L.A., Chaij, J., Kitzberger, T., 2014. Impact of volcanic ash deposition on foliar productivity and insect herbivory in northern Patagonia deciduous forests. *Ecología Austral* 24, 51-63.
- Chapin, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B., Waring, R.H., 1987. Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37, 49-57.
- Charles-Dominique, T., Edelin, C., Brisson, J., Bouchard, A., 2012. Architectural strategies of *Rhamnus cathartica* (Rhamnaceae) in relation to canopy openness. *Botany* 90, 976-989.
- Dahlgren, R., Saigusa, M., Ugolini, F., 2004. The nature, properties and management of volcanic soils. *Advances in Agronomy* 82, 113-182.
- Davidson, C.G., Remphrey, W.R., 1994. Shoot neof ormation in clones of *Fraxinus pennsylvanica* in relation to genotype, site and pruning treatments. *Trees-Structure and Function* 8, 205-212.
- De Fina, A., 1972. El clima de la región de los bosques Andino-Patagónicos Argentinos, in: Dimitri MJ (Ed.), *La Región de los Bosques Andino-Patagónicos Sinopsis General*, Colección Científica del INTA. INTA, Buenos Aires, pp. 35-58.
- Delagrange, S., Montpied, P., Dreyer, E., Messier, C., Sinoquet, H., 2006. Does shade improve light interception efficiency? A comparison among seedlings from shade-tolerant and shade-intolerant temperate deciduous tree species. *New Phytologist* 172, 293-304.
- Dewar, R., 1993. A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and Munch phloem flow. *Functional Ecology* 7, 356-368.
- Dimitri, M.J., 1972. Consideraciones sobre la determinación de la superficie y los límites naturales de la región Andino-Patagónica, in: Dimitri, M.J. (Ed.), *La región de los bosques Andino-Patagónicos: sinopsis general*. INTA, Buenos Aires, pp. 59-80.
- Donoso, C., 1993. *Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica*, 4th edn ed. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Donoso, C., 2006. *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia.
- Edelin, C., 1984. L'architecture monopodiale: l'exemple de quelques arbres d'Asie tropicale. University Montpellier, Montpellier, p. 258.
- Evert, R.F., 2008. *Esau anatomía vegetal. Meristemas, células y tejidos de las plantas: su estructura, función y desarrollo*. Omega, Barcelona.
- Fritts, H.C., 1976. *Tree rings and climate*. Elsevier, New York.
- Fritts, H.C., 1991. *Reconstructing large-scale climatic patterns from tree-ring data*. University of Arizona Press, Tucson.
-

-
- Gaitán, J., Ayesa, J., Umaña, F., Raffo, F., Bran, D., de Bariloche, E.S., 2011. Cartografía del área afectada por cenizas volcánicas en las provincias de Río Negro y Neuquén, Informe Técnico. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), San Carlos de Bariloche.
- García, S., Puntieri, J., Vobis, G., 2006. Morphology and anatomy of the shoot apex of *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae) along a year. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 41, 15-23.
- Gerding, V., Thiers, O., 2002. Caracterización de suelos bajo bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75, 819-833.
- Gill, A.M., Tomlinson, P.B., 1971. Studies on the growth of red mangrove (*Rhizophora mangle* L.) 3. Phenology of the shoot. *Biotropica* 3, 109-124.
- Granier, A., Anfodillo, T., Sabatti, M., Cochard, H., Dreyer, E., Tomasi, M., Valentini, R., Breda, N., 1994. Axial and radial water flow in the trunks of oak trees: a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiology* 14, 1383-1396.
- Grosfeld, J., 2002. Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) IM Johnst., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L.(Cupressaceae), Departamento de Botánica. Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, p. 250.
- Guédon, Y., Puntieri, J., Sabatier, S., Barthélémy, D., 2006. Relative extents of preformation and neoformation in tree shoots: analysis by a deconvolution method. *Annals of Botany* 98, 835-844.
- Gutschick, V.P., BassiriRad, H., 2003. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytologist* 160, 21-42.
- Hallé, F., Martin, R., 1968. Etude de la croissance rythmique chez l'Hevea (*Hevea brasiliensis* Mull.-Arg. Euphorbiaceae-Crotonoideae). *Adansonia* 8, 475-503.
- Hallé, F., Oldeman, R., 1970. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux, Paris.
- Hallé, F., Oldeman, R.A.A., Tomlinson, P.B., 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- Hamann, A., Wang, T., 2006. Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology* 87, 2773-2786.
- Hartley, S., Jones, T., 2008. Insect herbivores, nutrient cycling and plant productivity, in: Weisser, W., Siemann, E. (Eds.), *Insects and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 27-52.
- Heenan, P.B., Smitsen, R.D., 2013. Revised circumscription of *Nothofagus* and recognition of the segregate genera *Fuscospora*, *Lophozonia*, and *Trisyngyne* (Nothofagaceae). *Phytotaxa* 146, 1-31.
- Henry, H.A., Thomas, S.C., 2002. Interactive effects of lateral shade and wind on stem allometry, biomass allocation, and mechanical stability in *Abutilon theophrasti* (Malvaceae). *American Journal of Botany* 89, 1609-1615.
- Heuret, P., Meredieu, C., Coudurier, T., Courdier, F., Barthélémy, D., 2006. Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae). *American Journal of Botany* 93, 1577-1587.
-

-
- Hill, R.S., Jordan, G.J., 1993. The evolutionary history of *Nothofagus* (Nothofagaceae). *Australian Systematic Botany* 6, 111-126.
- Hill, R.S., Dettmann, M.E., 1996. Origin and Diversification of the Genus *Nothofagus*, in: Veblen, T.T., Hill, R.S., Read, J. (Eds.), *The ecology and biogeography of Nothofagus forests*. Yale University Press, New Haven, pp. 11-24.
- Hinckley, T.M., Imoto, H., Lee, K., Lacker, S., Morikawa, Y., Vogt, K.A., Grier, C.C., Keyes, M.R., Teskey, R.O., Seymour, V., 1984. Impact of tephra deposition on growth in conifers: the year of the eruption. *Canadian Journal of Forest Research* 14, 731-739.
- Hinkley, T.K., Smith, K.S., 1987. Chemistry of ash and leachates from the May 18, 1980 eruption of Mount St. Helens, Washington, in: Hinkley, T.K. (Ed.), *Leachate Chemistry of Ash from the May 18, 1980 Eruption of Mount St. Helens*. U.S. Geological Survey, Reston, Virginia.
- IPCC, 2013. *Climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*, in: Stocker, T., Qin, D., Plattner, G., Tignor, M., Allen, S., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, B., Midgley, B. (Eds.), New York.
- Ishii, H.T., Ford, E.D., Kennedy, M.C., 2007. Physiological and ecological implications of adaptive reiteration as a mechanism for crown maintenance and longevity. *Tree Physiology* 27, 455-462.
- Johnson, L.A., Briggs, B.G., 1975. On the Proteaceae the evolution and classification of a southern family. *Botanical Journal of the Linnean Society* 70, 83-182.
- Kibe, T., Masuzawa, T., 1992. Seasonal changes in the amount of carbohydrates and photosynthetic activity of *Pinus pumila* Regel on alpine in central Japan. *Polar Biology* 5, 118-124.
- Kitzberger, T., Veblen, T., Villalba, R., 2000. Métodos dendroecológicos y sus aplicaciones en estudios de dinámica de bosques templados de Sudamérica, in: Roig, F. (Ed.), *Dendrocronología en América latina*. Universidad Nacional de Cuyo Mendoza, pp. 17-78.
- Kitzberger, T., 2013. Impact of Extreme and Infrequent Events on Terrestrial Ecosystems and Biodiversity, in: Levin, S. (Ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, 2 ed. MA: Academic Press., Waltham, pp. 209-223.
- Koriba, K., 1958. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud. *Garden Bulletin Singapore* 17, 11-81.
- Kozłowski, T.T., 1971. *Growth and development of trees. Volume I: Seed germination, ontogeny and shoot growth*. Academic Press, London.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G., 1979. *Physiology of Woody Plants*, 2 ed. Academic Press, London.
- Lambers, H., Chapin III, F.S., Pons, T.L., 2008. *Plant physiological ecology*, 2 ed. Springer, New York.
- 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. *Canadian Journal of Forest Research* 31, 925-936.
-

-
- Lara, A., Villalba, R., Wolodarsky-Franke, A., Aravena, J.C., Luckman, B.H., Cuq, E., 2005. Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35 40'–55 S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 32, 879-893.
- Lawrence, R., 2005. Remote sensing of vegetation responses during the first 20 years following the 1980 eruption of Mount St. Helens: A spatially and temporally stratified analysis, *Ecological Responses to the 1980 Eruption of Mount St. Helens*. Springer, New York, pp. 111-123.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Moretto, A., Gallo, E., Busso, C., 2007. Producción diferencial de biomasa en plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo. *Bosque* 28, 241-248.
- Lindenmayer, D.B., Likens, G.E., Franklin, J.F., 2010. Rapid responses to facilitate ecological discoveries from major disturbances. *Frontiers in Ecology and the Environment* 8, 527-532.
- Lyndon, R.F., 1998. *The shoot apical meristem: its growth and development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Magnin, A., Grosfeld, J., Barthélémy, D., Puntieri, J., 2012. Bud and shoot structure may relate to the distribution area of South American Proteaceae tree species. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207, 599-606.
- Magnin, A., Puntieri, J., Villalba, R., 2014. Interannual variations in primary and secondary growth of *Nothofagus pumilio* and their relationships with climate. *Tree Structure and Functions* 28, 1463-1471.
- Marske, K.A., Ivie, M.A., Hilton, G.M., 2007. Effects of volcanic ash on the forest canopy insects of Montserrat, West Indies. *Environmental Entomology* 36, 817-825.
- Martinez Pastur, G., Cellini, J., Peri, P., Vukasovic, R., Fernández, M., 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *Forest Ecology and Management* 134, 153-162.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Arena, M., 2007. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management* 243, 274-282.
- Modenutti, B.E., Balseiro, E.G., Elser, J.J., Bastidas Navarro, M., Cuassolo, F., Laspoumaderes, C., Souza, M.S., Diaz Villanueva, V., 2013. Effect of volcanic eruption on nutrients, light, and phytoplankton in oligotrophic lakes. *Limnology and Oceanography* 58, 1165-1175.
- Moore, S.A., Wallington, T.J., Hobbs, R.J., Ehrlich, P.R., Holling, C., Levin, S., Lindenmayer, D., Pahl-Wostl, C., Possingham, H., Turner, M.G., 2008. Diversity in current ecological thinking: implications for environmental management. *Environmental Management* 43, 17-27.
- Ni, B., Pallardy, S.G., 1991. Response of gas exchange to water stress in seedlings of woody angiosperms. *Tree Physiology* 8, 1-9.
- Nicolini, E., Chanson, B., Bonne, F., 2001. Stem growth and epicormic branch formation in understorey beech trees (*Fagus sylvatica* L.). *Annals of Botany* 87, 737-750.
- Nitta, I., Ohsawa, M., 1998. Bud structure and shoot architecture of canopy and understorey evergreen broad-leaved trees at their northern limit in East Asia. *Annals of Botany* 81, 115-119.
- Oldeman, R., 1974. *L'architecture de la forêt guyanaise*. Paris: O.R.S.T.O.M., Mémoire 73.
-

-
- Overpeck, J.T., Rind, D., Goldberg, R., 1990. Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature* 343, 51-53.
- Overpeck, J.T., Whitlock, C., Huntley, B., 2003. Terrestrial biosphere dynamics in the climate system: past and future, *Paleoclimate, global change and the future*. Springer, pp. 81-103.
- Padilla, F.M., Miranda, J.D., Jorquera, M.J., Pugnaire, F.I., 2009. Variability in amount and frequency of water supply affects roots but not growth of arid shrubs. *Plant Ecology* 204, 261-270.
- Parent, C., Capelli, N., Berger, A., Crèvecoeur, M., Dat, J.F., 2008. An overview of plant responses to soil waterlogging. *Plant Stress* 2, 20-27.
- Parnesan, C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 637-669.
- Passioura, J., 1982. Water in the soil-plant-atmosphere continuum, *Physiological Plant Ecology II*. Springer, pp. 5-33.
- Passo, A., Puntieri, J., Barthélémy, D., 2002. Trunk and main-branch development in *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae): a retrospective analysis of tree growth. *Canadian Journal of Botany* 80, 763-772.
- Paul-Victor, C., Rowe, N., 2011. Effect of mechanical perturbation on the biomechanics, primary growth and secondary tissue development of inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany* 107, 209-218.
- Pedersen, B.S., 1998. The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79, 79-93.
- Peralta, M., 1975. Suelos: Ecología y silvicultura del bosque nativo chileno. Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales, Santiago.
- Peri, P.L., Gargaglione, V., Pastur, G.M., 2006. Dynamics of above-and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 233, 85-99.
- Peri, P.L., Pastur, G.M., Lencinas, M., 2009. Photosynthetic response to different light intensities and water status of two main *Nothofagus* species of southern Patagonian forest, Argentina. *Journal of Forest Science* 55, 101-111.
- Piper, F.I., Corcuera, L.J., Alberdi, M., Lusk, C., 2007. Differential photosynthetic and survival responses to soil drought in two evergreen *Nothofagus* species. *Annals of Forest Science* 64, 447-452.
- Pizarro, L.C., Bisigato, A.J., 2010. Allocation of biomass and photoassimilates in juvenile plants of six Patagonian species in response to five water supply regimes. *Annals of Botany* 106, 297-307.
- Poorter, H., Nagel, O., 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Functional Plant Biology* 27, 1191-1191.
- Poorter, H., Niklas, K.J., Reich, P.B., Oleksyn, J., Poot, P., Mommer, L., 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist* 193, 30-50.
- Premoli, A.C., Raffaele, E., Mathiasen, P., 2007. Morphological and phenological differences in *Nothofagus pumilio* from contrasting elevations: evidence from a common garden. *Austral Ecology* 32, 515-523.

-
- Puntieri, J., Barthélémy, D., Martinez, P., Raffaele, E., Brion, C., 1998. Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Canadian Journal of Botany* 76, 673-685.
- Puntieri, J., Raffaele, E., Martinez, P., Barthélémy, D., Brion, C., 1999. Morphological and architectural features of young *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser (Fagaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 130, 395-410.
- Puntieri, J., Souza, M.S., Barthélémy, D., Brion, C., Nuñez, M., Mazzini, C., 2000. Preformation, neof ormation, and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Canadian Journal of Botany* 78, 1044-1054.
- Puntieri, J., Stecconi, M., Barthélémy, D., 2002. Preformation and neof ormation in shoots of *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst.(Nothofagaceae) shrubs from northern Patagonia. *Annals of Botany* 89, 665-673.
- Puntieri, J., Souza, M.S., Brion, C., Mazzini, C., Barthélémy, D., 2003. Axis differentiation in two South American *Nothofagus* species (Nothofagaceae). *Annals of Botany* 92, 589-599.
- Puntieri, J., Grosfeld, J., Stecconi, M., Brion, C., Barthélémy, D., 2007. Bud and growth-unit structure in seedlings and saplings of *Nothofagus alpina* (Nothofagaceae). *American Journal of Botany* 94, 1382-1390.
- Puntieri, J., Torres, C., Ghirardi, S., 2013. Crecimiento y ramificación de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* (Nothofagaceae) bajo diferentes condiciones lumínicas. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48, 277-293.
- Remphrey, W., Powell, G., 1984. Crown architecture of *Larix laricina* saplings: shoot preformation and neof ormation and their relationships to shoot vigour. *Canadian Journal of Botany* 62, 2181-2192.
- Ruggiero, A., Kitzberger, T., 2014. Special section – Ecological responses of arthropods to volcanism. *Ecología Austral* 24, 1-2.
- Rusch, V.E., 1993. Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66, 131-141.
- Sabatier, S., Barthélémy, D., Ducouso, I., Germain, E., 1999. Allongement et morphologie de pousses annuelles issues de greffe chez le Noyer commun, *Juglans regia* L. cv. Lara (Juglandaceae). *Canadian journal of botany* 77, 1595-1603.
- Schlatter, J.E., 1994. Requerimientos de sitio para lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl. Krasser). *Bosque* 15, 3-10.
- Schowalter, T.D., 2006. *Insect ecology: an ecosystem approach*, 2nd ed. Academic Press, San Diego.
- Schulman, E., 1956. *Dendroclimatic changes in semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson.
- Schweingruber, F.H., 1988. *Tree rings: basics and applications of dendrochronology*. D. Reidel Publishing Company, Dordrecht.
- Segura, G., Hinckley, T.M., Oliver, C.D., 1995. Stem growth responses of declining mature *Abies amabilis* trees after tephra deposition from Mount St. Helens. *Canadian Journal of Forest Research* 25, 1493-1502.
- Selezn'yova, A.N., Thorp, T.G., Barnett, A.M., Costes, E., 2002. Quantitative analysis of shoot development and branching patterns in Actinidia. *Annals of Botany* 89, 471-482.
-

-
- Seymour, V., Hinckley, T., Morikawa, Y., Franklin, J., 1983. Foliage damage in coniferous trees following volcanic ashfall from Mt. St. Helens. *Oecologia* 59, 339-343.
- Shugart, H.H., 1984. A theory of forest dynamics. The ecological implications of forest succession models. Springer-Verlag, New York.
- Smith, M.D., 2011. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *Journal of Ecology* 99, 656-663.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. *Biometry*, 2 ed. W.H. Freeman and Company, New York.
- Souza, M., Puntieri, J., Barthélémy, D., Brion, C., 2000. Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Annals of Botany* 85, 547.
- 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, 239-256.
- Stecconi, M., 2006. Variabilidad Arquitectural de especies nativas de *Nothofagus* de la Patagonia (*N. antarctica*, *N. pumilio*, *N. dombeyi*), Departamento de Botánica. Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, p. 175.
- Stecconi, M., Puntieri, J., Barthélémy, D., 2010. An architectural approach to the growth forms of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) along an altitudinal gradient. *Botany* 88, 699-709.
- Stevens, G.C., Perkins, A.L., 1992. The branching habits and life history of woody plants. *American Naturalist* 139, 267-275.
- Stokes, M., Smiley, T., 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press, Chicago.
- 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, 954-966.
- Suzuki, A.A., Suzuki, M., 2009. Why do lower order branches show greater shoot growth than higher order branches? Considering space availability as a factor affecting shoot growth. *Trees* 23, 69-77.
- Suzuki, T., Kohno, K., 1987. Effects of pruning on the branching habit of *Morus alba* L. and the abscission of the apices of the short shoots. *New Phytologist* 106, 753-758.
- Swenson, U., Hill, R.S., McLoughlin, S., 2000. Ancestral area analysis of *Nothofagus* (Nothofagaceae) and its congruence with the fossil record. *Australian Systematic Botany* 13, 469-478.
- Tomlinson, P., 1987. Architecture of tropical plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 1-21.
- Tortorelli, L.A., 2009. *Maderas y bosques argentinos*, 2a ed. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D., Zavala, M.A., 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94, 1103-1116.
- Valladares, F., Niinemets, Ü., 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39, 237.
- Varela, S., Fernández, M., Gyenge, J., Aparicio, A., Bruzzone, O., Schlichter, T., 2012. Physiological and morphological short-term responses to light and temperature in two *Nothofagus* species of Patagonia, South America. *Photosynthetica* 50, 557-569.
-

-
- Varela, S.A., Gyenge, J.E., Fernández, M.E., Schlichter, T., 2010. Seedling drought stress susceptibility in two deciduous *Nothofagus* species of NW Patagonia. *Trees* 24, 443-453.
- Veblen, T.T., Hill, R.S., Read, J., 1996. The ecology and biogeography of *Nothofagus* forests. Yale University Press.
- Veblen, T.T., Holz, A., Paritsis, J., Raffaele, E., Kitzberger, T., Blackhall, M., 2011. Adapting to global environmental change in Patagonia: What role for disturbance ecology? *Austral Ecology* 36, 891-903.
- Villalba, R., Veblen, T., 1996. A tree-ring record of dry spring-wet summer events in the forest-steppe ecotone, northern Patagonia, Argentina. *Tree Rings, Environment and Humanity*, 107-116.
- Villalba, R., Boninsegna, J.A., Veblen, T.T., Schmelter, A., Rubulis, S., 1997. Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of Northern Patagonia. *Climatic Change* 36, 425-454.
- Villalba, R., Veblen, T.T., 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in Northern Patagonia. *Ecology* 79, 2624-2640.
- Villalba, R., Lara, A., Boninsegna, J.A., Masiokas, M., Delgado, S., Aravena, J.C., Roig, F.A., Schmelter, A., Wolodarsky, A., Ripalta, A., 2003. Large-scale temperature changes across the Southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change* 59, 177-232.
- Villalba, R., Masiokas, M., Kitzberger, T., Boninsegna, J., 2005a. Biogeographical consequences of recent climate changes in the Southern Andes of Argentina, in: Reasoner, H.U.M. (Ed.), *Global changes and mountain regions*. Springer, Switzerland, pp. 157-168.
- Villalba, R., Masiokas, M.H., Kitzberger, T., Boninsegna, J.A., 2005b. Biogeographical consequences of recent climate changes in the Southern Andes of Argentina, in: Reasoner, H.U.M. (Ed.), *Global Change and Mountain Regions*. Springer, Switzerland, pp. 157-166.
- Villalba, R., Lara, A., Masiokas, M.H., Urrutia, R., Luckman, B.H., Marshall, G.J., Mundo, I.A., Christie, D.A., Cook, E.R., Neukom, R., 2012. Unusual Southern Hemisphere tree growth patterns induced by changes in the Southern Annular Mode. *Nature Geoscience* 5, 793-798.
- Walther, G.-R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J., Fromentin, J.-M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416, 389-395.
- Wardle, P., 1998. Comparison of alpine timberlines in New Zealand and the Southern Andes, in: Lynch, R. (Ed.), *Ecosystems, entomology & plants* Royal Society of New Zealand Miscellaneous Publications, Wellington, pp. 69-90.
- Wright, I.J., Westoby, M., 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87, 85-97.
- Yamaguchi, D.K., 1983. New tree-ring dates for recent eruptions of Mount St. Helens. *Quaternary Research* 20, 246-250.
- Zobel, D.B., Antos, J.A., 1985. Response of conifer shoot elongation to tephra from Mount St. Helens. *Forest Ecology and Management* 12, 83-91.
-

AGRADECIMIENTOS

- Quiero agradecer en primer lugar a mis directores, el Dr. Javier Puntieri y el Dr. Ricardo Villalba, por todo su apoyo, paciencia y por estar en todo momento al lado mío, resolviendo todas mis dudas.
- A los jurados, el Dr. José Bava, la Dra. Cecilia Ezcurra y la Dra. Paula Mathiasen por sus cometarios y aportes a la versión definitiva de esta tesis
- A Cecilia por resistir mis distracciones y olvidos, y por estar con migo y acompañarme siempre.
- A todos los miembros del departamento de botánica en general por estar siempre disponible ante cualquier consulta.
- A todos mis compañeros de trabajo y amigos, Cristian, Alfredo, Javier, Marina, Claudia, Karen, Maya y María. Por los momentos compartidos, sus comentarios laborales y no laborales, y la buena onda que generan para que todos los días de trabajo sean divertidos.
- A mis amigos y compañeros en la carrera tanto de licenciatura como de cursos y viajes en el doctorado: Gustavo, Gonzalo, Santiago, Pablo, Juan Cruz, Daniel, Manu, María Emilia, Griselda, Marina, Emilio, Facu.
- A mis amigos: Fermin y Eli, Luis y Caro, Martin y Lau, Lucas y Belu, Maité y Luis, Nico, Seba, El flaco, Eze, Mari, Alex....., gracias por su apoyo incondicional.
- A mi familia, por su ayuda incondicional.
- A la Universidad Nacional del Comahue, por darme la oportunidad de realizar mis estudios de Licenciatura y Doctorado de manera libre y gratuita.
- Al CONICET por financiar mi beca de Doctorado.
- A la Administración de Parques Nacionales por otorgarnos el permiso para tomar las muestras.
- A la estación experimental del INTA-Bariloche por permitirme desarrollar mis experimentos en su vivero, y especialmente a Leo, Abel y Santiago por ayudarme a montar el experimento y a medir.
- A Alejandra Ruffini, por brindarme su espacio, material, asistencia.
- Al Grupo de Suelos del CRUB por permitirme utilizar las estufas.
- A María Laura Suarez por ayudarme a medir los anillos de crecimiento.
- Esta Tesis fue realizada con una beca doctoral de CONICET y financiada por los proyectos: CONICET (PIP112-200801-1026 y PIP 112-2011010-0809), UNC B138, US National Science Foundation (GEO-0452325), Inter-American Institute for Global Change Research (IAI-CRN2047) y Australian Research Council (ARC DP120104320).

Interannual variations in primary and secondary growth of *Nothofagus pumilio* and their relationships with climate

Amaru Magnin · Javier Puntieri · Ricardo Villalba

Received: 23 February 2014 / Revised: 17 June 2014 / Accepted: 24 June 2014
© Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2014

Abstract

Key message The aim of this study is to evaluate the relationships between primary and secondary growth as well as the influences of climate variations on both types of growth.

Abstract The relationships between apical (or primary) and radial (or secondary) growth, and climatic influences on both types of growth, were evaluated for *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae), the dominant subalpine tree in Patagonia. We measured the spacing and number of nodes of annual shoots developed in the period 2001–2010 in 40 *N. pumilio* trees growing near the upper *treeline* in the northern Patagonian Andes (41°S). Variations in ring width at the base of each trunk were also recorded. Interannual variations in primary and secondary growth were significantly related to each other, and to several climate variables. Mean temperatures in winter and early spring (June–October) prior to the period of shoot extension were positively associated with both primary and secondary growth. In addition, total summer precipitation (December–March) was positively related to shoot extension, whereas mean summer temperature during the previous growth season

(January–March) was directly related to radial growth. These climatic influences on *N. pumilio* growth may play a major role in regulating the expressions of preformation and neoformation.

Keywords Tree growth · Treeline · Precipitation · Temperature · Preformation · Neoformation

Introduction

Abundant evidence indicates that the unusual climatic conditions recorded during recent decades have altered forest structure and composition (Andreu et al. 2007; Allen et al. 2010; Anderegg et al. 2013). Temperature and precipitation departures from historical patterns of variability are undoubtedly affecting the growth of plants (Valladares et al. 2006; Villalba et al. 2012). For some regions, these climate variations are leading to changes in plant distribution and community structure (Parmesan 2006; IPCC 2007; Hamann and Wang 2006). The effects of climate changes on plants should be more evident near the limits of their distributions (Parmesan 2006). In this context, it is accepted that forests close to their high-altitude limits are excellent sources of proxy climate information, since these populations are highly sensitive to environmental variations (Fritts 1976; Villalba et al. 1997).

The clear seasonality of climate in temperate regions generates anatomical, morphological and architectural marks on the stem, which allow the assessment of annual increases in the height of trees, often referred to as primary growth (Kozłowski 1971; Hallé et al. 1978; Barthélémy and Caraglio 2007). Similarly, variations in radial growth during the year, also called secondary growth, result in tree-ring formation in the stem of most trees from

Communicated by G. Piovesan.

A. Magnin (✉) · J. Puntieri
INIBIOMA, CONICET-UNCOMAHUE, Quintral 1250,
8400 Bariloche, Argentina
e-mail: amagnin@comahue-conicet.gob.ar

J. Puntieri
Universidad Nacional de Río Negro, Sede Andina, El Bolsón,
Argentina

R. Villalba
IANIGLA, CCT-CONICET-Mendoza, C.C. 330, 5500 Mendoza,
Argentina

temperate and cold climates (Evert 2008; Beck 2010). It is widely accepted that interannual variations in both primary and secondary growth are related to ontogenetic and environmental factors (Barthélémy and Caraglio 2007). Dendrochronology has traditionally studied the influence of climate on secondary growth (Fritts 1976). The effects of climate variations on primary growth have rarely been assessed. Previous knowledge on the architecture and ontogeny of a specific species is necessary to identify annual increments in primary growth (Passo et al. 2002; Heuret et al. 2006; Magnin et al. 2012). Since primary and secondary growth in species from temperate and cold climates occur mainly in spring and summer, variations in the growth of these species are often contrasted with environmental conditions in these seasons (Fritts 1976). However, it is known that plant growth also involves differentiation processes at the cellular level, which often occur prior to shoot-extension or radial-increase phases, and may thus be affected by environmental conditions preceding the spring–summer period (Fritts 1976). For primary growth, those organs in which the differentiation phase is clearly separated in time from the extension phase are described as preformed organs. In contrast, when both processes are simultaneous, the resulting organs are described as neoformed (Hallé et al. 1978). Axis segments derived from primary growth may consist entirely of preformed organs or neoformed organs, or may include both kinds of organs (Barthélémy and Caraglio 2007). Studies concerning climate influences on primary growth should therefore take into account that differentiation and extension processes could be affected by different environmental factors at different times, depending on whether the organs are preformed or neoformed (Guédon et al. 2006). Similarly, the influences of climate on radial growth could be limited to the current growth season when the ring is formed, but more frequently growth may reflect climate influences during the current and previous growth seasons (Fritts 1976).

Nothofagus pumilio (Poepp. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae) is a deciduous species that dominates the high-elevation forests along the Patagonian Andes from 35°S to 55°S (Dimitri 1972). In addition to timber production, this species provides important ecological services in relation to water regulation and nutrient conservation on the steep Andean slopes (Rusch 1993; Frangi et al. 2005). Predicted vegetation changes due to global warming (Parmesan 2006; Hamann and Wang 2006; IPCC 2007) indicate major impacts on *N. pumilio* forests, since upper-elevation tree-lines appear to be especially sensitive to climate changes (Hill and Dettmann 1996). Dendrochronological studies that evaluated the influence of climate on the growth of *N. pumilio* at the upper treeline show that interannual variations in radial growth are inversely related to precipitations

in the winter–early spring period (June–October) and directly related to mean temperatures in the late spring–summer period (September–March; Villalba et al. 1997, 2003; Lara et al. 2005). However, there is marked variability in tree responses to climate depending on aspect, slope steepness, and microsite conditions. A better understanding of these relationships could be reached by simultaneously studying the environmental effects on primary and secondary growth.

The main objective of this work was to evaluate the relationships between primary and secondary growth in a population of *N. pumilio* near the treeline, and examine the influences of temperature and precipitation on primary and secondary growth over a 10-year period.

Materials and methods

Study site

The study was carried out on a *N. pumilio* stand at Monte Tronador, Parque Nacional Nahuel Huapi, northwestern Patagonia, Argentina (41°11'S, 71°47'W, 1,411 m). The climate in the region is characterized by a sharp west-to-east precipitation gradient, from 4,000 mm to less than 700 mm per year on the main Cordillera and the Patagonian forest-steppe border, respectively (Conti 1998; Villalba et al. 2003). There is a marked seasonality in both temperature and precipitation. Winters are cold with abundant precipitation, whereas summers are mild with a substantial decrease in precipitation (Fig. 1). The total annual precipitation recorded 13.4 km to the east of the study site is 1,447 mm (Hotel Tronador, 41°16'S, 71°39'W, 815 m, period 2000–2011; Fig. 1). Seventy-two percentage of the total annual precipitation occurs between May and October; at elevations above 1,000 m, precipitation normally occurs as snow. Over the period 2000–2011, the mean annual temperature recorded on a Hobo datalogger at the study site (1,411 m) is 4.6 °C (Fig. 1).

Tree sampling

Samples were collected in April 2011 at the end of the 2010–2011 growth season. We selected 40 individuals from a homogeneous and healthy-looking *N. pumilio* stand in advanced juvenile stage covering an area of approximately two ha. The stand is characterized by individuals with a mean height (\pm SE) of 4.0 ± 0.1 m, a mean diameter of 5.6 ± 0.2 cm, and a mean age (\pm SE) of 33.2 ± 0.2 years (determined by ring counting of basal trunk sections, see following section). No obvious signs of recent stand disturbance were recorded. From each sampled tree, we collected the main axis of the trunk

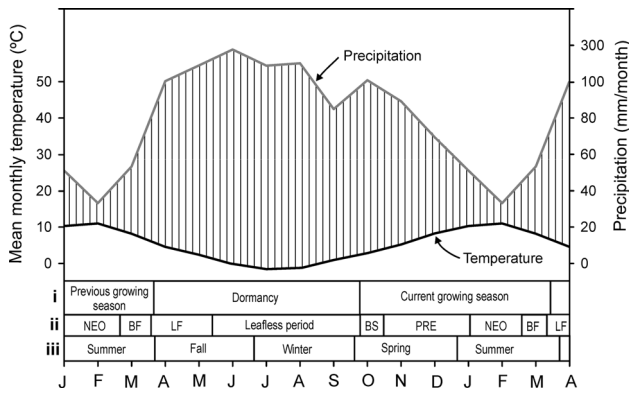


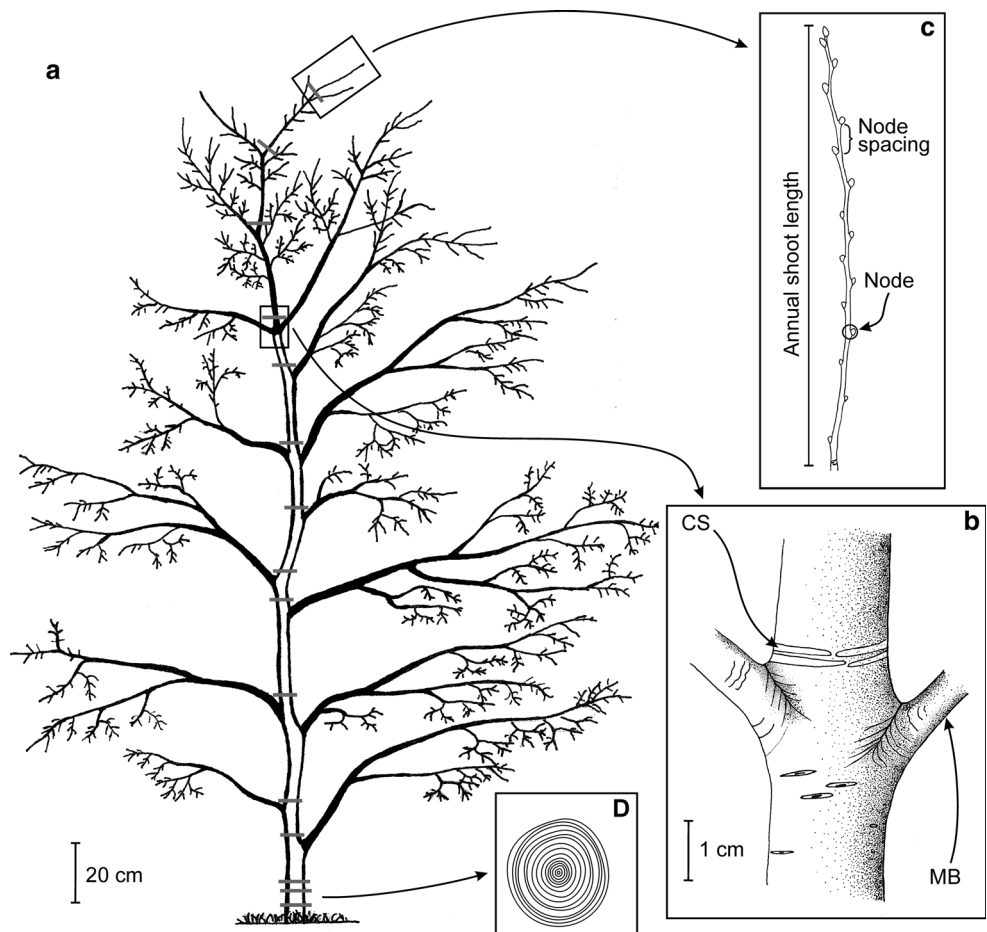
Fig. 1 Climatic diagram of the study area, according to Walter and Lieth (1960). Monthly total precipitation and mean temperature over the period 2001–2010 from Hotel Tronador (precipitation) and La Almohadilla (temperature) weather records. The area between the curves of temperature and precipitation (*vertical lines*) highlights the variations in moisture availability throughout the year, with the lowest level in summer. Below the curves are indicated: *i* growth and dormancy periods for *N. pumilio*, *ii* phenological stages of *N. pumilio* shoots based on previous studies (Rusch 1993; García et al. 2006), and *iii* seasons of the year for the Southern Hemisphere. Periods of extension of neoformed organs (NEO), bud formation (BF), leaf fall (LF), bud sprouting (BS), extension of preformed organs (PRE) are indicated

containing at least the ten most recently extended annual shoots. The identification of inter-shoot limits was based on the positions on the trunk of cataphyll scars and main branches (Fig. 2a, b; Barthélémy et al. 1999; Puntieri et al. 1999). These morphological markers are hidden by secondary growth and self-pruning over the years, making the identification of inter-shoot limits inaccurate, which is why only a series of shoots corresponding to 10 consecutive years was evaluated in this study. For each annual shoot the length and number of nodes were registered (Fig. 2c). In forestry literature, the term “node” is often used to define the region of stem where long shoots or branch whorls are attached (Kozłowski 1971). In contrast, in this work the term node is used in its strict botanical sense, i.e., the point of leaf insertion on the stem (Bell 2008).

Sample preparation and analysis of dendro-architectural chronologies

In the laboratory, the cross sections taken at trunk bases (Fig. 2d) were polished and measured following the procedures described in Stokes and Smiley (1968). After a precise definition of the growth rings, the samples were

Fig. 2 Diagram of a *N. pumilio* juvenile tree similar to those selected for this study (a). Horizontal gray lines across the stem indicate the boundaries between annual shoots. Marks on the trunk indicating an annual limit are shown in the scheme at the lower right box (b). The most recently extended shoot is indicated in the upper right box (c). The cross section at the base of the trunk is indicated in the lower left box (d). CS cataphyll scar, MB main branch



dated (i.e., assigning a calendar year to each annual growth ring) under a stereomicroscope with magnifications between $6\times$ and $50\times$. The dating procedure followed Schulman's convention (1956) for the Southern Hemisphere, which assigns each annual ring the date of the year in which growth began. Ring widths were measured to the nearest 0.001 mm using a Velmex machine.

Chronologies from ring width, number of nodes and annual shoot length were produced by the TURBO ARSTAN software (Cook 1985). This program generates chronologies combining the standardized series of rings width, number of nodes and annual shoot length with a robust estimate of the mean values. This standardization adjusts the observed data series to a curve or a trend line and generates a dimensionless index by dividing the observed value by the expected value. In consequence, those trees with the highest rates of growth did not dominate the final mean chronology. To avoid introducing artificial tendencies in each time series, a linear adjustment to the mean value of the series was adopted for standardization. The chronologies in this study represent time series of interannual variations in the primary and secondary growth of *N. pumilio* along a sequence of 10 consecutive years.

Since both primary growth attributes (length and number of nodes of annual shoots) exhibited similar trends over the time sequence ($r = 0.98$, $p < 0.001$), we used the number of nodes as the primary growth variable to relate with climatic variations. The variable "length" was included in the calculation of the length/number of nodes ratio, which represents the average distance between two consecutive nodes of an annual shoot, hereafter called "node spacing". To compare the mean variations of primary and secondary growths simple Pearson correlations were calculated along the 2001–2010 time sequence.

The strength of the relationships between growth attributes (primary and secondary) and climate was estimated by determining the correlation coefficients between tree-ring width, number of nodes and node spacing, with monthly precipitation and temperature records. The precipitation and temperature variables most closely related to tree growth in a particular year were identified by averaging the individual monthly values over 2–4 consecutive months starting in January of the previous growth season (year^{-1}), and ending in May of the current growth season (Fig. 1). Finally, the percentages of variation in the attributes of primary and secondary growth that were explained by climate were established using stepwise multiple linear regressions (value for including an independent variable: $F \geq 4.0$; value for excluding an independent variable: $F < 4.0$). Monthly total precipitations are from the Hotel Tronador weather station, whereas temperature data are

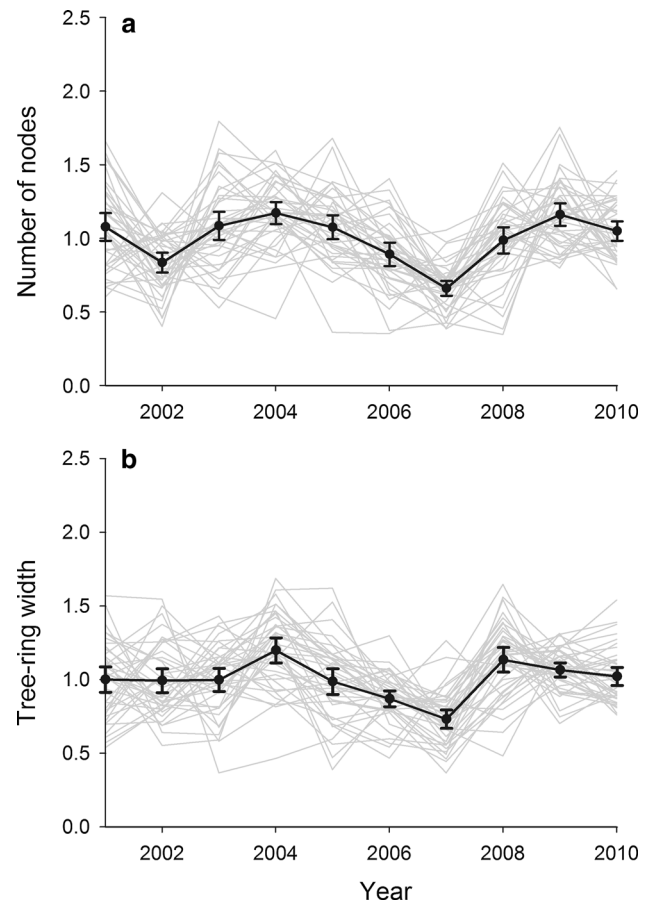


Fig. 3 Standardized interannual variations in number of nodes (a) and tree-ring width (b) for *N. pumilio* trees at La Almohadilla over the 2001–2010 period. Bold curves represent mean values (\pm the 95 % confidence interval) of these growth attributes

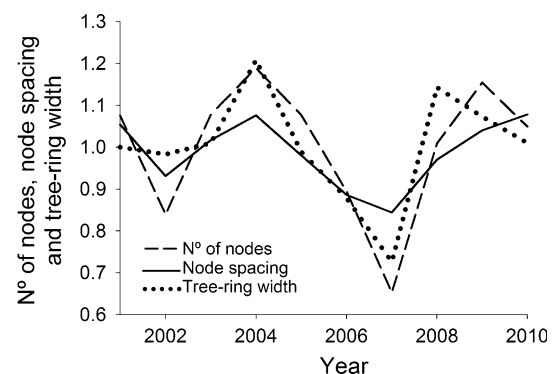


Fig. 4 Standardized interannual variations in primary (number of nodes and node spacing) and secondary growth (tree-ring width) for *N. pumilio* trees over the 2001–2010 period

expressed as deviations from the period mean over the interval 2001–2010, recorded by IANIGLA at the study site.

Table 1 Pearson correlation coefficients between standardized growth characteristics of *N. pumilio* and selected climate variables over the 2001–2010 interval

	Node spacing	Tree-ring width	Summer temperature (year ⁻¹)	Winter–early spring temperature	Summer precipitations
Number of nodes	0.98***	0.84**	0.31 ^{ns}	0.76**	0.69*
Node spacing		0.76**	0.20 ^{ns}	0.66*	0.66*
Tree-ring width			0.67*	0.73**	0.28 ^{ns}

Summer (year⁻¹) and winter–early spring temperatures are previous to the growth season and summer precipitations are concurrent with the growth season

Statistical significances between variables are indicated (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$, ^{ns} $p > 0.05$)

Results

Temporal variations in primary and secondary growth

The number of nodes per annual shoot and tree-ring widths of *N. pumilio* varied substantially over the period 2001–2010 (Fig. 3a). Variations in tree-ring width followed a similar pattern to the number of nodes, except that mean ring width did not decrease from 2001 to 2002 or increase from 2008 to 2009 (Fig. 3b).

Tree-ring width variations along the temporal sequence analyzed were positively correlated with the number and spacing of nodes, which were also positively correlated with each other (Fig. 4; Table 1).

Relationships between tree growth and climate

Variations in number and spacing of nodes per annual shoot were significantly correlated to summer precipitations (December–March) in the current growth season and to winter–early spring temperatures (June–October) at the beginning of the current growth season (Table 1). Variations in tree-ring width were significantly correlated to summer temperatures (January–March) during the previous growth season (year⁻¹) and to winter–early spring temperatures at the beginning of the current growth season (Table 1). Warmer temperatures during the winter–early spring period at the beginning of the growth season favored the formation of shoots with more and longer nodes as well as wider tree rings (e.g. 2004; Fig. 5). Opposite patterns were recorded after cold winter–early spring periods (e.g., 2007; Fig. 5). Above-average temperatures during the year⁻¹ summer were positively correlated with tree-ring width (Fig. 5c; Table 1), but not with the number and spacing of nodes of the annual shoots (Fig. 5a, b; Table 1). In contrast, total summer precipitations during the period of growth were positively correlated with the number and spacing of nodes (Fig. 5a, b; Table 1) but not with ring width (Fig. 5c; Table 1).

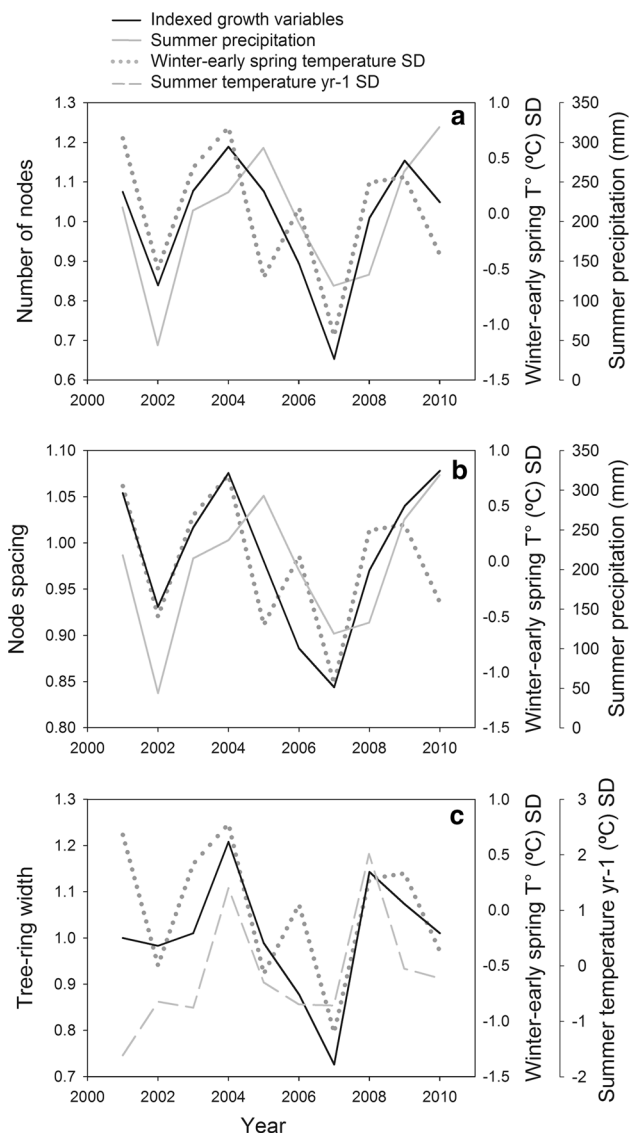


Fig. 5 Standardized growth attributes of *N. pumilio* trees: number of nodes (a), node spacing (b), and ring width for the trunk (c) over the 2001–2010 interval. Summer (year⁻¹) and winter–early spring temperatures (°C) previous to the growth season are expressed as standard deviations (SD) from the 2001–2010 period means; summer precipitations during the growth season are the total accumulated water (mm)

Regression models indicate that winter–early spring temperatures at the beginning of the growth season in combination with precipitations during the growth season accounted for 79 and 59 %, respectively, of the total variations in the number of nodes and node spacing over the 2001–2010 period (Table 2). Temperature variations in the year⁻¹ summer and winter–early spring accounted for 72 % of the total variation in tree-ring width over the same period (Table 2).

Discussion

To our knowledge, this study constitutes the first attempt to analyze the relationships between primary and secondary growth in *N. pumilio* and the effects of temperature and precipitation on both types of growth. At upper treeline, the growth of *N. pumilio* is influenced by climatic conditions preceding and concurrent with the growth season. The primary growth of *N. pumilio* is largely affected by winter–early spring temperatures at the beginning of growth, and summer precipitations in the growth season, whereas secondary growth is more sensitive to temperatures in the previous summer and in the winter–early spring period at the beginning of growth. In addition, wider tree rings are concurrent with the development of annual shoots with more nodes and longer internodes. Relationships between primary and secondary growth have rarely been explored (Paul-Victor and Rowe 2011; Cochard et al. 2005; Camarero et al. 2012; Colin et al. 2012). Some previous studies have evaluated the influence of primary growth (e.g., epicormic shoots) on the secondary growth of trees (Colin et al. 2012) and shown the influence of the physical environment (e.g., elevation, micro-topography and soil type) on both kinds of growth (Bret-Harte et al. 2002; Campioli et al. 2012). Nevertheless, the influences of temperatures and precipitations on both primary and secondary growth had not previously been considered.

Our study indicates that tree-ring width in *N. pumilio* is strongly associated with temperatures in the previous summer and in the winter–early spring period at the beginning of growth. Previous dendrochronological studies in subalpine Patagonian forests demonstrated that variations in *N. pumilio* ring width are linked to seasonal and annual variations in temperature (Villalba et al. 1997, 2003; Lara et al. 2001, 2005; Boninsegna et al. 2009). In partial agreement with our results, these studies indicated that temperature in the spring–summer period of tree-ring formation is the climatic factor most closely associated to tree-ring width (Villalba et al. 1997; Lara et al. 2005). However, as pointed out by Villalba et al. (1997), temperature variations in other periods of the year also seem to be associated with the secondary growth of *N. pumilio* at

Table 2 Stepwise multiple regression (F to include = 4.0; F to exclude = 3.9) between primary (number of nodes and node spacing) and secondary growth (tree-ring width) using summer (year⁻¹) and winter–early spring temperatures previous to the growth season and summer precipitations concurrent with the growth season as predictor variables over the 2001–2010 period

Dependent Variables	F	p	R^2 (adj.)	Independent Variables
Number of nodes	18.4	0.002	0.79	Winter–Early Spring Temp. Summer precipitation
Node spacing	7.5	0.018	0.59	Winter–Early Spring Temp. Summer precipitation
Tree-ring width	12.4	0.005	0.72	Winter–Early Spring Temp. Summer Temp. (year ⁻¹)

All three dependent variables were standardized

The components of regression model were indicated: F Fisher's statistic, p significance level, and R^2 (adj.) adjusted coefficient of determination

upper treelines, which is consistent with the present study. In contrast to previous studies (Villalba et al. 1997; Lara et al. 2005), we did not find a significant relationship between secondary growth and concurrent summer precipitations. The absent of clear relationships between precipitation and secondary growth may reflect the lack of severe dry periods at the upper treeline in summer (Fig. 1). However, this difference could also be associated with the comparatively short chronology used here, and the different periods used for comparison with climate. The effects on growth of the climate in the previous growth season may be explained by arguing that photoassimilates generated by *N. pumilio* shoots in one growth season are assigned first to reserve tissues. Such reserves would be mobilized in the following growth season to contribute in the formation of conducting tissues, including those that compose the rings of stem xylem. Other species that inhabit high-altitude communities have been found to express delayed measurable responses to climatic factors (Kibe and Masuzawa 1992). More studies regarding resource storage and re-mobilization from storage tissues to growing points in *N. pumilio* are necessary.

Previous works analyzing the influence of environmental factors on the primary growth of *N. pumilio* have mainly focused on variations in the size of shoots and axes in contrasting environments (Stecconi et al. 2010). Passo et al. (2002) related architectural variations in *N. pumilio* with climate and showed that abundant precipitation during the driest period of the year (December–March) may increase annual shoot growth (measured as number and spacing of nodes). For years with very low summer precipitations,

these authors found remarkably low number and spacing of nodes per annual shoot. It has been documented that the largest shoots of young *N. pumilio* and *N. dombeyi* trees grow in spring through the extension of preformed organs, and in summer through the development of neoformed organs (Souza et al. 2000; Puntieri et al. 2000). Therefore, these species may respond to abundant summer precipitations through neoformation. Low humidity in summer may induce the death of the apex and some distal leaves in the shoots, thus limiting the expression of neoformation and, therefore, the number of nodes of the annual shoots in *N. pumilio* (Passo et al. 2002) and other South American *Nothofagus* species (Puntieri et al. 1998, 1999; Barthélémy et al. 1999). Although no summer water deficits were recorded over the study period (Fig. 1), water balance models reveal some stress during few weeks or even a month for some years (e.g., 2002 and 2007, unpublished data; see also Lara et al. 2005). Due to the low level of drought hardiness of recently extended leaves and internodes, primary growth could be more sensitive than secondary growth to short periods of water shortage during the growing season.

The analysis of interannual variations in node spacing and its relationship with environmental conditions contributes to our understanding of the morphogenetic processes involved in primary growth. In this study, we showed that both summer precipitations and winter–early spring temperatures were positively correlated with the mean node spacing of annual shoots. In *N. pumilio*, shoots with a high mean node spacing have a high degree of neoformation, while shoots with low node spacing are entirely preformed (Souza et al. 2000). In consequence, the development of shoots with long node spacings in growth seasons with abundant precipitations (e.g., years 2004 and 2009; Fig. 5) would be indicative of high extents of neoformation, whereas the development of shoots with short node spacings in periods with low summer precipitation (e.g., 2002 and 2007; Fig. 5) would indicate a predominantly preformed nature of shoots. Our results support the idea that plants with the ability to add nodes by neoformation have developed a strategy for the exploitation of favorable environmental conditions during the growth season (Davidson and Remphrey 1994; Guédon et al. 2006). The relationship between winter–early spring temperatures and node spacing can be associated with a possible temperature mediated stimulus for the extension of preformed internodes and/or the activation of neoformation. Additional studies under controlled conditions are required for a more explicit evaluation of the role of environmental factors on the developmental processes involved in annual shoot growth. Likewise, the examination of node spacing along annual shoots is required to separate the preformed and neoformed parts in each shoot.

The positive influence of warmer winter–early spring temperatures on the primary and secondary growths of *N. pumilio* may be associated with early snowpack melting in subalpine *N. pumilio* forests. Villalba et al. (1997) showed that winter and spring temperatures control the snowpack duration on the ground, and therefore the length of the growing period, which is the most influential environmental factor modulating the growth of *N. pumilio* at the upper limit of its distribution. Specific local conditions at each site, such as solar radiation and wind exposure, influence snow accumulation and persistence (Wardle 1998), introducing individual differences in the responses of tree growth at similar elevations. Under cold spring conditions, the snowpack remains for a longer period, delaying bud sprouting and negatively affecting shoot extension and ring growth. Warmer winter–early springs result in the earlier onset and consequent extension of the growth season. In addition, warmer temperatures at the upper treeline favor stomata conductance, increase photosynthetic rate and carbon fixation (Srur et al. 2008).

For the Patagonian Andes, general circulation models of the atmosphere (GCMs) predict a mean summer temperature increase of 1.5–2.0 °C and a 10–20 % decrease in summer precipitation by the end of the 21st century (IPCC 2007). Based on this scenario, higher rates of growth in the upper *N. pumilio* treelines would be expected as shorter snowpack durations would lead to longer growth seasons. However, warmer and drier conditions during summer would increase water deficit, thus reducing neoformation and increasing the frequency of death in distal shoot portions. In consequence, longer growth periods would favor the primary growth of *N. pumilio* in the wettest areas of its distribution along the Andes. Similarly, although future warmer summers may increase secondary growth at the upper treeline, as indicated here, the increased water deficit at drier sites could be detrimental to radial growth, reducing the potentially beneficial effects of longer growth seasons. It would be expected that future environmental changes may affect the growth dynamics of the Andean–Patagonian forests through the introduction of deviations from the historical patterns of growth, changes in disturbance regimes, and shifts in forest distribution (Villalba and Veblen 1998; Villalba et al. 2005; Veblen et al. 2011). Our study illustrates how the modulation of *N. pumilio* growth by climatic variations is reflected in the plastic responses in growth patterns to environmental changes and provides insights as to how plant growth dynamics may be modified by future climate changes.

Author contribution statement Amaru Magnin: field work, sampling design, data analyses and manuscript writing. Javier Puntieri: field work, sampling design and manuscript writing. Ricardo Villalba: sampling design, data analyses and manuscript writing.

Acknowledgments The authors thank Dr. Brian Luckman for reviewing the manuscript and the Administración de Parques Nacionales, Argentina, for authorizing the sampling within Nahuel Huapi National Park. This study was partially funded by Universidad Nacional del Comahue (B 138), CONICET (PIP112-200801-1026 and PIP 112-2011010-0809), the Inter-American Institute for Global Change Research (IAI) through CRN2047, supported by and the US National Science Foundation (GEO-0452325), and the Australian Research Council (ARC DP120104320).

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

References

- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg E (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecol Manag* 259(4):660–684. doi:[10.1016/j.foreco.2009.09.001](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001)
- Anderegg WR, Kane JM, Anderegg LD (2013) Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nat Clim Change* 3:30–36. doi:[10.1038/nclimate1635](https://doi.org/10.1038/nclimate1635)
- Andreu L, Gutiérrez E, Macías M, Ribas M, Bosch O, Camarero JJ (2007) Climate increases regional tree-growth variability in Iberian pine forests. *Global Change Biol* 13(4):804–815. doi:[10.1111/j.1365-2486.2007.01322.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01322.x)
- Barthélémy D, Caraglio Y (2007) Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny. *Ann Bot* 99(3):375. doi:[10.1093/aob/mcl260](https://doi.org/10.1093/aob/mcl260)
- Barthélémy D, Puntieri J, Brion C, Raffaele E, Marino J, Martínez P (1999) Características morfológicas y arquitecturales de las especies de *Nothofagus* Blume (Fagaceae) del norte de la Patagonia Argentina. *Bol Soc Arg Bot* 34:29–38
- Beck CB (2010) An introduction to plant structure and development: plant anatomy for the twenty-first century. Cambridge University Press, Cambridge
- Bell AD (2008) Plant form: an illustrated guide to flowering plant morphology. Timber Press, Portland
- Boninsegna J, Argollo J, Aravena J, Barichivich J, Christie D, Ferrero M, Lara A, Le Quesne C, Luckman B, Masiokas M, Morales M, Oliveira J, Roig F, Srur A, Villalba R (2009) Dendroclimatological reconstructions in South America: a review. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 281(3):210–228. doi:[10.1016/j.palaeo.2009.07.020](https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.07.020)
- Bret-Harte MS, Shaver GR, Chapin FS III (2002) Primary and secondary stem growth in arctic shrubs: implications for community response to environmental change. *J Ecol* 90(2):251–267
- Camarero J, Palacio S, Montserrat-Martí G (2012) Contrasting seasonal overlaps between primary and secondary growth are linked to wood anatomy in Mediterranean sub-shrubs. *Plant Biol*. doi:[10.1111/j.1438-8677.2012.00702.x](https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2012.00702.x)
- Campioli M, Leblans N, Michelsen A (2012) Stem secondary growth of tundra shrubs: impact of environmental factors and relationships with apical growth. *Arct Antarct Alp Res* 44(1):16–25. doi:[10.1657/1938-4246-44.1.16](https://doi.org/10.1657/1938-4246-44.1.16)
- Cochard H, Coste S, Chanson B, Guehl JM, Nicolini E (2005) Hydraulic architecture correlates with bud organogenesis and primary shoot growth in beech (*Fagus sylvatica*). *Tree Physiol* 25(12):1545–1552
- Colin F, Sanjines A, Fortin M, Bontemps J-D, Nicolini E (2012) *Fagus sylvatica* trunk epicormics in relation to primary and secondary growth. *Ann Bot* 110(5):995–1005. doi:[10.1093/aob/mcs178](https://doi.org/10.1093/aob/mcs178)
- Conti H (1998) Características climáticas de la Patagonia. In: Correa M (ed) Flora Patagónica, vol 8. INTA, Buenos Aires, pp 31–47
- Cook E (1985) A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. Dissertation, University of Arizona, Tucson
- Davidson CG, Remphrey WR (1994) Shoot neof ormation in clones of *Fraxinus pennsylvanica* in relation to genotype, site and pruning treatments. *Trees Struct Funct* 8(4):205–212
- Dimitri MJ (1972) La región de los bosques andino-patagónicos: sinopsis general. INTA, Buenos Aires
- Evert RF (2008) Esau anatomía vegetal. Meristemos, células y tejidos de las plantas: su estructura, función y desarrollo. Omega, Barcelona
- Frangi JL, Barrera MD, Richter LL, Lugo AE (2005) Nutrient cycling in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *Forest Ecol Manag* 217(1):80–94. doi:[10.1016/j.foreco.2005.05.051](https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.051)
- Fritts H (1976) Tree rings and climate. Elsevier, New York
- García S, Puntieri J, Vobis G (2006) Morphology and anatomy of the shoot apex of *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae) along a year. *Bol Soc Arg Bot* 41:15–23
- Guédon Y, Puntieri J, Sabatier S, Barthélémy D (2006) Relative extents of preformation and neof ormation in tree shoots: analysis by a deconvolution method. *Ann Bot* 98(4):835–844. doi:[10.1093/aob/mcl164](https://doi.org/10.1093/aob/mcl164)
- Hallé F, Oldeman RAA, Tomlinson PB (1978) Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, Berlin
- Hamann A, Wang T (2006) Potential effects of climate change on ecosystem and tree species distribution in British Columbia. *Ecology* 87(11):2773–2786
- Heuret P, Meredieu C, Coudurier T, Courdier F, Barthélémy D (2006) Ontogenetic trends in the morphological features of main stem annual shoots of *Pinus pinaster* (Pinaceae). *Am J Bot* 93(11):1577–1587. doi:[10.3732/ajb.93.11.1577](https://doi.org/10.3732/ajb.93.11.1577)
- Hill RS, Dettmann ME (1996) Origin and Diversification of the Genus *Nothofagus*. In: Veblen TT, Hill RS, Read J (eds) The ecology and biogeography of Nothofagus forests, vol 2. Yale University Press, New Haven, pp 11–24
- IPCC (2007) Climate change 2007: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: Core Writing Team Pachauri RK, Reisinger A (eds). Geneva, pp 104
- Kibe T, Masuzawa T (1992) Seasonal changes in the amount of carbohydrates and photosynthetic activity of *Pinus pumila* Regel on alpine in central Japan. *Polar Biol* 5:118–124
- Kozłowski TT (1971) Growth and development of trees. Seed germination, ontogeny and shoot growth, vol I. Academic Press, London
- Lara A, Aravena JC, 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(6):925–936. doi:[10.1139/cjfr-31-6-925](https://doi.org/10.1139/cjfr-31-6-925)
- Lara A, Villalba R, Wolodarsky-Franke A, Aravena JC, Luckman BH, Cuq E (2005) Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at tree line along its latitudinal range (35°40'–55°S) in the Chilean Andes. *J Biogeogr* 32(5):879–893. doi:[10.1111/j.1365-2699.2005.01191.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01191.x)
- Magnin A, Grosfeld J, Barthélémy D, Puntieri J (2012) Bud and shoot structure may relate to the distribution area of South American Proteaceae tree species. *Flora Morphol Distrib Funct Ecol Plants* 207(8):599–606. doi:[10.1016/j.flora.2012.05.001](https://doi.org/10.1016/j.flora.2012.05.001)
- Parmesan C (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. doi:[10.2307/annurev.ecolsys.37.091305.30](https://doi.org/10.2307/annurev.ecolsys.37.091305.30)

- Passo A, Puntieri J, Barthélémy D (2002) Trunk and main-branch development in *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae): a retrospective analysis of tree growth. *Can J Bot* 80(7):763–772. doi:10.3732/ajb.2007333
- Paul-Victor C, Rowe N (2011) Effect of mechanical perturbation on the biomechanics, primary growth and secondary tissue development of inflorescence stems of *Arabidopsis thaliana*. *Ann Bot* 107(2):209–218. doi:10.1093/aob/mcq227
- Puntieri J, Barthélémy D, Martínez P, Raffaele E, Brion C (1998) Annual-shoot growth and branching patterns in *Nothofagus dombeyi* (Fagaceae). *Can J Bot* 76(4):673–685. doi:10.1139/b98-041
- Puntieri J, Raffaele E, Martínez P, Barthélémy D, Brion C (1999) Morphological and architectural features of young *Nothofagus pumilio* (Poep. & Endl.) Krasser (Fagaceae). *Bot J Linn Soc* 130(4):395–410. doi:10.1111/j.1095-8339.1999.tb00529.x
- Puntieri J, Souza MS, Barthélémy D, Brion C, Nuñez M, Mazzini C (2000) Preformation, neoformation, and shoot structure in *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Can J Bot* 78(8):1044–1054. doi:10.1139/b00-069
- Rusch VE (1993) Altitudinal variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Rev Chil Hist Nat* 66:131–141
- Schulman E (1956) Dendroclimatic changes in semiarid America. University of Arizona Press, Tucson
- Souza M, Puntieri J, Barthélémy D, Brion C (2000) Bud content and its relation to shoot size and structure in *Nothofagus pumilio* (Poep. et Endl.) Krasser (Nothofagaceae). *Ann Bot* 85(4):547. doi:10.1006/anbo.1999.1097
- Srur AM, Villalba R, Villagra PE, 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. *Rev Chil Hist Nat* 81(2):239–256
- Stecconi M, Puntieri J, Barthélémy D (2010) An architectural approach to the growth forms of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) along an altitudinal gradient. *Botany* 88(8):699–709. doi:10.1139/B10-040
- Stokes M, Smiley T (1968) An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago
- Valladares F, Sanchez-Gomez D, Zavala MA (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *J Ecol* 94(6):1103–1116. doi:10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x
- Veblen TT, Holz A, Paritsis J, Raffaele E, Kitzberger T, Blackhall M (2011) Adapting to global environmental change in Patagonia: what role for disturbance ecology? *Austral Ecol* 36(8):891–903. doi:10.1111/j.1442-9993.2010.02236.x
- Villalba R, Veblen TT (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in Northern Patagonia. *Ecology* 79(8):2624–2640. doi:10.1890/0012-9658(1998)079[2624:IOLSCV]2.0.CO;2
- Villalba R, Boninsegna JA, Veblen TT, Schmelter A, Rubulis S (1997) Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of Northern Patagonia. *Clim Chang* 36(3):425–454. doi:10.1023/A:1005366317996
- Villalba R, Lara A, Boninsegna JA, Masiokas M, Delgado S, Aravena JC, Roig FA, Schmelter A, Wolodarsky A, Ripalta A (2003) Large-scale temperature changes across the Southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Clim Chang* 59(1):177–232. doi:10.1007/978-94-015-1252-7_10
- Villalba R, Masiokas M, Kitzberger T, Boninsegna J (2005) Biogeographical consequences of recent climate changes in the Southern Andes of Argentina. In: Reasoner HUM (ed) Global changes and mountain regions. Springer, Switzerland, pp 157–168
- Villalba R, Lara A, Masiokas MH, Urrutia R, Luckman BH, Marshall GJ, Mundo IA, Christie DA, Cook ER, Neukom R (2012) Unusual Southern Hemisphere tree growth patterns induced by changes in the Southern Annular Mode. *Nat Geosci* 5(11):793–798. doi:10.1038/NGEO1613
- Walter H, Lieth H (1960) Klimadiagramm-Weltatlas. Gustav Fischer, Jena
- Wardle P (1998) Comparison of alpine timberlines in New Zealand and the Southern Andes. In: Lynch R (ed) Ecosystems, entomology & plants, vol 48. Royal Society of New Zealand Miscellaneous Publications, Wellington, pp 69–90