

Influencias de las variaciones en el clima y en la concentración de CO₂ sobre el crecimiento de *Nothofagus pumilio* en la Patagonia

Influences of climatic and CO₂ concentration changes on radial growth of *Nothofagus pumilio* in Patagonia

ANA M. SRUR^{1*}, RICARDO VILLALBA¹, PABLO E. VILLAGRA¹ & DIETRICH HERTEL²

¹ Departamento de Dendrocronología e Historia Ambiental, IANIGLA-CCT-MENDOZA-CONICET, Avenida Ruiz Leal s/n, Parque General San Martín, Mendoza, Argentina

² Departamento de Ecología e Investigaciones Ecosistémicas, Instituto Albrecht-von-Haller de Botánica, Universidad de Göttingen, Alemania;

*e-mail para correspondencia: asrur@lab.cricyt.edu.ar

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue evaluar las relaciones entre las variaciones en el clima y en la concentración de CO₂ durante el siglo XX con el crecimiento radial y la eficiencia en el uso del agua en los bosques de *Nothofagus pumilio* a lo largo de un gradiente altitudinal, en El Chaltén (49°22' S), Santa Cruz, Argentina. Se empleó una combinación de técnicas dendrocronológicas e isotópicas. Los patrones de crecimiento radial a lo largo del gradiente altitudinal reflejan las tendencias climáticas registradas en la zona durante el siglo XX. El crecimiento de los árboles ubicados en el límite superior muestra una tendencia positiva en respuesta al incremento regional de las temperaturas. Por el contrario, los bosques en contacto con la estepa patagónica presentan, en respuesta a una intensificación del déficit hídrico, una tendencia negativa de crecimiento durante el siglo pasado. Los árboles creciendo en bosques mésicos ubicados en alturas intermedias muestran una tendencia levemente negativa no significativa. Los valores de δ¹³C reflejan en qué medida el contenido de humedad en el suelo regula en forma diferencial los procesos de conductancia estomática y tasa fotosintética a lo largo del gradiente altitudinal. En sitios donde el déficit hídrico varía desde leve a muy marcado, la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA) parece estar influenciada por la disponibilidad de agua en el suelo. La relación entre la EIUA y las variables climáticas es más clara en sitios con reducido estrés hídrico. En sitios secos, el estrés hídrico muy marcado reduciría la tasa fotosintética en grado tal que el crecimiento no podría ser compensado por el aumento en EIUA. En contraste con el concepto tradicional en dendrocronología que postula una relación más estrecha entre el crecimiento radial y las variaciones climáticas en los bosques ecotonaes, los valores isotópicos de δ¹³C representan más claramente las variaciones de la disponibilidad hídrica en sitios mésicos.

Palabras clave: Andes patagónicos, dendrocronología, eficiencia en el uso del agua, isótopos estables del carbono.

ABSTRACT

Influences of climate and CO₂ concentration variations during the last century on radial growth and water-use efficiency of *Nothofagus pumilio* were evaluated along an altitudinal gradient in El Chaltén (49°22' S), Santa Cruz, Argentina. We used a combination of dendrochronological and isotopic techniques. Tree growth in the upper treeline shows a positive trend concurrent with increasing regional temperatures. In contrast, due to a gradual increase in water deficits, the rate of radial growth in the xeric forest-steppe ecotone has decreased in the past 100 years. Intermediate-elevation trees from mesic forests show a weak, non-significant negative trend in radial growth during the same interval. δ¹³C reflects soil moisture variations with elevation and its differential influence on stomatal conductance and photosynthetic rate processes. In sites with reduced to severe water deficits, the intrinsic water-use efficiency (IWUE) appears to be influenced by the amount of water in the soil. However, the relationship between IWUE and climate is more obvious in sites with reduced water stress. In drier sites, the photosynthetic rate is severely limited by water deficits so that the reduction in radial growth is not compensated by the increase in IWUE. In contrast with the traditional assumption in dendrochronology indicating that the strong relationships between radial growth and climate are recorded at the forest ecotones, the variations in δ¹³C better reflect water deficits at intermediate mesic forests.

Key words: dendrochronology, Patagonian Andes, stable carbon isotopes, water use efficiency.

INTRODUCCIÓN

Los escenarios de cambios climáticos más probables para el siglo XXI han sido estimados a partir de los Modelos de Circulación General de la Atmósfera (GCMs) que predicen los cambios en la temperatura y la precipitación en respuesta al aumento de gases de tipo invernadero en la atmósfera y otros forzantes del clima global (IPCC 2001). Para la región de los Andes patagónicos, los GCMs estiman que el aumento de las temperaturas de verano para fines del siglo XXI oscilará entre 1 y 2,5 °C, acompañado por una reducción de las precipitaciones estivales, que dependiendo de la ubicación geográfica, oscilará entre el 10 y el 20 % (IPCC 2001). Aun cuando los cambios climáticos futuros serán de mayor magnitud que los registrados en los últimos 100 años, ya se han documentado cambios en la dinámica de los bosques patagónicos en respuesta al clima del siglo XX (Villalba & Veblen 1998, Villalba et al. 2005). Los futuros cambios en el clima afectarán en mayor grado la dinámica de los ecosistemas andino-patagónicos que los cambios documentados recientemente, induciendo, muy probablemente, desplazamientos de las masas boscosas hacia zonas donde existan las condiciones ambientales más adecuadas para el desarrollo del bosque.

Por otro lado, es importante conocer cuáles serán las respuestas de la vegetación al aumento progresivo de CO₂ en la atmósfera y cómo interactuarán estas respuestas con las resultantes del cambio climático, de modo que podamos estimar en forma precisa las variaciones espaciales futuras en la distribución de las masas forestales. Los niveles de CO₂ en la atmósfera, que rondaban las 280 ppm en el período preindustrial (aproximadamente 1850), alcanzan 380 ppm en la actualidad, y se estima que a fines del siglo XXI llegarán, dependiendo de los escenarios de emisión, a niveles entre las 600 y 800 ppm (IPCC 2001). Numerosos trabajos indican que los vegetales se beneficiarán en respuesta al incremento de CO₂ atmosférico durante el transcurso del siglo XXI (Jarvis et al. 1989, Hamilton et al. 2002, Körner et al. 2005, entre otros). Se espera que la mayor concentración de CO₂ en la atmósfera reduzca el grado de apertura estomática necesaria para captar una determinada cantidad de carbono atmosférico. Por lo tanto, cabe esperar un

aumento en la eficiencia del uso del agua, es decir, una mayor cantidad de CO₂ captado por unidad de agua transpirada. Varios autores (Polley et al. 1993, Bert et al. 1997, entre otros) mostraron que el aumento en la eficiencia en el uso del agua se ve reflejado en un incremento de la biomasa, que resulta del aumento en la cantidad de CO₂ asimilado por las plantas. No obstante, estudios recientes postulan que este proceso de “fertilización por CO₂” difícilmente compensará las pérdidas en el crecimiento producto del cambio climático y sostienen que en algunos casos su efecto será nulo en el largo plazo (Körner et al. 2005).

Bajo este panorama de cambios ambientales, el estudio de la dinámica de los bosques y sus respuestas a los cambios ambientales ocurridos en los últimos años permitirá predecir los efectos que los cambios futuros en el clima y en la composición atmosférica tendrán sobre la vegetación regional. Con el objeto de precisar en el largo plazo las respuestas ecofisiológicas y, por lo tanto, la magnitud de los cambios en la distribución de *Nothofagus pumilio*, la especie leñosa dominante de los bosques subandinos, resulta de interés establecer si los cambios climáticos recientes han afectado el crecimiento de esta especie en forma diferencial a lo largo de su distribución latitudinal o altitudinal, y si el aumento observado del CO₂ en la atmósfera durante los últimos 100-150 años ha tenido algún efecto sobre la eficiencia en el uso del agua de esta especie.

Nuestra hipótesis propone que las variaciones en el clima y en la composición atmosférica durante el siglo XX han afectado las velocidades de crecimiento y la eficiencia en el uso del agua de *N. pumilio* en forma diferencial a largo de gradientes ambientales. En el límite superior de los bosques templados de *N. pumilio* la temperatura es el factor limitante del crecimiento (Villalba et al. 1997, Lara et al. 2005). El aumento de las temperaturas durante el siglo XX habría favorecido el crecimiento de los individuos ubicados en el sector superior del bosque. Por el contrario, en ambientes relativamente secos, tales como el sector norte del área de distribución de *N. pumilio* (36-37° S), el crecimiento radial estaría regulado por las variaciones interanuales de la precipitación (Lara et al. 2005). Por ello, la disminución en

la precipitación y el aumento en la temperatura regional registrados durante el siglo XX deberían haber reducido el crecimiento de los individuos del bosque de *N. pumilio* en los ambientes más secos de su distribución. Sin embargo, esta reducción del crecimiento en el límite inferior del bosque podría haber sido compensada, en alguna medida, por el aumento en la eficiencia del uso del agua debido al incremento gradual del CO₂ desde mediados del siglo XIX. En base a estos supuestos, cabría esperar un aumento más marcado en la eficiencia del uso de agua en el bosque inferior donde la disponibilidad de agua es el factor limitante para el crecimiento.

El objetivo de este trabajo es explorar las relaciones entre las variaciones en el clima y en la concentración de CO₂ durante el siglo XX con el crecimiento radial y la eficiencia en el uso del agua en el bosque de *Nothofagus pumilio* a lo largo de un gradiente altitudinal, localizado en El Chaltén, Santa Cruz, Argentina. Para lograr estos objetivos se empleó una combinación de técnicas dendrocronológicas e isotópicas.

Los registros dendrocronológicos proveen series, con resolución anual, del crecimiento radial en leñosas. Estas series pueden ser usadas para estimar la variabilidad ambiental en diferentes escalas temporales (Villalba et al. 1998). Las variaciones en los isótopos estables

presente en los anillos de los árboles proveen información valiosa para reconstruir los cambios de las relaciones hídricas de las plantas con resolución anual (Francey 1981, Stuiver & Braziunas 1987, Leavitt & Long 1989, Leavitt 2002). Sin embargo, el número de estudios isotópicos en anillos de árboles en América del Sur es muy reducido (Leavitt & Lara 1994, Roig et al. 2006) y existen muy pocos trabajos que exploran la influencia de las diferencias en altura sobre las tasas de isótopos de carbono en anillos de árboles (Treydte et al. 2001).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Nuestra área de estudio se encuentra ubicada en la vertiente este de los Andes patagónicos del sur, específicamente en los bosques de *Nothofagus pumilio* en las cercanías de la localidad de El Chaltén (49°22' S; 72°55' O), Santa Cruz, Argentina (Fig. 1). Los bosques se extienden a lo largo un gradiente altitudinal desde los 500 a los 1.150 m de altitud donde se registran variaciones no solo en la temperatura sino también en la precipitación. Dataloggers a lo largo del transecto altitudinal

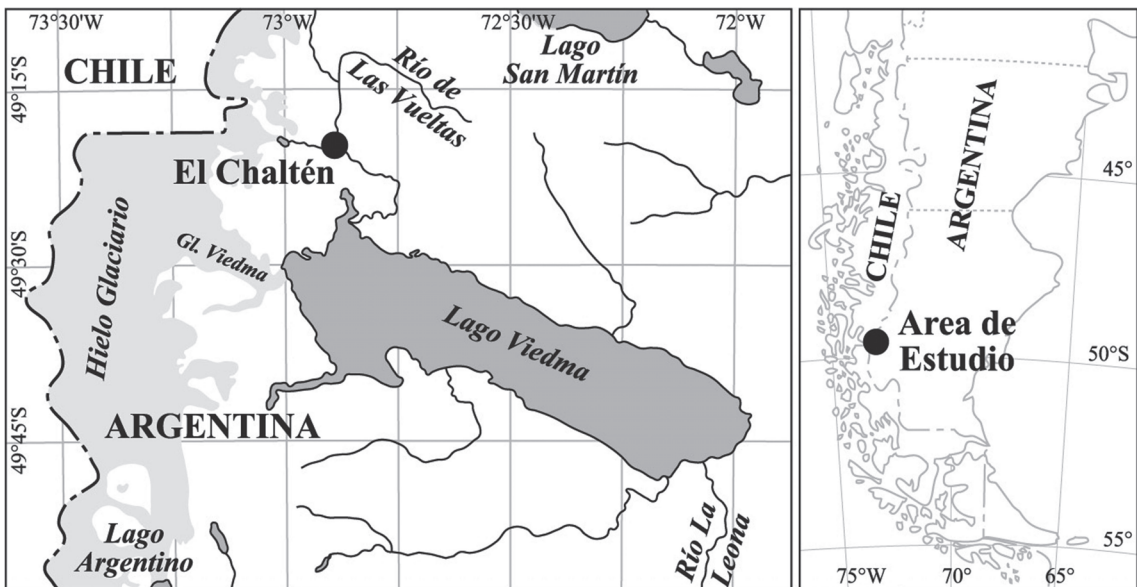


Fig. 1: Mapa con la ubicación del sitio de muestreo.

Map showing the location of the sampling site.

indican que la temperatura media anual disminuye desde 6 °C a 760 m de altitud a menos de 2 °C a 1.100 m de altitud. A su vez, el gradiente altitudinal se extiende desde un ambiente relativamente seco (humedad relativa media 63 %) en el ecotono entre la estepa y el bosque a uno relativamente húmedo (humedad relativa media cercana a 79 %) en el límite superior del bosque en contacto con los prados andinos de altura. Datos meteorológicos de la estación de guardaparques de El Chaltén (500 m de altitud), Parque Nacional Los Glaciares, ubicada en el ecotono estepa-bosque indican una precipitación media anual de 439 mm, uniformemente repartida durante todo el año y una temperatura media de 7 °C.

Muestreo

En este gradiente ambiental se establecieron parcelas de muestreo, tres en el bosque abierto que limita con la estepa (760 m de altitud), tres en el bosque medio (950 m de altitud) y dos en el bosque achaparrado en contacto con el pastizal de altura (1.100 m de altitud). El tamaño de las parcelas de muestreo varió según la densidad de los bosques, pero en todos los casos el número de árboles muestreados fue igual o mayor a 40 individuos. En el bosque inferior el tamaño de las parcelas varió entre 800 y 1.000 m², en el bosque medio entre los 400 y 800 m², mientras que el bosque superior con alta densidad de individuos, las parcelas fueron de 100 m². Todos los ejemplares de las parcelas fueron muestreados con barrenos de incrementos. En el laboratorio, las muestras se montaron sobre placas de madera, se pulieron y dataron bajo lupa, según la técnica propuesta por Stokes & Smiley (1968). El espesor de los anillos de crecimiento fue medido utilizando una maquina Velmex cuya precisión es de 0,001 mm. Se utilizó el programa COFECHA (Holmes 1983) para detectar los errores de medición y fechado. El programa TURBO ARSTAN (Cook 1985) fue empleado para desarrollar las cronologías. Este programa genera cronologías combinando las series estandarizadas de ancho de anillos con una estimación robusta de los valores medios. La estandarización ajusta las series de ancho de anillos observados a una curva o línea de tendencia y genera un índice adimensional a partir de la división del ancho de anillo

observado por el valor esperado. Para evitar introducir tendencias artificiales en las series temporales que pudieran alterar las tendencias reales de crecimiento, el ancho de anillos fue estandarizado empleando un ajuste lineal equivalente al valor medio de la serie considerada. La estandarización permite promediar los índices de anchos de anillos de la cronología, sin que el promedio sea dominado por los individuos de mayor crecimiento. Por lo tanto, en este estudio, las cronologías finales constituyen series temporales que representan las variaciones interanuales en el crecimiento radial de *N. pumilio* a lo largo del gradiente ambiental.

Análisis isotópico

Muestras provenientes de tres árboles en cada bosque fueron procesadas para determinar las variaciones interanuales en $\delta^{13}\text{C}$ con un espectrómetro de masa, en el Centro de Investigaciones en Isótopos Estables de la Universidad de Goettingen, Alemania. Para esto se separaron los anillos de cada muestra con ayuda de bisturí bajo lupa. Cada anillo fue analizado en forma independiente. El período analizado para los bosques inferior y medio fue 1850-2003, mientras que para el bosque superior con individuos de menor edad, el análisis isotópico abarcó el intervalo 1920-2002.

A partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del CO₂ atmosférico de McCarroll & Loader (2004) y los obtenidos de las muestras, se calculó el valor de discriminación (Δ) considerando la ecuación (1).

$$\Delta = \frac{\delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_m}{1 + \delta^{13}\text{C}_m/1000} \approx \delta^{13}\text{C}_a - \delta^{13}\text{C}_m, \quad (1)$$

donde $\delta^{13}\text{C}_a$ y $\delta^{13}\text{C}_m$ son los valores isotópicos del CO₂ atmosférico y de la muestra, respectivamente.

Farquhar et al. (1982) describen la dependencia del discriminante sobre las propiedades fisiológicas de las plantas, en particular sobre la relación entre las concentraciones intracelulares y ambientales del CO₂:

$$\Delta = a + (b - a) \frac{c_i}{c_a}, \quad (2)$$

donde a ($= 4,4 \%$) es la fracción producto de la difusión de CO_2 desde la atmósfera hacia el espacio intracelular, b ($= 28 \%$) es la fracción producto de la discriminación por parte de la RUBISCO en contra del $^{13}\text{CO}_2$, c_i y c_a representan las concentraciones de CO_2 en el espacio intracelular y en la atmósfera, respectivamente.

La eficiencia en el uso del agua depende tanto de la tasa fotosintética (A) como de la conductancia estomática (g) y se la expresa según la siguiente ecuación

$$EUA = \frac{A}{g} \quad (3)$$

Por otro lado, la eficiencia intrínseca en el uso del agua ($EIUA$), medida de la tasa neta de fotosíntesis (A) sobre la conductancia de vapor de agua ($g_{\text{H}_2\text{O}}$), está dada por (Ehleringer & Cerling 1995).

$$EIUA = \frac{A}{g_{\text{H}_2\text{O}}} \quad (4)$$

siguiendo la ley de Fick

$$A = g_{\text{CO}_2} (c_a - c_i), \quad (5)$$

donde g_{CO_2} representa la conductancia del CO_2 en la hoja, y dado que $g_{\text{H}_2\text{O}}$, la conductancia del vapor de agua en la hoja es $1,6 g_{\text{CO}_2}$, el Δ puede relacionarse con $A/g_{\text{H}_2\text{O}}$ de la siguiente forma

$$\Delta(\%) = a + \frac{1,6}{c_a} \frac{A}{g_{\text{H}_2\text{O}}} (b - a) \quad (6)$$

combinando las ecuaciones (4) y (6) se procedió a calcular la eficiencia intrínseca en el uso del agua ($EIUA$).

$$EIUA = \frac{c_a (b - \Delta)}{1,6 (b - a)} \quad (7)$$

Análisis estadísticos

Tanto los valores de crecimiento radial como los de las variables isotópicas se correlacionaron con datos de temperatura y precipitación regional, calculados a partir de las estaciones de Balmaceda, Punta Arenas, Río Gallegos, Lago Argentino y Ushuaia. Para establecer la significancia estadística de las relaciones entre las diferentes variables, el número de observaciones (N) en el cálculo de los coeficientes de correlación (r) fue corregido empleando el N efectivo (N^*_{ef} ,

Bretherton et al. 1999), que resulta de considerar la persistencia en las series temporales. Las variaciones de alta frecuencia entre series fueron comparadas empleando primeras diferencias, las que al calcular las diferencias entre dos años consecutivos elimina las tendencias de largo plazo presente en las series y provee un estimador más preciso del grado de similitud en los cambios interanuales. Estos ajustes fueron necesarios considerando los altos valores de autocorrelación presentes en nuestros datos, particularmente en los registros isotópicos y la serie de CO_2 atmosférico.

RESULTADOS

Variaciones temporales en el crecimiento

El crecimiento radial de los árboles en el bosque superior registró una marcada tendencia positiva durante el siglo XX (Fig. 2A). Esta tendencia explica el 16 % ($P < 0,0001$) de la variación en el crecimiento. Por el contrario, en el bosque ubicado en el límite inferior la tendencia fue negativa explicando un 25 % de la disminución en el crecimiento ($P < 0,0001$) durante el mismo período (Fig. 2A). El bosque medio presenta una leve tendencia negativa no significativa en el crecimiento, que se acentúa particularmente en los últimos 40 años (Fig. 2A). No obstante, el bosque medio presenta un patrón de crecimiento radial similar al registrado en el bosque inferior, ya sea en las tendencias de largo plazo ($r = 0,39$; $n = 154$; $N^*_{\text{ef}} = 49$; $P < 0,01$; Tabla 1), y en particular en las variaciones interanuales o de corto plazo (primeras diferencias $r = 0,58$; $n = 153$; $N^*_{\text{ef}} = 94$; $P < 0,01$; Tabla 1).

Variaciones temporales de los contenidos isotópicos

El $\delta^{13}\text{C}$ disminuyó en los tres niveles altitudinales analizados y esta tendencia se acentuó a partir de 1960. Durante el período 1850-1959, la disminución del $\delta^{13}\text{C}$ atmosférico explica el 57 y 59 % en la reducción del $\delta^{13}\text{C}$ en los árboles ubicados en los bosques medio e inferior respectivamente. Para el período 1960-2003, $\delta^{13}\text{C}$ atmosférico explica el 36, 1 y 49 % de las variaciones en el

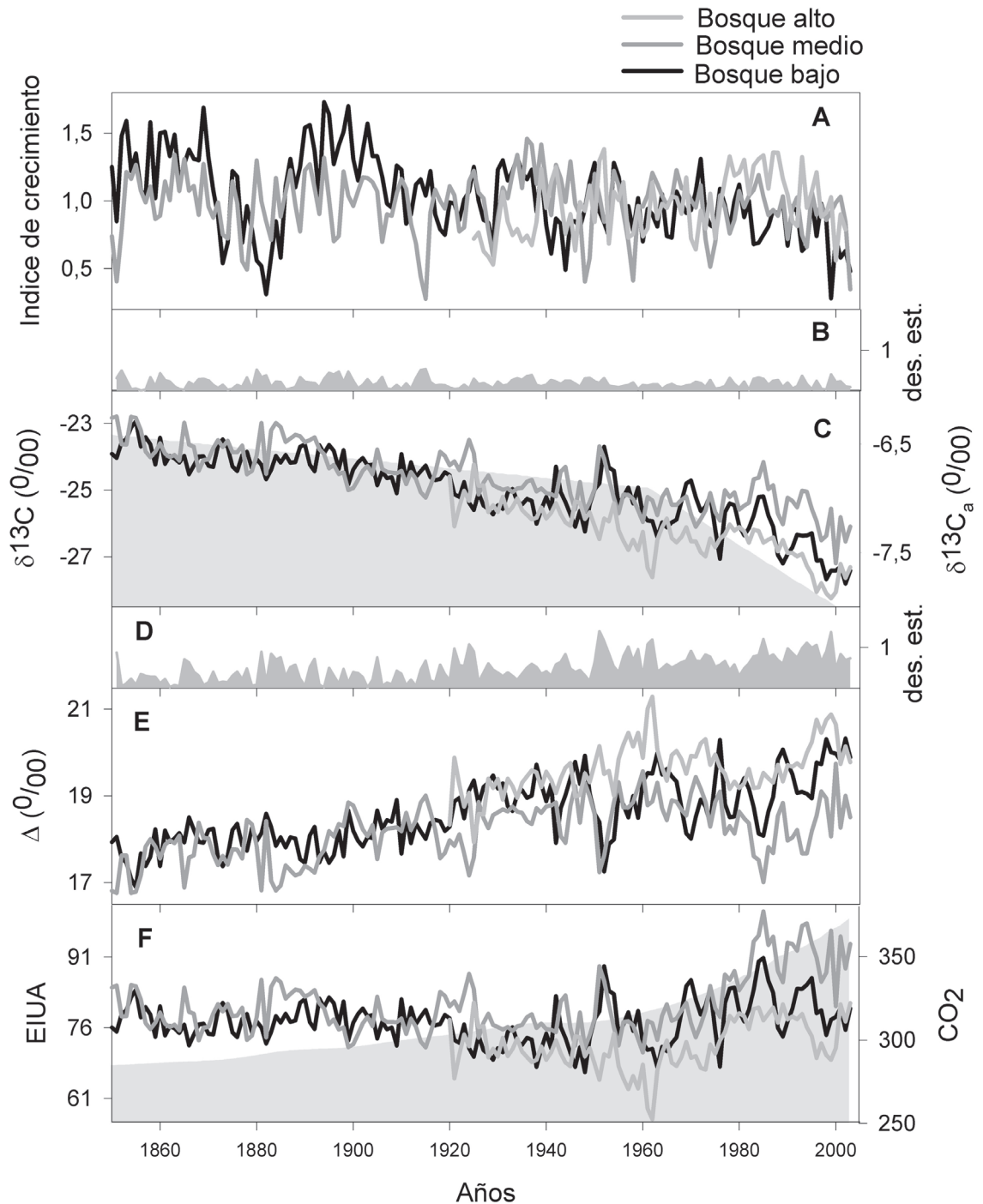


Fig. 2: Variaciones interanuales en el crecimiento (A), en $\delta^{13}\text{C}$ (C), Δ (E) y en la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA, F) durante los últimos 150 años en los tres bosques estudiados. Las desviaciones estándares de los índices de ancho de anillos y de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre los tres tipos de bosques se indican en B y D, respectivamente. Nótese para $\delta^{13}\text{C}$ el incremento en la desviación estándar durante el siglo XX relacionado a la incorporación de los registros del bosque superior.

Interannual variations in radial growth (A), $\delta^{13}\text{C}$ (C), Δ (E) and intrinsic water-use efficiency (IWUE, F) during last the 150 years in the three selected forests. Standard deviations in tree-ring indices and $\delta^{13}\text{C}$ values between records from the three selected forests are indicated in B and D, respectively. The increase in $\delta^{13}\text{C}$ standard deviations during the 20th century are related to the incorporation of the $\delta^{13}\text{C}$ values from the upper-elevation forest.

TABLA 1

Relaciones entre crecimiento, variables isotópicas y eficiencia intrínseca en el uso del agua para los tres niveles altitudinales (inferior, medio y superior) estudiados. **P < 0,01, *P < 0,05

Relationships between radial growth, isotopic changes, and intrinsic water-use efficiency for the three altitudinal sampling levels (lower-, middle- and upper-forest). **P < 0.01, *P < 0.05

Bosques relacionados	Variable	Valor de r	N eficiente	r prim. dif	N ef. prim. dif.
Superior versus medio	Crecimiento	0,02	31	0,22	44
Superior versus inferior		-0,1	32	0,05	34
Inferior versus medio		0,39 **	49	0,58 **	94
Superior versus medio	$\delta^{13}\text{C}$	0,64 *	11	-0,02	45
Superior versus inferior		0,65 *	8	0,16	53
Inferior versus medio		0,81 **	11	0,27 *	86
Superior versus medio	Δ	0,32	21	-0,02	46
Superior versus inferior		0,27	17	0,16	53
Inferior versus medio		0,58 **	23	0,27 *	86
Superior versus medio	EIUA	0,59 *	12	0,01	44
Superior versus inferior		0,35	15	0,17	54
Inferior versus medio		0,5 **	28	0,29 **	86

$\delta^{13}\text{C}$ en los bosques superior, medio e inferior respectivamente (Fig 3, Tabla 2). Los valores del $\delta^{13}\text{C}$ disminuyeron 2,710, 3,261 y 3,503 ‰ en los bosques superior (1920-2003), medio (1850-2003) e inferior (1850-2003), respectivamente (Fig. 2C). En contraste con las cronologías de ancho de anillos, la variabilidad interanual de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre bosques es mayor, particularmente desde mediados del siglo XX (Fig. 2B y 2D, respectivamente).

La similitud en las variaciones del $\delta^{13}\text{C}$ es mayor entre los bosques medio e inferior, tanto en las tendencias de largo plazo ($r = 0,81$; $n = 154$; $N^*_{\text{ef}} = 11$; $P < 0,01$; Tabla 1) como en las de corto plazo (primeras diferencias $r = 0,27$; $n = 153$; $N^*_{\text{ef}} = 86$; $P < 0,05$; Tabla 1). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ del bosque superior muestran a partir de 1920 una tendencia a disminuir en el tiempo como la registrada para los bosques medio e inferior (Fig. 2C). Sin embargo, las variaciones interanuales en $\delta^{13}\text{C}$ no están correlacionadas ni con las del bosque medio (Tabla 1) ni con las del bosque inferior (Tabla 1). Esta situación no se repite con las tendencias a largo plazo ya que existe una correlación positiva entre el bosque superior y el medio ($r = 0,64$; $n = 84$; $N^*_{\text{ef}} = 11$; $P < 0,05$; Tabla 1) y entre el primero y el bosque inferior ($r = 0,65$; $n = 84$; $N^*_{\text{ef}} = 8$; $P < 0,05$; Tabla 1). Como los cambios en el discriminante y en la

eficiencia intrínseca en el uso del agua (Fig. 2E y 2F, respectivamente) son derivados a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$, los patrones de variabilidad de estas variables para los distintos pisos altitudinales guardan semejanza a las observadas para $\delta^{13}\text{C}$. Aun cuando el discriminante se comporta de manera inversa al $\delta^{13}\text{C}$ (tendencia positiva), las variaciones de esta variable para los bosques inferior y medio son similares, tanto en el largo plazo ($r = 0,58$; $n = 154$; $N^*_{\text{ef}} = 23$; $P < 0,01$) como en escala interanual (primeras diferencias $r = 0,27$; $n = 153$; $N^*_{\text{ef}} = 86$; $P < 0,05$; Tabla 1).

Los valores en la EIUA muestran tendencias positivas en los tres bosques a partir de 1950 (Fig. 2F). Como los valores de EIUA (ecuación 7) son directamente proporcionales a la concentración de CO_2 atmosférico (c_a), el incremento de EIUA durante las últimas décadas podría estar reflejando el aumento más marcado del CO_2 en la atmósfera durante el mismo intervalo (Fig. 2F). Se observaron similares tendencias de largo plazo entre los patrones de EIUA del bosque superior y medio ($r = 0,59$; $n = 84$; $N^*_{\text{ef}} = 12$; $P < 0,05$) y del bosque medio e inferior ($r = 0,5$; $n = 154$; $N^*_{\text{ef}} = 28$; $P < 0,01$; Tabla 1). Solo se registró similitud en las fluctuaciones interanuales entre estos dos últimos bosques ($r = 0,29$; $n = 153$; $N^*_{\text{ef}} = 86$; $P < 0,01$; Tabla 1).

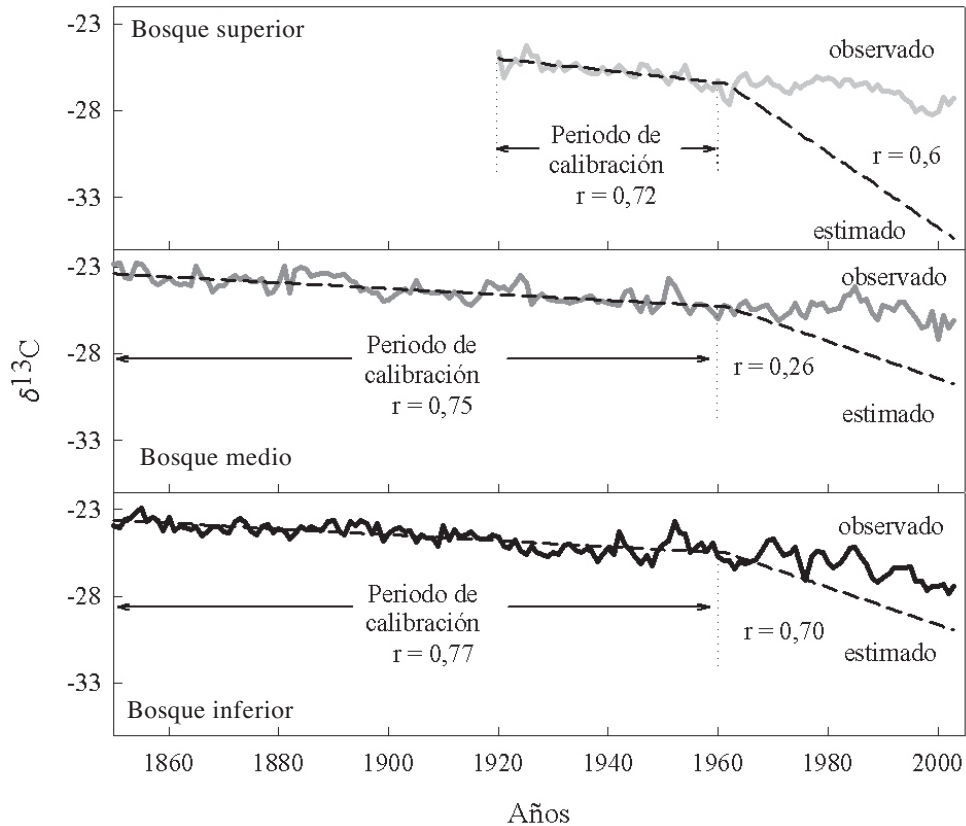


Fig. 3: Relaciones entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ atmosférico esimados y observados en cada uno de los tres niveles altitudinales del bosque. Las relaciones fueron cuantitativamente estimadas hasta el año 1960, y las ecuaciones de regresión empleadas para predecir los valores esperados del $\delta^{13}\text{C}$ desde 1961 al 2003 en los tres niveles del bosque. Las diferencias entre los valores observados y los estimados dan una medida de los cambios en $\delta^{13}\text{C}$ no explicados por las variaciones del $\delta^{13}\text{C}$ atmosférico.

Relationships between atmospheric estimated and observed $\delta^{13}\text{C}$ in each of our three altitudinal levels. The relationships were regressively estimated to the year 1960, and the regression equations used to predict $\delta^{13}\text{C}$ variations from 1961 to 2003 at the three altitudinal levels. Differences between observed and estimated values provide an indication of $\delta^{13}\text{C}$ variations in the forests not related to atmospheric $\delta^{13}\text{C}$.

TABLA 2

Porcentaje de varianza explicada en los cambios interanuales de $\delta^{13}\text{C}_m$ (muestra) por el $\delta^{13}\text{C}_a$ (atmosférico) durante los períodos de calibración 1850-1959 en los bosques medio e inferior, y 1920-1959 en el bosque superior. Empleando las ecuaciones de regresión obtenidas durante el período de calibración, se estimaron las variaciones del $\delta^{13}\text{C}_m$ (muestra) para el período 1960-2003. El porcentaje de variación en el $\delta^{13}\text{C}_m$ (muestra) estimado por la ecuación de regresión durante el período 1960-2003 es indicado en la columna derecha para cada nivel altitudinal

Percentage of total variance in $\delta^{13}\text{C}_m$ explained by $\delta^{13}\text{C}_a$ changes in the atmosphere during the calibration periods 1850-1959 for the mid- and lower-elevation forests, and 1920-1959 for the upper-elevation forest. Based on the regression equations for the calibration interval, values of $\delta^{13}\text{C}_m$ were estimated for the period 1960-2003. Percentages of total variation in $\delta^{13}\text{C}_m$ explained by the regression equations for the 1960-2003 intervals are indicated on the right column for each altitudinal level

Bosque	Período de calibración y varianza explicada (%)	Varianza estimada para período de estimación (1960-2003)
Superior	(1920-1959) 52	35
Medio	(1850-1959) 57	7
Inferior	(1850-1959) 59	47

Relaciones entre crecimiento, $\delta^{13}C$, discriminación isotópica y eficiencia en el uso del agua

El índice de crecimiento del bosque inferior esta significativamente correlacionado con el $\delta^{13}C$ ($r = 0,46$; $n = 154$; $N^*_{ef.} = 21$; $P < 0,05$; Fig. 4A, Tabla 3), y el D ($r = -0,41$; $n = 154$; $N^*_{ef.} = 27$; $P < 0,05$; Fig. 4B, Tabla 3). Sin embargo, las correlaciones no fueron significativas entre el crecimiento y la EIUA en este piso altitudinal, ni entre las variables isotópicas y las cronologías de los

bosques restantes (Tabla 3). Las variaciones en el crecimiento radial y la eficiencia intrínseca en el uso del agua en el bosque superior presentan tendencias similares en el largo plazo, si bien, dado los altos valores de autocorrelación en ambas series, la relación no es significativa para todo el período común ($r = 0,30$; $n = 78$; $N^*_{ef.} = 21$; Tabla 3). Solo alcanza valores significativos durante el período 1941-2002 ($r = 0,39$) donde existe una mejor replicación de la cronología de ancho de anillos (Fig. 3C).

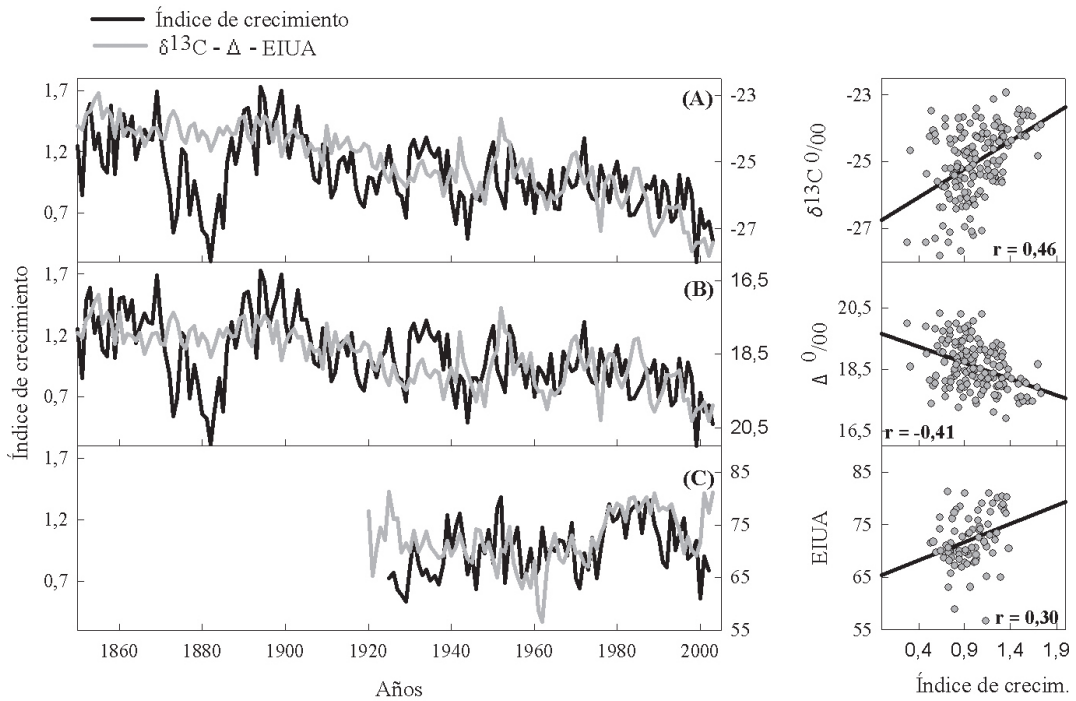


Fig. 4: Relaciones entre las variaciones anuales en el índice de crecimiento, el $\delta^{13}C$ (A) y el Δ (B) medido en árboles provenientes del bosque inferior y entre el índice de crecimiento y la EIUA (C) del bosque superior. En B, las variaciones en el discriminante (D) se presentan invertidos para facilitar la comparación.

Relationships between annual variations in the tree-ring index, $\delta^{13}C$ (A), and Δ (B) in the lower-elevation forest, and between the tree-ring index and IWUE (C) in the upper-elevation forest. In B, Δ variations are inverted to facilitate the comparison.

TABLA 3

Relaciones entre el crecimiento radial, variables isotópicas y eficiencia intrínseca en el uso del agua para los tres niveles altitudinales del bosque. * $P < 0,05$

Relationship between radial growth, isotopes and intrinsic water-use efficiency for the three altitudinal levels. * $P < 0.05$

	$\delta^{13}C$	Δ	EIUA
Crecimiento bosque inferior	0,46 (N*<i>ef</i> = 21) *	-0,41 (N*<i>ef</i> = 27) *	-0,02 (N* <i>ef</i> = 36)
Crecimiento bosque medio	0,13 (N* <i>ef</i> = 36)	-0,08 (N* <i>ef</i> = 45)	-0,07 (N* <i>ef</i> = 40)
Crecimiento bosque superior	-0,12 (N* <i>ef</i> = 17)	-0,04 (N* <i>ef</i> = 22)	0,3 (N* <i>ef</i> = 21)

Relaciones entre el clima, el CO₂, los isótopos y el crecimiento

La evaluación de las relaciones entre crecimiento, variables isotópicas, CO₂, y clima regional muestran diferentes patrones entre los distintos pisos altitudinales. En el bosque inferior en contacto con la estepa patagónica, el crecimiento radial de los individuos está positivamente relacionado con la precipitación de verano (diciembre a febrero inclusive; $r = 0,38$; $n = 73$; $N^*_{ef} = 43$; $P < 0,05$; Fig. 5A; Tabla 4) y negativamente con la temperatura del período comprendido entre los meses de junio y marzo ($r = -0,41$; $n = 103$; $N^*_{ef} = 45$; $P < 0,01$; Fig. 5B; Tabla 4). Estas relaciones son consistentes con las características relativamente xéricas del sitio. Asimismo, observamos una relación negativa entre el crecimiento y la concentración de CO₂ ($r = -0,47$; $n = 154$; $N^*_{ef} = 16$; $P < 0,05$; Fig. 5C, Tabla 4), pero dada la alta autocorrelación presente en la serie de CO₂, la significancia estadística de esta relación es cuestionable. En el mismo nivel altitudinal, las variaciones interanuales en la EIUA están positivamente relacionadas con la temperatura del período junio-marzo ($r = 0,33$; $n = 103$; $N^*_{ef} = 38$; $P < 0,05$; Tabla 4) siendo la temperatura del mes de diciembre la que más influye en esta relación ($r = 0,36$; $n = 103$; $N^*_{ef} = 39$; $P < 0,05$; Fig. 5D; Tabla 4). La EIUA está negativamente correlacionada con las precipitaciones durante la estación de crecimiento (octubre a marzo, $r = -0,34$; $n = 73$; $N^*_{ef} = 36$; $P < 0,05$; Fig. 5E; Tabla 4).

Basados en los resultados previamente mencionados procedimos a relacionar la EIUA y la disponibilidad hídrica en el ecotono estepa-bosque. Con este fin, las variaciones en la EIUA fueron estimadas, a través de un proceso regresivo, como una función de la temperatura de diciembre y la precipitación durante la estación de crecimiento. Estas dos variables climáticas explican el 22 % de la variabilidad en EIUA (Fig. 5F, Tabla 5). En este nivel altitudinal no se observaron relaciones significativas entre las variables isotópicas y los datos climáticos regionales (Tabla 4).

En el bosque medio no se registran relaciones significativas entre el crecimiento y las variables climáticas, así como tampoco entre crecimiento y concentración de CO₂ (Tabla 4). Sin embargo, las variables isotópicas

$\delta^{13}C$ y Δ presentan relaciones consistentes con la precipitación de verano ($r = -0,37$; $n = 73$; $N^*_{ef} = 37$; $P < 0,05$ y $r = 0,51$; $n = 73$; $N^*_{ef} = 41$; $P < 0,01$, respectivamente; Tabla 4). En forma similar, la EIUA está significativamente correlacionada con la temperatura de la estación de crecimiento ($r = 0,39$; $n = 103$; $N^*_{ef} = 33$; $P < 0,05$; Fig. 6A; Tabla 4) y además con la precipitación de verano ($r = -0,40$; $n = 73$; $N^*_{ef} = 28$; $P < 0,05$; Fig. 6B; Tabla 4). Finalmente, la EIUA está correlacionada en forma positiva entre la concentración de CO₂ ($r = 0,62$; $n = 154$; $N^*_{ef} = 10$; $P < 0,05$; Tabla 4).

En forma similar al bosque inferior, cuantificamos regresivamente las relaciones entre la EIUA y la disponibilidad hídrica en el bosque medio usando una combinación de la temperatura y la precipitación del verano. Estas dos variables explican el 26 % de la variación total de la EIUA durante el intervalo 1931-2003. Empleando las mismas variables climáticas como predictoras, encontramos que el 38 % de la variabilidad en Δ puede ser explicado por una combinación de la temperatura y la precipitación durante el período de crecimiento (Tabla 5; Fig. 6C y 6D).

Finalmente, el crecimiento radial en el bosque superior está muy fuertemente relacionado con la temperatura del período junio-marzo ($r = 0,67$; $n = 78$; $N^*_{ef} = 44$; $P < 0,01$; Fig. 7A, Tabla 4) y en forma negativa, pero más débilmente, con la precipitación de la estación de crecimiento ($r = -0,29$; $n = 72$; $N^*_{ef} = 51$; $P < 0,01$; Fig. 7B, Tabla 4). No se observaron relaciones significativas entre las variables isotópicas, las climáticas (temperatura y precipitación) y la concentración de CO₂ en el piso superior en contacto con los prados andinos (Tabla 4).

DISCUSIÓN

Existen marcadas diferencias en los patrones de crecimiento radial de los individuos a lo largo del gradiente altitudinal en el bosque de *Nothofagus pumilio* localizado en El Chaltén, provincia de Santa Cruz, Argentina. Los árboles ubicados en los extremos del gradiente altitudinal (bosques ecotonales) son los que presentan mayores cambios en el crecimiento durante los últimos 100 años. Las tendencias de crecimiento son opuestas entre ambos ecotonos,

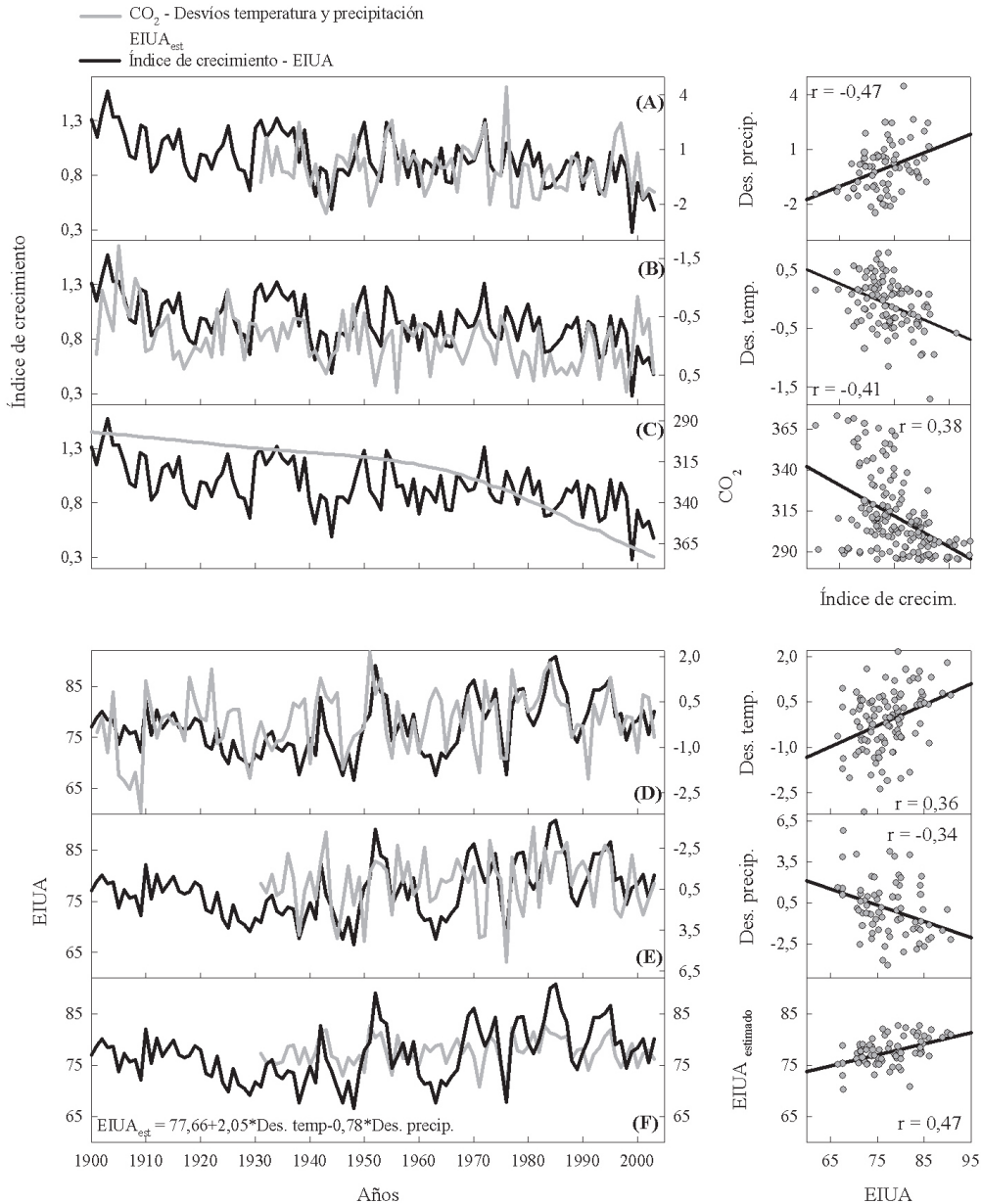


Fig. 5: Relaciones entre las variaciones interanuales en el índice de crecimiento radial del bosque inferior, los desvíos de la precipitación de octubre a marzo (A), los desvíos de la temperatura de junio a marzo (B) y la concentración de CO₂ (C), y entre la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA) en el mismo bosque, los desvíos de la temperatura del mes de diciembre (D) y los desvíos de la precipitación de octubre a marzo (E). En B los desvíos de la temperatura se presentan invertidos para facilitar la comparación. En F se muestran los valores observados de EIUA y los estimados en forma regresiva a partir de la temperatura del mes de diciembre (D) y la precipitación de octubre a marzo (E). La ecuación de regresión que relaciona estas variables se muestra en la parte inferior de F.

Relationships between interannual variations in the tree-ring index from the lower-elevation forest, departures from October-March precipitation (A), departures from June-March temperature (B) and CO₂ concentrations (C) and between the IWUE at the same elevation, departures in December precipitation (D) and October-March precipitation (E). In B, June to March temperature departures are inverted to facilitate the comparison. Observed and estimated IWUE values are shown in F. IWUE values were regressively estimated using December temperature (D) and October-March precipitation deviations (E). The regression equation relating IWUE with these variables is indicated in the bottom of F.

TABLA 4

Relaciones entre el crecimiento radial, la concentración de CO₂ y las variaciones climáticas; **P < 0,01; *P < 0,05

Relationships between radial growth, CO ₂ concentration, and climate variations; **P < 0.01; *P < 0.05		CO ₂				
		Octubre-marzo	Diciembre-febrero	Temperatura diciembre	Temperatura octubre-marzo	Temperatura junio-marzo
Crecimiento bosque inferior	-0,47 (N*ef=16) *	0,20 (N*ef=47)	0,38 (N*ef=43) *	-0,2 (N*ef=46)	-0,26 (N*ef=47)	-0,41 (N*ef=45)**
Crecimiento bosque medio	-0,14 (N*ef=27)	0,13 (N*ef=46)	0,11 (N*ef=43)	0,19 (N*ef=48)	-0,02 (N*ef=48)	-0,07 (N*ef=47)
Crecimiento bosque superior	0,29 (N*ef=13)	-0,29 (N*ef=51) **	-0,27 (N*ef=48)	0,53 (N*ef=40)**	0,66 (N*ef=45)**	0,67 (N*ef=44) **
δ ¹³ C bosque inferior	-0,88 (N*ef=4) *	-0,18 (N*ef=30)	-0,07 (N*ef=28)	0,02 (N*ef=29)	-0,09 (N*ef=30)	-0,15 (N*ef=29)
δ ¹³ C bosque medio	-0,77 (N*ef=6) *	-0,34 (N*ef=40) *	-0,37 (N*ef=37) *	0,09 (N*ef=36)	0,05 (N*ef=37)	-0,09 (N*ef=35)
δ ¹³ C bosque superior	-0,8 (N*ef=3)	-0,02 (N*ef=28)	0,04 (N*ef=26)	-0,09 (N*ef=26)	-0,15 (N*ef=29)	-0,22 (N*ef=29)
Δ bosque inferior	0,7 (N*ef=9) *	0,29 (N*ef=37)	0,18 (N*ef=34)	-0,16 (N*ef=37)	-0,04 (N*ef=37)	-0,003 (N*ef=36)
Δ bosque medio	0,39 (N*ef=13)	0,43 (N*ef=44) **	0,51 (N*ef=41) **	-0,27 (N*ef=45)	-0,27 (N*ef=45)	-0,15 (N*ef=44)
Δ bosque superior	0,43 (N*ef=7)	0,08 (N*ef=35)	0,05 (N*ef=32)	0,04 (N*ef=33)	0,07 (N*ef=36)	0,13 (N*ef=36)
EIUA bosque inferior	0,25 (N*ef=16)	-0,34 (N*ef=36) *	-0,28 (N*ef=33)	0,36 (N*ef=39) *	0,3 (N*ef=39)	0,33 (N*ef=38) *
EIUA bosque medio	0,62 (N*ef=10) *	-0,31 (N*ef=31)	-0,40 (N*ef=28) *	0,33 (N*ef=33)	0,39 (N*ef=33)**	0,36 (N*ef=32) *
EIUA bosque superior	0,47 (N*ef=7)	-0,13 (N*ef=32)	-0,16 (N*ef=29)	0,09 (N*ef=32)	0,13 (N*ef=35)	0,13 (N*ef=35)

positiva en el ecotono superior y negativa en el inferior. Estos cambios más marcados en los patrones de crecimiento de los individuos ubicados en los bosques superior e inferior son, en alguna medida, esperables ya que en las zonas ecotonales los árboles estarían más expuestos a las fluctuaciones ambientales impuestas por los cambios climáticos. Tendencias positivas en el crecimiento de los árboles ubicados en las proximidades de los límites superiores del bosque han sido reportadas durante el siglo XX en numerosas regiones del mundo incluyendo Alaska, Siberia y Yukon (D'Arrigo & Jacoby 1993, Jacoby & D'Arrigo 1995, Jacoby et al. 2000, Lloyd & Fastie 2002). En el caso de *N. pumilio*, tendencias positivas en el crecimiento radial de los árboles próximos al límite altitudinal superior han sido observadas todo a lo largo de la Patagonia (Villalba et al. 1997, 2003, Lara et al. 2001, 2005).

En el bosque ubicado en el límite superior, donde el recurso agua no es limitante, el aumento de la temperatura favorecería en forma directa el crecimiento incrementando los procesos de conductancia estomática y tasa fotosintética. En forma indirecta, las temperaturas más elevadas reducen la cobertura nival, alargan la estación de crecimiento y por lo tanto el período del año en que los procesos fotosintéticos tienen lugar. Las relaciones negativas entre el crecimiento y la precipitación muy probablemente reflejan las interacciones entre temperatura y precipitación en la región: los veranos muy secos son más calurosos y viceversa (Villalba et al. 1997, 2003). Estos resultados coinciden con los reportados en numerosos trabajos que encuentran una relación positiva entre el crecimiento y la temperatura en

bosques ubicados en zonas de altura (Walter & Medina 1969, Tranquillini 1979, Körner 1999, Jobbágy & Jackson 2000). Recientemente, Arneeth et al. (2002) encontraron, a partir de observaciones del crecimiento en *Pinus sylvestris* y modelados isotópicos, que en ausencia de estrés hídrico el aumento de la tasa fotosintética en esta especie está directamente relacionada con el aumento de la temperatura.

Una reducción del crecimiento durante el siglo XX fue registrada en el bosque inferior frecuentemente afectado por estrés hídrico. Esta tendencia negativa en el crecimiento es consistente con veranos más cálidos y precipitaciones cada vez más escasas, situación que incrementaría el déficit hídrico y por consiguiente la escasez de agua disponible para el crecimiento. La reducción en el crecimiento radial de *N. pumilio* por falta de agua en el suelo ha sido observada en bosques relativamente secos del norte de la Patagonia (Lara et al. 2001, 2005). Sin embargo, *N. pumilio* no forma en el norte de la Patagonia el límite inferior del bosque, como ocurre en nuestra área de estudio.

Los estudios sobre las tendencias de crecimiento de los bosques en su límite inferior son muy escasos. En escala global, los límites inferiores del bosque han sido fuertemente alterados por las actividades humanas y son muy limitados los lugares donde la intervención antrópica en este nivel altitudinal es reducida. En los pocos sitios con moderada intervención humana en el norte de la Patagonia, la tendencia de crecimiento del *Austrocedrus chilensis*, la especie arbórea que forma el ecotono estepa-bosque, está fuertemente influenciada por el balance hídrico durante el ciclo de crecimiento (Villalba & Veblen 1997, Villalba et al. 1998, Lara et al. en prensa).

TABLA 5

Valores del coeficiente de correlación múltiple r resultantes de la estimación de las variables isotópicas a partir de la precipitación y la temperatura

Multiple correlation coefficients r estimated by using the precipitation and temperature departures as predictors of isotopic variability

Variable estimada	Variables utilizadas		
	Valor r	Temperatura	Precipitación
EIUA bosque inferior	0,47 (n = 73, P < 0,0002)	Diciembre	Octubre-marzo
EIUA bosque medio	0,51 (n = 73, P < 0,00003)	Octubre-marzo	Diciembre-febrero
Δ bosque medio	0,62 (n = 73, P < 0,0000)		

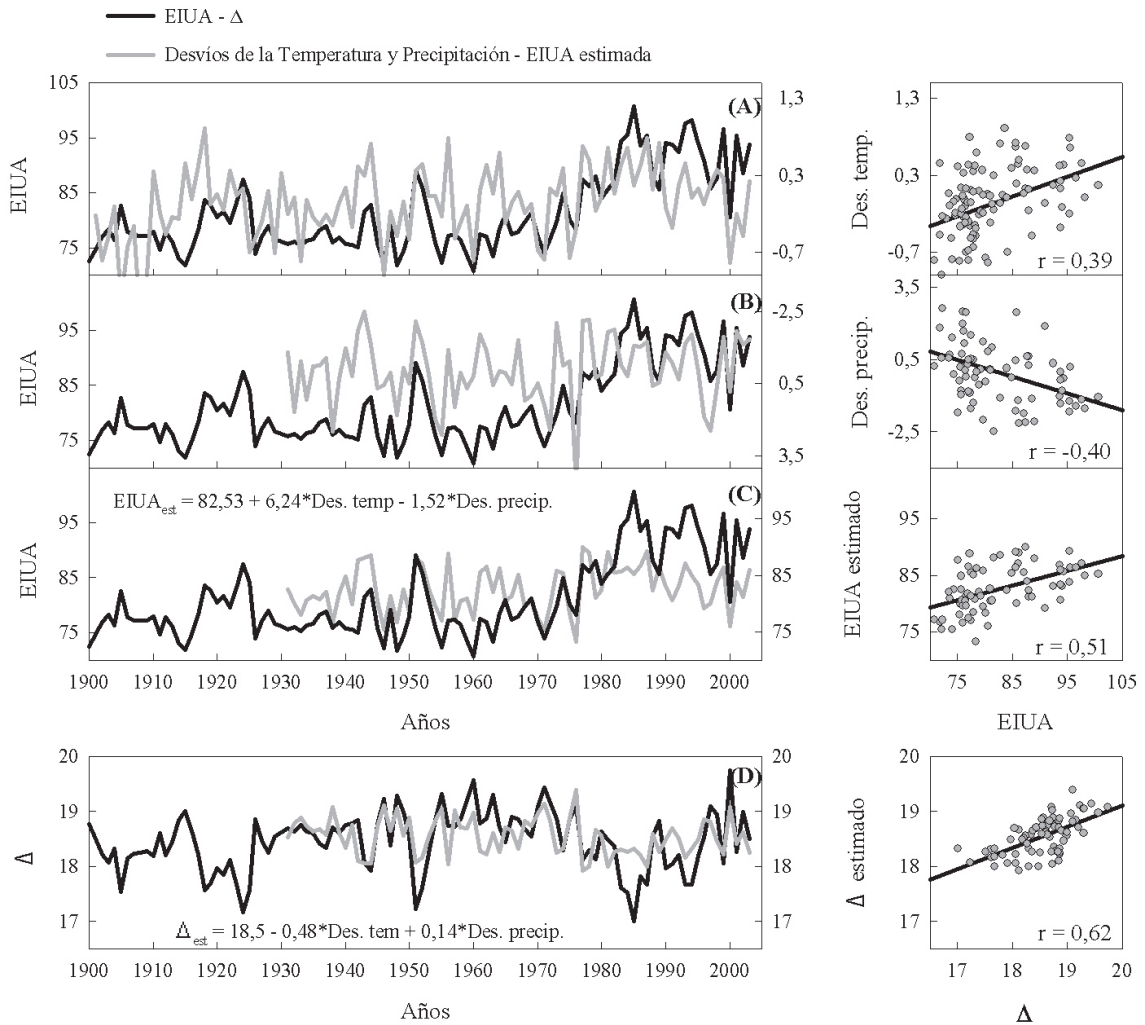


Fig.6: Relaciones entre la eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA), la temperatura de la estación de crecimiento (octubre a marzo, A) y la precipitación de verano (diciembre a febrero, B), en el bosque medio. En B los desvíos de la precipitación de verano se presentan invertidos para facilitar la comparación. En C y D se comparan los valores observados de EIUA y Δ con los estimados a partir de los desvíos de la temperatura (A) y la precipitación de verano (B). Las ecuaciones de regresión que estiman los cambios en la EIUA y el Δ a partir de estas variables se indican en la parte inferior de C y D, respectivamente.

Relationships between the IWUE, growing season (October-March) temperature (A) and summer (December-February) precipitation (B), in the mid-elevation forest. In B, summer precipitation deviations are inverted to facilitate the comparison. The comparisons between observed and estimated changes in IWUE and Δ are shown in C and D, respectively. The IWUE and Δ variations were estimated from departures in growing season temperature (A) and summer precipitation (B). Regression equations relating IWUE with these two variables are indicated in C and D, respectively.

Las tendencias observadas en los tres niveles altitudinales (negativas para el $\delta^{13}\text{C}$ y positivas para el discriminante y la EIUA, Fig. 2) responden a cambios en la disponibilidad hídrica y la temperatura de la estación de crecimiento en cada sitio. Tendencias negativas en $\delta^{13}\text{C}$ han sido observadas en varios estudios

donde los incrementos en esta variable son coincidentes con una disminución de la humedad del suelo, factor que actuaría induciendo una reducción en la conductancia estomática (Leavitt & Long 1988, Saurer et al. 1995, 1997, Treydte et al. 2001). En los tres pisos altitudinales se observa una disminución

progresiva en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, la cual se hace más pronunciada a partir de 1960, en forma concordante con lo observado por numerosos autores (Freyer & Belacy 1983, Epstein & Krishnamurthy 1990, Leavitt & Lara 1994, Feng & Epstein 1995, February & Stock 1999, Treydte et al. 2001, entre otros). Esta caída está relacionada con el aumento del CO_2 atmosférico y por lo tanto la disminución del $\delta^{13}\text{C}_a$ en respuesta a la quema de combustibles fósiles que incrementa el contenido de ^{12}C en la atmósfera. Este efecto produce una disminución de la proporción de $\delta^{13}\text{C}_a$ con una reducción estimada del 1,5 % desde el comienzo del período industrial hasta la actualidad. Esta relación entre el $\delta^{13}\text{C}$ medido en los anillos de crecimiento con los cambios en la concentración de CO_2 en la atmósfera (y por consiguiente con el $\delta^{13}\text{C}_a$) es más clara en los bosques medio e inferior.

El bosque superior, con una marcada tendencia positiva en el crecimiento durante el siglo XX, presenta los valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$, la pendiente más marcada de disminución y por lo tanto los mayores valores de discriminación (Fig. 2C). Estas observaciones son coincidentes con los resultados presentados por Edwards et al. (2000), los que sugieren que aquellos sectores del bosque con mejores

condiciones para el crecimiento son los que presentan los valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ y por lo tanto una mayor discriminación isotópica. De esta manera, para el bosque superior estaríamos documentando una relación C_i/C_a más alta, como sugiere el modelo de Farquhar et al. (1982), para situaciones ambientales con abundante provisión de agua.

De los tres bosques estudiados, el ubicado en el sector medio es el que presenta los mayores valores en la EIUA y el único donde esta variable está significativamente correlacionada con los valores de CO_2 atmosférico (Tabla 3). Esta relación ha sido también documentada por Feng (1999) en árboles del oeste de Norteamérica. Feng (1999) asoció el aumento del 5 al 25 % en la EIUA con el incremento en la concentración de CO_2 como resultado de la reducción en la conductancia estomática producto de la mayor concentración de CO_2 en la atmósfera.

Por otro lado, las variaciones interanuales en la EIUA y el Δ en el bosque medio son buenos indicadores del balance hídrico. Nuestras observaciones indican que las precipitaciones reducidas en combinación con altas temperaturas producirían una disminución en la discriminación isotópica induciendo el cierre estomático y por lo tanto una mayor

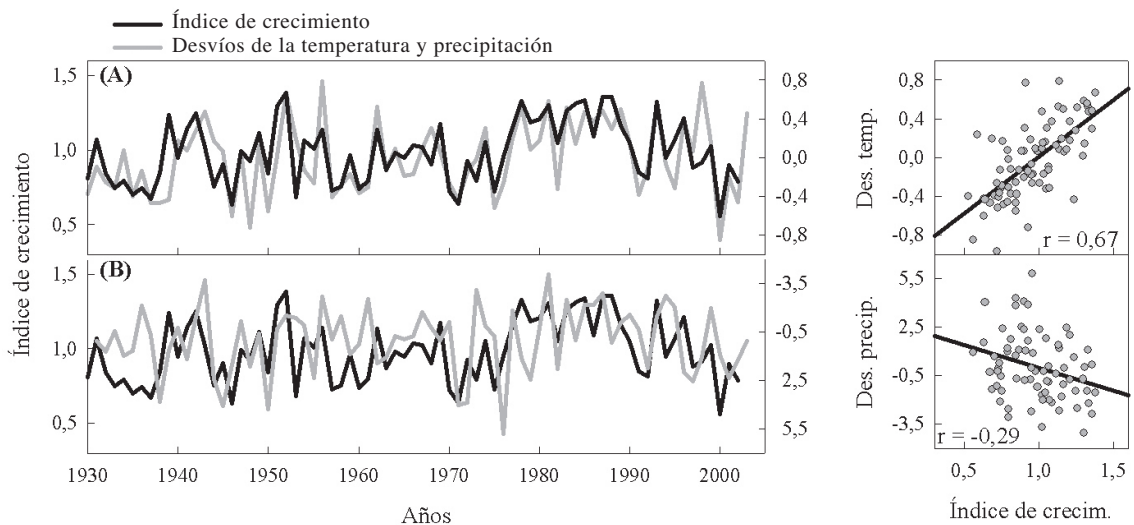


Fig. 7: Relaciones entre el índice de crecimiento radial en el bosque superior, los desvíos de la temperatura de junio-marzo (A), y de la precipitación de la estación de crecimiento (octubre-marzo, B). Los desvíos de la precipitación se presentan invertidos para facilitar la comparación.

Relationships between tree-ring index variations in the upper-elevation forest, June-March temperature (A), and growing season (October-March) precipitation (B). Precipitation deviations are inverted to facilitate the comparison.

EIUA. Por lo tanto, no solo el contenido de CO_2 en la atmósfera, sino también las condiciones hídricas del suelo afectan los valores de la EIUA. La EIUA resulta ser un mejor indicador de déficit hídrico que el $\delta^{13}\text{C}$, hecho que coincide con el trabajo de Warren et al. (2001) quienes postulan que la tasa del isótopo del carbono por sí sola no es un indicador universal de estrés hídrico. Estos resultados no verifican los ensayos de Picon et al. (1997), quienes encuentran que el aumento en la EIUA depende de un aumento en la concentración de CO_2 independiente de los distintos niveles de humedad en que se encuentren las plantas.

Las variables isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y Δ están relacionadas con el crecimiento radial en el bosque inferior donde el déficit hídrico es más severo y frecuente. En este nivel del transecto altitudinal, la escasez de agua actuaría reduciendo no solo la conductancia estomática, sino también la tasa fotosintética. Según Macfarlane & Adams (1998) los valores de $\delta^{13}\text{C}$ estarían más influenciados por déficit hídricos frecuentes y no muy intensos que afectarían principalmente la conductancia estomática. Por otro lado, los mismos autores sostienen que el ritmo de la tasa fotosintética que regula la actividad cambial, y por ende la cantidad y densidad de la madera, está particularmente influenciado por los déficit hídricos severos pero menos frecuentes.

En ninguno de los tres bosques estudiados encontramos relaciones entre la temperatura de la estación de crecimiento y los valores de $\delta^{13}\text{C}$. Schleser et al. (1999) proponen que la temperatura en el momento en que se forma la madera afectaría el contenido de $\delta^{13}\text{C}$.

Nuestro estudio de las variaciones en el crecimiento radial y el contenido isotópico en ejemplares de *N. pumilio* a lo largo de un gradiente altitudinal en el sur de la Patagonia tiene importante implicaciones en relación a nuestro conocimiento de las vinculaciones entre crecimiento y clima, crecimiento e isótopos y finalmente entre isótopos y clima.

Los patrones de crecimiento a lo largo del gradiente altitudinal estarían reflejando las tendencias climáticas registradas en la zona durante el siglo XX. El aumento de la temperatura favorece el crecimiento en el límite superior pero intensifica el déficit hídrico en el

límite inferior en combinación con una reducción en las precipitaciones.

Nuestro estudio pone en evidencia la importancia de usar análisis isotópicos basados en $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de crecimiento como indicadores del cambio en la eficiencia del uso del agua en el tiempo. En este punto es donde los resultados de nuestro estudio tienen las mayores implicancias. No conocemos de estudios similares donde se muestre claramente que los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ en los anillos de los árboles estén tan fuertemente influenciados por las condiciones ambientales del sitio donde los árboles crecen. En sitios donde el déficit hídrico varía desde leve a muy marcado, la EIUA está influenciada por la disponibilidad de agua en el suelo. Sin embargo, las relaciones entre la EIUA y las variables climáticas (temperatura y precipitación) son más marcada en sitios con reducido estrés hídrico, donde la escasez de agua afecta la conductancia estomática pero no seriamente la tasa fotosintética. Por ello, podemos inferir que los árboles, aun los de bosques monoespecíficos como el estudiado aquí, responderán en formas diferentes a los cambios en la concentración de CO_2 atmosférico dependiendo de las características ambientales locales o del rodal. Los diferentes valores de $\delta^{13}\text{C}$ reflejan en qué medida los contenidos de humedad en el suelo a lo largo del gradiente altitudinal regulan en forma diferencial los procesos de conductancia estomática y tasa fotosintética.

Estas observaciones tienen a su vez implicancias en el uso de los isótopos para reconstruir las condiciones ambientales pasadas. Uno de los postulados tradicionales de la dendrocronología, y tal como lo hemos visto en este estudio, sostiene que la relación entre el crecimiento radial y las variaciones climáticas es más significativa en los bosques ecotonales. En contraste con el crecimiento radial, las variaciones isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ reflejan más precisamente las variaciones de la disponibilidad hídrica en los sitios mésicos. Es precisamente en estos sitios donde el contenido de humedad del suelo fluctúa en un rango tal que regula estrechamente la conductancia estomática, pero nunca alcanza niveles extremos muy bajos que afecten severamente la tasa fotosintética y por consiguiente el crecimiento radial.

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar su agradecimiento a Mariano Morales, Alberto Ripalta, Gualberto Zalazar y Juan Álvarez por su colaboración en la colección del material leñoso, y a Belén Lana por su ayuda en el procesamiento de las muestras. A Claudia Bottero por la colaboración en la realización de figuras. A Esteban Jobágyy y Ashley Ballantyne por las sugerencias y revisiones realizadas al trabajo. Agradecemos también a Parques Nacionales seccional El Chaltén y a la Subsecretaría de Recursos Hídricos de la Nación por los datos climáticos suministrados. Este trabajo fue parcialmente financiado por el Inter American Institute for Global Change Research (IAI, CRN02-47) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT2002-186).

LITERATURA CITADA

- ANDERSON WT, SM BERNASCONI & JA MCKENZIE (1998) Oxygen and carbon isotopic record of climatic variability in tree ring cellulose (*Picea abies*): an example from central Switzerland (1913-1995). *Journal of Geophysical Research* 103: 31625-31636.
- ARNETH A, J LLOYD, H SANTRUCKOVÁ, M BIRD, S GRIGORYEV, YN KALASCHNIKOV, G GLEIXNER & ED SCHULZE (2002) Response of central Siberian scots pine to soil water deficit and long-term trends in atmospheric CO₂ concentration. *Global Biogeochemical Cycles* 16: 5-13.
- BERT D, SW LEAVITT & J DUPOUEY (1997) Variations of wood δ¹³C and water-use efficiency of *Abies alba* during the last century. *Ecology* 78: 1588-1596.
- BRETHERTON CS, M WIDMANN, VP DYMNIKOV, JM WALLACE & I BLADE (1999) The effective number of spatial degrees of freedom of a time-varying field. *Journal Climate* 12: 1990-2009.
- COOK ER (1985) A time series analysis approach to tree-ring standardization. Ph.D. Dissertation, University of Arizona, City name, Arizona, USA. 183 pp.
- D'ARRIGO RD & GC JACOBY (1993) Secular trends in high northern latitude temperature reconstructions base don tree rings. *Climatic Change* 25: 163-177.
- EDWARDS TWD, W GRAF, P TRIMBORN, W STICHLER, J LIPP & HD PAYER (2000) δ¹³C response surface resolves humidity and temperature signals in trees. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 64: 161-167.
- EHLERINGER JR & TE CERLING (1995) Atmospheric CO₂ and the ratio of intercellular to ambient CO₂ concentrations in plants. *Tree Physiology* 15: 105-111.
- EPSTEIN S & RV KRISHNAMURTHY (1990) Environmental information in the isotopic record in trees. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 330: 427-439.
- FARQUHAR GD, MH O'LEARY & JA BERRY (1982) On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 9: 121-137.
- FARQUHAR GD, JR EHLERINGER & KT HUBICK (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant physiology and plant molecular biology* 40: 503-537.
- FENG X (1999) Trends in intrinsic water-use efficiency of natural trees for the past 100-200 years: a response to atmospheric CO₂ concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63: 1891-1903.
- FENG X & S EPSTEIN (1995) Carbon isotopes of trees from arid environments and implications for reconstructing atmospheric CO₂ concentration. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 59: 2599-2608.
- FERRIO JP & J VOLTAS (2005) Carbon and oxygen isotope ratios in wood constituents of *Pinus halepensis* as indicators of precipitation, temperature and vapour pressure deficit. *Tellus* 57: 164-173.
- FRANCEY R J (1981) Tasmanian tree rings belie suggested anthropogenic ¹³C/¹²C trends. *Nature* 290: 232-235.
- FRANCEY FJ & GD FARQUHAR (1982) An explanation of ¹³C/¹²C variations in tree rings. *Nature* 297: 28-31.
- FREYER HD & N BELACY (1983) ¹²C/¹³C records in northern hemispheric trees during the past 500 years: anthropogenic impact and climatic superpositions. *Journal of Geophysical Research* 88: 6844-6852.
- JACOBY GC & RD D'ARRIGO (1995) Tree ring width and density evidence of climatic and potential forest change in Alaska. *Global Biogeochemical Cycles* 9: 227-234.
- JACOBY G, N LOVELIUS, O SHUMILOV, O RASPOPOV, J KABAINOV & D FRANK (2000) Long-Term temperature trends and tree growth in the Taymir region of northern Siberia. *Quaternary Research* 53: 312-318.
- JARVIS PG, JIL MORISON, WG CHALONER, MGR CANNELL, J. ROBERTS, HG, JONES & R AMTMANN (1989) Atmospheric carbon dioxide and forest (and discussion). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 324: 369-392.
- JOBBÁGY EG & RB JACKSON (2000) Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology & Biogeography* 9: 253-268.
- HAMILTON JG, EH DELUCIA, K GEORGE, SL NAIDU, AC FINZI & WH SCHLESINGER (2002) Forest carbon balance under elevated CO₂. *Oecologia* 131: 567-578.
- HOLMES RL (1983) Computer-assisted quality control in tree ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin* 43: 69-75.
- INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE (2001) The scientific basis. Cambridge University press, Cambridge, United Kingdom. 881 pp.
- KÖRNER C (1999) *Alpine plant life*. Springer-Verlag, New York, New York, USA. 343 pp.
- KÖRNER C, R ASSHOFF, O BIGNUCOLO, S HÄTTENSCHWILER, SG KEEL, S PELÁEZ-RIEDL, S PEPIN, RTW SIEGWOLF & G ZOTZ (2005) Carbon flux and growth in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Science* 309: 1360-1362.
- LARA A, R VILLALBA & R URRUTIA (en prensa) A 400-year tree-ring record of the Puelo River

- summer-fall streamflow in the Valdivian rainforest eco-region, Chile. *Climatic Change*.
- LARA A, JC ARAVENA, R VILLALBA, A WOŁODARSKY-FRANKE, B LUCKMAN & R WILSON (2001) Dendroclimatology of high-elevation *Nothofagus pumilio* forest at their northern distribution limit in the central Andes of Chile. *Canadian Journal Forest Research* 31: 925-936.
- LARA A, R VILLALBA, A WOŁODARSKY-FRANKE, JC ARAVENA, BH LUCKMAN, & E CUQ (2005) Spatial and temporal variation in *Nothofagus pumilio* growth at treeline along its latitudinal range (35°40' to 55° S) in the Chilean Andes. *Journal of Biogeography* 32: 879-893.
- LEAVITT SW (2002) Prospects for reconstruction of seasonal environment from tree-ring $\delta^{13}\text{C}$: baseline findings from the Great Lakes area, USA. *Chemical Geology* 192: 47-58.
- LEAVITT S & A LONG (1989) Drought indicated in $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios of southwestern tree rings. *Water Resources Bulletin* 25: 341-347.
- LEAVITT SW & A LARA (1994) South American tree rings show declining $\delta^{13}\text{C}$ trend. *Tellus* 46: 152-157.
- LLOYD AH & CL FASTIE (2002) Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska. *Climatic Change* 52: 481-509.
- MACFARLANE C & MA ADAMS (1998) $\delta^{13}\text{C}$ of wood in growth-ring indicates cambial activity of drought-stressed tress of *Eucalyptus globulus*. *Functional Ecology* 12: 655-664.
- MC. CARROLL D & NJ LOADER (2004) Stable isotopes in tree rings. *Quaternary Science Reviews* 23: 771-801.
- PICON C, A FERHI & J-M GUEHL (1997) Concentration and $\delta^{13}\text{C}$ of leaf carbohydrates in relation to gas exchange in *Quercus robur* under elevated CO_2 and drought. *Journal of Experimental Botany* volume number: 1547-1556.
- POLLEY HW, HB JOHNSON, BD MARINO & HS MAYEUX (1993) Increase in C_3 plant water - use efficiency and biomass over glacial to present CO_2 concentrations. *Nature* 361: 61-64.
- ROIG F (2006) A high-resolution $\delta^{13}\text{C}$ 400-year tree-ring record for Patagonia as an indicator of past atmospheric conditions. *Simposio Internacional Reconstructing past regional climate variations in South America over the late Holocene: a new PAGES initiative*, Mendoza, Argentina.
- SAURER M, U SIEGENTHALER & F SCHWEINGRUBER (1995) The climate-carbon isotope relationship in tree rings and the significance of site conditions. *Tellus* 47: 320-330.
- SAURER M, S BORELLA, F SCHWEINGRUBER & R SIEGWOLF (1997) Stable carbon isotopes in tree rings of beech: climatic versus site-related influences. *Trees* 11: 291-297.
- SCHELESER GH, H GERHARD, A LÜCKE & H VOS (1999) Isotope signals as climate proxies: the role of transfer functions in the study of terrestrial archives. *Quaternary Science Reviews*. 18: 927-943.
- STOKES MA & TL SMILEY (1968) An introduction to tree-ring dating. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 73 pp.
- STUIVER M, & TF BRAZILUNAS (1987) Tree cellulose $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotope ratios and climatic change. *Nature* 328: 58-60.
- TRANQUILLINI W (1979) Physiological ecology of the alpine timberline. Springer-Verlag, Berlin, Germany. 137 pp.
- TREYDTE K, GH SCHLESER & FH SCHWEINGRUBER (2001) $\delta^{13}\text{C}$ in subalpine spruce (Lötschental, Swiss Alps). *Tellus* 53: 593-611.
- VILLALBA R & TT VEBLEN (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology* 79: 2624 - 2640
- VILLALBA R, MH MASIOKAS, T KITZBERGER & JA BONINSEGNA (2005) Biogeographical consequences of recent climate changes in the southern Andes of Argentina. En: Huber U & M. Reasoner (eds) *Global changes and mountain regions*: 157-168. Springer, Switzerland.
- VILLALBA R, JA BONINSEGNA, TT VEBLEN, A SCHMELTER & S RUBULIS (1997) Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Climatic Change* 36: 425-454.
- VILLALBA R, ER COOK, GC JACOBY, RD D'ARRIGO, TT VEBLEN & PD JONES (1998) Tree-ring based reconstructions of northern Patagonia precipitation since A.D. 1600. *The Holocene* 8: 659-674.
- VILLALBA R, A LARA, JA BONINSEGNA, M MASIOKAS, S DELGADO, JC ARAVENA, FA ROIG, A SCHMELTER, A WOŁODARSKY & A RIPALTA (2003) Large-scale temperature across the southern andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change* 59: 177-232.
- WARREN CR, JF MCGRATH & MA ADAMS (2001) Water availability and carbon isotope discrimination in conifers. *Oecologia* 127: 479-786.
- WALTER H & E MEDINA (1969) Die Bodentemperatur als ausschlaggebender Faktor für die Gliederung der subalpinen und alpinen Stufe in den Anden Venezuelas. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 82: 275-281.

Editor Asociado: Javier Figueroa

Recibido el 11 de mayo de 2007; aceptado el 12 de noviembre de 2007