



Relación clima-crecimiento radial de *Polylepis australis* en un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba, Argentina

MARICEL G. LANZA¹; MARCELO P. CHARTIER² & PAULA I. MARCORA³✉

¹Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. ²Instituto de Investigaciones Biológicas y Tecnológicas, CONICET - Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables, Facultad de Ciencias Exactas Físicas, Universidad Nacional de Córdoba. ³Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal, Universidad Nacional de Córdoba, CONICET. Córdoba, Argentina.

RESUMEN. Los gradientes altitudinales representan sitios estratégicos para estudiar las relaciones entre el clima y el crecimiento en las especies leñosas. *Polylepis australis* Bitt. es un árbol endémico de las montañas del centro y el noroeste de la Argentina, que se encuentra en las Sierras Grandes de Córdoba entre 900 y 2800 m s. n. m. En estudios previos se encontró que el crecimiento radial de esta especie varía entre altitudes, lo que sugiere que distintos factores climáticos controlan su crecimiento a lo largo de la distribución altitudinal. Sin embargo, se desconoce cómo el crecimiento de *P. australis* responde a las variables climáticas. El objetivo de este trabajo fue evaluar cómo varía la relación entre el crecimiento radial de *P. australis* y las temperaturas y precipitaciones, a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba. Para esto se establecieron tres puntos de muestreo ubicados a 1200, 2100 y 2700 m s. n. m. En la primavera de 2014, se recolectaron muestras dendrocronológicas y, junto con muestras colectadas en invierno de 2004, se desarrollaron cronologías de ancho de anillos para cada altitud. De las tres cronologías obtenidas se encontró que el crecimiento radial disminuye con el incremento de la altitud y que las variaciones interanuales del crecimiento en las altitudes intermedia y superior se asocian con una señal climática común. Para determinar el efecto de temperaturas y las precipitaciones sobre la tasa de crecimiento radial de *P. australis* se realizaron correlaciones entre cronologías climáticas y cronologías de ancho de anillo. Nuestros resultados sugieren una correlación significativa y positiva entre el crecimiento anual y las temperaturas en los meses de noviembre y marzo. En el nivel altitudinal inferior, el crecimiento anual no se correlacionó significativamente con las variaciones climáticas. En el estudio se presenta la primera cronología de ancho de anillos de crecimiento desarrollada a partir de maderas de *P. australis*.

[Palabras clave: dendrocronología, dendroclimatología, anillos de crecimiento, altitud, límite de distribución]

ABSTRACT. Climate-radial growth relationship of *Polylepis australis* along an altitudinal gradient in the Sierras Grandes de Córdoba, Argentina. Altitudinal gradients represent strategic sites for studying the relationships between climate and growth in woody species. *Polylepis australis* Bitt. is an endemic tree of Central and Northwest Argentina mountains, growing between 900 and 2800 m a. s. l. in the Sierras Grandes of Córdoba. Previous studies found that radial growth changes with elevation, suggesting that different climatic factors regulate growth along the altitudinal distribution. However, the specific growth response to climatic factors remains unknown. The objective of the present study was to evaluate how varies the relationship between the radial growth of *P. australis* and temperatures and the precipitations along an altitudinal gradient in the Sierras Grandes of Córdoba. Three sampling points were established at 1200, 2100 and 2700 m a. s. l. In winter 2004 and spring 2014, dendrochronological samples were collected and ring-width chronologies were developed at the three altitudes. From the three chronologies obtained it was found that the radial growth decreases with increasing altitude and the intermediate and higher altitudes show similar interannual growth variations that could be associated with a common climatic tree-growth response. To determine the effect of temperatures and precipitations on the radial growth rate of *P. australis*, correlations were made between climatic chronologies and ring width chronologies. Our results suggested a significant and positive correlation between annual growth and temperatures in the November and March months. At the lower altitudinal level, growth rings were not significantly correlated with climatic variations. The present work constitutes the first dendroclimatic study developed on *P. australis* woodlands.

[Keywords: dendrochronology, dendroclimatology, tree rings, altitudinal level, treeline]

INTRODUCCIÓN

Se considera que los ambientes montañosos son ecosistemas muy diversos y ricos en especies (Peng et al. 2008), además de muy vulnerables a los disturbios naturales y a los cambios climáticos (Messerli and Ives 1997). En los ecosistemas montañosos, las especies vegetales presentes se exponen a distintos factores climáticos que afectan su desempeño y determinan los límites altitudinales de distribución (Kullman 1993; Thompson 2000; Díaz et al. 2003). En este sentido, los factores ambientales (e.g., temperatura, precipitaciones, radiación UV, presión de oxígeno, entre otros) varían mucho en cortas distancias a lo largo del rango altitudinal, lo que facilita el estudio de las relaciones entre el clima y el crecimiento de las especies leñosas.

En las últimas décadas, la dendrocronología resultó clave para comprender la respuesta del crecimiento de las especies leñosas al clima (Villalba et al. 2003; Martinelli 2004; Roig and Villalba 2008). Por ejemplo, estudios previos reportan que la relación clima-crecimiento radial difiere a lo largo del gradiente altitudinal (Villalba et al. 1997; Takahashi et al. 2003; Wang et al. 2005; Ferrero et al. 2013). En general, en la bibliografía está muy aceptado que en el límite altitudinal superior de distribución de una especie vegetal, el crecimiento es controlado principalmente por las bajas temperaturas, que determinan la longitud de la estación de crecimiento (Körner and Diemer 1987; Camarero and Gutiérrez 1996; Körner 2012). Por otro lado, hacia el límite altitudinal inferior, la respuesta es más variable y dependiente de las especies y de los ecosistemas que se consideren. Algunos autores citan a la precipitación como el principal factor limitante en los extremos inferiores, ya que allí, las plantas generan tasas de evapotranspiración elevadas; al ser afectadas por el estrés hídrico se reducen sus reservas de carbohidratos disponibles para crecer (Fritts 1976; Block and Treter 2001; Bruehlheide and Lieberum 2001; Ferrero et al. 2013).

Los bosques de altura en las Sierras Grandes del centro de la Argentina muestran una influencia ambiental marcada a lo largo del rango altitudinal de distribución, tanto en aspectos regenerativos como de crecimiento y reproducción (País-Bosch et al. 2012; Marcora et al. 2013). En este sentido, el crecimiento de *Polylepis australis* Bitt., la especie dominante de los bosques de altura de esta región, varía

de forma notable a lo largo del gradiente altitudinal (Marcora et al. 2008; Suárez et al. 2008; Giorgis et al. 2010; Marcora et al. 2013). En particular, se ha sugerido que hacia el límite inferior de la distribución de estos bosques, el estrés hídrico limitaría el establecimiento y el crecimiento de leñosas, tanto nativas como exóticas, mientras que hacia el límite superior, el factor limitante sería la baja temperatura (País-Bosch et al. 2012; Marcora et al. 2013, 2016; Tecco et al. 2016). En este contexto, conocer la respuesta del crecimiento arbóreo a las variaciones climáticas y cómo, a su vez, estas relaciones varían a lo largo de gradientes ambientales es fundamental para comprender los procesos ecológicos que determinan la distribución espacial de las especies boscosas (Nicotra et al. 2010; Rapp et al. 2012).

Dado que los factores ambientales afectan la formación del leño, el análisis de las diferencias en el ancho de anillos permite evaluar la respuesta del crecimiento a las variaciones climáticas con una resolución anual (Yoo and Wright 2000; Takahashi et al. 2003; Oberhuber 2004). Una cantidad de estudios recientes llevados a cabo en la región de las Sierras Grandes de Córdoba demostraron que *P. australis* presenta anillos anuales de crecimiento claramente identificables (Chartier et al. 2016) y que el crecimiento es muy dependiente de las condiciones del suelo y del microclima (Marcora et al. 2008; Suárez et al. 2008; Marcora et al. 2013). Sin embargo, hasta el momento no se realizaron estudios que permitan determinar la respuesta del crecimiento a las variaciones climáticas. El objetivo del presente trabajo fue determinar la relación del crecimiento anual de *P. australis* con las temperaturas y las precipitaciones a lo largo de su rango altitudinal de distribución en las Sierras Grandes de Córdoba. Este trabajo constituye el primer antecedente de desarrollo de cronologías basadas en el ancho de anillos de crecimiento de especies leñosas realizado en la región central de la Argentina.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El presente estudio se realizó sobre las cuencas de los ríos Tabaquillo y El Durazno (32°4' S - 64°52' O), en el faldeo oriental de las Sierras Grandes de Córdoba, centro de la Argentina. Los árboles muestreados se distribuyeron a lo largo de un gradiente altitudinal entre 1200 m y 2700 m s. n. m. La

principal actividad económica de la región es la ganadería bovina, actividad que comenzó a principios del siglo XVII (Díaz et al. 1994). La temperatura media anual disminuye con la altitud y varía entre 15.7 °C y 7.4 °C a 900 m y a 2700 m s. n. m., respectivamente (Marcora et al. 2008), sin período libre de heladas por encima de 1800 m s. n. m. (Cabido 1985). La precipitación media anual varía entre 750 y 970 mm; se concentra en los meses de verano, entre octubre y abril (Colladon et al. 2010). Asimismo, la distribución espacial de las precipitaciones muestra un efecto orográfico; aumentan desde 600 a 1000 mm anuales entre 600 y 2200 m s. n. m. (García 2013). La vegetación se compone de tres formaciones principales: pastizales, afloramientos rocosos con vegetación y bosques dominados por *P. australis* (Cabido and Acosta 1985; Cingolani et al. 2004).

Especie de estudio

Los árboles y arbustos del género *Polylepis* (familia Rosaceae) son endémicos de las montañas de Sudamérica y forman el cinturón forestal superior. En Bolivia constituyen los bosques más altos del mundo (5100 m s. n. m. en el Volcán Nevado de Sajama) (Kessler 1995). Los representantes de este género no forman una masa forestal continua, sino más bien mosaicos de pastizales y bosques (Gosling et al. 2009). En las últimas décadas, algunos estudios registran una reducción drástica de la superficie boscosa, además de una disminución en su densidad y complejidad estructural (Braun Wilke et al. 2005; Renison et al. 2011). Algunos estudios recientes demostraron que el fuego, el pastoreo del ganado doméstico, la tala y la agricultura poseen un papel determinante en la declinación de los bosques de *Polylepis* (Kessler 2000). Por ello, y debido a la alta diversidad de endemismos asociada a estos bosques, se considera que su conservación y restauración es una prioridad a nivel continental (Fjeldsà and Kessler 2004). En efecto, el Centro Mundial de Vigilancia de la Conservación (UNEP-WCMC), rama del Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, ha considerado a los bosques de *Polylepis* como uno de los ecosistemas más amenazados del mundo (UNEP-WCMC 2004).

En las Sierras Grandes de Córdoba, el género *Polylepis* alcanza la distribución más austral dentro de Sudamérica (Renison et al. 2013). *P. australis* es la especie dominante de los bosques de montaña, con un rango de distribución altitudinal amplio (entre 900 y 2700 m s. n.

m.) (Marcora et al. 2008). Actualmente, a causa de disturbios como incendios, ramoneo del ganado doméstico y extracción de madera para combustible, los bosques de *P. australis* están restringidos a sitios como laderas y valles (Cabido and Acosta 1985; Renison et al. 2006).

Procedimiento de muestreos a campo

Se seleccionaron tres sitios de muestreo a lo largo de un gradiente altitudinal, ubicados a 1200, 2100 y 2700 m s. n. m. En cada uno de los niveles altitudinales se seleccionaron al azar 10 individuos adultos, con un diámetro basal del tronco mayor a 20 cm. En cada árbol seleccionado se tomaron cuatro muestras de leño desde la base del tronco principal mediante un barreno de incremento de 5 mm de diámetro. De forma complementaria, se utilizaron entre 10 y 14 muestras de barreno de incremento tomadas durante el invierno del año 2004, en los mismos sitios de muestreo y siguiendo los mismos procedimientos de muestreo descritos anteriormente (Marcora et al. 2008). De esta manera se logró contar con un mínimo total de 20 árboles por nivel altitudinal (22 árboles para los 1200 m, 21 para los 2100 m y 21 para los 2700 m s. n. m.).

Construcción de cronologías

Las muestras de leño se procesaron según protocolos estándares usados en dendrocronología (Stokes and Smiley 1968). A cada anillo de crecimiento se le asignó el año calendario en el cual comenzó a formarse, de acuerdo con la convención de Schulman para el hemisferio Sur (Roig et al. 2001). Luego, las muestras pulidas se escanearon en alta resolución (1200 ppp). El ancho de los anillos de crecimiento se midió mediante un procesamiento digital con una precisión de 0.001 mm; se empleó el programa Image-Pro Plus v4.5 (Media Cybernet-ICS, USA). Los valores de ancho de anillos se promediaron primero entre todos los radios muestreados por árbol (entre 1 y 4) y después entre árboles para poder obtener finalmente una cronología de ancho de anillos para cada una de las tres altitudes.

Relación crecimiento y clima

Los valores de ancho de anillos de cada una de las tres cronologías se correlacionaron con datos climáticos mensuales de temperatura media del aire y precipitación total. Para esto, se desarrolló una serie climática

regional a partir de datos de las estaciones meteorológicas más cercanas. La serie climática regional se construyó promediando los registros climáticos de precipitaciones mensuales y temperaturas medias mensuales de la cuenca del Río San Antonio, ubicada a 55 km sobre el mismo cordón montañoso del sitio de estudio. Las estaciones meteorológicas utilizadas se distribuyen entre los 640 m y los 2200 m s. n. m. (Tabla 1), y abarcaron el período desde 1994 a 2013 (19 años). Los datos meteorológicos fueron provistos por CIRSA-INA. Los registros climáticos faltantes fueron estimados mediante un análisis de regresión lineal simple con el registro climático del Aeródromo Córdoba.

Análisis estadísticos

Las series anuales de ancho de anillos fueron sincronizadas de forma visual (cofechadas) mediante métodos dendrocronológicos estándares (Stokes and Smiley 1968). La calidad del cofechado fue corroborado mediante el programa COFECHA (Holmes 1983), por medio del cual, las series de ancho de anillos de crecimiento se filtraron con una función de 'spline' cúbico para un período de 10 años; cada una de ellas se dividió en segmentos de 12 años, con una superposición de 6 años. Luego, las series de ancho de anillos cofechadas fueron estandarizadas mediante una función de spline cúbico, con el programa ARSTAN 4.0c. (Cook 1985). Esta estandarización permite remover los problemas potenciales en las cronologías a causa de factores no climáticos (e.g., tendencias de la edad y otras fluctuaciones en el crecimiento) (Delgado 2000). Las series estandarizadas

se promediaron para formar cronologías residuales (i.e., índice de crecimiento) de ancho de anillos para cada una de las tres altitudes. Los parámetros estadísticos que permiten caracterizar cada cronología de ancho de anillo se calcularon mediante el programa COFECHA: media de ancho de anillos y su desviación estándar, correlación entre las series que componen una cronología, sensibilidad media y autocorrelación de primer orden (Delgado 2000). Debido a que el programa COFECHA puede sobrestimar los coeficientes de correlación cuando se utilizan series cortas (<50 años), realizamos correlaciones de Pearson para corroborar los valores arrojados por el programa. Dado que los resultados obtenidos por ambos métodos fueron similares, sólo se reportan los resultados del programa COFECHA.

Los estadísticos descriptivos fueron comparados entre los tres niveles altitudinales mediante un ANOVA de un factor, con un nivel de significancia $P < 0.05$. Los datos se analizaron con el programa estadístico InfoStat 2015 (Di Rienzo et al. 2015). Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza se corroboraron en todos los casos.

La influencia de los factores climáticos sobre el crecimiento de *P. australis* se determinó mediante análisis de correlaciones simples de Pearson entre las cronologías residuales (índice de crecimiento) y la temperatura media mensual y la precipitación mensual para el intervalo de 19 años (1994-2013), en cada uno de los niveles altitudinales. Se consideraron tres períodos en cuanto a la formación del leño: período de crecimiento

Tabla 1. Estaciones meteorológicas de la cuenca del río San Antonio (CIRSA-INA) utilizadas en la serie climática regional.

Table 1. Weather Stations from the San Antonio basin river (CIRSA-INA) used in regional climate series.

Nº sensor	Nombre de la estación	Latitud (S)	Longitud (O)	Altitud (m s. n. m.)	Tipo de medición
200	Puesto Pereyra	31°26'35"	64°48'34"	2384	Precipitación
500	El Galpón	31°30'29"	64°49'13"	2380	Precipitación
1200	Las Ensenadas	31°34'50"	64°47'20"	2200	Precipitación
900	Puesto Garay	31°24'55"	64°44'07"	1625	Precipitación
1800	El Cajón	31°27'00"	64°41'30"	1200	Precipitación
1010	Conf. Malambo	31°29'50"	64°40'40"	1040	Precipitación
600	Barrio El Canal	31°26'48"	64°29'14"	675	Precipitación
400	Cañada Larga (Copina)	31°34'30"	64°42'42"	1700	Ppt. y temp.
300	La Casita	31°29'00"	64°44'30"	1555	Ppt. y temp.
700	Conf. El Cajon	31°29'23"	64°38'20"	980	Ppt. y temp.
1102	CIRSA	31°23'56"	64°28'27"	660	Temperatura
3402	La Posta	31°36'23"	64°53'02"	2172	Temperatura
2802	La Suela	31°38'24"	64°35'22"	901	Temperatura
902	Puesto Garay	31°41'53"	64°44'07"	1625	Temperatura

(septiembre-mayo), período de receso invernal previo a la formación del leño (junio, julio y agosto) y período de crecimiento del año previo (septiembre-mayo). Luego, se promediaron los datos de correlación para cada uno de los períodos establecidos. Las correlaciones tuvieron un tamaño muestral de 19 y se determinó un nivel de significancia de $P < 0.05$.

RESULTADOS

Cronologías de ancho de anillos

Las cronologías correspondientes a los niveles altitudinales 2100 y 2700 mostraron coincidencias en los anillos de crecimiento

relativamente anchos de los años 1991, 2001, 2008 y 2011, así como también en los anillos relativamente angostos de los años 1999 y 2002 (Figura 1). En la Tabla 2 se presentan los estadísticos descriptivos de las cronologías de ancho de anillos correspondiente a cada nivel altitudinal. El ancho promedio de los anillos difirió significativamente entre altitudes; disminuyó hacia las altitudes superiores ($P < 0.001$). En las altitudes superiores, los individuos de *P. australis* mostraron una sincronización mayor en el patrón de variación del crecimiento interanual, con valores de correlación promedio entre los segmentos de las series de 0.68 y 0.69 para las altitudes de 2700 y 2100 m s. n. m,

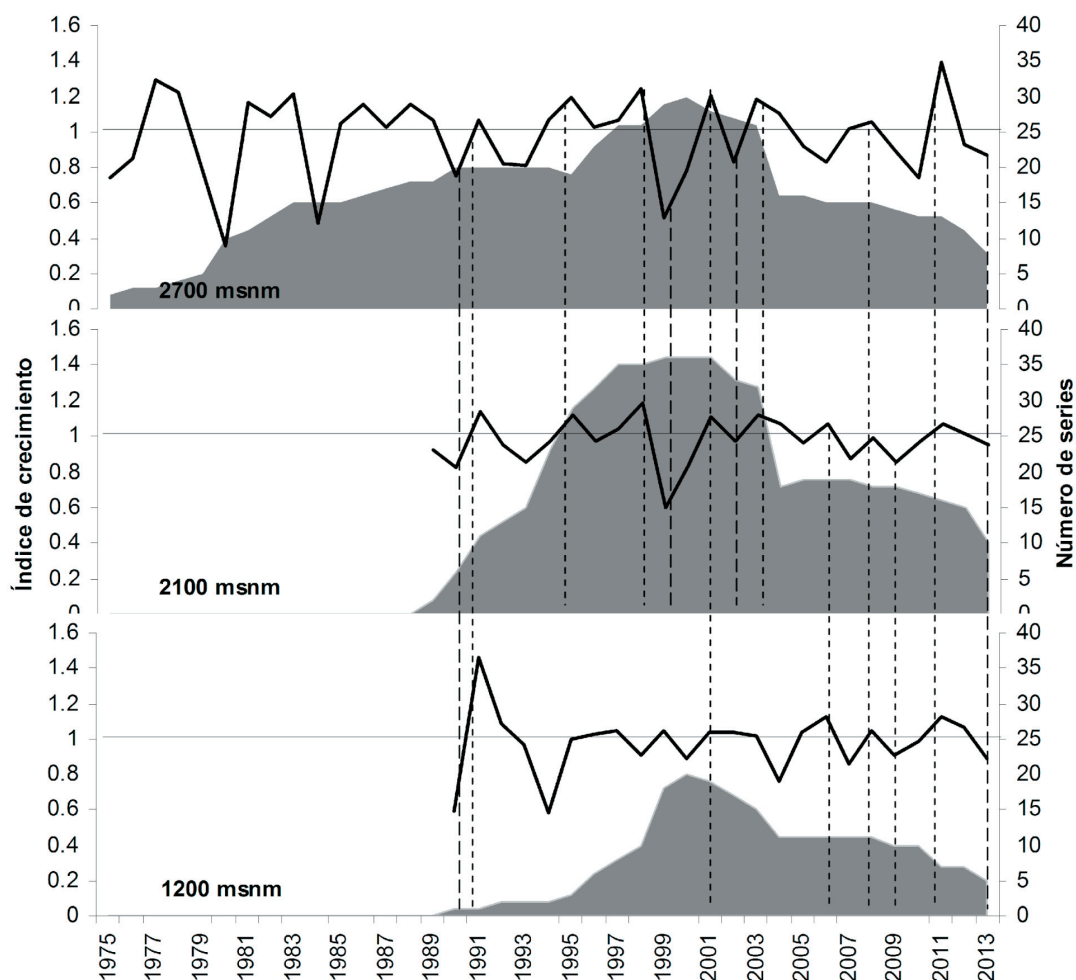


Figura 1. Cronologías del índice de crecimiento (calculado con el ancho de anillo) de *P. australis* en tres niveles a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba. Las líneas segmentadas marcan coincidencias en la tendencia del ancho de los anillos de crecimiento entre dos o tres altitudes. El área sombreada representa el número de series utilizadas en cada año calendario.

Figure 1. Timelines growth rate (calculated with the ring width) of *P. australis* in three levels along an altitudinal gradient in the Sierras Grandes of Córdoba. The dashed lines match similar trends of growth rings width between two or three altitudes. The shaded area corresponds to the number of series used in each calendar year.

respectivamente, en comparación con la altitud inferior (1200 m), la cual mostró una correlación promedio de 0.49 ($P < 0.05$). Por otra parte, la sensibilidad media o variabilidad en el ancho de anillo entre años consecutivos fue mayor en la cronología 2700 m respecto de las cronologías 2100 m y 1200 m de altitud ($P < 0.05$). El índice de autocorrelación, que muestra el crecimiento de un año respecto del año anterior, fue reducido y no presentó diferencias entre las tres cronologías ($P = 0.119$). Estos resultados indican una mayor calidad y robustez en las cronologías de los niveles altitudinales superiores (2100 y 2700 m s. n. m.) con respecto a la cronología inferior (1200 m s. n. m.).

Relación entre crecimiento y clima

En cuanto a las temperaturas, se encontraron correlaciones positivas y significativas ($P < 0.05$) entre el índice de crecimiento y los meses de noviembre y marzo a 2700 m s. n. m., y con los meses de noviembre, diciembre y marzo a 2100 m s. n. m. (Figura 2A y B). Asimismo, en las altitudes superiores (2100 y 2700 m s. n. m.) se hallaron correlaciones positivas, pero no estadísticamente significativas, con la temperatura media del período de receso invernal previo (junio, julio y agosto). No se encontró correlación entre el índice de crecimiento y las temperaturas del período previo de crecimiento (septiembre a mayo)

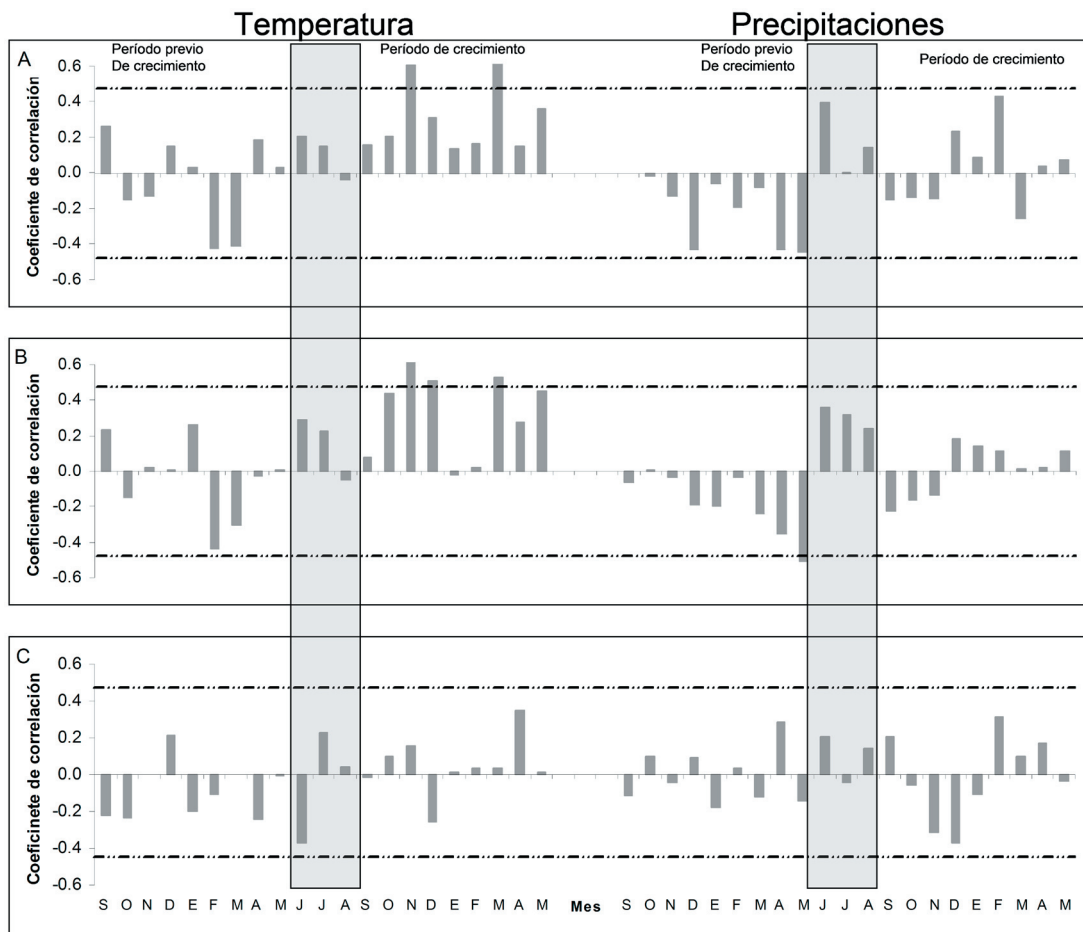


Figura 2. Análisis de correlación entre el índice de crecimiento radial de *P. australis* con las temperaturas promedio mensuales y el total de precipitaciones mensuales. Se representa el período de crecimiento del año previo (septiembre a mayo), el período de receso de formación del leño (junio, julio y agosto; área sombreada) y el período de formación del anillo (septiembre a mayo) en tres niveles altitudinales: A) 2700, B) 2100 y C) 1200 m s. n. m., a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba. Las líneas segmentadas-punteadas horizontales indican el nivel de significancia de los coeficientes de correlación ($P < 0.05$).

Figure 2. Correlation analysis between the radial growth index of *P. australis* with the mean monthly temperatures and total monthly precipitations. The period of growth of the previous year (September to May), period of recess of wood formation (June, July and August; shaded area) and the period of ring formation (September to May) in three altitudinal levels: A) 2700, B) 2100 and C) 1200 m above sea level, along an altitudinal gradient in the Sierras Grandes of Cordoba. The horizontal dashed-dotted lines indicate the level of significance of the correlation coefficients ($P < 0.05$).

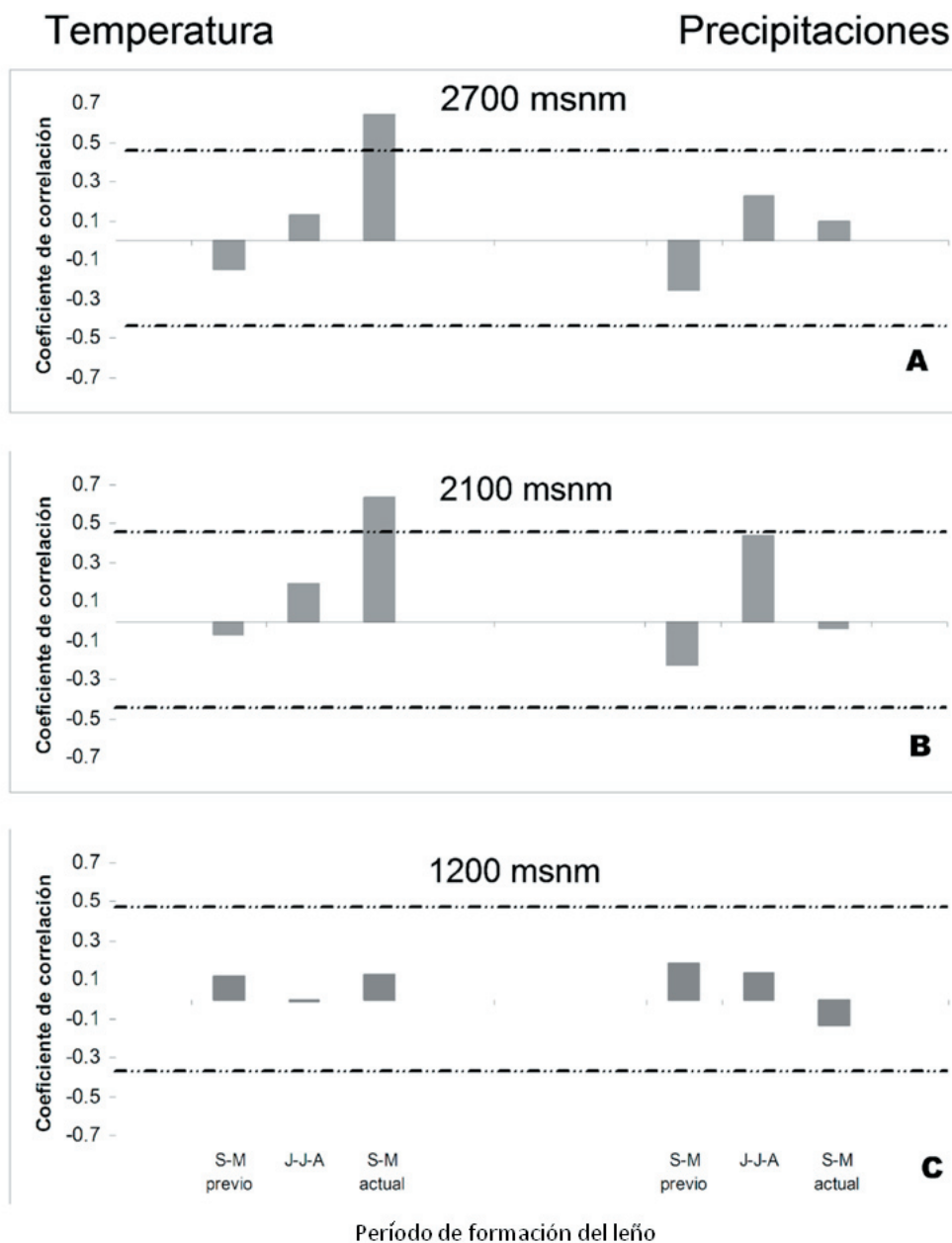


Figura 3. Análisis de correlación entre el índice de crecimiento de *P. australis* con las temperaturas promedio estacionales y el total de precipitaciones estacionales. Se representa el período de crecimiento del año previo (septiembre a mayo), el período de receso de formación del leño (junio, julio y agosto) y el período de formación del anillo (septiembre a mayo) en tres niveles altitudinales: A) 2700, B) 2100 y C) 1200 m s. n. m., a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba. Las líneas punteadas horizontales indican el nivel de significancia ($P < 0.05$).

Figure 3. Correlation analysis between *P. australis* growth index with mean seasonal temperatures and total seasonal precipitations. The period of growth of the previous year (September to May), period of recess of wood formation (June July and August) and the period of growth of the year of formation of the ring (September to May) in three altitudinal levels: A) 2700, B) 2100 and C) 1200 m above sea level, along an altitudinal gradient in the Great Sierras of Cordoba. The horizontal dotted lines indicate the level of significance ($P < 0.05$).

en ninguna altitud (Figuras 2 y 3). En el nivel altitudinal inferior (1200 m s. n. m.), el crecimiento se correlacionó de forma positiva con la temperatura de abril y de manera negativa con la temperatura de junio previo;

estas correlaciones no fueron estadísticamente significativas (Figura 2C).

En relación con las precipitaciones, la única correlación significativa fue entre el

índice de crecimiento y las precipitaciones del mes de mayo del período previo de crecimiento a 2100 m s. n. m. (Figura 2B). Aunque sin significancia estadística, el índice de crecimiento a 2100 y 2700 m s. n. m. mostró un patrón de correlaciones negativas con las precipitaciones del comienzo de la estación de crecimiento (septiembre-noviembre), positivas en los meses de verano (diciembre-febrero) y casi nula hacia el otoño (Figura 3A y B). De manera similar, en el período invernal previo (junio, julio y agosto) se encontraron correlaciones positivas, a diferencia de lo encontrado para el período de crecimiento previo (septiembre-mayo), en el que las correlaciones fueron negativas en todos los meses. Por el contrario, a los 1200 m s. n. m., el índice de crecimiento no mostró un patrón asociado con las precipitaciones mensuales.

DISCUSIÓN

Cronologías de ancho de anillos

El análisis de muestras de leño de la especie *P. australis* permitió obtener cronologías confiables basadas en las medidas de ancho de anillos de crecimiento de 68 árboles seleccionados a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras Grande de Córdoba, Argentina. El ancho medio de anillo y su error estándar disminuyeron de forma significativa hacia las altitudes superiores (Tabla 2). En este sentido, está muy aceptado que la menor tasa de crecimiento hacia mayores altitudes sería atribuible a las bajas temperaturas y su efecto negativo sobre la actividad meristemática (Hoch and Körner 2005; Camarero and Gutiérrez 1996; Körner 2012). Sin embargo, este resultado contrasta con lo reportado por Marcora et al. (2008) para *P. australis* en

la misma región, donde encontraron valores máximos de crecimiento radial en altitudes intermedias de su distribución altitudinal. Esta discrepancia podría deberse, entre otras cosas, a que, según nuestros resultados, si bien los anillos de crecimiento fueron fácilmente distinguibles en las altitudes superiores (2100 y 2700 m s. n. m.), se encontraron algunas dificultades en la delimitación de anillos en la altitud de 1200 m s. n. m. debido a la presencia de anillos extremadamente angostos y excéntricos, además de la existencia de anillos falsos. Esto pone en evidencia la necesidad de realizar un *cofechado* adecuado de las series de ancho de anillos, tal como se realizó en el presente trabajo, para obtener cronologías confiables de *P. australis* en las Sierras Grandes, y particularmente en altitudes inferiores a 1200 m s. n. m.

En general, se reconoce que el clima es el principal factor que influencia el crecimiento arbóreo, sobre todo hacia altitudes mayores donde la rigurosidad climática restringe la influencia de otros factores (Callaway et al. 2002; Körner 2012). En este sentido, la intercorrelación elevada entre las series de ancho de anillos de diferentes niveles altitudinales indican un porcentaje elevado de variabilidad común en el crecimiento de estos árboles (Tabla 2). Esto indicaría la influencia de un factor dominante en el crecimiento, como puede ser el clima (Delgado 2000). Los valores de intercorrelación de las distintas cronologías sugieren que en los niveles altitudinales superiores (2100 y 2700 m s. n. m.), los individuos responderían en mayor medida a dicho factor dominante. Por el contrario, la baja correlación entre las series de ancho de anillos hallada en el nivel altitudinal inferior (1200 m s. n. m.) (Tabla 2) se podría deber a

Tabla 2. Características y estadísticos descriptivos de las tres cronologías de *P. australis* a lo largo de un gradiente altitudinal en las Sierras Grandes de Córdoba. Se reporta la media de cada estadístico y su error estándar. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias de los niveles altitudinales ($P < 0.05$).

Table 2. Characteristics and descriptive statistics of the three *P. australis* tree-ring chronologies levels along an altitudinal gradient in the Sierras Grandes of Córdoba. The average and standard errors of each statistic are reported. Different letters indicate significant differences among means of the altitudinal levels ($P < 0.05$).

	Altitud (m s. n. m.)		
	1200	2100	2700
Número de series	23	41	36
Período analizado	1990-2013	1989-2013	1975-2013
Número de años	23	24	38
Ancho de anillo (mm)	5.05±0.30 a	3.47±0.22 b	1.76 ± 0.24 c
Desvío estandar (mm)	1.54±0.09 a	1.22±0.07 b	0.72 ± 0.07 c
Correlación entre series	0.49±0.04 a	0.69±0.03 b	0.68 ± 0.03 b
Sensibilidad	0.33±0.02 a	0.34±0.02 a	0.42 ± 0.02 b
Autocorrelación de primer orden	0.42±0.05 a	0.33±0.04 a	0.30 ± 0.04 a

una incidencia mayor de disturbios antrópicos (e.g., pastoreo de ganado doméstico, incendios, extracción de leña, competencia con especies exóticas, etc.) dado que se ubican más cerca de asentamientos urbanos. En este sentido, numerosos estudios reportaron que procesos como la competencia o el impacto de disturbios (naturales o antrópicos) pueden generar fuentes de variaciones no deseadas (ruidos), lo cual reduce la repuesta (señal) de los árboles a las condiciones climáticas (Norton 1985; Cullen et al. 2001).

Coincidentemente, los valores extremos del índice de crecimiento anual mostraron más similitudes entre los dos niveles altitudinales superiores (2100 y 2700 m s. n. m.) respecto del nivel 1200 m s. n. m. Por ejemplo, el ancho de anillo en el año 1999 fue angosto en las cronologías 2100 y 2700, con una reducción del crecimiento cercana al 50% respecto del promedio (Figura 1). Esta reducción marcada del crecimiento podría deberse a una reducción conjunta de la precipitación (del 20%) como en la temperatura (5%) ocurrida durante el período de formación de leño (septiembre a diciembre). Este resultado sugiere que el año 1999 podría ser identificado como un anillo marcador o característico para futuras construcciones dendrocronológicas en esta misma región.

La sensibilidad media fue relativamente elevada, sobre todo en la mayor altitud (2700 m s. n. m.), lo que indicaría la presencia de una considerable varianza de alta frecuencia (variaciones en el rango de 2-3 anillos) del crecimiento radial de los troncos, por lo general vinculada con las variaciones climáticas. Se sabe que las condiciones climáticas de un año determinado pueden afectar el crecimiento en años posteriores, en particular por estar vinculadas con la formación de tejidos meristemáticos (yemas), con la acumulación de reservas de carbohidratos, con procesos hormonales, etc. Esta relación se infiere estadísticamente mediante el coeficiente de autocorrelación de primer orden, que mostró una correlación baja en los tres niveles altitudinales, lo que significaría una reducida influencia del clima del año anterior sobre la formación del leño. Estos resultados son consistentes con estudios previos realizados en el género *Polylepis* en distintos ambientes de Bolivia (Roig et al. 2001; Argollo et al. 2004). El presente trabajo representa un aporte valioso al conocimiento actual de la dendrocronología en Sudamérica y, especialmente para la

Argentina, donde se encuentran distribuidos los bosques más australes de *Polylepis*.

Relación clima-crecimiento radial

Nuestros resultados mostraron correlaciones significativas ($P < 0.05$) entre las variaciones interanuales del crecimiento radial y las variables climáticas en los niveles altitudinales 2100 y 2700 m s. n. m., mientras que en 1200 m s. n. m., las correlaciones no fueron significativas (Figura 2). Específicamente, en los dos niveles altitudinales superiores (2100 y 2700 m s. n. m.), el crecimiento anual se correlacionó de manera positiva con la temperatura de septiembre a mayo del período de formación del anillo (Figura 3). Coincidentemente, Körner (1998) y Körner y Paulsen (2004) sugirieron que la temperatura media de la estación de crecimiento es la variable más fuertemente relacionada con el crecimiento arbóreo en los niveles altitudinales superiores de los ecosistemas montañosos.

Dentro de la estación de crecimiento, las temperaturas de noviembre y marzo tuvieron los mayores valores de correlación con el crecimiento anual a 2100 y 2700 m s. n. m. (Figura 2A y B). Este resultado se podría atribuir a que las temperaturas durante estos meses determinan el inicio y culminación del período de crecimiento, respectivamente, lo cual resulta en una gran influencia sobre la formación del leño. En coincidencia, Giorgis et al. (2010), mediante un seguimiento mensual de brotes de *P. australis* en un rango altitudinal entre 1800 y 2100 m s. n. m., encontraron que el crecimiento había comenzado entre los meses de octubre y noviembre, y finalizado en abril. Camarero y Gutiérrez (1996), hallaron que la elongación de brotes se inicia previamente a la formación de leño, lo cual explicaría el mes de retardo observado entre el comienzo del crecimiento de brotes de *P. australis* (Giorgis et al. 2010) y la formación del anillo (resultados de este trabajo). En línea con nuestros resultados, otros trabajos también resaltaron la importancia de las condiciones climáticas durante el período inicial del crecimiento sobre la formación de leño temprano (LaMarche 1974; Kienest et al. 1987).

Finalmente, las temperaturas de invierno (junio, julio y agosto) tuvieron correlaciones positivas (aunque no estadísticamente significativas) con el ancho de los anillos (Figura 3A y B). En este sentido, otros estudios sugirieron que las temperaturas cercanas al punto de congelación en los

tejidos meristemáticos podrían inducir algún tipo de daño permanente en los tejidos (e.g., en el cambium), lo que inhibiría o alteraría la formación de leño en la siguiente estación de crecimiento (Kullman 1990; Oleksyn et al. 1998; Schweingruber 2007).

Con respecto a las precipitaciones, no se encontraron correlaciones significativas con el índice de crecimiento radial en ninguno de los niveles altitudinales (Figura 3 A y B). Estos resultados difieren de lo reportado comúnmente en trabajos realizados en la misma región, aunque en ambientes montañosos algo más secos (Argollo et al. 2004; Ferrero et al. 2013). Por ejemplo, Morales et al. (2004) evaluaron el crecimiento de cuatro especies, incluyendo a *P. ferox* y *P. tarapacana*, establecidas a diferentes rangos altitudinales y abarcando desde ambientes semiáridos hasta bosques montañosos húmedos, reportaron que los incrementos en las precipitaciones previas y durante la estación de crecimiento favorecen el crecimiento.

A pesar de la falta de significancia, se pudieron observar patrones de correlación entre el crecimiento y las precipitaciones en los distintos períodos de crecimiento (Figura 3A y B). El crecimiento se correlacionó positivamente con las precipitaciones del período invernal previo (junio-agosto) a 2100 y 2700 m s. n. m. Esto podría deberse al efecto positivo de la recarga hídrica del perfil de suelo durante la estación fría, lo cual favorece consecuentemente el inicio de la estación de crecimiento. En concordancia con estos resultados, Giorgis et al. (2010) observaron que el crecimiento de los brotes de ramas comenzaba más temprano en altitudes mayores, y atribuyeron estas diferencias a la mayor disponibilidad de agua en el suelo al comienzo de la estación de crecimiento.

Por otra parte, las precipitaciones durante la estación de crecimiento mostraron una baja correlación con el crecimiento anual; fueron negativas en primavera, positivas en verano y reducidas hacia el otoño (Figura 2 y 3). Este resultado podría deberse a que, en el área de estudio, las precipitaciones ocurren mayormente en primavera y a que los árboles de *P. australis* tendrían un sistema radicular profundo que les permitiría explorar un mayor perfil de suelo con agua acumulada disponible (Cingolani et al. 2015). Posteriormente,

dentro de la estación de crecimiento, entre los meses de diciembre a febrero, la elevada masa vegetativa y las altas temperaturas harían que los mayores aportes de agua por precipitaciones determinen una mayor tasa de formación de leño (Figura 3A y B). Finalmente, la reducida correlación entre las precipitaciones y el crecimiento en la altitud inferior (1200 m s. n. m.) se relacionaría con que la mayoría de los individuos muestreados se encontraron en sitios muy cercanos a cursos permanentes de agua y, por lo tanto, no formarían anillos sensibles al déficit hídrico, sino anillos complacientes o de ancho uniforme que no responderían a las variaciones interanuales en las precipitaciones (Delgado 2000).

CONCLUSIONES

Los resultados del presente estudio demuestran que es posible el desarrollo de cronologías confiables basadas en el ancho de anillos de crecimiento de *P. australis*. Los análisis dendroclimáticos mostraron una influencia fuerte de las condiciones climáticas sobre la formación de leño de la especie *P. australis* en las altitudes intermedia y superior. En particular, el crecimiento se relacionó más fuertemente con la temperatura que con las precipitaciones registradas durante el período de tiempo analizado.

Este trabajo constituye el primer antecedente en el desarrollo de cronologías de *P. australis* realizado en la región central de la Argentina. Los resultados expuestos se podrían usar para tomar decisiones en proyectos de conservación y restauración de las cabeceras de las principales cuencas que proveen de agua para consumo a la Ciudad de Córdoba.

AGRADECIMIENTOS. Los autores agradecen al IIByT e IMBIV, CONICET - UNC y al CERNAR (Facultad de Ciencias Exactas Físicas, UNC) por brindar el espacio y los recursos necesarios para llevar adelante este trabajo. Al Instituto Nacional del Agua, Centro de la Región Semiárida (CIRSA-INA), que proporcionó los datos climáticos de la cuenca del Río San Antonio (Córdoba). Los autores agradecen especialmente a la Dra. A. Cingolani por sus valiosos comentarios y sugerencias durante las primeras versiones del manuscrito. Los autores M. Chartier y P. Marcora son investigadores de CONICET (Argentina).

REFERENCIAS

- Argollo, J., C. Soliz, and R. Villalba. 2004. Potencialidad dendrocronológica de *Polylepis tarapacana* en los Andes Centrales de Bolivia. *Ecología en Bolivia* 39(1):5-24.
- Base climática del Aeródromo Córdoba. URL: goo.gl/Zf1zsm.
- Block, J., and U. Treter. 2001. The limiting factors at the upper and lower forest limits in the mountain-woodland steppe of Northwest Mongolia Joachim Block and Uwe Treter. Pp. 22-26 in M. Kaennel Dobbertin and O. U. Braker 2001 (eds.). Proceedings of the International Conference on Tree Rings and People. Davos.
- Braun Wilke, L. P., L. P. Picchetti., and G. Guzmán. 2005. Desaparición de Queñoales de la Puna Jujeña. *Agraria, Revista Científica de la Facultad de Ciencias Agrarias* 2:73-77.
- Bruelheide, H., and K. Lieberum. 2001. Experimental tests for determining the causes of the altitudinal distribution of *Meum athamanticum* Jacq. in the Harz Mountains. *Flora-Morphology-Geobotany-Ecophysiology* 196:227-241.
- Cabido, M., and M. Acosta. 1985. Estudio fitosociológico en bosques de *Polylepis australis* Bitt. ("tabaquillo") en las Sierras de Córdoba, Argentina. *Documents Phytosociologiques* 9:385-400.
- Cabido, M. 1985. Las comunidades vegetales de la Pampa de Achala, Sierras de Córdoba, Argentina. *Doc Phytosociol* 9:431-443.
- Callaway, R. M., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F. I. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze, and B. J. Cook. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417:844-48.
- Camarero, J. J., and E. Gutiérrez. 2004. Pace and pattern of recent treeline dynamics: response of ecotones to climatic variability in the Spanish Pyrenees. *Climatic change* 63(1):181-200.
- Chartier, M. P., M. A. Giantomasi, F. A. Roig, and D. Renison. 2016. Exposed roots as indicators of geomorphic processes: A case-study from *Polylepis* mountain woodlands of Central Argentina. *Dendrochronologia* 37:57-63.
- Cingolani, A. M., D. Renison, M. Zak, and M. Cabido. 2004. Mapping vegetation in a heterogeneous mountain rangeland using Landsat data: an alternative method to define and classify land cover units. *Remote Sensing of Environment* 92:84-97.
- Cingolani, A. M., M. Poca, M. A. Giorgis, M. V. Vaieretti, D. E. Gurvich, J. I. Whitworth-Hulse, and D. Renison. 2015. Water provisioning services in a seasonally dry subtropical mountain: Identifying priority landscapes for conservation. *Journal of Hydrology* 525:178-187.
- Colladon, L. 2010. Anuario pluviométrico 1992-2010. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquia - Provincia de Córdoba. Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INAA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA). Córdoba, Argentina.
- Cook, E. 1985. A time series analysis approach to tree ring standardization. Ph. D. dissertation, University of Arizona, Tucson.
- Cullen, L. E., J. G. Palmer, R. P. Duncan, and G. H. Stewart. 2001. Climate change and tree-ring relationships of *Nothofagus menziesii* tree-line forests. *Canadian Journal of Forest Research* 31(11):1981-1991.
- Delgado, S. C. 2000. Aplicaciones estadísticas en estudios dendrocronológicos. Pp. 79-102 en *Dendrochronología en América Latina*. EDIUNC, Mendoza.
- Díaz, H. F., M. Grosjean, and L. Graumlich. 2003. Climate variability and change in high elevation regions: past, present and future. *Climatic change* 59:1-4.
- Díaz, S., A. Acosta, and M. Cabido. 1994. Community structure in montane grasslands of central Argentina in relation to land use. *Journal of Vegetation Science* 5(4):483-488.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. González, M. Tablada, and C. W. Robledo. InfoStat versión 2015. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL: www.infostat.com.ar.
- Fjeldsall, J., and M. Kessler. 2004. Conservación de la biodiversidad de los bosques de *Polylepis* de las tierras altas de Bolivia. Centro para la Investigación de la Diversidad Cultural y Biológica de los Bosques Pluviales Andinos (DIVA)
- Fritts, H. C. 1976. *Tree-ring and climate*. Academic Press, London.
- García, C. L. 2013. Utilización de información satelital y terrestre para el manejo integrado del recurso hídrico de una cuenca serrana en la Provincia de Córdoba, Argentina.
- Giorgis, M. A., A. M. Cingolani, I. Teich, D. Renison, and I. Hensen. 2010. Do *Polylepis australis* trees tolerate herbivory? Seasonal patterns of shoot growth and its consumption by livestock. *Plant Ecol* 207:307-310.
- Gosling, W. D., J. A. Hanselman, C. Knox, B. G. Valencia, and M. B. Bush. 2009. Long-term drivers of change in *Polylepis* woodland distribution in the central Andes. *Journal of Vegetation Science* 20:1041-1052.
- Holmes, R. L. 1983. Computer-assisted quality control in tree ring dating and measurement. *Tree Ring Bulletin* 43: 69-75.
- Hoch, G., and C. Körner. 2005. Growth, demography and carbon relations of *Polylepis* trees at the world's highest treeline. *Functional Ecology* 19:941-951.
- Kessler, M. 1995. Present and potential distribution of *Polylepis* (Rosaceae) forest in Bolivia. Pp. 281-294 in S. P. Churchill, H. Balslev, E. Forero and J. L. Luteyn (eds.). *Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests*. New York.
- Kessler, M. 2000. Altitudinal zonation of Andean cryptogam communities. *Journal of Biogeography* 27(2):275-282.

- Kienast, F., F. H. Schweingruber, O. U. Bräker, and E. Schär. 1987. Tree-ring studies on conifers along ecological gradients and the potential of single-year analyses. *Canadian Journal of Forest Research* **17**(7):683-696.
- Körner, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* **115**(4):445-459.
- Körner, C. 2012. *Alpine treelines: functional ecology of the global high elevation tree limits*. Springer Science and Business Media.
- Körner, C., and M. Diemer. 1987. In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology* **1**(3):179-194.
- Körner, C., and J. Paulsen. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* **31**:713-732.
- Kullman, L. 1990. Dynamics of altitudinal tree-limits in Sweden: a review.
- Kullman, L. 1993. Tree limit dynamics of *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* in relation to climate variability: evidence from central Sweden. *Journal of Vegetation Science* **4**:765-772.
- LaMarche, V. C., and C. W. Stockton. 1974. Chronologies from temperature-sensitive bristlecone pines at upper treeline in western United States. *Tree-Ring Bull* **34**:21-45.
- Marcora, P., I. Hensen, D. Renison, P. Seltman, and K. Wesche. 2008. The performance of *Polylepis australis* trees along their entire altitudinal range: implications of climate. *Diversity and Distributions* **14**:630-636.
- Marcora, P. I., D. Renison, A. I. País-Bosch, M. R. Cabido, and P. A. Tecco. 2013. The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *Forest Ecology and Management* **291**:300-307.
- Marcora, P. I., P. A. Tecco, S. R. Zeballos, and I. Hensen. 2016. Influence of altitude on local adaptation in upland tree species from central Argentina. *Plant Biology* **19**(2):123-131.
- Martinelli, N. 2004. Climate from dendrochronology: Latest developments and results. *Global Planet Change* **40**: 129-139.
- Messerli, B., and J. D. Ives. 1997. *Mountains of the world: A global priority*. Parthenon, New York. Pp. 495.
- Morales, M. S., R. Villalba, H. R. Grau, and L. Paolini. 2004. Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines. *Ecology* **85**:3080-3089.
- Nicotra, A. B., O. K. Atkin, S. P. Bonser, A. M. Davidson, E. J. Finnegan, U. Mathesius, and M. van Kleunen. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science* **15**(12):684-692.
- Norton, D. A. 1985. A dendrochronological study of *Nothofagus solandri* tree growth along an elevational gradient, South Island, New Zealand. Pp. 159-171 in H. Turner and W. Tranquillini (eds.). *Establishment and Tending of Subalpine Forests*. Swiss Federal Institute of Forestry Research, Birmensdorf.
- Oberhuber, W. 2004. Influence of climate on radial growth of *Pinus cembra* within the alpine timberline ecotone. *Tree Physiology* **24**:291-301.
- Oleksyn, J., J. Modrzyński, M. G. Tjoelker, P. B. Reich, and P. Karolewski. 1998. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. *Functional Ecology* **12**:573-590.
- País Bosch, A. I., P. A. Tecco, G. Funes, and M. Cabido. 2012. Efecto de la temperatura en la regeneración de especies leñosas del Chaco Serrano e implicancias en la distribución actual y potencial de bosques. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **47**(3-4):401-410.
- Peng, J., X. Gou, F. Chen, J. Li, P. Liu, and Y. Zhang. 2008. Altitudinal variability of climate-tree growth relationships along a consistent slope of Anyemaqen Mountains, northeastern Tibetan Plateau. *Dendrochronologia* **26**:87-96.
- Rapp, J. M., M. R. Silman, J. S. Clark, C. A. Girardin, D. Galiano, and R. Tito. 2012. Intra-and interspecific tree growth across a long altitudinal gradient in the Peruvian Andes. *Ecology* **93**:2061-2072.
- Renison, D., I. Hensen, R. Suárez, and A. M. Cingolani. 2006. Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *Journal of Biogeography* **33**: 876-887.
- Renison, D., I. Hensen, and R. Suárez. 2011. Landscape Structural Complexity of High - Mountain *Polylepis australis* Forests: A New Aspect of Restoration Goals. *Restoration Ecology* **19**:390-398.
- Renison, D., G. A. Cuyckens, S. Pacheco, G. F. Guzmán, H. R. Grau, P. Marcora, and L. Bellis. 2013. Distribución y estado de conservación de las poblaciones de árboles y arbustos del género *Polylepis* (Rosaceae) en las montañas de Argentina. *Ecología Austral* **23**:27-36.
- Roig, F. A., M. Fernández, E. Gareca, S. Altamirano, and S. Monge. 2001. Estudios Dendrocronológicos en los ambientes húmedos de la puna boliviana. *Revista Boliviana de Ecología* **9**:3-13.
- Roig, F. A., and R. Villalba. 2008. Understanding climate from Patagonian tree rings. *Developments in Quaternary Sciences* **11**:411-435.
- Stokes, M. A., and T. L. Smiley. 1968. *An Introduction to Tree-Ring Dating*. University of Chicago Press. Chicago, IL.
- Suárez, M. L., D. Renison, P. Marcora, and I. Hensen. 2008. Age-size-habitat relationships for *Polylepis australis*: dealing with endangered forest ecosystems. *Biodiversity and Conservation* **17**:2617-2625.
- Schweingruber, F. H. 2007. *Wood structure and environment*. Springer Science and Business Media.
- Takahashi, K., H. Azuma, and K. Yasue. 2003. Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, Central Japan. *Ecological Research* **18**:549-558.
- Tecco, P. A., A. I. País-Bosch, G. Funes, P. I. Marcora, S. R. Zeballos, M. Cabido, and C. Urcelay. 2016. Mountain invasions

- on the way: are there climatic constraints for the expansion of alien woody species along an elevation gradient in Argentina? *Journal of Plant Ecology* **9**(4):380-392.
- Thompson, L. G. 2000. Ice core evidence for climate changes in the tropics: implication for our future. *Quaternary Science Reviews* **19**:19-35.
- UNEP-WCMC (2004). United Nations Environment Programme, World Conservation Monitoring Center. URL: www.unep-wcmc.org.
- Villalba, R., J. A. Boninsegna, T. T. Veblen, A. Schmelter, and 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., A. Lara, J. A. Boninsegna, M. Masiokas, S. Delgado, J. C. Aravena, F. A. Roig, A. Schmelter, A. Wolodarsky, and A. Ripalta. 2003. Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic change* **59**:177-232.
- Wang, T., H. Ren, and K. Ma. 2005. Climatic signals in tree ring of *Picea schrenkiana* along an altitudinal gradient in the central Tianshan Mountains, northwestern China. *Trees* **19**:736-742.
- Yoo, S. J., and B. D. Wright. 2000. Persistence of growth variation in tree-ring chronologies. *Forest Science* **46**:507-520.