



UNIVERSIDAD
DE LA REPÚBLICA
URUGUAY

Potencial de *Scutia buxifolia* para estudios dendrocronológicos en Uruguay



Estudiante: Alex Ferreira

Tesina requerida para el título de: Licenciatura Ciencias Biológicas

Tutora: Christine Lucas¹

Co-Tutor: Ariel Muñoz²

¹ Grupo de Biodiversidad y Ecología de la Conservación, IECA, Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.

² Laboratorio de Dendrocronología y Estudios Ambientales, Instituto de Geografía, Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile.



Montevideo, Uruguay

2016

“... Cuando se ha talado un árbol y éste muestra al mundo su herida mortal, en la clara circunferencia de su cepa y monumento puede leerse toda su historia: en los surcos y deformaciones están escritos con fidelidad todo el sufrimiento, toda la lucha, todas las enfermedades, toda la dicha y prosperidad, los años flacos y los años frondosos, los ataques superados y las tormentas sobrevividas. Y cualquier campesino joven sabe que la madera más dura y noble tiene los cercos más estrechos, que en lo alto de las montañas y en peligro constante crecen los troncos más fuertes, ejemplares e indestructibles. Los árboles son santuarios. Quien sabe hablar con ellos, quien sabe escucharles, aprende la verdad. No predicán doctrinas y recetas, predicán, indiferentes al detalle, la ley primitiva de la vida. Un árbol dice: en mí se oculta un núcleo, una chispa, un pensamiento, soy la vida de la vida eterna. Es única la tentativa y la creación que ha osado en mí la Madre eterna, única es mi forma y únicas las vetas de mi piel, único el juego más insignificante de las hojas de mi copa y la más pequeña cicatriz de mi corteza. Mi misión es dar forma y presentar lo eterno en mis marcas singulares. Un árbol dice: mi fuerza es la confianza. No sé nada de mis padres, no sé nada de los miles de retoños que todos los años provienen de mí. Vivo, hasta el fin, el secreto de mi semilla, no tengo otra preocupación...”

HERMANN HESSE

RESUMEN

La dendrocronología es la ciencia encargada del estudio de los anillos de crecimiento de los árboles. Esta disciplina ha permitido conocer el crecimiento de los árboles en escala temporal anual, así como las condiciones ambientales pasadas de varias regiones del mundo, por lo que ha sido utilizado en muchos campos de la ciencia, como silvicultura, climatología, arqueología, ecología e inclusive geomorfología.

Dado que la formación de los anillos de crecimiento se da en ciertas condiciones y especies, el desarrollo de esta ciencia se vio acotada a climas templados y especies que forman anillos más notorios. Uruguay al poseer un clima subtropical sin estación seca marcada y especies leñosas de potencial muy poco conocido para desarrollar la dendrocronología, se ha visto rezagado en el desarrollo de esta disciplina.

El objetivo principal de este trabajo fue estudiar los patrones temporales de crecimiento de *Scutia buxifolia* (N=14 árboles) y su correlación con variables climáticas como la temperatura y precipitación en la región de Rocha, de manera de evaluar su potencial para estudios dendrocronológicos. Además se explora la variabilidad en tasas de crecimiento entre árboles en diferentes condiciones ambientales como elevación, exposición y pendiente y también su correlación con otros atributos de desarrollo como la altura del árbol, el diámetro a la altura del pecho (DAP) y área de copa.

Las muestras fueron analizadas utilizando procedimientos dendrocronológicos estandarizados. Los resultados mostraron que el crecimiento anual de *S. buxifolia* se correlaciona significativamente con la temperatura del mismo año de la formación del anillo y con la precipitación del año anterior. Los árboles con mayores tasas de crecimiento también mostraron mayor área de copa, independientemente de la edad. Dado la amplia extensión geográfica de *S. buxifolia* en el país, su larga vida y que además responde al clima, se concluye que es una especie con potencial para estudios dendrocronológicos para Suramérica.

Palabras clave: dendrocronología, Uruguay, *Scutia buxifolia*, ecología, clima

ABSTRACT

Dendrochronology is the science dedicated to the study of annual growth rings of trees. This discipline permits the study of the patterns of growth among trees at an annual time scale and facilitates the reconstruction of historical climate and hydrological data in various regions of the world, thus its application in many fields of science, such as silviculture, archeology, ecology, climatology and geology, including geomorphology.

As the formation of annual growth rings is more favorable under certain environmental conditions and among certain species or genera, the development of this science has been generally limited to the places and species that form notorious rings. Given its climate conditions and the unknown potential of native species to develop dendrochronology, Uruguay has been lagging in the development of this discipline.

The main objective of this paper is to understand how temporal patterns of growth of a common native tree species, *Scutia buxifolia*, (N=14 trees) responds to climate variables such as precipitation and temperature in the region of Rocha, in order to assess their potential for dendrochronology. It also explores the variability in growth rates among trees exposed to different environmental conditions as elevation, slope and exposure as well as the correlation with other developmental attributes as tree height, diameter at breast height (DBH) and crown area. The samples were analyzed by using standardized dendrochronological procedures.

The results show that the annual growth of *S. buxifolia* correlates significantly with temperature of the same year of ring formation and precipitation of the previous year. Trees with higher growth rates showed larger crown area, independently of the age of the tree. Given the wide geographical range of *S. buxifolia* in the country, its longevity and sensitivity to climate variability, this species has great potential for dendrochronological research in South America.

Keywords: dendrochronology, Uruguay, *Scutia buxifolia*, ecology, climate

AGRADECIMIENTOS

Primero que nada gracias a la Vida!

Gracias a mi madre y mi padre por enseñarme lo más valioso de la vida, que es el Amor incondicional.

Gracias a mis amigos por recordarme quien soy.

Gracias a mi tutora Christine, por la paciencia y por la forma de transmitir sus ideas, que me hace sentir que se me ocurrieron a mí. Jeje gracias por darme TODO este tiempo para poder concluir este trabajo, que resulto mucho más de lo que me esperaba!

Gracias al Grupo de Biodiversidad y Ecología de la Conservación (BEC) del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales (IECA) de la Facultad de Ciencias: Carolina, Alejandro, Mercedes, Federico, Andrés, por el apoyo moral, bancarse mis suspiros y lamentos cuando recién estaba sacándole el ojo a lo de medir anillos y también por el interés en mis avances y los aportes realizados.

Gracias a Ariel por la fe que puso en este trabajo, gracias a todo su equipo Isadora, Paulina, Javiera, Álvaro e Isabela, por compartir conmigo en mi inolvidable ida a Valparaíso, Chile. Gracias también a la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso por la financiación para dicho viaje.

Agradezco también el apoyo de la Dirección General Forestal (DGF), y en particular de Ing. Agr. Juan Pablo Nebel de la Dirección de Gestión de Bosques del DGF. Agradezco al encargado, Sr. Carlos Alvarez, del establecimiento de San Juan para su apoyo en obtener el permiso para acceder el sitio de muestreo y al Sr. Giovanni Centurión en la selección y colecta de las muestras del coronilla en el campo.

Este trabajo fue financiado por la beca de post-doctorado “Fondo Profesor Dr. Roberto Caldeyro Barcia” de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) en 2013-2015 y ejecutado con el apoyo del Grupo Biodiversidad y Ecología de la Conservación (BEC) del Instituto de Ecología y Ciencias Ambientales (IECA) de la Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

CONTENIDOS

RESUMEN.....	3
ABSTRACT	4
AGRADECIMIENTOS.....	5
CONTENIDOS	6
INTRODUCCIÓN	8
Dendrocronología.....	10
El Bosque serrano en Uruguay	13
Estado de conservación del Bosque: dendrocronología aplicada al manejo.....	14
OBJETIVOS	16
General	16
Específicos	16
HIPOTESIS	16
MATERIALES Y MÉTODOS.....	17
Sitio de estudio	17
Especie de estudio.....	18
Diseño de estudio y análisis de crecimiento de <i>S. buxifolia</i>	20
Muestreo de los arboles	20
Preparación de las muestras	20
“Skeleton Plots”	21
Medición	22
Verificación del Cofechado	23
Desarrollo de cronología de ancho de anillos	23
Datos de precipitación y temperatura	24
Indicador de productividad	25
Modelado del crecimiento	25

RESULTADOS.....	26
Autoecología: comparación entre las muestras individuales	26
Cronologías: la temperatura y precipitación como determinante de la variación temporal entre las muestras.	32
DISCUSIÓN	37
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS	40
BIBLIOGRAFIA	42

INTRODUCCIÓN

Conocer la tasa de crecimiento de los árboles, en respuesta a las condiciones y recursos disponibles, en distintos ambientes y a lo largo del tiempo, resulta relevante tanto para el manejo, el entendimiento de las dinámicas de los ecosistemas terrestres, así como también para inferir las condiciones ambientales del pasado (Fritts & Swetnam 1989; Worbes 1999; Brienen & Zuidema 2006; Villalba et al 2006; Schöngart 2008).

Los puntos muestrales permanentes permiten conocer la evolución de los árboles evaluados, en cuanto a incremento diamétrico, pero una importante limitación del método resulta del corto periodo de tiempo evaluado lo que puede llevar a proyecciones de crecimiento irreales (Brienen & Zuidema 2006).

El crecimiento de los árboles no suele ser un proceso continuo, sino que suele detenerse y acelerarse en el transcurso del año y también en el transcurso de la vida del árbol. Esta información queda registrada en el tronco del árbol, en la formación de anillos de crecimiento (Worbes 1995).

La dendrocronología es la ciencia que se encarga del estudio y la datación de los anillos de crecimiento en los árboles con crecimiento secundario (Fritts 1976)

Los anillos de crecimiento se observan como bandas concéntricas diferenciadas, visibles en las secciones transversales de los tallos de árboles con crecimiento secundario, estos se forman por un cambio en el tamaño, espesor y coloración de la pared de las células del xilema, en respuesta a cambios en las condiciones del ambiente y también a condicionantes genéticas (Kaennel & Schweingruber 1995).

En las regiones donde las condiciones del ambiente cambian periódicamente a lo largo del año, se observa mayor frecuencia de especies que forman anillos de crecimiento anuales, capaces de ser datados (Speer 2010). Sin embargo en regiones tropicales y subtropicales, donde las condiciones varían menos durante el año, se ha encontrado que hay menor frecuencia de árboles que forman anillos anuales (Lieberman et al 1985, Stahle 1999). También se ha encontrado que hay especies más susceptibles a formar anillos visibles que otras, como por ejemplo las gimnospermas y las angiospermas con hojas caducas, lo que señala que también existen componentes genéticos que determinan la formación de anillos (Speer 2010).

Dado que la visualización y datación de anillos de crecimiento se ve facilitada por la especie en cuestión y por las condiciones ambientales estacionales, los estudios dendrocronológicos han sido más difundidos en ciertas especies (por ejemplo gimnospermas) y en regiones templadas con marcada estacionalidad, predominando en el hemisferio norte (Falcon-Lang 2009, Grissino & Mayer 1993, Worbes 1999, Boninsegna 2009).

En Sudamérica en los últimos 40 años se han realizado más de 300 cronologías de ancho de anillo, entendidas como el promedio de ancho de anillo que expresa una población en respuesta al ambiente local. La mayoría de ellas en la región sur de la cordillera de los Andes, en las regiones áridas de Argentina, Chile, Perú y Bolivia y algunas pocas en regiones subtropicales con estacionalidad bien marcada (Boninsegna 2009).

El territorio uruguayo está ubicado entre los 30° y 35° de latitud sur y los 53° y 58° de longitud oeste y no posee una estacionalidad, en cuanto a precipitación, bien diferenciada (Mendina & Pisciotano 2002; Panario 2014). Por ello, no se ha desarrollado el área de la dendrocronología. Existe un solo antecedente de trabajo con anillos de crecimiento en especies nativas (Profumo 2010), pero hasta la fecha no se ha publicado ninguna cronología siguiendo la metodología aceptada por la Comunidad Internacional de Anillos de Crecimiento (International Tree-ring Community) (Mayer 1993; Howard & Falcon 2009).

Evaluar el potencial del bosque nativo uruguayo, especialmente de aquellas especies longevas, para realizar dendrocronología, nos permitiría ampliar la frontera de esta disciplina, lo que a su vez, nos permitiría ampliar el conocimiento sobre las especies nativas, así como también conocer como han sido las condiciones locales y globales del pasado y como viene evolucionando el bosque nativo en respuesta a la variabilidad de las condiciones ambientales, como la temperatura y precipitación.

Este trabajo tiene como objetivo evaluar el potencial para estudios dendrocronológicos de *Scutia buxifolia*, analizando los patrones temporales de crecimiento y su correlación con variables climáticas como la temperatura y precipitación en la región de Rocha.

Scutia buxifolia conocido en Uruguay como “coronilla” es una especie ampliamente distribuida en la región, por lo que podría emplearse para indicador

ambiental de muchos sitios fácilmente, asimismo el que sea de larga vida permite obtener información del pasado distante y además conocer más el detalle de su crecimiento permitiría establecer planes de manejo más sustentables, ya que ha y sigue siendo muy explotada por la excelente calidad de su madera como leña.

Se pretenden contestar las siguientes preguntas: ¿*Scutia buxifolia* presenta un patrón anual de ancho de anillo? ¿Cuánto se correlaciona la variación en el ancho de anillo promedio anual con el régimen de temperatura y precipitación de la región? ¿Qué factores podrían explicar la variación entre el ancho de anillos de los distintos árboles muestreados?

Dendrocronología

La dendrocronología es la ciencia que se encarga del estudio y la datación de los anillos de crecimiento en los árboles con crecimiento secundario (Fritts 1976). Estos anillos se observan como bandas circulares, que se distinguen por cambios en el tamaño, espesor y coloración de la pared de las células que los conforman (Kaennel & Schweingruber 1995).

En los árboles que habitan regiones con estacionalidad definida, durante los periodos más favorables para el crecimiento, como principio de la primavera y verano temprano, el cambium vascular da lugar a la formación del leño temprano (EW – “Early Wood”; Figura 1), caracterizado por poseer células xilemáticas más grandes y paredes celulares más finas. En el verano tardío y otoño las células xilemáticas se vuelven más pequeñas y con paredes celulares más gruesas, conformando el leño tardío (LW – “Late Wood”; Figura 1). Luego en invierno la actividad del cambium se detiene y se vuelve a reanudar en la primavera siguiente, por lo que el límite entre anillos se daría entre el leño tardío de un año y el temprano del siguiente. Por lo tanto el año vegetativo de un árbol abarca primavera y verano temprano de un año calendario y el verano tardío y otoño del siguiente año calendario, por lo que dura parte de dos años calendario (Smith & Lewis 2005; Figura 1).

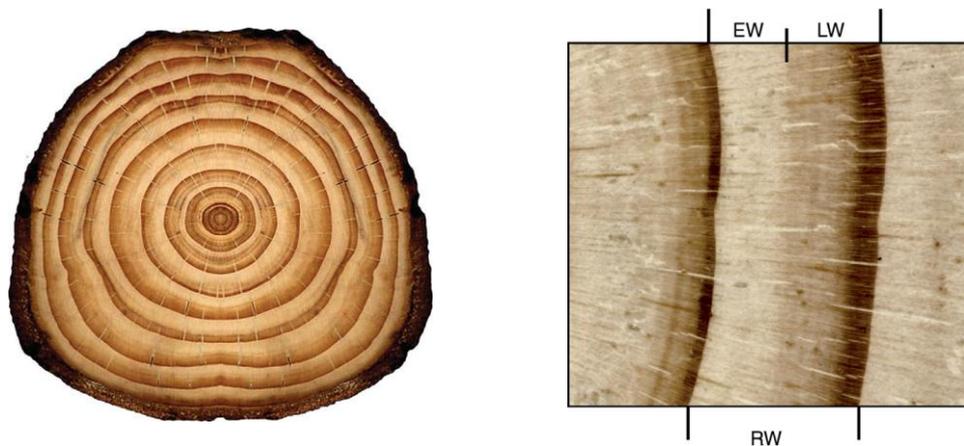


Figura 1 A la izquierda, una sección transversal de un ejemplar de *Tsuga mertensiana*. A la derecha ampliación donde se puede ver el ancho de anillos de crecimiento (RW – “Ring Width”) así como el leño temprano (EW – “Early Wood”) y el tardío (LW – “Late Wood”). Fuente: Copiado de Figura 1 y 2 de Smith & Lewis 2007; © D. Lewis 2006.

Los anillos forman un patrón de bandas con distinto ancho, donde los períodos de crecimiento más favorables dan lugar a la formación de anillos más anchos, mientras que aquellos periodos de crecimiento menos favorables forman un patrón de anillos más delgados (Worbes 1995).

Pueden ocurrir eventos fortuitos durante el período de crecimiento, como alguna sequía, o aparición de plagas que haga que el árbol disminuya su crecimiento drásticamente, cuando se restablecen las condiciones el árbol vuelve a crecer según su tasa promedio, formándose dos anillos en un mismo periodo vegetativo, estos anillos son denominados “anillos falsos”, ya que para un mismo año vegetativo se forman dos anillos. Puede ocurrir lo opuesto, que un invierno sea más benévolo que lo usual, haciendo que los límites entre anillos sean difusos, por lo que la formación de un anillo dure más de un año (Speer 2010). La formación de anillos falsos y ausentes supone grandes desafíos a la hora de datar los anillos de crecimiento.

La precipitación y temperatura suelen ser los factores que mejor explican la variación anual e interanual en el crecimiento de los árboles (Boninsegna 2009). Los períodos de sequía dejan su impronta característica como un patrón de anillos delgados que se repite entre las muestras tomadas en cierta región. Al buscar la coincidencia entre estos patrones de crecimiento entre las muestras y los periodos extremos (por ejemplo eventos de sequía) se puede identificar el año exacto en que se originaron esos anillos más delgados, de manera de poder datar con precisión el resto de los anillos e identificar los anillos falsos o ausentes. Este principio es denominado datación cruzada o cofechado (Dougglas 1914) y resulta fundamental para la

identificación de las fechas en que fueron formados los anillos (Fritts & Swetnam 1989).

Dado que para poder datar los anillos es necesario que las especies sean sensibles a los cambios ambientales y que el clima ha mostrado poseer gran correlación en el patrón de anillos observados, la dendrocronología se ha abocado al estudio de la variabilidad climática y se ha consagrado como la herramienta paleoclimática más poderosa para registrar eventos recientes (Holoceno), habiéndose logrado reconstruir los cambios temporales de la temperatura y precipitación, con resolución anual, por los últimos 12.500 años (Hughes 2002).

Por otro lado, se ha visto que existe una predisposición genética en la formación de anillos, por lo que existen especies más susceptibles a formar anillos visibles, más fáciles de estudiar, como es el caso de las gimnospermas (Falcon-Lang 2009). Es por eso que los estudios dendrocronológicos se han concentrado en regiones con climas estacionales o topografía pronunciada, que acentúan las variaciones climáticas y sobre todo en especies capaces de formar anillos más nítidos (Falcon-Lang 2009, Grissino & Mayer 1993, Worbes 1999, Boninsegna 2009).

En el caso de Suramérica la mayoría de las cronologías realizadas se encuentran en las laderas oeste y este del sur de la cordillera de los Andes, también se han realizado cronologías en la costa de Chile, en los archipiélagos del sur, en las zonas áridas al centro oeste de Argentina, Chile, Perú y Bolivia y en regiones subtropicales con marcada estacionalidad, como el caso del Noroeste argentino, donde se han observado numerosas especies con anillos anuales (Figura 2). En el caso de las regiones tropicales, muchos árboles no presentan anillos fácilmente distinguibles, ni tampoco anuales, sin embargo se han podido realizar varias cronologías, con utilización de isótopos y en árboles que habitan regiones inundables (Boninsegna 2009, Jiménez 2011, Schöngart 2008, Worbes 2003, Falcon-Lang 2009, Grissino & Mayer 1993, Rivera 2013).

Uruguay al no poseer una estacionalidad en cuanto a precipitación bien diferenciada (Mendina & Pisciotano 2002; Panario 2014) y por no tener especies leñosas gimnospermas nativas, se ha visto rezagada en el desarrollo de la dendrocronología. Hasta la fecha se han realizado, en Uruguay, dos trabajos utilizando anillos de crecimiento en Uruguay, uno de ellos sobre especies invasoras (Martino

2012) y otro acerca de las potencialidades de especies nativas para la dendrocronología y su uso como bioindicadores ambientales (Profumo 2010). Pero hasta la fecha no se ha desarrollado ninguna cronología con datación cruzada (Mayer 1993; Howard & Falcon 2009).

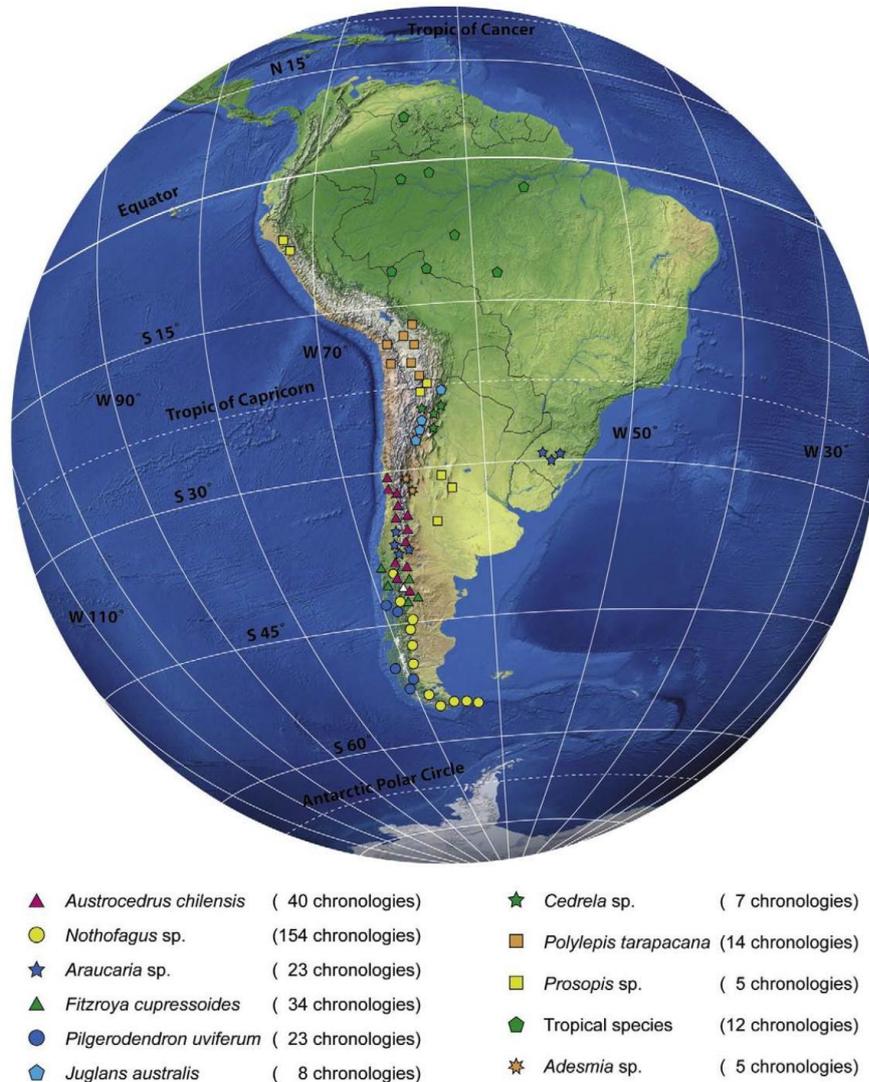


Figura 2 Distribución de las cronologías realizadas en Sur América y los géneros utilizados (Fuente: Copiado de la Fig 1 de Boninsegna 2009)

El Bosque serrano en Uruguay

Uruguay se caracteriza por una vegetación predominantemente de praderas que ocupan el 80% del territorio. Los bosques ocupan un 3,4% y pueden subdividirse en varios tipos según la fisonomía y geomorfología: los bosques serranos, los bosques de

quebrada, los algarrobales y blanqueales, bosques pantanosos, bosques psamófilos y los bosques ribereños (Chebataroff 1969, MGAP 2011).

Los bosques serranos se caracterizan por poseer una vegetación dominada por árboles que cubren más del 65% del suelo en las serranías (IMM-Museo y Jardín Botánico, 1987 en Costa & Delgado 2001). En las proximidades de las cimas y ladera alta, es ralo, con una altura media de 3 m; la vegetación se hace discontinua formando grupos en los que dominan especies xerófilas de porte arbustivo, espinosos, achaparrados y de conformación tortuosa, y abundan líquenes, cactáceas, gramíneas duras, helechos resistentes, plantas rastreras, adaptadas a suelos pobres y superficiales y creciendo entre las fisuras de los abundantes afloramientos rocosos. A medida que se desciende el bosque se hace más alto y espeso, y se incrementa la diversidad específica. En la ladera baja el bosque es más denso y con una riqueza apreciable en especies de mayor porte, alcanzando alturas medias de 6 a 8m. Son frecuentes en estos bosques las especies espinosas y con otras características xeromorfas, entre ellas se encuentra *Scutia buxifolia*, *Celtis tala* (IMM-Museo y Jardín Botánico, 1987 en Costa & Delgado 2001).

Existe poco material sobre atributos funcionales de este tipo de bosque así como su dinámica en Uruguay, pero se sabe que influyen decisivamente en el amortiguamiento de la erosión, como hábitats de soporte para especies silvestres, formación de suelo, retención de nutrientes, regulación del régimen hídrico, captación de CO₂ y regulación del clima (Soutullo et al 2012).

Estado de conservación del Bosque: dendrocronología aplicada al manejo

La mayor amenaza para los bosques o “montes” nativos ha sido el avance de la frontera agrícola, forestal, ganadera y en menor medida por su uso directo como combustible (Carrere 2001).

Actualmente su tala está prohibida y solo puede utilizarse para obtención de leña de uso doméstico no comercial, pidiendo previo permiso a la Dirección General de Recursos Naturales Renovables (DGRNR). La ley forestal N° 15.939 entre otras cosas

demarca sitios de prioridad forestal, que no intervienen con el bosque nativo y además obliga a realizar el monitoreo de los recursos forestales.

El monitoreo de los recursos se ha limitado a la actualización de la cobertura forestal, pero no ha considerado información periódica sobre volumen extraído o información sobre otros recursos asociados a los bosques y otros beneficios provenientes de ellos.

A raíz de esto en el año 2010 se comienza la construcción del Inventario Forestal Nacional, financiado por el “Fondo de Coherencia para Una ONU Uruguay”.

El mismo está basado en un sistema de estratificación de los recursos forestales a partir de la cartografía forestal.

También se instalaron y relevaron, en la realización del Inventario Forestal Nacional, un total de 392 parcelas de muestreo circulares permanentes (con radios variables de 6 a 18 m), sobre bosque natural, obteniéndose datos de volúmenes total con corteza, pies, área basal, abundancia, dominancia, frecuencia e índice de valor de importancia de 129 especies nativas, muestreados cada 10 años, lo que permite conocer un conjunto de características fundamentales de los bosques uruguayos para propender al manejo forestal sostenible (Dirección General Forestal MGAP – FAO 2010).

Los puntos muestrales permanentes permiten conocer la evolución de los árboles evaluados, en cuanto a incremento diamétrico, pero una importante limitación del método resulta del corto periodo de tiempo evaluado lo que puede llevar a proyecciones de crecimiento irreales (Brienen & Zuidema 2006).

El estudio de los anillos de crecimiento mediante la dendrocronología, permite conocer la tasa de crecimiento de los árboles, definiendo así diámetros mínimos de cosecha, en base al momento en que la tasa de crecimiento comienza a decaer. Esta información, complementada con los datos del Inventario Forestal Nacional, sobre número de árboles y clases diamétricas, podría utilizarse para estimar el ciclo de cosecha, cuantos árboles cortar y de que diámetros, para tener una producción sostenible.

Por lo tanto la dendrocronología, resulta una herramienta complementaria con los puntos muestrales permanentes, para poder evaluar más exactamente la

sostenibilidad de los regímenes de corta (Schöngart 2008, Worbes 2003, Brienen & Zuidema 2006).

OBJETIVOS

General

- Evaluar el potencial de *Scutia buxifolia*, “coronilla”, para desarrollar estudios dendrocronológicos para Uruguay.

Específicos

- Desarrollar una cronología de ancho de anillos de *S. buxifolia*.
- Determinar las relaciones entre la variabilidad climática y el crecimiento de *S. buxifolia*
- Determinar cómo varía el crecimiento entre árboles, con distintos parámetros estructurales (o dasométricos) como DAP, área de la copa y altura del fuste.
- Establecer una metodología para realizar dendrocronología en distintas ramas de la ciencia en Uruguay.

HIPOTESIS

La variabilidad climática del Uruguay controla en gran parte el crecimiento de *S. buxifolia* permitiendo la datación cruzada, el desarrollo de cronologías de ancho de anillos perfectamente datadas, y correlaciones significativas entre el régimen de temperatura y precipitación con el patrón de crecimiento de la especie para la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio fue llevado a cabo en parches de un bosque serrano ubicado en un predio privado, ubicado en la ruta 16 a 22,4 km al norte de la ciudad de “Castillos” en el departamento de Rocha, Uruguay ($34^{\circ} 00' S$, $51^{\circ} 51' O$; Figura 3).

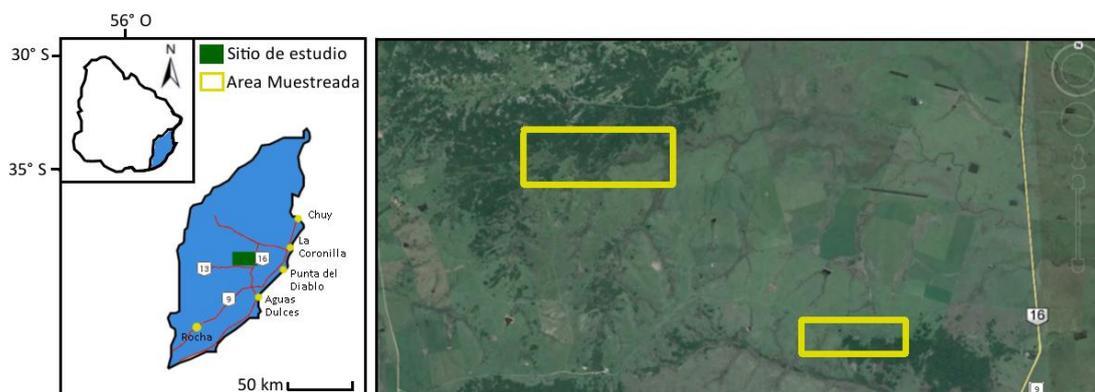


Figura 3. Localización del sitio de estudio en el Departamento de Rocha (izquierda) y las dos áreas de bosque nativo muestreadas para $N = 14$ árboles en 2013-2014. Fuente: Google Earth™ 2016.

Uruguay presenta un clima subtropical húmedo (de acuerdo con la clasificación de Köppen), con una precipitación promedio anual de 1.200 mm por año, presentando un valor mínimo hacia el sur de 1.000 mm y un máximo hacia el noreste con 1.500 mm. Las lluvias ocurren durante todo el año (Mendina & Pisciotano 2002), siendo marzo el mes con mayor precipitación promedio con 140 mm y diciembre el que presenta las menores precipitaciones de 100 mm para todo el país y 60 mm para Artigas y Rocha. Pese a esta distribución de valores medios, las precipitaciones en el Uruguay se caracterizan por su extrema irregularidad y variabilidad interanual (Figura 4a). Se han producido en el país extensos períodos de sequía, como los registrados en 1891-94, 1916-17, 1942-43, 1964-65, 1988-89, 1999-2000 y 2005-2006. La temperatura media anual es de $17,5^{\circ}C$, las temperaturas medias más altas se presentan en el mes de enero y febrero ($24,0^{\circ}C$) y las medias más bajas en junio y julio ($11,9^{\circ}C$) (Bidegain & Renom 2002; <http://meteorologia.fcien.edu.uy/Curuguay.html>; Bartaburu 2009; Figura 4b).

El sitio de estudio es un predio que cuenta con un plan de manejo aprobado por la Dirección General Forestal, del Ministerio de Agricultura Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP). Este plan buscó aprovechar los árboles de áreas que habían sido manejadas, lo que incluyó tareas de apertura y mantenimiento de senderos, raleo de vegetación para el acceso del ganado a la sombra y para la obtención de leña en forma secundaria.

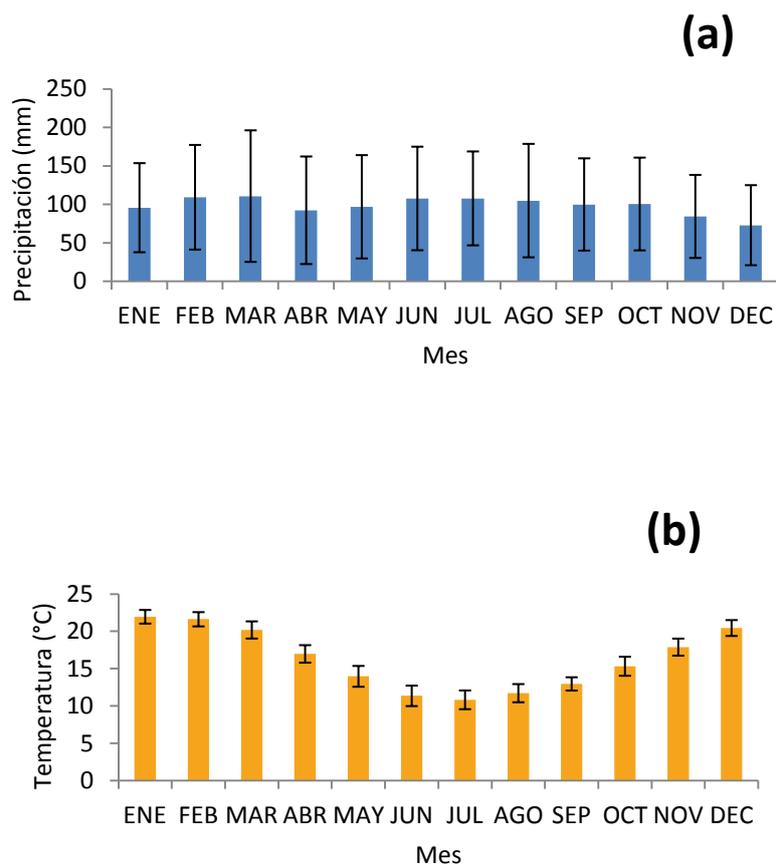


Figura 4 Precipitación promedio mensual en la estación meteorológica de Rocha durante 1961 – 2013 con desvío estándar (a). Temperatura promedio mensual en la estación meteorológica de Rocha durante 1961 – 2013 con desvío estándar (b). Fuente: InUMet, Estación meteorológica de Rocha.

Especie de estudio

Scutia buxifolia pertenece a la familia Rhamnaceae, y su nombre popular en Uruguay es “coronilla”. Es una especie arbórea espinosa muy ramificada, su distribución va desde el sudeste de Brasil, todo el Uruguay hasta el norte de Argentina, Paraguay y Bolivia (Marchiori 2008).

Se encuentra en prácticamente todos los tipos de bosque del país y se caracteriza por poseer un crecimiento lento en estado natural y predominar en los estratos más altos del bosque. Tiende a crecer en áreas abiertas (Brussa y Grela 2007, Budke et al. 2008), siendo raro encontrar plántulas bajo el dosel, por lo que se estima que es una especie pionera de larga vida (Etchebarne and Brazeiro 2016; Figura 5).

La madera es de color rojizo y muy dura, con un peso específico de más de 1,265 gr/cm³ encontrándose entre las maderas más densas de las especies nativas (Senyszyn 1989). En las secciones transversales se pueden apreciar anillos visibles delimitados por una capa muy fina de células parenquimáticas. Presenta gran cantidad de vasos uniformemente distribuidos en el ancho del anillo, y además una porosidad difusa, que dificulta la lectura de los anillos (Marchiori 2008).



Figura 5 A la izquierda el porte general del árbol nativo, *Scutia buxifolia*. La superior derecha la filotaxia (hojas alternas) y presencia de espinas en las ramas. La de la esquina inferior derecha la morfología del tronco y de la corteza característica de este especie. Fuentes: **foto izquierda** - http://tierrayarteasociacioncivil.blogspot.com.uy/2013/07/coronilla-flora-nativa-del-uruguay-por_17.html; **foto superior derecha** - <http://uruguay1.blogspot.com.uy/2008/12/scutia-coronilla-scutia-buxifolia.html>; **foto inferior derecha** - <http://floradeluruguay.blogspot.com.uy/2010/06/coronilla.html>.

Diseño de estudio y análisis de crecimiento de *S. buxifolia*

Muestreo de los arboles

Los muestreos se realizaron en dos salidas de campo, durante el mismo año vegetativo que abarcó agosto de 2013, al principio de la primavera, hasta julio del 2014 en invierno. A cada uno de los 14 árboles muestreados se le extrajo con motosierra una sección transversal a la altura del pecho, a 1,30 m del suelo (DAP) y otra a la altura de la base, a 0,10 – 0,20 m del suelo aproximadamente. Los árboles fueron cortados durante las actividades de corte dentro del plan de manejo del área, aprobadas y fiscalizadas por la Dirección General Forestal, del Ministerio de Agricultura Ganadería Agricultura y Pesca (MGAP). Este plan incluye tareas de abrir caminos para el tránsito de vehículos y animales, mantener el alambrado libre de árboles y facilitar el acceso del ganado al bosque de abrigo. El muestreo fue limitado a árboles dentro de las áreas de donde se llevaron a cabo dichos procedimientos.

Se seleccionaron solo árboles del dosel y se tomaron datos de la altura, el ancho y largo de copa y el diámetro a la altura del pecho (DAP: 1,3 a la altura del suelo) y la altura a la que se encontraba la primera ramificación del fuste. Además se tomó para cada árbol la georeferenciación y elevación con un GPS, la pendiente por estimación visual, la exposición con una brújula y observaciones del estado del bosque y su uso.

Preparación de las muestras

Las secciones transversales fueron secadas en un horno a 30°C hasta alcanzar un porcentaje de humedad <12%. Luego fueron lijadas con lijas sucesivamente más finas, desde grado 80 a grado 320 (Profumo 2010). A cada sección se le trazaron 4 radios perpendiculares, tratando de atravesar la porción más ancha y las más corta del tronco. Estos radios conforman las series que luego fueron medidas y analizadas. Cada series consiste en una secuencia de anillos anuales desde el último anillo que se formó en 2013 hasta la médula del árbol. En la práctica de la dendrocronología, se arman las cronologías en base a las series que muestran la mejor correlación entre sí, siendo de 1-4 series por árbol.

“Skeleton Plots”

Solo las secciones transversales a la altura del pecho fueron analizadas para armar la cronología de *Scutia buxifolia* para el sitio de estudio. Las series de cada sección fueron observadas bajo una lupa estereoscópica, donde se procedió a marcar los anillos verdaderos, considerados como tales, aquellos anillos que se continuaban por toda la circunferencia de la sección transversal, descartándose aquellos que desaparecían o se fusionaban con otros anillos (Speer 2010; Figura 6).

Se realizó el cofechado por “skeleton plots”, método desarrollado por Douglass (1941), donde se identificaron para cada muestra los años más extremos, marcando aquellos anillos más angostos en forma relativa al ancho de los demás anillos de la serie, buscando la coincidencia entre las series de las demás muestras y con las principales fechas de escasa precipitación registradas para el país (<http://meteorologia.fcien.edu.uy/Curuguay.html>; Bartaburu 2009; Figura 7). En esta etapa se realizan correcciones en la cantidad de anillos y se reconocen los anillos falsos y ausentes.

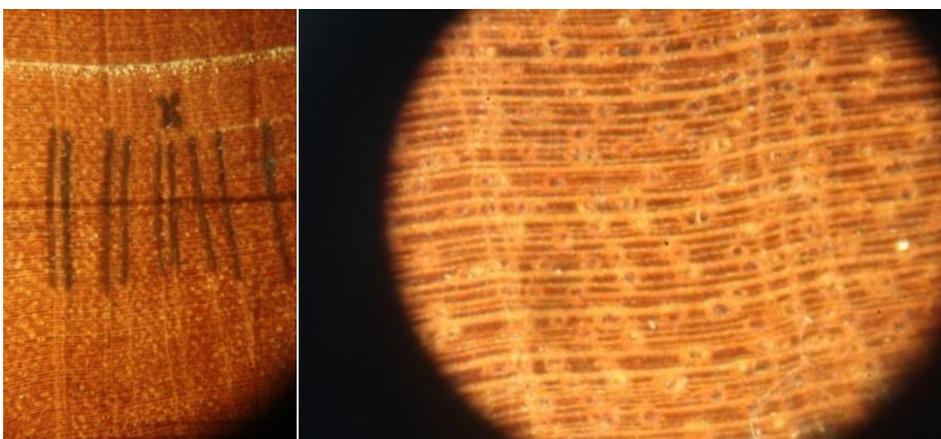


Figura 6 Sección de una serie de anillos de *Scutia buxifolia*, indicando con un "x" un anillo falso, que se forma a partir de una interrupción en el crecimiento durante el período vegetativo, por lo que en un mismo año vegetativo se forman dos anillos. (foto a la izquierda). Aumento de un anillo anual de *Scutia buxifolia*, en que se puede observar la presencia de vasos difusos en la madera. Fuente: Foto tomada por Alex Ferreira.

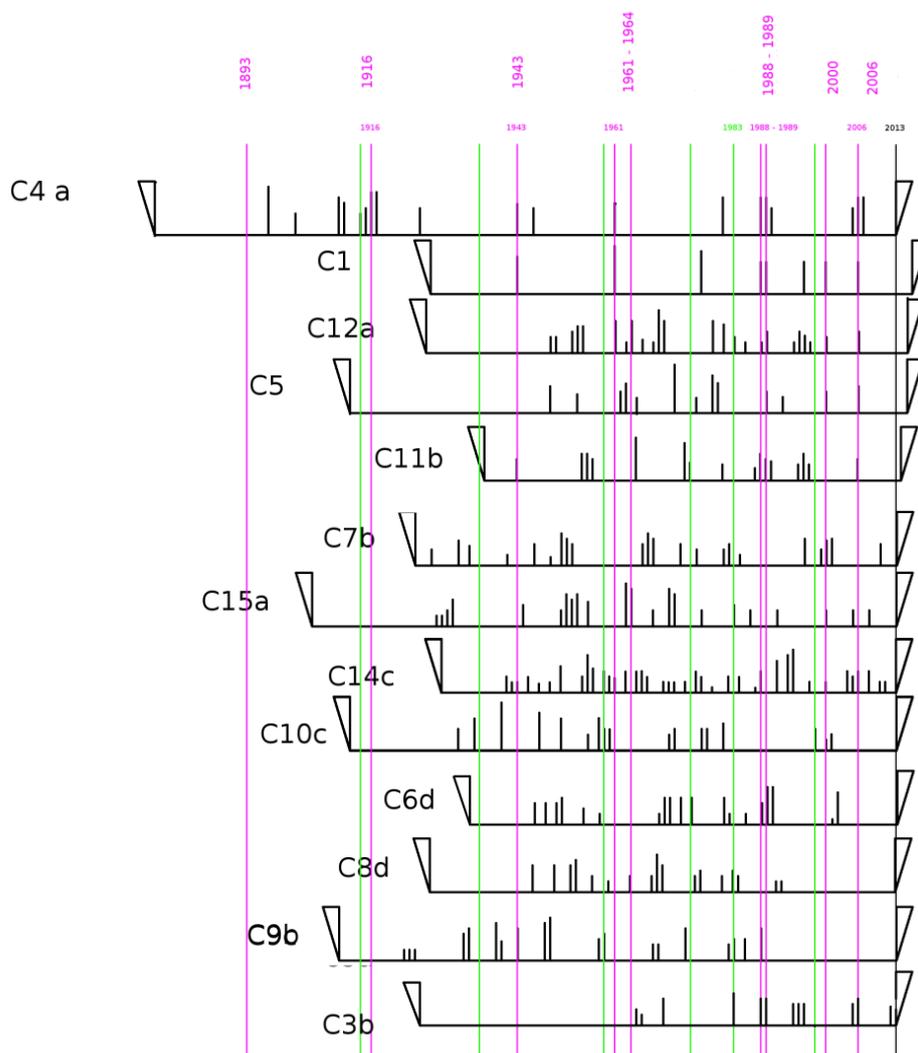


Figura 7 Diagrama de “Skeleton plot”, una herramienta utilizada en la dendrocronología para facilitar la datación correcta de los anillos de las series de *S. buxifolia*. En rosado aparecen marcados los años de menor precipitación (1891-94, 1916-17, 1942-43, 1964-65, 1988-89, 1999-2000 y 2005-2006) y en verde los de elevada precipitación (1904, 1936, 1958, 1975, 1983, 1998). El código a la derecha identifica la serie de cada muestra. El largo de las líneas negras verticales indican el ancho del anillo relativo al ancho promedio de los anillos adyacentes, mientras más larga las líneas negras más angosto el anillo en comparación con los anillos adyacentes.

Medición

Luego de adjudicarles una fecha tentativa a cada serie, lo cual corresponde a asignar un año calendario a cada anillo, se midió el ancho de cada anillo anual ($N > 5000$ anillos en total), montadas en un carro de desplazamiento Tree-Ring System de VELMEX (http://www.velmex.com/Products/Pre-configured_Systems/Tree_Ring_Measuring_System.html), que permite medir el ancho de los anillos con una precisión

de 0,001 m (Speer 2011), utilizando el programa de medición MeasureJ2X (<http://www.voortech.com/projectj2x/>).

Verificación del Cofechado

Se ingresaron las mediciones de ancho de anillos al programa COFECHA (Holmes 1983) (disponible gratuitamente en: <http://web.utk.edu/~grissino/software.htm>), para verificar la calidad de la datación. Se descartaron series que mostraban muy poca correlación con el resto de las series y se corrigieron los posibles errores de medición entre las series analizadas, evidenciando ausencia o exceso de anillos, construyéndose la cronología máster, donde se promedian todos los valores de ancho de anillo.

Con las series que mejor cofecharon se calcularon los siguientes parámetros:

- El Crecimiento Acumulado (CA), el crecimiento acumulado hasta el año t , como la sumatoria del crecimiento desde el año 1 hasta el año t .
- El Incremento Diamétrico Corriente Anual (ICA); El ICA se calcula restando el Crecimiento Acumulado (CA) correspondiente al año t menos el tamaño que tenía el árbol en el año anterior $t-1$

$$ICA = CA_T - CA_{t-1} \quad [1]$$

- El Incremento en Área Basal (BAI, por su sigla en inglés Basal Area Increment): El BAI se puede calcular mediante la siguiente ecuación:

$$BAI_t = \pi R^2_t - \pi R^2_{t-1} \quad [2]$$

R^2_t es el radio al correspondiente al final del año del anillo de crecimiento y el R^2_{t-1} corresponde al radio al principio del año de la formación del anillo de crecimiento.

Desarrollo de cronología de ancho de anillos

Una vez que a cada anillo de cada serie se le asignó un año calendario (i.e. "cofechada"), las mediciones de los anchos de los anillos de todas las series fueron introducidas al programa ARSTAN (Cook & Holmes 1986), que se encarga de estandarizar las series de crecimiento.

Además se ajustó una curva exponencial negativa para quitar la tendencia del crecimiento relacionada con la edad. Luego se ajustaron modelos autorregresivos para quitar la autocorrelación, utilizando herramientas disponibles en ARSTAN.

Dichos ajustes se le realizaron a las series para resaltar la variación provocada por las variaciones climáticas sobre el crecimiento y remover el efecto de alteraciones o eventos locales no determinados por el clima.

El programa también calculó el EPS (por su sigla en inglés Expressed Population Signal; Wigley et al. 1984), que expresa la representatividad en la población de cierto patrón común de ancho de anillos, es decir indica que tan bien representado está en la población cierto patrón. Si contamos con un bajo número de muestras pero que poseen una fuerte correlación entre ellas, el EPS dará alto, sin embargo por más que tengamos un altísimo número de muestras si la correlación entre ellas es baja el EPS dará bajo, ya que los individuos no estarían respondiendo igual a las variables ambientales.

Datos de precipitación y temperatura

Los datos de precipitación mensual total y temperatura promedio mensual desde el año 1961, fueron obtenidos de la estación meteorológica más cercana al sitio de estudio, la estación de Rocha del Instituto Uruguayo de Meteorología (InUMet 2015, datos no publicados: <http://www.meteorologia.com.uy/>).

Para comparar la cronología con los datos de temperatura y precipitación se utilizó una función de correlación (Blasing et al 1984) donde se buscó que mes o que meses consecutivos del año influyeron más en las medidas de ancho de anillos. Para eso se tomó la medición de un ancho de anillo correspondiente al año vegetativo t , definido a partir de principio de setiembre del año corriente hasta finales de agosto del año siguiente según datos de NVDI para el hemisferio sur (Camberlin et al. 2007) y se comparó con la precipitación total y temperatura promedio de cada mes de hasta dos años anteriores al año vegetativo t .

Indicador de productividad

Como indicador de la productividad de cada árbol se utilizó el Incremento en Área Basal (BAI, por su sigla en inglés Basal Area Increment). Para ello se promediaron los valores de las series de cada muestra y a partir de ellos se calculó, mediante la ecuación [2]

El BAI al tener dos dimensiones proporciona una mejor aproximación al crecimiento que la medida linear en una sola dimensión, como es el ancho de anillo. Por ejemplo un valor constante de ancho de anillo a lo largo de los años podría interpretarse como que cada año el árbol crece lo mismo, pero si se agrega el mismo volumen de madera cada año la tendencia observable si se mide el ancho de cada anillo, sería una constante disminución en el ancho de anillos, como consecuencia de agregar el mismo volumen de madera en una superficie cada vez mayor. La medida del área nos brinda una mejor aproximación del crecimiento para cada individuo ya que contempla más información (Biondi 2008, Johnson & Abrams 2009)

Modelado del crecimiento

La curva de crecimiento fue ajustada a una función sigmoidea utilizando el DAP como variable independiente, donde se puede ver la relación entre el DAP y la edad (Schöngart 2008)

$$DAP = \frac{a}{(1 + (b/edad)^c)} \quad [3]$$

RESULTADOS

Autoecología: comparación entre las muestras individuales

El rango de edades de los 14 árboles analizados fue de 76 a 137 años, siendo la edad promedio de 96 años. El diámetro mayor fue de 33,2 cm, el menor 11,8 cm, siendo el promedio 20,5 cm. En la Figura 8 se representan los intervalos de tiempo analizados para cada muestra así como el crecimiento promedio de las series.

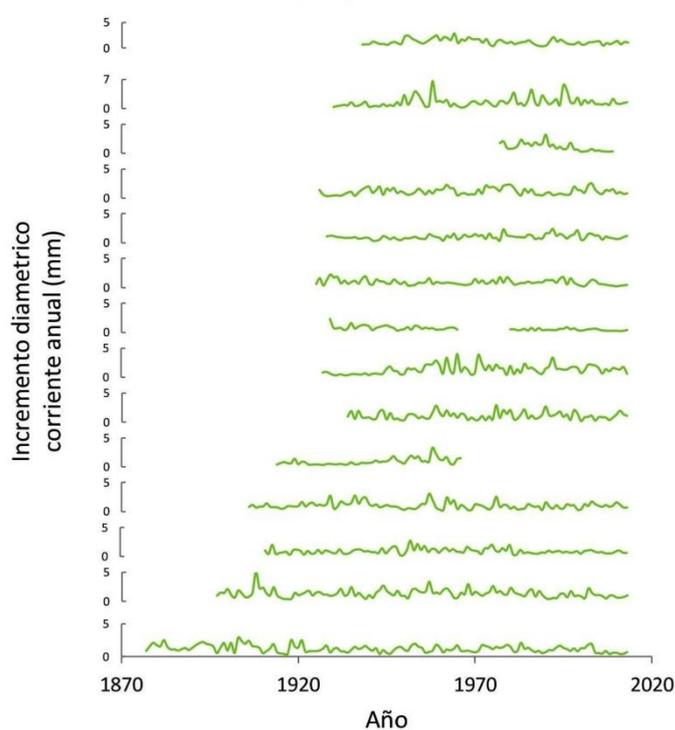


Figura 8 Series temporales del promedio de incremento dimétrico corriente anual de las series de las 14 árboles consideradas para armar la cronología master. Las interrupciones o series incompletos (ej.: una que termina en 1966) son debidos a secuencias de anillos que no se pudo datar con certidumbre estadística en el programa COFECHA y por ende son excluidos del cronología master.

La tasa de incremento diamétrico corriente anual promedio fue de 2.127 mm/año, siendo la menor de 1.167 mm/año y la mayor de 3.005 mm/año (Figura 9).

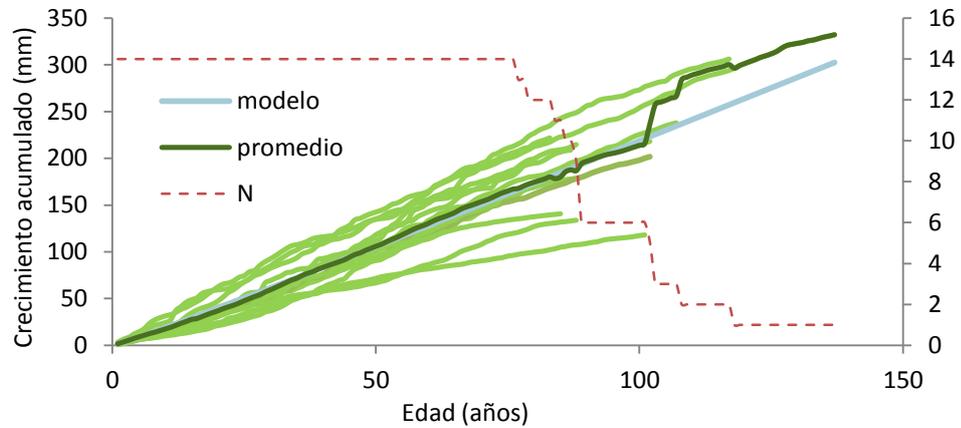


Figura 9 Crecimiento Acumulado (CA) de los 14 árboles muestreados (el promedio de las 4 series de cada árbol). En verde oscuro aparece el promedio y la línea punteada señala la cantidad de muestras consideradas en el promedio (eje Y a la derecha). Las verdes claras se corresponden al promedio de las series de cada muestra, la verde oscura es el promedio de todas las series y el modelo es la recta que se ajusta a la ecuación [3] obtenida a partir de los parámetros calculados a partir de los datos.

Se obtuvo la siguiente ecuación:

$$DAP = \frac{5627}{(1 + (1951/edad)^{1.079})}$$

Pero vale señalar que la variabilidad fue bastante grande identificando individuos de la misma edad (100 años) con diámetros de 11,7 cm y 21,8 cm.

Al analizar el crecimiento en área basal promedio se pudo observar gran variabilidad, que va desde 630 mm² a 105mm² (Figura 10)

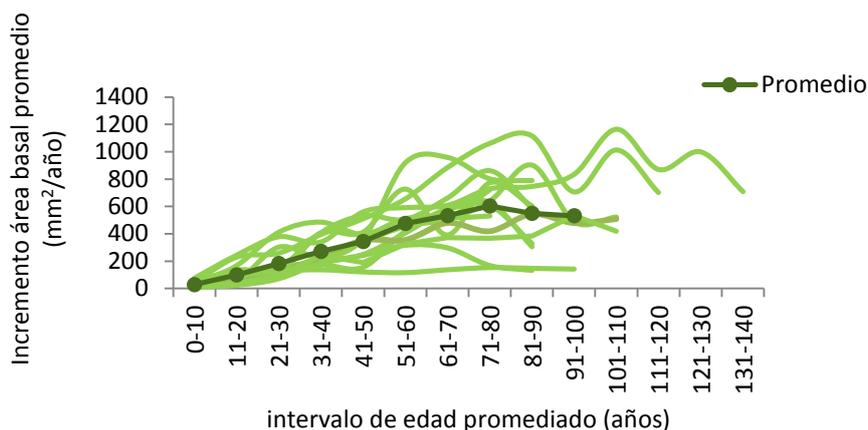


Figura 10 Promedio del incremento anual de área basal cada de 10 años para cada árbol, mostrando la diferencia en tasa de crecimiento según la edad del árbol, el promedio de todas los árboles se indica en verde oscuro.

Al analizar el crecimiento promedio en área basal y en diámetro se pudo observar una diferencia en el análisis del intervalo de edades que presentaron mayores tasas de crecimiento. En el caso del BAI el mayor crecimiento se dio entre los 71-80 años mientras que el análisis del diámetro mostró un mayor crecimiento entre los 51-60 años de edad (Tabla 1).

Tabla 1 Promedio del incremento anual en área basal cada 10 años. Se puede observar la diferencia en el período de máximo crecimiento cuando se considera el diámetro vs. el área basal como estimadores de crecimiento.

intervalo de edad (años)	Incremento en área basal promedio (mm ² /año)	Crecimiento promedio (mm/año)
0-10	27.82	0.74
11-20	99.05	1.00
21-30	182.57	1.05
31-40	270.95	1.12
41-50	343.21	1.05
51-60	475.75	1.14
61-70	532.14	1.08
71-80	603.14	1.04
81-90	549.44	0.86
91-100	531.78	0.73

La tasa de BAI fue correlacionada significativamente con el área de copa ($R^2 = 0,83$ y p-valor $< 0,01$), mas débilmente con la altura ($R^2 = 0,69$ y p-valor $< 0,01$) y no fue correlacionado significativamente con la edad ($R^2 = 0,50$, p-valor $> 0,01$). (Figura 11 y 12)

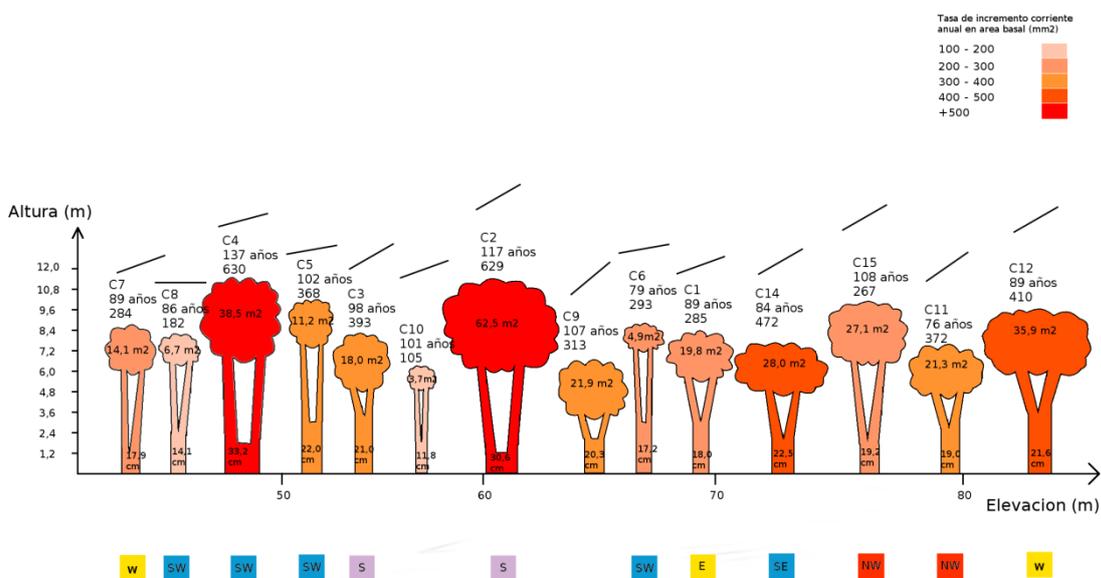


Figura 11 Diagrama visual de los 14 árboles muestreados que combina las variables analizadas para evaluar su efecto en la tasa promedio de crecimiento anual entre individuos. En rojo más intenso se observan los árboles de mayor tasa de BAI. Las áreas de copa están dibujadas a escala, utilizando el ancho y largo medido, también se indica la altura en el eje Y y la elevación en el eje X. Encima de cada árbol representado en el diagrama, aparece el dato identificador de la muestra, la edad, el BAI y una barra que representa la inclinación de la pendiente. Debajo de cada árbol se indica la exposición.

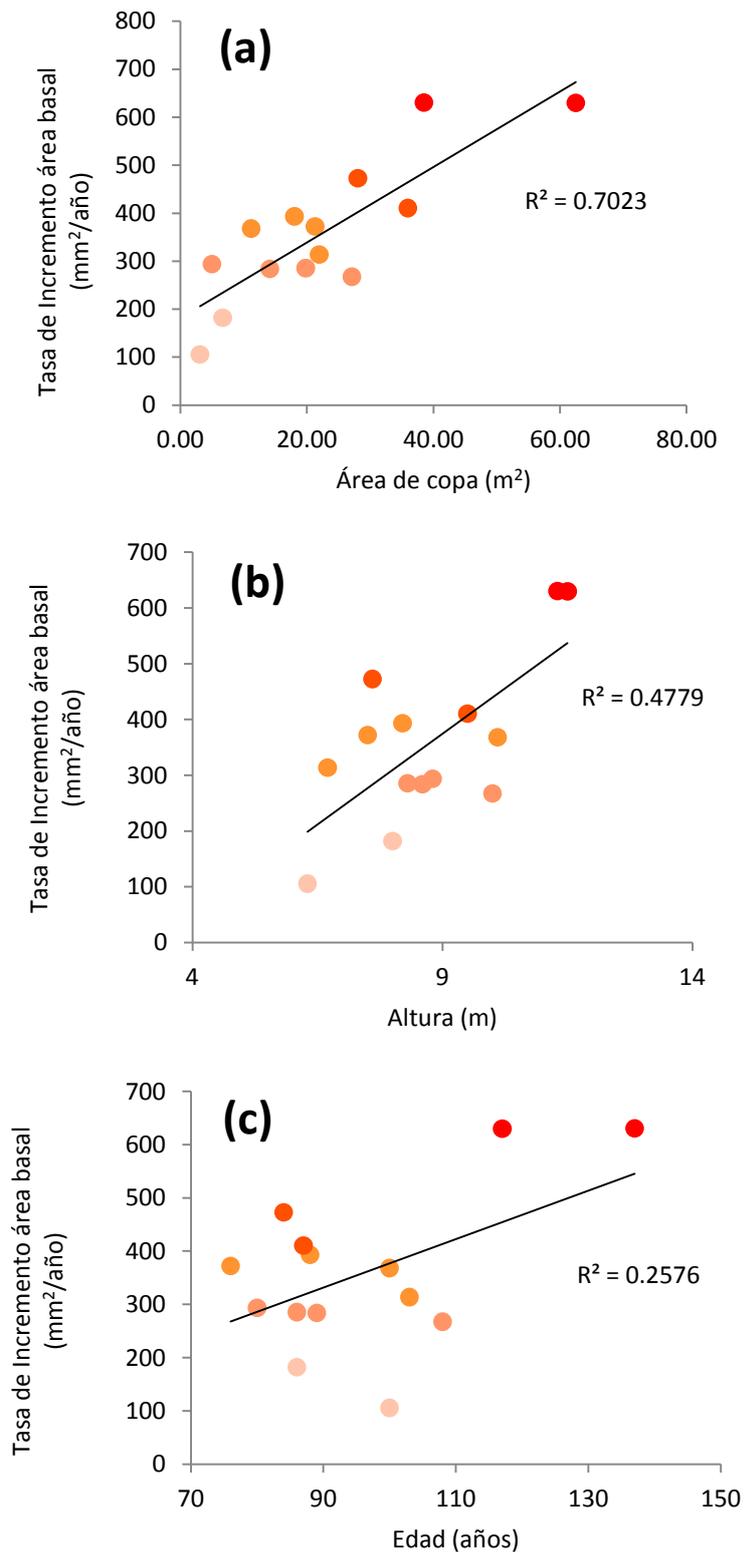


Figura 12 Correlación entre la tasa de Incremento en área basal (BAI) y el área de copa del árbol (a). Correlación entre tasa de BAI y la altura del árbol (b); y Correlación entre tasa de BAI con la edad del árbol (c). Los colores se corresponden con la tasa de BAI siendo los más intensos los de mayor BAI y los menos intensos los de menor BAI.

No se encontró correlación con de la tasa de incremento en área basal respecto a la elevación ($R^2 = 0,047$, $p = 0.87$) ni tampoco con la pendiente ($R^2 = 0.27$ $p = 0.35$) ni la exposición ($R^2 = -0.052$, $p = 0.87$) (Figura 13).

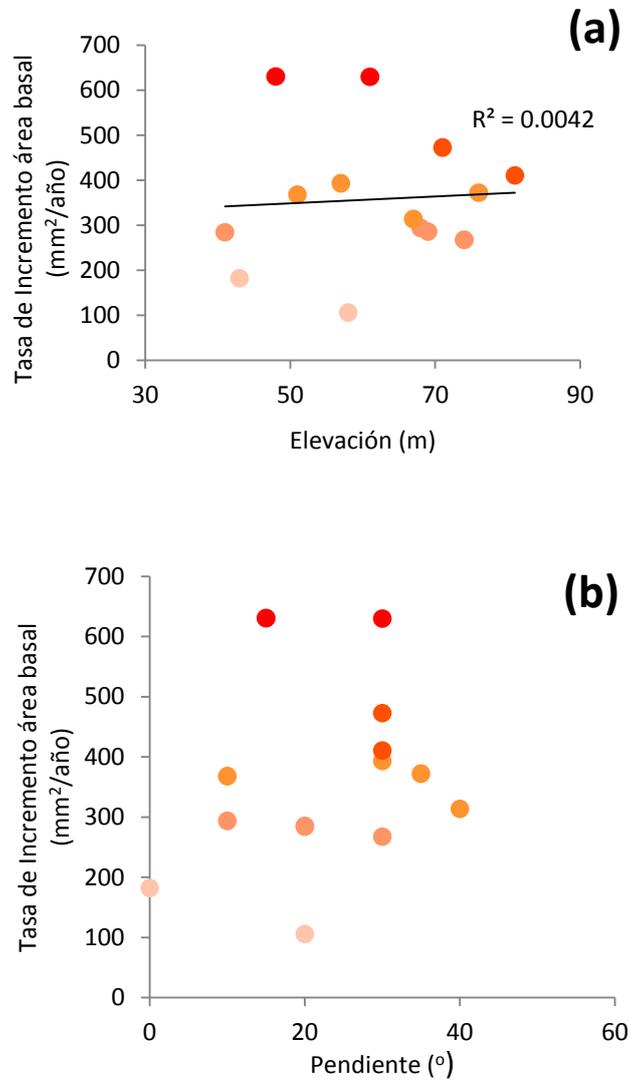
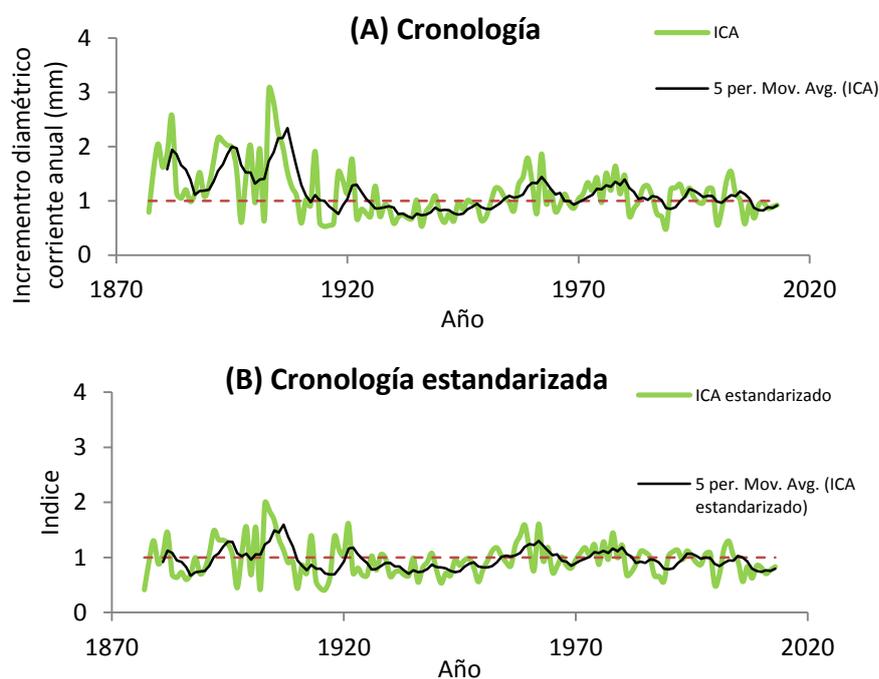


Figura 13 Correlación de la tasa promedio de incremento área basal (BAI) con la elevación (a). Correlación entre la tasa de BAI y la pendiente (b) Los colores se corresponden con la tasa de BAI siendo los más intensos los de mayor BAI y los menos intensos los de menor BAI.

Cronologías: la temperatura y precipitación como determinante de la variación temporal entre las muestras.

Para la elaboración de la cronología (Figura 14) se utilizaron 30 de las series que presentaban mayor correlación entre ellas, considerando el promedio de las que fueron tomadas de la misma muestra. Los programas COFECHA y ARSTAN reconocen las series que provienen del mismo árbol y los patrones de crecimiento son promediados anualmente (Comm. pers. Muñoz 2016). Se consideraron 13 de las 14 muestras, una de las muestras no fue considerada debido a la poca correlación que mostraba con las demás, así como algunas series también fueron descartadas, por no presentar buenos estadísticos de datación cruzada. El programa COFECHA indicó una correlación entre las muestras de 0,38 (inter-correlación). La señal expresada de la población (EPS, por su sigla en inglés Expressed Population Signal; Wigley et al. 1984) presentó un valor de $EPS > 0,85$ entre el periodo 1877-1920.



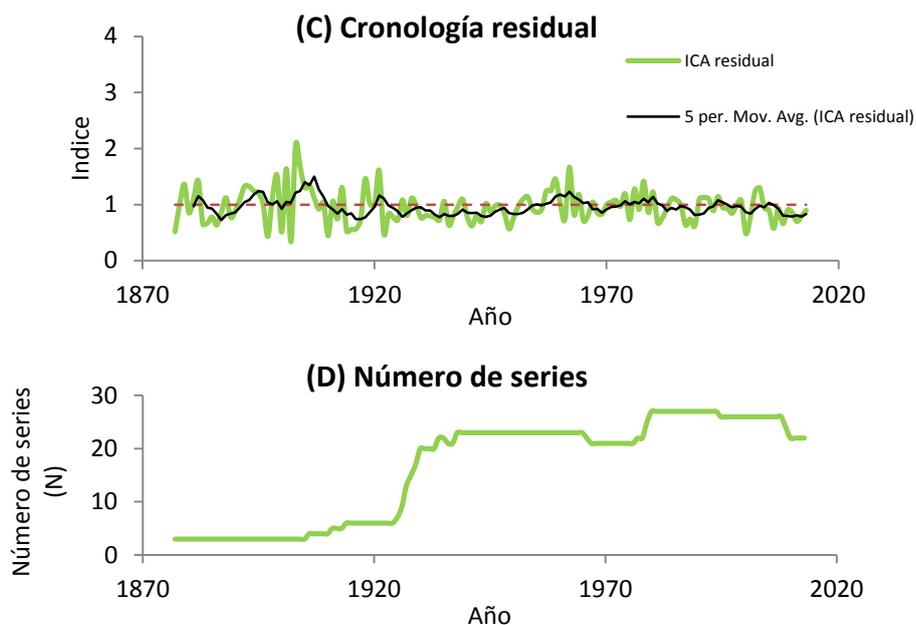


Figura 14 Cronología del ancho de anillos (Incremento de Crecimiento Anual - ICA) utilizando los datos originales en verde y el promedio móvil de 5 años en negro (A). Cronología estandarizada (B). Cronología residual (C). Número de series empleado para cada secuencia temporal (D).

La precipitación promedio mensual registrada fue de 98,4 mm, presentando una alta variabilidad mes a mes. Esto denota la poca estacionalidad en cuanto a precipitación que presenta la región.

La precipitación de los meses que mostraron mayor correlación con el crecimiento estandarizado y residual ($R^2 = 0,38$ y $0,37$ respectivamente y $p < 0,01$) fueron los de setiembre a enero del año vegetativo anterior al año vegetativo del anillo considerado ("pS-E", Figura 13). Esto indica que las precipitaciones durante el periodo vegetativo anterior tienen más influencia en el crecimiento que las precipitaciones ocurridas en otros meses del propio año de formación del anillo de *S. Buxifolia* (Figura 15 y 16)

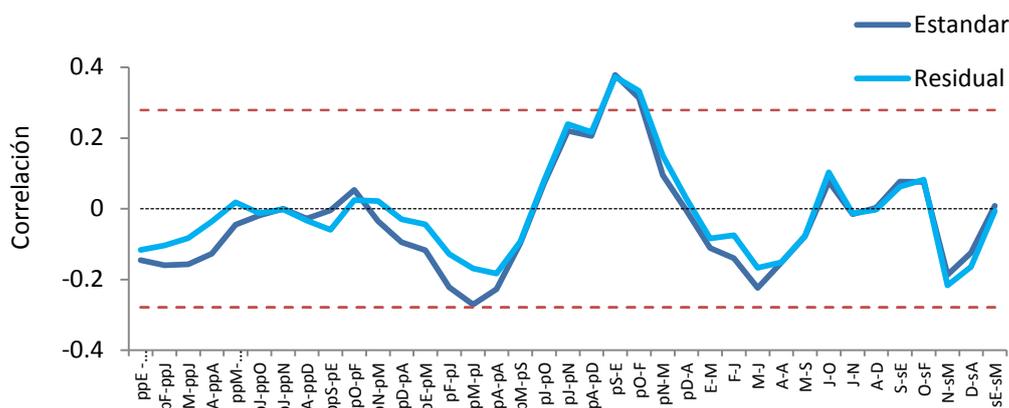


Figura 15 Correlación del crecimiento anual de la cronología final con la precipitación acumulada de los meses tomados de a 5. En el eje X: pp = dos años previos, p = un año previo, s = año siguiente y los meses señalados por su inicial. La línea punteada indica el límite a partir del cual la correlación es significativa ($p < 0,05$).

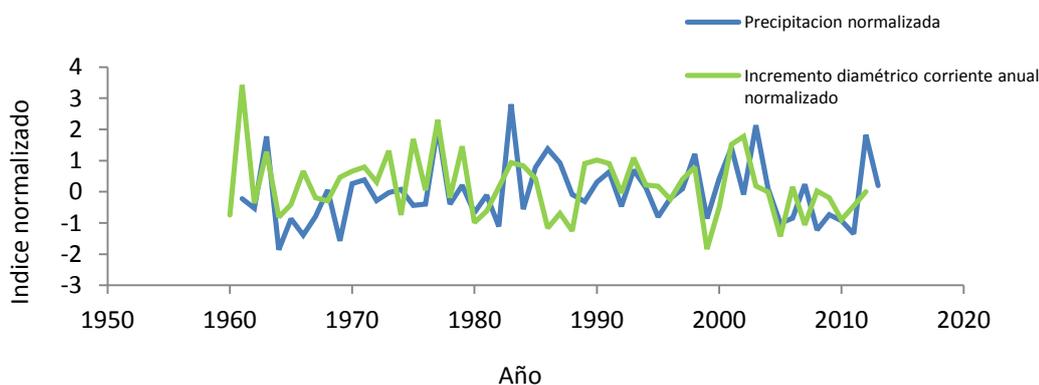


Figura 16 Correlación entre el índice normalizado de la precipitación acumulada de setiembre a enero del año vegetativo anterior y el índice normalizado del incremento diamétrico corriente anual (ICA).

Se pudo ver una correlación negativa con el Incremento diamétrico corriente anual (ICA) estandarizado y residual de $R^2 = -0,40$ y $R^2 = -0,32$ respectivamente y $p < 0,01$, en relación con la temperatura promedio de los meses de noviembre y marzo del mismo año vegetativo (“N-sM”, Figura 17). Esto señala que altas temperaturas durante el periodo vegetativo tienen un efecto negativo en el crecimiento del anillo en *S. buxifolia*. Así mismo se observa una correlación positiva marginalmente significativa con los meses de junio a agosto del mismo periodo vegetativo, lo que podría significar que temperaturas más elevadas en invierno beneficiarían el crecimiento. Se puede observar

Potencial de árboles nativos para la dendrocronología en Uruguay

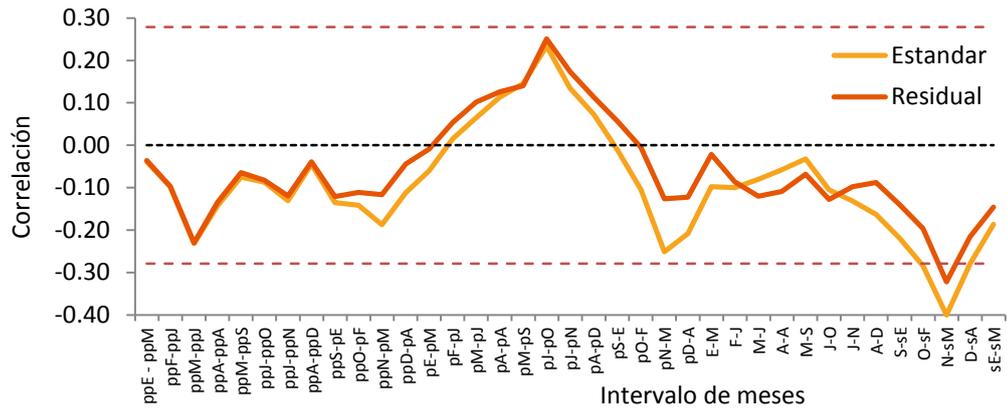


Figura 17 Correlación de la cronología final con el promedio de la temperatura de los meses tomados de a 5. La línea punteada indica el límite a partir del cual la correlación es significativa ($p < 0,05$).

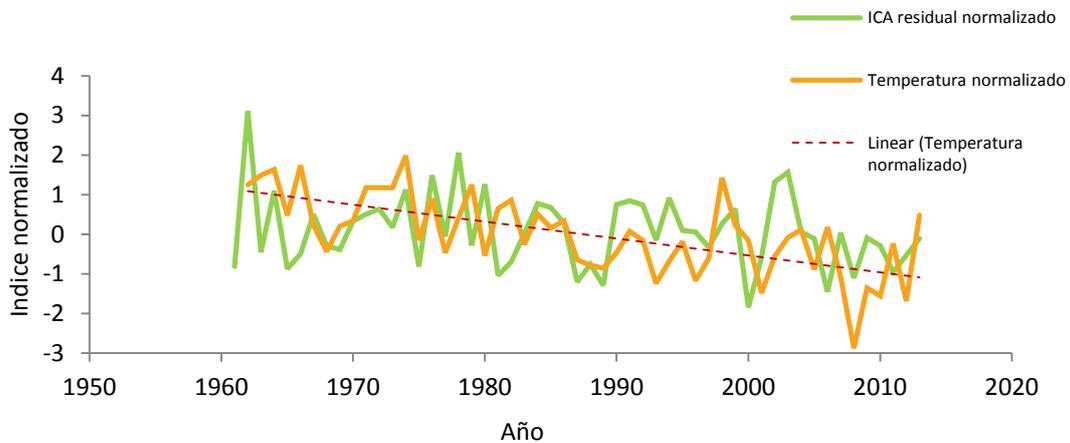


Figura 18 Correlación entre el índice normalizado de la temperatura promedio (multiplicada por -1 para fines gráficos) de noviembre a marzo del mismo año vegetativo y el índice normalizado del incremento diamétrico corriente anual (ICA). Se puede apreciar una tendencia de aumento de temperatura (línea roja punteada).

Al comparar el índice normalizado del incremento diamétrico corriente anual (ICA), el índice normalizado de la precipitación acumulada de setiembre a enero del año vegetativo anterior y el índice normalizado de temperatura promedio de los meses de noviembre a marzo del año vegetativo corriente multiplicado por -1, se puede apreciar la mayor correlación que se da con la temperatura del año corriente al crecimiento (Figura 19).

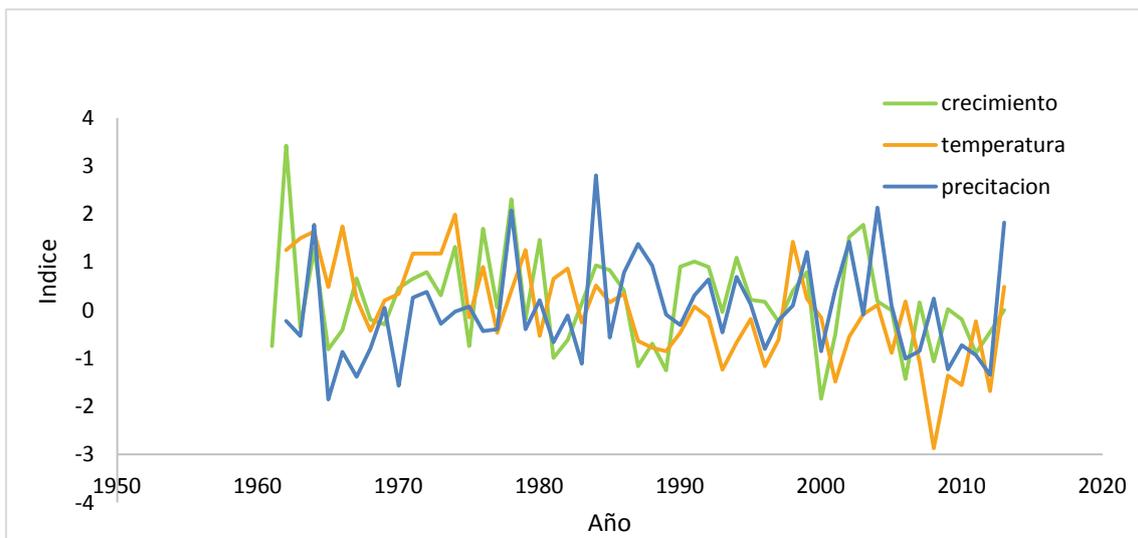


Figura 19 Índices normalizados de precipitación acumulada de setiembre a enero del año vegetativo anterior (pS-E), índice normalizado de temperatura promedio de los meses de noviembre a marzo del año vegetativo corriente (N-sM) y el índice normalizado del Incremento diamétrico corriente anual (ICA)

DISCUSIÓN

Datación cruzada en *S. buxifolia*

La dendrocronología en Suramérica se ha visto impulsada en los últimos 40 años sobre todo en especies gimnospermas de la cordillera de los Andes (Lara and Villalba 1994, Boninsegna et al 2009). También ha habido un interés en ampliar el estudio sobre el potencial de otras especies sobre todo en especies tropicales, donde la información obtenida es de gran relevancia para el manejo (Rivera 2013, Worbes 2003, Koch and Kilian 2002). A pesar de la existencia de estudios previos en dendrocronología en Uruguay (Profumo 2010; Martino 2012), el presente estudio es el primero en su tipo en lograr datación cruzada de las series de crecimiento en especies arbóreas de Uruguay. Primeramente esto es una prueba estadística de que la gran mayoría de los anillos son anuales (Worbes 2003, Brienen & Zuidema 2006) y además permite tener certeza del año en que se formó un cierto anillo, a partir de tener esa seguridad podemos inferir las condiciones que determinan la variación en su ancho.

A pesar de que la señal expresada por la población (EPS) dio bajo ($<0,85$) para los años más recientes, futuros trabajos utilizando *S.buxifolia*, que seleccionen árboles más susceptibles a la escasez de agua (ubicados en laderas y lejos de fuente de agua) o árboles más jóvenes donde los años más recientes aparezcan con más resolución, podrían sumarse a la cronología para aumentar el EPS en periodos más recientes, de manera de poder realizar estimaciones más exactas de las condiciones climáticas. También podría sumarse cronologías de árboles más longevos, para realizar estimaciones de las condiciones climáticas pasadas para la región.

Este trabajo también abre la puerta para seguir evaluando otras especies para el desarrollo de la dendrocronología, en especial aquellas de amplia distribución y que alcancen edades avanzadas, usando como punto de partida éste y otros trabajos que ya han realizado dendrocronología con especies nativas (Profumo 2010). Los que suma al esfuerzo de impulsar la dendrocronología a regiones y especies que aún no han sido evaluadas.

Correlación entre la variación en el ancho de anillo con el régimen de temperatura y precipitación para la región

Se pudo observar una fuerte correlación negativa entre el ancho de anillo y la temperatura promedio durante el periodo vegetativo así como también una correlación positiva con la precipitación acumulada durante la etapa de crecimiento del año vegetativo anterior (comprendida entre los meses de setiembre a enero del año vegetativo anterior) a la formación del anillo.

Como también señalan otros trabajos, la alta temperatura y baja precipitación asociado con períodos de sequía provocan una disminución del crecimiento en el año vegetativo corriente (Argollo & Villalba 2004, Koch and Kilian 2002).

El desfase entre el crecimiento y la precipitación puede explicarse por el hecho de que gran parte del crecimiento ocurre temprano en la temporada de crecimiento, utilizando las reservas de fotoasimilados acumuladas durante el periodo de crecimiento anterior (Fritts 1976). Según los estudios en el clima templado, la mayor insolación de la primavera, provoca un aumento en la fotosíntesis apical donde se sintetizan reguladores de crecimiento que activan el cambium y hacen que este comience a crecer más, la base de los tallos y las raíces utilizan mayormente los fotoasimilados que fueron reservados, pero requieren que se sinteticen las hormonas para poder utilizarlos. Los fotoasimilados producidos en el periodo vegetativo corriente son mayormente utilizados para alimentar los tallos jóvenes y los órganos reproductivos, solamente lo que sobra de este proceso se utiliza para alimentar las reservas (Fritts 1976). Así mismo la temperatura alta durante el verano del periodo vegetativo corriente podría interferir en el crecimiento del tallo, al favorecer el proceso de fotorrespiración (Azcón-Bieto & Talón 2003), por lo que aun teniendo reservas de fotoasimilados del período vegetativo anterior, no se producirían suficientes fotoasimilados en las hojas como para sintetizar la demanda de hormonas necesarias que activaría el crecimiento del cambium.

La tendencia en el decrecimiento observada (Figura 10) podría deberse a factores ontogénicos o debido al aumento de la temperatura mínima según indican los datos de IPCC 2014 para la región. Sería necesario colectarse más muestras para verificar si realmente existe esta tendencia en el decrecimiento, ya que los datos de ancho de anillo para el número de muestras analizado, sobre todo en años más

recientes, muestra gran variabilidad, por lo que el EPS da bajo, lo que estaría indicando que la tendencia observada no es representativa de toda la población.

Factores fisiológicos que actúan sobre la variación entre el ancho de anillos de los árboles.

La alta correlación obtenida entre la tasa de BAI, el área de copa y DAP sumado a la baja correlación con la edad, podría señalar que los árboles, independientemente de su edad, al poder alcanzar tamaños de copa mayores, posiblemente por la menor presencia de competidores, son capaces de captar más luz pudiendo llegar a duplicar su crecimiento (Worbes 2003). En condiciones de mucha luz la planta puede desarrollar mayor cantidad y largo de ramas laterales aumentando el área de copa, mientras que cuando hay escasez de luz se prioriza el crecimiento del tallo principal con ramificaciones solo donde hay mayor exposición a la luz (Duchesneau et al 1999). Esto podría explicar la menor correlación observada con respecto a la altura, donde árboles más altos no necesariamente tienen mayores tasas de BAI, sino que crecen más en altura en busca de alcanzar el dosel.

Su alta dependencia a la luz solar, sumado a otras observaciones como la baja densidad de plántulas y juveniles de esta especie en el sotobosque (Etchebarne and Brazeiro 2016) y la tendencia a colonizar espacios abiertos indica que *Scutia buxifolia* pertenece al gremio de las heliófilas (Budke et al. 2008). Por otro lado en vista de la alta densidad de su madera $1,265 \text{ gr/cm}^3$ (Senyszyn 1989) sumada a su gran longevidad, podría indicar que se trata de una especie pionera de larga vida (Worbes 2003).

Las pioneras de larga vida frecuentemente colonizan áreas abiertas, por ejemplo en los bordes del bosque o en los claros abiertos en el dosel y además dado su media a alta densidad de la madera persiste en el bosque por más tiempo que aquellas especies pioneras de rápido crecimiento. Las especies pioneras de larga vida paulatinamente van siendo desplazadas de adentro del bosque y se van ubicando en los bordes del bosque, ya que dentro del bosque bajo el dosel especies de larga vida tolerantes a la sombra que forman bancos de plántulas emergen sobre el dosel

aprovechando los claros abiertos y se vuelven dominantes durante el proceso de sucesión (Chazdon 2003, Worbes 2003).

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

La dendrocronología nos permite conocer como han variado las condiciones climáticas del pasado, cuando aún no existían registros, información relevante para una amplia gama de disciplinas (Por ejemplo: climatología, arqueología, ecología, geomorfología y paleontología). También nos permite conocer cómo responderá el bosque y su distribución ante las predicciones en las condiciones climáticas debido al cambio global, por ejemplo al aumento de precipitaciones (IPCC 2014). A su vez también nos permite conocer el detalle del crecimiento del árbol, información esencial para desarrollar planes de manejo sostenibles. El hecho de haber podido datar y correlacionar los anillos de crecimiento de *S. buxifolia* con las variables climáticas, nos indica que en Uruguay existen especies con potencial para desarrollar la dendrocronología, y que la información así accesible podría ser utilizada en diversas áreas de la ciencia contribuyendo al avance del conocimiento.

Este trabajo muestra primeramente cómo el crecimiento de *S. buxifolia* se corresponde a las variaciones temporales de temperatura y precipitación, información que nos permitiría entre otras cosas predecir su potencial distribución ante variaciones ambientales a nivel regional y extender las series climáticas en el caso de encontrar individuos más longevos que los registros instrumentales disponibles.

Secundariamente observamos que la tasa de crecimiento individual de cada árbol se corresponde con su área de copa, su DAP y no tanto con su altura, lo que podría llegar a ser un indicio de que árboles con mayores áreas de copas, al captar más luz desarrollen tasas de incremento de área basal más elevadas (Worbes 2003).

Se pudo realizar datación cruzada con especies nativas de Uruguay, lo que abre el campo de la dendrocronología para el país y la región.

Conocer el año calendario en que se forman los anillos nos ha permitido correlacionarlos con la variación climática de modo de que en un futuro estudiando árboles más longevos, que los evaluados en este trabajo, seamos capaces de

reconstruir datos climáticos del pasado y estimar la respuesta de los ecosistemas boscosos a las predicciones climáticas, por ejemplo el aumento en las precipitaciones (IPCC 2014).

A su vez evaluar el potencial dendrocronológico de otras especies arbóreas de la región nos permitiría primero entender los pulsos de establecimiento y los modos de regeneración de las especies arbóreas para interpretar la dinámica de los bosques del país, además de estimar la composición y estructura poblacional de los futuros ensamblajes y la posible evolución de los ecosistemas.

Estudiar la evolución individual de los árboles de la misma especie, nos ayuda a conocer las condiciones que propician su crecimiento, información aplicable al manejo y recuperación del bosque. Por ejemplo, al saber que el área de copa resulta relevante para el crecimiento de *S. buxifolia*, la reforestación del bosque con *S. buxifolia* debería de hacerse en claros o en los bordes del bosque donde haya mayor cantidad de luz.

Conocer la tasa de crecimiento de las especies es un insumo fundamental en la elaboración de planes de manejo sustentables (Brienen and Zuidema 2006), y que cada vez se conozcan más del crecimiento de las especies del bosque, ayudaría a su conservación y predecir su evolución.

Este trabajo demuestra que la dendrocronología es aplicable al estudio del bosque nativo en Uruguay, por lo que su desarrollo es indispensable para lograr mayor y más profundo conocimiento del bosque, así como para su conservación.

BIBLIOGRAFIA

- Argollo, J., Soliz, C. & Villalba, R. (2004). Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 39(1): 5-24.
- Azcón-Bieto, J. & Talón, M. (2003). Fundamentos de fisiología vegetal. *MacGraw-Hill Interamericana, Madrid*.
- Barros, V., Gonzalez, M., Liebmann, B. & Camilloni, I. (2000). Influence of the South Atlantic convergence zone and South Atlantic Sea surface temperature on interannual summerrainfall variability in Southeastern South America. *Theoretical and Applied Climatology*, 67(3-4): 123-133.
- Bartaburu, D., Duarte, E., Montes, E., Morales, H., & Pereira, M. (2009). Las sequías: un evento que afecta la trayectoria de las empresas y su gente. *Familias y campo: Rescatando estrategias de adaptación*. Montevideo: Instituto Plan Agropecuario, 155-168. <http://www.meteorologia.com.uy>
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1999). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades* (No. QH 541. B4318 1999). ^ eBarcelona Barcelona: Omega.
- Bidegain, M. R. & Renom, M. (2002). Temperaturas extremas y amplitudes diarias en Uruguay condicionadas según el fenómeno ENOS. In *CONGRESSO BRASILEIRO DE METEOROLOGIA* (Vol. 12). <http://meteorologia.fcien.edu.uy/Curuguay.html>
- Biondi, F. & Qeadan, F. (2008). A theory-driven approach to tree-ring standardization: defining the biological trend from expected basal area increment. *Tree-Ring Research*, 64(2): 81-96.
- Blasing, T. J., Solomon, A. M., & Duvick, D. N. (1984). Response functions revisited. *Tree-Ring Bulletin*.
- Boninsegna, J. A., Argollo, J., Aravena, J. C., Barichivich, J., Christie, D., Ferrero, M. E., ... & Morales, M. (2009). Dendroclimatological reconstructions in South America: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 281(3), 210-228.
- Brienen, R. J. & Zuidema, P. A. (2006). The use of tree rings in tropical forest management: projecting timber yields of four Bolivian tree species. *Forest Ecology and Management*, 226(1), 256-267.

- Brooks, P. D., Troch, P. A., Durcik, M., Gallo, E., & Schlegel, M. (2011). Quantifying regional scale ecosystem response to changes in precipitation: Not all rain is created equal. *Water Resources Research*, 47(10): W00J08.
- Brussa, C. & Grela, I. (2007). Flora arbórea del Uruguay con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó. *Rivera: Cofusa*. 544p.
- Budke, J. C., J. A. Jarenkow, & A. T. de Oliveira. 2008. Tree community features of two stands of riverine forest under different flooding regimes in Southern Brazil. *Flora* 203: 162-174.
- Camberlin, P., Martiny, N., Philippon, N. & Richard, Y. 2007. Determinants of the interannual relationships between remote sensed photosynthetic activity and rainfall in tropical Africa. *Remote Sensing of Environment* 106: 199-216.
- Carámbula, M. & Terra, J. (2000). Las sequías: antes, durante y después. INIA Boletín de Divulgación.
- Carrere, R. (2001). *Monte indígena*. Ediciones de Brecha; Nordan Comunidad.
- Chazdon, R. L. 2003. Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- Chebataroff, J. (1969). Rasgos fitogeográficos del Uruguay. Nuestra Tierra, Montevideo, Uruguay, 40.
- Costa, N. & Delgado, S. (2001). *Análisis de planes de manejo en bosques naturales del Uruguay y estudio de caso en una comunidad serrana del Dpto. Lavalleja* (Doctoral dissertation, Tesis grado, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay, 204p).
- Douglass, A. E. (1914). A method of estimating rainfall by the growth of trees. *Bulletin of the American Geographical Society*, 46(5): 321-335.
- Duchesneau, R., Lesage, I., Messier, C., & Morin, H. (2001). Effects of light and intraspecific competition on growth and crown morphology of two size classes of understory balsam fir saplings. *Forest Ecology and Management*, 140(2): 215-225.

- Etchebarne, V., & A. Brazeiro. 2016. Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management* 362: 120-129.
- Falcon-Lang, H. J. (2009). Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. *Paleobiology*, 31(3): 434-444.
- Ferrari, A. E. & Wall, L. G. (2015). Utilización de árboles fijadores de nitrógeno para la revegetación de suelos degradados. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*, 105(2): 63-87.
- Fredericksen, T., Contreras, F. & Pariona, W. (2001). Guía de silvicultura para bosques tropicales de Bolivia. Proyecto BOLFOR.
- Fritts, H. C. (1976). Tree rings and climate, 567 pp. *Academic, San Diego, Calif.*
- Fritts, H. C. & Swetnam, T. W. (1989). Dendroecology: A Tool for Evaluating Variations in Past and Present Forest Environments. *Advances in Ecological Research*, 19: 111-188.
- Grissino-Mayer, H. D. (1993). An updated list of species used in tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin*, 53: 17-43
- Hughes, M. K. 2002. Dendrochronology in climatology the state of the art. *Dendrochronología* 20: 95-116.
- IPCC. 2014. WGII AR5, Chapter 27: Central and South America.
- Jiménez, J. A. G. (2011). Dendrocronología en el trópico: aplicaciones actuales y potenciales. *Colombia Forestal*, 14(1): 97-111.
- Johnson, S. E. & Abrams, M. D. (2009). Basal area increment trends across age classes for two long-lived tree species in the eastern US. *TRACE*, 7: 127-134.
- Kaennel, M. & Schweingruber, F. H. 1995. Multilingual glossary of dendrochronology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research, WSL/FNP. Paul Haupt Publisher. Berne. 463 p.
- Koch, J. & Kilian R. 2002. Dendroecological potential of common tree species along a transect across the southernmost Andes, Chile (53degreesS). *Anales del Instituto de la Patagonia Serie Ciencias Naturales* 30: 123-132.

- Lara, A. & Villalba, R. 1994. Potential of fitzroya-cupressoides tree-rings for climate reconstruction during the Holocene in Chile and Argentina. *Revista Chilena De Historia Natural* 67: 443-451.
- Lieberman, D., Lieberman, M., Hartshorn, G. & Peralta, R. (1985). Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 1(02): 97-109.
- Likens, G. E., Bormann, F. H., Johnson, N. M., Fisher, D. W. & Pierce, R. S. (1970). Effects of forest cutting and herbicide treatment on nutrient budgets in the Hubbard Brook watershed-ecosystem. *Ecological monographs*, 40(1): 23-47.
- López, L. (2010). Una aproximación dendrocronológica a la ecología y el manejo de los bosques tropicales secos del Cerrado boliviano. Centro Regional Universitario Bariloche. Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Rio Negro.
- López, L., Villalba, R. & Peña-Claros, M. (2011). Los anillos de crecimiento de *Centrolobium microchaete* (Fabaceae, Papilionoideae), una herramienta para evaluar el manejo forestal de los bosques secos tropicales del Cerrado boliviano. *Ecología en Bolivia*, 46(2): 77-94.
- Mariaux, A. (1967). Les cernes dans les bois tropicaux africains: nature et périodicité. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 114, 23-37.
- Marchiori, J. N. C., Dos Santos, S. R. & Canto-Dorow, T. S. (2008). Anatomia da madeira e descrição morfológica de *Scutia buxifolia* Reissek (Rhamnaceae). *Balduinia*, 14: 19-28.
- Márquez, A. J. & Monza, J. (2004). *El metabolismo del nitrógeno en las plantas* (No. 581.13 MON).
- Martino, A. L. (2012). La Expansión de *Ligustrum lucidum* W AITON. En la cuenca media del Río Santa Lucía (Uruguay). Acción del clima en el reclutamiento (<http://ambiente.fcien.edu.uy/tesis/Tesis%20ANA%20LAURA%20MARTINO%20-%202012.pdf>).
- Mendina, M. & Pisciotto, G (2002). Cambios en la variabilidad espacial de la precipitación en Uruguay asociadas a “el niño” y aplicación a la mejora de

pronósticos climáticos. Disertación en XII Congresso Brasileiro de Meteorologia, Foz de Iguaçu-PR, 2002.

MGAP – Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (2011). Censo general agropecuario. <http://www.mgap.gub.uy/portal/page.aspx?2,diea,diea-censo-2011-resultados-definitivos,O,es,0>, Pág 31

MGAP-FAO, D. G. F. (2010). Monitoreo de los Recursos Forestales. Inventario Forestal Nacional. Resumen de resultados. <http://www.mgap.gub.uy/portal/agxppdwn.aspx?7,20,435,O,S,0,3343%3BS%3B1%3%20B185>.

Muñoz, A. A., Barichivich, J., Christie, D. A., Dorigo, W., Sauchyn, D., González-Reyes, Á., ... & González, M. E. (2014). Patterns and drivers of *Araucaria araucana* forest growth along a biophysical gradient in the northern Patagonian Andes: linking tree rings with satellite observations of soil moisture. *Austral Ecology*, 39(2): 158-169.

Muñoz, Ariel. 2016. Comunicación personal sobre metodología de la dendrocronología. Valparaiso, Chile.

Panario, D., Gutiérrez, O., Bettucci, L. S., Peel, E., Oyhantçabal, P. & Rabassa, J. (2014). Ancient landscapes of Uruguay. In *Gondwana Landscapes in southern South America* (pp. 161-199). Springer Netherlands.

Profumo, L. A. (2010). Identificação da potencialidade de espécies arbóreas em áreas fluviais da bacia do rio tacuarembó, uruguai, como bioindicadoras ambientais. Disertación de Ph.D. Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

Reggiani, P., Sivapalan, M. & Hassanizadeh, S. M. (2000). Conservation equations governing hillslope responses: Exploring the physical basis of water balance. *Water Resources Research*, 36(7): 1845-1863.

Schöngart, J. (2008). Growth-Oriented Logging (GOL): A new concept towards sustainable forest management in Central Amazonian várzea floodplains. *Forest Ecology and Management*, 256(1): 46-58.

Schuur, E. A. (2003). Productivity and global climate revisited: the sensitivity of tropical forest growth to precipitation. *Ecology*, 84(5): 1165-1170.

- Senyszyn, Pedro (1989). República Oriental del Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, Dirección Forestal. Principales Maderas Indígenas del Uruguay. Montevideo, Uruguay. 24.
- Smith, D. & Lewis, D. (2007). Dendrochronology. Encyclopedia of quaternary science. Oxford: Elsevier Scientific, 459-465.
- Soutullo, A., Bartesaghi, L., Achkar, M., Blum, A., Brazeiro, A., Ceroni, M., ... & Rodríguez-Gallego, L. (2012). *Evaluación y mapeo de servicios ecosistémicos de Uruguay. Informe Técnico*. Convenio MGAP/PPR-CIEDUR/Facultad de Ciencias/Vida Silvestre Uruguay/Sociedad Zoológica del Uruguay. 20p.
- Speer, J. H. (2010). *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press.
- Srur, A. M., Villalba, R. & Baldi, G. (2011). Variations in *Anarthrophyllum rigidum* radial growth, NDVI and ecosystem productivity in the Patagonian shrubby steppes. *Plant Ecology*, 212(11): 1841-1854.
- Stahle, D. W. (1999). Useful strategies for the development of tropical tree-ring chronologies. *IAWA journal*, 20(3): 249-253.
- Stephenson, N. L., Das, A. J., Condit, R., Russo, S. E., Baker, P. J., Beckman, N. G., ... & Alvarez, E. (2014). Rate of tree carbon accumulation increases continuously with tree size. *Nature*, 507(7490), 90-93.
- Tilman, D. (1988). *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities* (No. 26). Princeton University Press.
- Valladares, F., Aranda, I. & Sánchez-Gómez, D. (2004). La luz como factor ecológico y evolutivo para las plantas y su interacción con el agua. Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Vásquez-Correa, A. M., Ramírez-Arango, A. M., Harriague, F., Souza, M. D., Blanco Rojas, M. L., Carpio Malavassi, I. M., ... & Musálem, M. A. (2005). Maderas comerciales en el Valle de Aburrá. *Serie Documentos de Investigación-ITCR (Costa Rica)*, (7).

- Villalba, R., Delgado, S., De Membiela, M. & Mendoza, D. (2006). Variabilidad interanual de los caracteres anatómicos en el leño de *Cedrela lilloi* en el noroeste de Argentina. *Ecología y producción de cedro (género Cedrela) en las Yungas australes. LIEY ProYungas, Tucumán*, 59-82.
- Voepel, H., Ruddell, B., Schumer, R., Troch, P. A., Brooks, P. D., Neal, A., ... & Sivapalan, M. (2011). Quantifying the role of climate and landscape characteristics on hydrologic partitioning and vegetation response. *Water Resources Research*, 47(10): 140-153.
- Wedin, D. A. & Tilman, D. (1990). Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia*, 84(4): 433-441.
- Wigley, T. M., Briffa, K. R. & Jones, P. D. (1984). On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of climate and Applied Meteorology*, 23(2): 201-213.
- Worbes, M. (1995). How to measure growth dynamics in tropical trees a review. *Iawa Journal*, 16(4): 337-351.
- Worbes, M. (1999). Annual growth rings, rainfall-dependent growth and long-term growth patterns of tropical trees from the Caparo Forest Reserve in Venezuela. *Journal of Ecology*, 87(3): 391-403.
- Worbes, M., Staschel, R., Roloff, A. & Junk, W. J. (2003). Tree ring analysis reveals age structure, dynamics and wood production of a natural forest stand in Cameroon. *Forest Ecology and Management*, 173(1): 105-123.

Sitios web

http://tierrayarteasociacioncivil.blogspot.com.uy/2013/07/coronilla-flora-nativa-del-uruguay-por_17.html - coronilla 1

<http://uruguay1.blogspot.com.uy/2008/12/scutia-coronilla-scutia-buxifolia.html> - coronilla 2

<http://floradeluruguay.blogspot.com.uy/2010/06/coronilla.html>

