UNIVERSIDAD DE CHILE

Facultad de Ciencias Forestales

Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza

MORTALIDAD DE *NOTHOFAGUS PUMILIO* INDUCIDA POR BROTES MASIVOS DE *ORMISCODES AMPHIMONE* EN EL VALLE DEL RÍO FURIOSO (REGIÓN DE AYSÉN, CHILE)

Proyecto de grado presentado como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza.

VINCI DANIELA URRA APPELGREN

Ingeniera Forestal

Santiago, Chile Agosto, 2021 Proyecto de grado presentado como parte de los requisitos para optar al grado de Magíster en Áreas Silvestres y Conservación de la Naturaleza



AGRADECIMIENTOS

Quiero empezar agradeciendo a mi profesor guía Álvaro Gutiérrez por confiar en mí y alentarme hacer el magister, darse el tiempo para discutir cada detalle de este trabajo y por la generosidad en compartir su conocimiento y pasión por el bosque.

A Nelson y Jacqueline gracias por el apoyo y amor incondicional, por permitirme ser la mujer y profesional que soy hoy y espero que estén orgullosos y feliz con estos pequeños logros, porque son parte importante de ellos. Los amo infinitamente.

Agradezco a Eduardo y todas las personas que me han acompañado estos años a pesar de la distancia que provocó el COVID. A mi familia, mis amigas de la vida, mis compañeros de la U y a los salseros. Si de algo sirvió el aislamiento fue a valorar cada minuto que estoy con los seres que quiero y abrazarlos con verdadero cariño.

Gracias a mis compañeros del MASCN: Lely, Wale, Lunna, Maite, Caro, Bar, Cristi, Roberto, Brandon y Miguel, cada uno es una gran persona y profesional. Sin duda su amistad es lo más preciado que me llevo del magister.

Gracias a todo el grupo de trabajo Bosque Ciencia y sobre todo a los que fueron a terreno conmigo a tarugar: Javier Domínguez, Javier Ortega, Paulina Tapia y Paulina Pavez. También mención especial a las chicas dendro Ina, Stephi, Camila y Palo por ser una red de apoyo y solidaridad.

También quiero agradecer Álvaro Promis y Sergio Estay por sus consejos y correcciones porque fueron un aporte para este trabajo.

Al Proyecto Fondecyt Regular 1160370 "Massive defoliation in patagonian forests: untangling the ecological mechanisms driving insect outbreak dynamics" a cargo de Sergio Estay, que financió esta investigación en mis amados bosques de Lengas.

ÍNDICE

1. 2.	INTRODUCCIÓN MATERIALES Y MÉTODO	1 5
	2.1. Área y especies de estudio	5
	2.2. Mapas en base a imágenes satelitales	7
	2.3. Datos climáticos	8
	2.4. Diseño de muestreo	9
	2.5. Procesamiento de muestras	.11
	2.6. Detección de defoliaciones	.12
	2.7. Impactos a nivel de crecimiento radial y mortalidad a causa de las defoliaciones2.8. Frecuencia de mortalidad, su relación con las defoliaciones y las variablesclimáticas	.14
	2.9. Patrones de crecimiento antes de morir	.16
3.	RESULTADOS	.18
	3.1. Cronologías de crecimiento radial	.18
	3.2. Detección de años de defoliación	.19
	3.3. Impactos a nivel de crecimiento radial y mortalidad a causa de las defoliaciones	20
	3.4. Relación de los brotes masivos de defoliación con variables climáticas	23
	3.5. Frecuencia de mortalidad, su relación con las defoliaciones y variabilidad climáti	ica 24
	3.6. Correlación frecuencia de mortalidad con variables climáticas y defoliación	27
4.	DISCUSIÓN	30
	4.1. Los eventos de defoliación han sido más frecuentes los últimos 55 años y están relacionados positivamente con el aumento de las temperaturas	30
	4.2. La mortalidad de N. pumilio se concentra entre los años 2008-2012 producto de sinergia de las defoliaciones con el clima	ə .31
	4.3. Existen árboles que mueren lentamente presentando síntomas de decaimiento producto a la sinergia de condiciones climáticas con las defoliaciones y los que mue súbitamente producto a las defoliaciones ocasionadas por O. amphimone	ren .32
	4.4. Contribuciones del estudio y recomendaciones para futuras investigaciones	.33
5.	CONCLUSIONES	.36
6	BIBLIOGRAFÍA	38

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio. Los puntos verdes son las parcelas de muestreo que corresponde a la categoría I (Sin brotes de defoliación), los puntos amarillos a la categoría II (Con uno o dos brotes de defoliación), y puntos rojos son parcelas de muestreos que corresponde a la categoría III (tres o más eventos de defoliación), de acuerdo a los mapas Figura 2. Ormiscodes amphimones y sus efectos en el bosque de Nothofagus pumilio. a) y b) Larvas de O. amphimones alimentándose del follaje. c) y d) el bosque de Nothofagus pumilio del valle del rio el Furioso defoliado por O. amphimone. Fuente: Laboratorio Figura 3. Muestreo de árboles vivos y muertos en parcelas de circulares. En la parcela circula de 500m2 se muestrearon los árboles vivos y muertos mayores a 20 cm de DAP y Figura 4. Ejemplo BMD 2012. En verde la temporada de crecimiento de N. pumilio 2011 y Figura 5. Cronologías de índice de anchos de anillos (IAA) de árboles vivos (línea azul) versus árboles muertos (línea roja). Las líneas sólidas corresponden a un spline de 30 Figura 6. Porcentaje de árboles con eventos de defoliación detectados por año. Sobre la línea roja (15% de árboles con señal de defoliación) se consideró como evidencia de un Figura 7. Cronología de índice de ancho de anillos (IAA) de árboles sin defoliación (en verde) y de árboles con defoliación (en café). Las líneas verticales rojas indican los brotes Figura 8. Gráfico de cajas del %GC diferenciado en árboles vivos (V) y muertos (M), para los brotes masivo de defoliación a) BMD1971 b) BMD1983 y c) BMD2009 22 Figura 9. Gráfico de cajas del número de brotes masivos detectados diferenciado en Figura 10. Frecuencia de árboles muertos (Número de muertos por año) datados en el Figura 11. Índice de ancho de anillos (IAA) de los árboles muertos diferenciados por tendencias antes de morir. a) Arboles muertos del tipo 1 (con tendencias negativas en el crecimiento los últimos seis años), en gris cada serie individual y la línea sólida color rojo

INDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Estadígrafos de la	s cronologías de crecimiento	radial18

Cuadro 2. Valores de la correlación cruzada entre la ocurrencia de brotes masivos y las variables climáticas de Temperatura media anual, Precipitación anual (PP anual), el índice de sequía de Palmer auto-calibrado (scPDSI) y los días-grado (DG) 20°C, 22°C,10°C y 12°C. En negrita se destacan las correlaciones significativas (p<0,01)......24

RESUMEN

En las últimas décadas los reportes sobre mortalidad masiva de árboles en los bosques están aumentando en distintas partes del mundo (Allen et al., 2010), como también los brotes masivos de insectos son más graves y frecuentes (Logan et al., 2003; Jepsen et al., 2008). Observaciones en Valle del Río Furioso (Mallín Grande, Región de Aysén) sugieren que los brotes masivos de defoliación (BMD) de Ormiscodes amphimone estarían ocasionando mortalidad en grupos de árboles adultos de Nothofagus pumilio, ya que han estado acompañados de altas temperaturas y sequías. Esta investigación tiene como objetivo evaluar la mortalidad de N. pumilio inducida por las defoliaciones de O. amphimone en el Valle del Río Furioso. Se midieron los anchos de anillos de 270 árboles vivos y 224 muertos, a partir de ellos se construyeron las cronologías y se usó los análisis Wavelets de multirresolución y normalización de ventana móvil para detectar los BMD. Se determinó el impacto de los BMD usando el porcentaje de cambio en el crecimiento, la frecuencia de mortalidad y los patrones de crecimiento antes de morir. Después del análisis de correlación cruzada entre la mortalidad, las variables climáticas y los BMD, encontramos que el 59,9% de los árboles murieron en el periodo del 2008 al 2012 y se relacionó significativamente con los BMD, anomalías de temperaturas y el índice de sequías. La mayoría murieron presentando síntomas de decaimiento los últimos seis años producto a la sinergia de las condiciones climáticas con los BMD y el 38,7% murieron súbitamente por los BMD acentuados por la acumulación de días sobre 22º C. Los resultados exponen una alta mortalidad inducida por BMD, con consecuencias para estos ecosistemas que se deben estudiar, pero que contribuyen a una mayor comprensión de la interacción O. amphimone - N. pumilio alterada por el cambio climático.

Palabras claves: Mortalidad, Brotes masivos, *Nothofagus pumilio, Ormiscodes amphimone*, Cambio climático.

SUMMARY

In the last few decades reports of massive tree mortality in several forests around the world have increased (Allen et al., 2010). Also insect outbreaks have been more severe and frequent in the same period (Logan et al., 2003; Jepsen et al., 2008). Observations in Valle del Río Furioso (Mallín Grande, Aysén Region) suggest that massive defoliation outbreaks (MDO) generated by Ormiscodes amphimone are causing mortality on adult Nothofagus pumilio trees. This study aims to evaluate N. pumilio mortalities caused by O. amphimone defoliations in the Valle del Río Furioso (Mallín Grande, Aysén Region). In order to achieve this aim, we measured tree ring widths of 270 living trees and 224 dead trees, built chronologies based on these measures and we used multiresolution wavelet analysis and sliding window normalization to detect MDO. MDO impact was determined using the percentage of growth change, mortality frequency and growth patterns before death. After a cross-correlation between mortality, MDO and climatic variables, we found that 59,9% of the tree deaths between 2008 and 2012 where significantly related to MDO. temperature anomalies and drought index. Most of the trees that died had decay symptoms in the previous six years, due to the synergy between climatic conditions and MDO. 38,7% of the trees had sudden deaths cause by MDO accentuated by successive high temperature days (over 22°C). These results show a high mortality induced by MDO with consequences for these ecosystems that should be studied in more deep, but that contribute to a greater understanding of the O. amphimone - N. pumilio interaction altered by climate change.

Keywords: Mortality, Outbreaks, Nothofagus pumilio, Ormiscodes amphimone, Climate change

1. INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas los reportes sobre mortalidad masiva de árboles en los bosques relacionados con el calentamiento y las sequías, están aumentando rápidamente y en distintas partes del mundo (Allen *et al.*, 2010). La mortalidad de los árboles en los bosques puede tener múltiples consecuencias para la biodiversidad, las funciones y servicios ecosistémicos de los bosques (Adams *et al.*, 2010; Anderegg *et al.*, 2013). Se espera que el cambio climático genere un aumento de la mortalidad de los árboles a través de la sequía, el estrés por calor y los ataques de insectos durante este siglo. Esto último debido a que, con el aumento de las temperaturas, los brotes masivos de insectos en los bosques se han vuelto más graves y frecuentes (Logan *et al.*, 2003; Jepsen *et al.*, 2008), con múltiples impactos en los ecosistemas forestales que aún se necesitan entender (Anderegg *et al.*, 2015). A pesar de los múltiples estudios sobre la mortalidad de árboles, los mecanismos que la conducen son complejos e incluyen conocer las respuestas fisiológicas de las plantas al clima, las influencias climáticas sobre los brotes de insectos y patógenos y sus interacciones (Anderegg *et al.*, 2015).

Los brotes masivos de insectos también se han incrementado en los últimos años en distintas partes del mundo, causando disturbios en los bosques a una gran escala espacial (Kurz *et al.*, 2008). Los brotes masivos son aumentos explosivos en abundancia de la población de una especie en un periodo de tiempo relativamente corto, e.g. una temporada estival (Redfearn y Pimm, 1987). Los brotes masivos han sido principalmente estudiados en bosques del hemisferio norte, donde representan el principal agente de perturbación natural (Logan *et al.*, 2003). Sin embargo, existe escasa documentación para el hemisferio sur, donde la dinámica de los brotes y sus efectos en la dinámica de los bosques es escasamente conocida (Chávez *et al.*, 2019). Se predice que los insectos en bosques de latitudes altas, tendrán una aptitud relativamente mayor a medida que el clima se calienta, porque actualmente viven por debajo de sus óptimos térmicos, en comparación con los insectos en latitudes bajas (Deutsch *et al.*, 2008).

En Sudamérica, los eventos de sequía extrema ocurridos recientemente en los Andes patagónicos han inducido episodios de mortalidad de árboles en bosques de *Austrocedrus chilensis*, *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus pumilio*. (Villalba y Veblen, 1998; Suarez *et al.*, 2004; Rodríguez-Catón *et al.*, 2019). Además, en los últimos 20 años, brotes masivos

del insecto nativo *Ormiscodes amphimone (Saturniidae*) han defoliado extensas áreas de bosques nativos dominados por *Nothofagus pumilio*, lo que genera preocupación, ya que las consecuencias de la combinación de sequía, estrés por calor y los brotes masivos de insectos no se han estudiado en estos bosques y podrían desencadenar una mortalidad generalizada de árboles.

En la Región de Aysén, 164,000 hectáreas de bosques de *N. pumilio* fueron defoliadas durante el período 2000–2015 (Estay *et al.* 2019), siendo el evento individual más extenso el ocurrido el 2015 en el valle del río Furioso, cerca de la localidad de Mallín Grande (-46,9 °S, -72,4 °O), con 25.000 ha defoliadas de bosque de *N. pumilio*. En este sector la frecuencia y extensión de eventos de defoliación causados por brotes de *Ormiscodes amphimone* en los últimos 20 años ha aumentado (Gutiérrez *et al.* 2020). Es posible esperar para los próximos años un aumento en la frecuencia de eventos de defoliación por *O. amphimone*, dado que en el valle del rio Furioso se pronostica un incremento aproximado de la temperatura media entre 0,6 y 0,8°C para el 2045 (CR2, 2018), lo que beneficia a este insecto ectotermo, ya que su ciclo de vida está fuertemente vinculado a los patrones de temperatura (Garibaldi y Paritsis, 2012).

Brotes masivos más frecuentes y extensivos espacialmente de *O. amphimone* podrían influenciar la dinámica de los bosques de *N. pumilio.* Por ejemplo, las defoliaciones de bosques por insectos pueden alterar la composición de las especies, tendencias sucesionales y la estructura de los bosques (Aleixo *et al.*, 2019), afectando procesos del ecosistema como la evapotranspiración, el ciclo del carbono y la transferencia de calor (Ayres y Lombardero, 2000). Los brotes de *Ormiscodes* no han sido considerados como disturbios clave en los bosques patagónicos de *Nothofagus*, ya que se ha postulado que no causan la muerte los árboles adultos (Veblen *et al.*, 1996; Piper *et al.*, 2015) probablemente debido a la corta duración de estos brotes que se ha documentado en el pasado (es decir, una temporada, Carrillo y Cerda, 1987). Sin embargo, existen evidencias que la defoliación causada por *Ormiscodes* puede matar a ejemplares jóvenes y los brotes apicales (Bauerle *et al.*, 2009) y que contribuye a la muerte parcial de la copa, cuando la recuperación de la defoliación no es completa (Veblen *et al.*, 1996).

Observaciones recientes de terreno en la región de Aysén, sugieren que las defoliaciones estarían ocasionando mortalidad en grupos de árboles adultos, probablemente ya que han estado acompañadas de eventos climáticos extremos (calentamientos o sequías

2

recientes). Además, defoliaciones recurrentes pueden hacer que el bosque sea más susceptible a situaciones de estrés, como la sequía, o proveer combustible (biomasa seca) que podrían desencadenar incendios forestales. Las sinergias de estos disturbios pueden ocasionar la muerte generalizada de árboles (Manion, 1981; Suarez *et al.,* 2004), y al mismo tiempo exacerbar el calentamiento climático al liberar las reservas de carbono (Ayres y Lombardero, 2000).

Los modelos de mortalidad de árboles se basan en que normalmente la mortalidad de los árboles está precedida por reducciones en el crecimiento, desde unos pocos años hasta décadas (Bigler y Bugmann, 2003). La duración de la disminución del crecimiento antes de la mortalidad, varía en relación con las especies, el sitio y la causa de la muerte de los árboles (Bigler y Bugmann, 2003; Bigler *et al.*, 2006). Por ejemplo, para *N. pumilio* se ha evidenciado que el crecimiento lento en los seis últimos años en combinación con tendencias negativas de crecimiento (últimos 35 a 40 años) indica un mayor riesgo de mortalidad (Rodríguez-Catón *et al.*, 2019). Estas bajas tasas de crecimiento pueden estar relacionadas a factores climáticos que desencadenan tendencias negativas en el crecimiento de árboles, debido a factores como la edad, historia o características de sitio, que los predisponen a ser afectados (Rodríguez-Catón *et al.*, 2016; Cailleret, *et al.*, 2017). Para estudiar los factores de predisposición al decaimiento se ha utilizado el análisis de los anillos de los árboles, ya que estos son integradores de influencias bióticas y abióticas que reflejan el historial de crecimiento completo de un árbol y, en conjunto, de un bosque (Fritts, 1976; Kozlowski *et al.*, 1991; Schweingruber, 1996).

Debido a la mortalidad observada y no registrada anteriormente, resulta relevante entender el impacto demográfico de este fenómeno de defoliación sobre *N. pumilio* para poder tomar acciones para la conservación de estos bosques, ya que *N. pumilio* es una especie clave para la estabilidad de estos ecosistemas, al ser la dominante en la comunidad. Podríamos suponer que la mortalidad recientemente observada sería causada directamente por el aumento de la frecuencia de las defoliaciones, ya que a estas frecuencias los individuos no serían capaces de recuperar sus tasas de crecimiento.

Debido a lo expuesto, esta investigación tiene como objetivo **evaluar la mortalidad de** *Nothofagus pumilio* inducida por las defoliaciones de *Ormiscodes amphimone* en el Valle del Río Furioso, Región de Aysén. Al abordar este objetivo, se explorarán los impactos en los bosques de *N. pumilio* de los brotes de *Ormiscodes*. Se hipotetiza que la probabilidad de morir de los árboles de *N. pumilio* está relacionada con el nivel de defoliación causado por *Ormiscodes*, debido a la potencial pérdida de la capacidad de recuperar las tasas de crecimiento radial luego de la defoliación. Se espera, en consecuencia, que los árboles que murieron producto de una defoliación tuvieron tasas de crecimiento significativamente más bajas después de los brotes masivos y tendencias de crecimiento negativas más pronunciadas que los árboles que sobrevivieron los ataques, en condiciones de sitio similares.

Para abordar estas preguntas se proponen los siguientes objetivos específicos:

a) Reconstruir los eventos de defoliación por *Ormiscodes* en los bosques de *N. pumilio* en el valle del rio Furioso.

b) Desarrollar cronologías de mortalidad de *N. pumilio* en el valle del rio Furioso.

c) Determinar el impacto de los eventos de defoliación en el crecimiento radial y mortalidad de los bosques de *N. pumilio*.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área y especies de estudio

Esta investigación se llevó a cabo en los bosques caducifolios de *Nothofagus pumilio* que dominan el valle del río Furioso, cerca del pueblo de Mallín Grande (Región de Aysén, Chile, Figura 1), pertenecientes a propietarios particulares y al Parque Nacional Patagonia sector Valle Chacabuco. *Nothofagus pumilio* (Poepp. *et* Endl.) Krasser es una de las especies arbóreas más ampliamente distribuidas en los bosques templados de Sudamérica encontrándose entre los 35°35'y 55°30'S (Donoso, 1993) y la más abundante de la región de Aysén, ya que 1,4 millones de ha corresponden a los bosques de *N. pumilio* (CONAF, 2011). La mayor parte de esta superficie es bosque puro, monoespecífico, haciéndola una especie de alta susceptibilidad a defoliadores (Bauerle *et al.,* 1997).



Figura 1. Área de estudio. Los puntos verdes son las parcelas de muestreo que corresponde a la categoría I (Sin brotes de defoliación), los puntos amarillos a la categoría

II (Con uno o dos brotes de defoliación), y puntos rojos son parcelas de muestreos que corresponde a la categoría III (tres o más eventos de defoliación), de acuerdo a los mapas de defoliaciones de *Ormiscodes* desarrollados por Gutiérrez et al., (2020)

El clima del valle es de tipo templado lluvioso frío, sin estación seca (Cfc) según clasificación de Köppen-Geiger (Kottek *et al.*, 2006). La precipitación anual es de 898 mm y la temperatura media oscila entre los -2°C y 10°C (CR2, 2018). En las últimas décadas los bosques de la región de Aysén están siendo afectados por condiciones de sequía y altas temperaturas con, por ejemplo, un déficit de precipitación del 60% en 2016 (DGAC, 2017, Olivares-Contreras *et al.*, 2018) y un aumento de 1°C en la temperatura media anual entre 1901–2010 (Álvarez *et al.*, 2015), con una anomalía de +0,78 °K/década para el periodo 2001–2016 (Olivares-Contreras *et al.*, 2018).

A la vez *Ormiscodes amphimone* (Figura 2 a y b) es una de las especies del género *Ormiscodes* más extendidas en el sur de Sudamérica. Es una polilla polífaga nativa, que pasa el invierno en la etapa de huevos (julio-septiembre) y las larvas emergen durante la primavera (octubre), y se alimentan hasta mediados o finales del verano (marzo) (Lemaire, 2002). Dependiendo de las condiciones climáticas y la ubicación geográfica, ocasionan brotes masivos y por consecuencia grandes áreas de bosques son completamente defoliadas (Figura 2 c y d). Las larvas de esta especie se alimentan de varias plantas hospederas como *Nothofagus spp., Populus spp., Prunus spp., Juglans spp. y Pinus spp.*, entre muchas otras especies arbóreas (Angulo *et al.,* 2004). Los principales brotes se han descrito en los bosques *Nothofagus pumilio* en Chile y Argentina inicialmente, pero cuando el brote se expande, las larvas pueden alimentarse de casi cualquier especie presente en el sitio (Paritsis *et al.,* 2010).



Figura 2. *Ormiscodes amphimones* y sus efectos en el bosque de *Nothofagus pumilio*. a) y b) Larvas de *O. amphimones* alimentándose del follaje. c) y d) el bosque de *Nothofagus pumilio* del valle del rio el Furioso defoliado por *O. amphimone*. Fuente: Laboratorio Bosque Ciencia

2.2. Mapas en base a imágenes satelitales

Se utilizaron los mapas de defoliaciones de *Ormiscodes* en el sector de Mallín Grande del 2000-2015 desarrollados por Gutiérrez *et al.*, (2020). Estos mapas de brotes masivos de *Ormiscodes* utilizan el concepto de "anomalía fenológica" según el índice de vegetación mejorado (EVI por su sigla en inglés, Chávez *et al.*, 2019). Las anomalías corresponden a la diferencia entre los valores EVI esperados y observados, que es una aproximación validada para detectar y mapear defoliaciones recientes (Chávez *et al.*, 2019).

Estos mapas se utilizaron como guía para determinar los sitios de estudio donde se han detectado defoliaciones, y de acuerdo al número de brotes de defoliación se crearon tres categorías; categoría I (Sin brotes de defoliación), categoría II (Con uno o dos brotes de

defoliación), y la categoría III (tres o más eventos de defoliación), de acuerdo a los mapas de defoliaciones de *Ormiscodes* desarrollados por Gutiérrez et al., (2020).

2.3. Datos climáticos

Para relacionar los brotes masivos de defoliación con las variables climáticas, se usaron aquellas que podrían estar relacionadas con desempeño y el ciclo de vida de *O. amphimone*, especialmente en la etapa de larva (octubre-marzo) y huevo (julio-septiembre) (Lemaire, 2002). Como es un insecto ectotermo todo su ciclo de vida está fuertemente vinculado a los patrones de temperatura (Garibaldi y Paritsis, 2012), por esto se utilizó la temperatura media anual. Además, se utilizaron las variables de precipitación anual, e Índice de Sequía de Palmer auto-calibrado (scPDSI) anual debido a la influencia que tienen en el contenido de humedad de las copas donde depositan los huevos y hojarasca donde permanecen en estado de pupa. Estas variables se obtuvieron de la base de datos del Centro Climático de la Universidad East Anglia (Climatic Research Unit CRU TS4.03), con una resolución espacial de 0.5° para el período de 1960-2015, a través del explorador climático KNMI (https://climexp.knmi.nl/).

Cada insecto requiere una cantidad constante de acumulación de calor para alcanzar ciertas etapas de la vida, como la eclosión del huevo o el vuelo de un adulto. Un día-grado es una medida de las unidades de calor a lo largo del tiempo, equivalente a la cantidad de días que la temperatura promedio está por encima de un valor de referencia durante un día (Murray, 2008). Se utilizó la temperatura máxima diaria para calcular los días-grados con valor de referencia 10°C (DG10) y 12°C (DG12) entre julio-septiembre y 20°C (DG20) y 22°C (DG22) entre octubre-marzo. Los DG10 y DG12 se eligieron debido a la influencia de la temperatura en la eclosión del huevo y los DG20 y DG22 debido a la influencia en la tasa de crecimiento y consumo de *O. amphimone* en su fase larvaria, que es cuando se produce la defoliación (Paritsis y Veblen, 2010). Los días grados se calcularon para el periodo 1959 a 2015 y se relacionaron con los años de brotes masivos de defoliación.

Para relacionar los eventos de mortalidad de *Nothofagus pumilio* con la variabilidad climática se utilizaron las variables de precipitación mensual, temperatura media mensual, anomalía de temperatura mensual e Índice de Sequía de Palmer auto-calibrado anual.

La precipitación se puede definir como la fuente de agua procedente de las nubes que llega a la superficie (Cornejo, 2011). A su vez, la temperatura media se entiende como un índice indicativo del calentamiento o enfriamiento del aire resultante del intercambio de calor entre la atmósfera y la tierra (INIA, 2015). Estas variables suelen ser factores limitantes del crecimiento de los árboles dependiendo de la distribución de la especie (en latitud y altitud) (Fritts, 1976).

La anomalía de temperatura mensual es la desviación de la temperatura media mensual con respecto a la media de la serie. El resultado se expresa en valores positivos o negativos, donde cero es el valor normal. Si el resultado es positivo, el parámetro es anormalmente alto. Si el resultado es negativo, el parámetro es anormalmente bajo. Se extrajo la anomalía de temperatura mensual desde la base de datos del Centro Climático de la Universidad East Anglia (Climatic Research Unit CRU TS4.6) para los años 1960-2015 cuyo periodo de referencia fue entre el 1961-1990.

El índice de sequía de Palmer auto-calibrado (scPDSI) permite medir intensidad, duración y extensión espacial de la sequía. Se calcula a partir de la precipitación, temperatura y parámetros fijos que tienen relación con las características del suelo en cada ubicación (ORA, 2011). El índice de sequía de Palmer auto-calibrado se obtuvo para los años 1960-2015 del Atlas hidroclimático anual en América del Sur (Morales *et al.*, 2020) con una resolución de 0,5°.

2.4. Diseño de muestreo

Se seleccionaron 36 unidades de muestreo de bosque maduro distribuidos a lo largo del valle del río Furioso, Mallín Grande, sobre la base de los mapas de defoliaciones del estudio de Gutiérrez *et al.*, (2020). Las unidades de muestreo presentaron las distintas categorías de frecuencia de ataque entre el 2000 y el 2015, 13 unidades con tres o más eventos de defoliación (categoría III), ocho unidades con 1 o 2 (categoría II) y 15 unidades sin eventos de defoliación (categoría I) (Figura 1).

En cada unidad de muestreo se instalaron parcelas circulares de 500m², donde se registró los diámetros a la altura de 1.3 m de fuste (DAP) de todos los árboles mayores a 5 cm de DAP, junto con su posición en el dosel (emergente, dominante, codominante, intermedio y suprimido), estado sanitario (vivo, enfermo o muerto), forma y cualquier signo de daños

por insectos. Si las parcelas además presentaban signos de intervenciones silvícolas, se midió el diámetro de los tocones.

Además, se realizó un muestreo de individuos de N. pumilio muertos, expandiendo la parcela circular a 5000 m² localizada en la misma unidad de muestreo. En esta superficie se buscaron individuos de N. pumilio que estaban aparentemente muertos. Se consideraron a aquellos árboles muertos con DAP >20cm, que estuvieran sin hojas o con todas sus hojas secas, y que tuvieran aun corteza, para discriminar árboles que murieron recientemente. Además, para no confundir los árboles muestreados con los árboles defoliados pero vivos, se descartaron los árboles que estaban sin hojas pero que aún presentaban rastros de peciolos o nervaduras (Figura 3). Para asegurar esta discriminación se utilizaron binoculares con los cuales se inspeccionó la copa de cada árbol a muestrear. Para cada árbol muerto se extrajeron dos tarugos de incremento radial, utilizando la sonda de Pressler de 40 cm de largo. Se obtuvieron en general tarugos de más de 30 árboles por parcela entre individuos vivos y muertos. Adicionalmente, se registraron datos específicos de cada parcela que caracterizaban al bosque, tales como: estado de desarrollo (Oliver y Larson, 1997), cobertura del dosel (estimada en 4 clases), área de claros (estimada en porcentaje de la parcela), altura dominante (medida en 2 o 3 árboles dominantes), elevación media y pendiente. A cada árbol muerto se le midió el DAP y se registraron las posibles causas de su muerte.

Junto con la caracterización de las parcelas, con los datos tomados en terreno se calcularon las variables agregadas estructurales de los bosques, como el DAP promedio, la densidad de fustes, el área basal y el área basal removida con el registro de los diámetros de los tocones, en las parcelas con intervenciones silvícolas.



Figura 3. Muestreo de árboles vivos y muertos en parcelas de circulares. En la parcela circula de 500 m² se muestrearon los árboles vivos y muertos mayores a 20 cm de DAP y en la parcela de 5000 m² solo árboles muertos mayores a 20 cm de DAP.

2.5. Procesamiento de muestras

Cada tarugo tanto de los árboles vivos como muertos se procesó siguiendo las técnicas dendrocronológicas descritas por Gärtner (2015) y Stokes y Smiley (1968). Este procedimiento consistió en pegar cada tarugo en una montura de madera con las fibras perpendiculares al soporte, para luego cortarlas transversalmente con un micrótomo de deslizamiento hasta que la muestra quede lisa y continua. Una vez hecho esto, todas las muestras fueron lijadas por una serie de lijas de menor a mayor granulometría para rellenar con aserrín las cavidades de la madera, este proceso permitió visualizar los anillos de crecimiento.

Teniendo las muestras lijadas con los anillos identificados, estas fueron escaneadas a una resolución de 2400 dpi y se midieron los anchos de los anillos de cada árbol a través del programa CooRecorder 7.8.1. Finalmente, estas series de mediciones se introdujeron en el software COFECHA, para identificar errores en la datación y validar estadísticamente el cruce de mediciones de cada árbol por parcela (Holmes *et al.*, 1986).

Las muestras obtenidas de los árboles vivos, fueron colectadas en enero del 2017, por lo que se le asignó al último anillo completo visible el año 2015, según lo indicado en la convención de Schulman (1956) para el hemisferio sur, donde a cada anillo de un árbol se

le asigna la fecha del año calendario que inició el crecimiento. A través del proceso descrito, se correlacionaron y validaron las series de ancho de anillo de los árboles vivos en COFECHA, para luego continuar con la datación de árboles muertos.

La fecha de muerte asignada a cada árbol muerto, correspondió al año del último anillo (el más externo) de cada tarugo de incremento. Para determinar a qué año calendario corresponde, se utilizó el software COFECHA, para cruzar cada serie de ancho de anillo de un árbol muerto con las series de árboles vivos (Villalba y Veblen, 1998). Se verificó y se clasificó como un individuo muerto, si luego del fechado de los tarugos, el último anillo formado fue anterior al 2015. Además, dado que se obtuvo dos a tres muestras por árbol, se eligió el mejor tarugo por árbol y se aseguró que el fechado fuera lo más certero posible ya que la decisión final sobre una correcta datación cruzada dependió de encontrar un coeficiente de correlación para una fecha que sea mucho más alta que para cualquier otra fecha posible (Mast y Veblen, 1994).

Las mediciones de las series fueron procesadas por el paquete dplR del programa R (Bunn, 2012; R Development Core Team, 2019). Se estandarizó cada serie de ancho de anillo con un ajuste de línea recta horizontal a través de la media, eliminando las tendencias de crecimiento relacionadas con la edad (Fritts y Swetnam, 1989). Los datos estandarizados del ancho del anillo se promediaron para generar una cronología estándar media para los árboles vivos y otra para los árboles muertos (Cook y Holmes 1984; Cook, 1985; Fritts, 1976; Cook *et al.*, 1990). Esta estandarización permitió realizar una comparación de todos los patrones de crecimiento antes de morir, pudiendo identificar las diferencias y semejanzas entre los árboles.

2.6. Detección de defoliaciones.

Para reconstruir los eventos de brotes masivos de defoliación (BMD) en el valle, se emplearon dos análisis que detectaron la señal de reducción significativa en la temporada de crecimiento posterior (t_{+1}) al evento de defoliación ocurrido en t_0 (Paritsis, 2009). De modo de ejemplificar, el evento de defoliación detectado por satélites en enero y febrero del 2012 coincide con la temporada de crecimiento de *N. pumilio* que inicia en la primavera del 2011, el cual queda registrado con una baja pronunciada en los anillos de crecimiento la temporada siguiente (Figura 4). Se denominó el evento de defoliación de

acuerdo a la temporada de crecimiento que posee la señal de reducción significativa de crecimiento (e.g. brote de defoliación de enero-febrero 2012 = BMD2012)



Crecimiento *N. macrocarpa* Defoliación *O. amphimone*

Figura 4. Ejemplo BMD 2012. En verde la temporada de crecimiento de *N. pumilio* 2011 y 2012, en rojo los meses del brote masivo de defoliación del BMD 2012.

Se agregaron a la cronología de eventos de defoliación todas las reducciones significativas y abruptas en el crecimiento de cada árbol, lo que se interpretó como evidencia para la reconstrucción de eventos de brotes de *O. amphimone* en el valle del río el Furioso. Para esto primero se utilizó el análisis Wavelets de multirresolución (MRA por sus siglas en inglés) (Mallat, 1989), que permite determinar la distribución de energía dentro de una serie de datos a través de la descomposición wavelets de la serie de tiempo (Merry y Steinbuch, 2005). Se les realizó las descomposiciones de wavelets a todas las series individuales de crecimiento radial no estandarizadas, método con el que se detecta el pulso o señales intermitentes en intervalos muy pequeños como las reducciones estadísticamente significativas en el crecimiento radial de cada árbol producto de las defoliaciones (Gutiérrez *et al.,* 2020). Luego se realizó un bootstrap, técnica que emplea el remuestreo de datos, de cada serie para determinar si los cambios inusuales detectados en las series de tiempo no son por azar. Estas disminuciones inusuales del ancho del anillo se interpretaron como perturbaciones que redujeron significativamente el patrón de crecimiento individual.

Paralelamente se realizó el análisis de normalización de ventana móvil (Cropper 1979, Neuwirth *et al.*, 2007), el cual identifica aquellos años en los que se percibe una respuesta de crecimiento relevante. Se utilizaron las series de crecimiento radial con el paquete pointRes en R (van der Maaten-Theunissen, M. *et al.* 2015). Este transforma el crecimiento arbóreo en un valor Crooper (C), dentro de una ventana simétrica móvil de "n" años, que identifica desviaciones estándar del crecimiento de los árboles de un año respecto al promedio de la ventana (Cropper, 1979). Se utilizó una ventana de 7 años. Se registró como potencial evento cuando el |C| > 1 y cuando al menos 50% de las series de

anillos de árboles mostraron un año con disminución del crecimiento (Neuwirth *et al.,* 2007).

Para cada individuo se analizaron las series de crecimiento anuales y cuando ambos métodos coincidieron en un año, se consideró que ese tarugo en esa temporada sufrió una posible defoliación. Luego se contaron por año cuántos individuos tuvieron esa misma señal, con lo cual se construyó la serie temporal de número de árboles con defoliación por año. Además, se validaron y se ajustaron los métodos análisis de wavelets y la normalización de ventana móvil de acuerdo a los años detectados por los mapas de anomalía generados a partir de las imágenes satelitales de Gutiérrez *et al.,* 2020. Se consideraron como eventos de defoliación sólo aquellos eventos que superaron el 15% de los árboles afectados, ya que se usó el porcentaje de afectación del año 2009, que era un evento confirmado por la anomalía de EVI de acuerdo el método de detección satelital (Chávez *et al* 2019). Combinando los resultados anteriores, se obtienen los años de defoliación detectados para el valle con un alto grado de confianza (Gutiérrez *et al.,* 2020).

El BMD2015 considerado el evento de defoliación más extenso por Estay *et al.*, (2019) que afectó a 25.000 ha, no pudo ser analizado debido a la ventana de años posterior que necesitan los análisis para detectar el brote.

2.7. Impactos a nivel de crecimiento radial y mortalidad a causa de las defoliaciones

Para determinar el impacto de las defoliaciones en el crecimiento radial, se analizaron las series de anchos de anillos para cada individuo colectado. Del método de detección de defoliaciones se identificaron y cuantificaron los individuos con defoliaciones y aquellos que no habían sido afectados, analizando en el tarugo extraído el crecimiento radial de los últimos años.

Se calculó el porcentaje de cambio en el crecimiento (%GC por sus siglas en inglés) a través de la librería Trader en R (Fibich, 2017). El %GC permite identificar aumentos y disminuciones en el crecimiento radial en una ventana de tiempo, y así eliminar las tendencias de las relaciones entre edad y tamaño, en las mediciones de ancho de anillos (Mundo, 2011; Nowacki y Abrams, 1997). Se calcularon los %GC para cada año posterior a los eventos de defoliaciones previamente detectados, utilizando las medianas de ancho

de anillos de seis años anteriores y posteriores al evento de defoliación. Esto debido a que la probabilidad de muerte en *N. pumilio* se explica consistentemente por los bajos niveles de crecimiento radial, especialmente durante los seis años anteriores a la muerte (Rodríguez-Catón *et al.*, 2019). Además, uno de los principales efectos de las defoliaciones son las reducciones significativas del crecimiento radial (Paritsis *et al.*, 2009), que contribuyen a la muerte parcial de la copa cuando la recuperación de la defoliación no es completa (Veblen *et al.*, 1996). El porcentaje de cambio en el crecimiento se calculó a partir de la ecuación 1 (Nowacki y Abrams 1997):

$$\% GC = \left(\frac{M2 - M1}{M2} * 100\right)$$
 Ecuación 1

donde M1 es la mediana de ancho de anillos de los seis años previos (incluyendo el año calculado) y M2 es la mediana de ancho de anillos de los seis años siguientes.

Para determinar si el impacto en el crecimiento y posterior recuperación de este, era igual para árboles vivos y muertos, se agruparon todos los árboles que tuvieran el mismo evento de defoliación y se hicieron gráficos de caja de los %GC por evento de defoliación, diferenciando entre individuos vivos y muertos.

La caja contiene el 50% de los datos centrales desde el primer quartil y el tercer quartil, los brazos contienen el 90% de los datos extendiéndose desde la caja hacia abajo y arriba, hasta el percentil 5 y 95 respectivamente. La muesca es el intervalo de confianza al 95% de la mediana y cuando esta muesca no se solapa con la muesca de otra caja se puede decir que existe diferencia significativa entre los conjuntos de datos representados en el gráfico (Garrett, 2013). Aquellos valores extremos que difieren del quartil más próximo en más de 1,5 veces el intervalo intercuartílico, se graficaron como puntos atípicos (Romero y Zúnica, 2005). Además, se realizó prueba no paramétrica de los rangos con signo de Wilcoxon para comparar el rango medio de la condición y determinar si existen diferencias entre ellas.

No fue posible incluir en este análisis los eventos BMD2012 y BMD2015, ya que el último anillo completo de la mayoría de los árboles muertos correspondió a la temporada de crecimiento 2010.

De la misma manera para determinar si un mayor número de brotes masivos de defoliación estaba relacionado con la mortalidad, se graficó el número de brotes masivos de defoliación por individuo, para los grupos de árboles vivos y muertos.

2.8. Frecuencia de mortalidad, su relación con las defoliaciones y las variables climáticas

Con las series de árboles clasificados como muertos y la obtención de las fechas de muerte, se construyó la cronología de árboles muertos. Esto permitió analizar de forma visual las tendencias de crecimiento de este grupo de árboles y construir la tabla de frecuencia de mortalidad por año.

La frecuencia de mortalidad se utilizó para determinar si la muerte de los individuos del área de estudio estaba asociada y con cuanto desfase, con los años de brotes masivos detectados, a través de un análisis de correlación cruzada con diferentes retardos (Brockwell, *et al.*,1991) utilizando la librería "Stats" de R (R Core Team, 2019). Este análisis permitió cuantificar el grado de interdependencia de dos series de tiempo univariadas (x, y), tomando en consideración que la serie de tiempo "y" estaba relacionada con *lags* pasados de la serie de tiempo "x" (Shumway y Stoffer, 2000).

Este mismo análisis de correlación cruzada se empleó para analizar la relación entre los eventos de mortalidad y las variables climáticas, utilizando la serie temporal de 1960 al 2015 de la frecuencia de mortalidad versus la serie temporal de la temperatura anual, anomalía de temperatura anual, precipitación anual y el índice de sequía de Palmer auto-calibrado.

2.9. Patrones de crecimiento antes de morir

Los patrones de crecimiento antes de morir se analizaron desde 1980 en adelante, para así enfocarse en los últimos 35 años. Para clasificar los patrones de crecimiento antes de morir, se ocupó el %GC para detectar los individuos que mostraron tendencias negativas persistentes por debajo del promedio en el crecimiento radial. Estos árboles tienen más probabilidades de morir que aquellos que muestran tasas altas y tendencias positivas en el crecimiento de los árboles en las últimas décadas (Rodriguez-Caton *et al* 2019). Debido

a esto se clasificaron las muestras de los árboles muertos de acuerdo %GC en dos grupos, los que presentaban %GC negativo y los que presentaban %GC positivo en los últimos seis años de crecimiento. Aquellos con tendencias negativas se presume que tenían síntomas de decaimiento al momento de morir (producto de la edad o sequías), en cambio los que murieron con tendencias positivas sufrieron una muerte abrupta, que podría haber sido influenciada por factores bióticos como son brotes masivos de insectos (Cailleret *et al.,* 2017).

3. RESULTADOS

3.1. Cronologías de crecimiento radial

En total se colectaron muestras de 569 árboles en todo el valle, y se obtuvo una datación confiable de 494 árboles. De estos, 270 árboles corresponden a árboles vivos y 224 árboles muertos. Para los árboles vivos se obtuvieron intercorrelaciones de 0,49 y de 0,47 para los árboles muertos, esto indicó que los árboles poseen una señal climática común (Cuadro 1). Se obtuvo un EPS>0,85 que refleja una señal de crecimiento común a nivel poblacional para los últimos 165 años (Wigley *et al.*, 1984). Con las muestras fechadas se construyó una cronología para los árboles vivos y otra para los árboles muertos (Figura 5).

Cuadro 1. Estadígrafos de las cronologías de crecimiento radial.

	Árboles vivos	Árboles muertos
N° de tarugos	270	224
Periodo de la serie	1646 - 2015	1712 - 2014
Periodo con EPS ≥ 0.85	1847 - 2015	1814 - 2015
Ancho promedio de anillo (1/100 mm)	128	132
Intercorrelación de Pearson	0,49	0,47
Sensibilidad media	0,35	0,37

Se observó una sincronía entre las cronologías de ancho de anillos de los árboles vivos y muertos, donde ambas series mostraron crecimientos bajo la media desde 1880 hasta 1920, para luego mantenerse ambas cercanas a la media las siguientes dos décadas (Figura 5). Se registró aproximadamente desde la década de 1950 un crecimiento menor de la serie de árboles muertos con respecto a los árboles vivos, que se va acentuando en la década del 1980, para terminar con una baja pronunciada en las décadas del 2000 y 2010. Por otro lado, los árboles vivos mantuvieron la tendencia cercana a la media hasta 2005 aproximadamente, después de eso, también se observaron tendencias negativas de crecimiento, pero menos abrupta que la serie de árboles muertos.



Figura 5. Cronologías de índice de anchos de anillos (IAA) de árboles vivos (línea azul) versus árboles muertos (línea roja). Las líneas sólidas corresponden a un *spline* de 30 años. El número de muestras se indica con barras grises por año.

3.2. Detección de años de defoliación

De la Figura 6 se desprende que durante los últimos 165 años, siete eventos de defoliación masiva afectaron el valle del Río el Furioso. Estos fueron BMD1900, BMD1960, BMD1963, BMD1971, BMD1983, BMD2009 y BMD2012. El primer y segundo tercio del tiempo analizado solo se registraron un evento (BMD1900 y BMD1960 respectivamente), lo que equivale a una tasa de retorno de 55 años para cada periodo, en cambio en el último tercio ocurrieron cinco eventos, equivalente a una tasa de retorno de 11 años. Se observó que la menor ventana entre eventos fue de tres años (BMD1960-BMD1963 y los BMD2009- BMD2012) y que no hay un patrón temporal regular para los eventos.

El porcentaje de individuos con señal de defoliación nos da indicio de la extensión de los brotes, destacando los BMD1900, BMD1983 y BMD2012 con más de 30% de los árboles afectados. Este último evento afectó 20.000 ha continuas (Estay *et al.*, 2019), esta

relación nos permite dimensionar espacialmente los eventos anteriores al 2000 de acuerdo con el porcentaje de individuos afectados.



Figura 6. Porcentaje de árboles con eventos de defoliación detectados por año. Sobre la línea roja (15% de árboles con señal de defoliación) se consideró como evidencia de un brote masivo de defoliación.

3.3. Impactos a nivel de crecimiento radial y mortalidad a causa de las defoliaciones

La disminución de crecimiento fue generalmente mayor en los árboles defoliados en comparación a los sin defoliación (e.g. eventos BMD1960, BMD1963, BMD1983 y BMD 2012, Figura 7). Sin embargo, los árboles que registraron eventos de defoliación recuperaron el nivel de crecimiento precedente a las defoliaciones al año siguiente de los eventos. La excepción a este patrón ocurrió en el último evento correspondiente a la temporada de crecimiento BMD2012, donde la recuperación del nivel de crecimiento no fue la temporada siguiente y permanecen por debajo del crecimiento de los árboles sin defoliación los siguientes tres años (Figura 7).



Figura 7. Cronología de índice de ancho de anillos (IAA) de árboles sin defoliación (en verde) y de árboles con defoliación (en café). Las líneas verticales rojas indican los brotes masivos de defoliación.

El porcentaje de cambio en el crecimiento para los BMD1971, BMD1983 y BMD2009 respectivamente, no tuvieron diferencias significativas entre árboles vivos y muertos (valor p > 0.05 de la prueba de Wilcoxon, Figura 8) y los árboles lograron recuperar el crecimiento que presentaba anterior al brote. Para el BMD2009 (Figura 8 c), la media observada fue menor que en los eventos anteriores (cercana a una disminución del 30%), este brote tuvo un mayor impacto en el crecimiento que los anteriores, pero su ventana seis años posteriores también integra el BMD2012.



Figura 8. Gráfico de cajas del %GC diferenciado en árboles vivos (V) y muertos (M), para los brotes masivo de defoliación a) BMD1971 b) BMD1983 y c) BMD2009. (p-valor 0.269, 0.0697 y 0.7704 prueba de Wilcoxon)

En Figura 9 se aprecia que los árboles vivos registraron en promedio un mayor número de brotes masivos de defoliación (dos de los seis eventos detectados), que los árboles que murieron (un brote masivo de defoliación).



Figura 9. Gráfico de cajas del número de brotes masivos detectados diferenciado en árboles vivos (V) y muertos (M). (p-valor < 2.2e-16 test de Wilcoxon)

3.4. Relación de los brotes masivos de defoliación con variables climáticas

Del análisis de correlación cruzada se observó una fuerte relación positiva significativa (r =0,52) de la ocurrencia de brotes masivos con la variable DG22 (Cuadro 2) en el mismo año. Con un retardo de un año, fueron significativas las variables DG20 y DG22 con la ocurrencia de brotes masivos. El índice scPDSI anual tuvo una fuerte relación negativa con un retardo de 5 años (r =-0,7).

Cuadro 2. Valores de la correlación cruzada entre la ocurrencia de brotes masivos y las variables climáticas de Temperatura media anual, Precipitación anual (PP anual), el índice de sequía de Palmer auto-calibrado (scPDSI) y los días-grado (DG) 20°C, 22°C,10°C y 12°C. En negrita se destacan las correlaciones significativas (p<0,01).

	lag						
Variable	0	1	2	3	4	5	6
Temperatura anual	0,21	-0,13	0,14	0,14	0,16	-0,02	-0,21
PP annual	-0,15	-0,18	-0,09	0,03	-0,26	0,25	0,14
scPDSI annual	-0,16	-0,20	-0,02	-0,04	-0,18	-0,70	0,28
DG 20	0,19	0,35	-0,19	0,13	0,21	-0,13	-0,08
DG 22	0,52	0,31	-0,07	0,12	-0,03	-0,02	0,01
DG 10	0,12	-0,14	0,05	0,06	0,10	-0,05	0,12
DG 12	0,05	-0,11	0,34	0,07	0,05	-0,01	0,04

3.5. Frecuencia de mortalidad, su relación con las defoliaciones y variabilidad climática

El registro de los 224 árboles muertos que se lograron datar, empezó en la década de 1970. En esta década el promedio de árboles muertos es de 0,2 por año. Para la década de 1980 el promedio aumentó a un árbol muerto por año y en la década de 1990 a dos árboles por año. Para los períodos 2000-2010 y 2010-2015, el número de árboles muertos aumentó considerablemente a 6,6 y 20,5 árboles muertos por año respectivamente.

En el año 2011 se observa la mayor frecuencia de árboles muertos (62 árboles) equivalente al 28,4% de los árboles muertos datados. Le siguen en cantidad las muertes datadas el año 2010 (27 árboles muertos) y el año 2012 (16 árboles muertos) (Figura 10). El 59,9% de los árboles muertos datados murieron en el periodo del 2008 al 2012.

Frecuencia de mortalidad



Figura 10. Frecuencia de árboles muertos (Número de muertos por año) datados en el valle del río Furioso.

Se clasificaron los árboles muertos según si presentaban tendencias negativas o positivas en el %GC de los últimos seis años antes de morir. Se encontraron 148 árboles muertos que presentaron una tendencia negativa los últimos seis años antes de morir (patrón tipo 1, Figura 11a) y 86 árboles de los 224 árboles muertos con tendencias positivas los 6 años antes de morir (patrón tipo 2, Figura 11b).



a) Patrón de crecimiento arboles muertos tipo 1

b) Patrón de crecimiento arboles muertos tipo 2



Figura 11. Índice de ancho de anillos (IAA) de los árboles muertos diferenciados por tendencias antes de morir. a) Árboles muertos del tipo 1 (con tendencias negativas en el crecimiento los últimos seis años), en gris cada serie individual y la línea sólida color rojo es la cronología estándar de este grupo y b) Árboles muertos tipo 2 (con tendencias positivas en el crecimiento los últimos seis años) y la línea sólida color naranjo es la cronología estándar de este grupo

Los árboles muertos pertenecientes al patrón de crecimiento 1, después del evento BMD1983 poseen en promedio un crecimiento estable por debajo de la media, hasta aproximadamente el 2005, después caen a un crecimiento muy bajo en el BMD2009, para luego morir la mayoría el año 2011 (Figura 11 a). En cambio, el grupo de árboles muertos

pertenecientes al patrón 2 (Figura 11 b), posee en promedio un crecimiento por sobre la media con tendencias a aumentar hasta el 2005, con una baja en el 2009 producto de la defoliación (BMD2009), luego se recuperan en el 2010 y mueren de forma abrupta mayoritariamente el 2011.

3.6. Correlación frecuencia de mortalidad con variables climáticas y defoliación

La anomalía de temperatura, la precipitación anual y el índice de sequía scPDSI, son las variables climáticas con mayores correlaciones con la frecuencia de mortalidad (Figura 12 a). La anomalía de temperatura se relaciona positivamente el mismo año (r= 0,32), es decir que un año anómalo con temperaturas sobre la media está significativamente correlacionado con el aumento la mortalidad de *N. pumilio*.

Una baja en las precipitaciones anuales se relaciona con el aumento de la mortalidad, la cual tiene un efecto en la misma temporada y en los siguientes años. La variable que temporalmente tiene mayor efecto y aumenta la mortalidad es la sequía, ya que el scPDSI se relaciona negativamente con la mortalidad, lo que significa que menor scPDSI (i.e. sequía más intensa) aumenta la mortalidad hasta con un retardo de cinco años. En resumen, las muertes registradas de *N. pumilio* se correlacionaron con eventos anómalos de temperatura altas, menores precipitaciones y, en consecuencia, la acumulación de años de sequías que afectaron a los árboles durante el mismo año o hasta cinco años después.

La frecuencia de mortalidad también se correlacionó de forma positiva con los brotes masivos de defoliaciones (Figura 12b), siendo significativa para mismo año (r =0,31). Esto podría significar que un brote masivo de defoliación produce la muerte de árboles adultos esa misma temporada.



Figura 12. a) Correlaciones cruzadas de la frecuencia de mortalidad con las variables climáticas con un retardo de hasta seis años. b) Correlaciones de la frecuencia de mortalidad con los brotes masivos de defoliación con un retardo de hasta seis años. La línea horizontal roja entrecortada indica la significancia estadística al nivel de confianza de 95 %.

En la Figura 13 se aprecia el comportamiento temporal de la frecuencia de mortalidad y los eventos de defoliación con variables climática de mayor influencia, como son el índice de sequía scPDSI y DG22. Durante la década del 2000 se registró el aumento de mortalidad, coincidiendo con los valores del índice de sequía scPDSI negativos desde el 2003, siendo el año más seco el 2007 (Figura 13c). Cuatro años más tarde en el año 2011 la frecuencia de mortalidad llega a su máximo de 62 árboles muertos (Figura 13a). Este

año de máxima mortalidad coincide con el brote masivo de defoliación de la BMD2012 (Figura. 13b) y este a su vez, con una acumulación de días grado sobre 22°C (Figura. 13d).

Años seguidos con acumulación de días con temperaturas elevadas sobre los 22°C, como los ocurridos al inicio de la década del 1960 y ahora en la década de 2010, están asociados a brotes masivos de defoliación de *O. amphimone* en ventanas más pequeñas de tres años (BMD1960-BMD1963 y BMD2009, BMD2012).



Figura 13. Series temporales de a) Frecuencia de mortalidad b) Eventos de defoliación c) scPDSI anual d) DG22

4. Discusión

Se discutirán los principales resultados de esta investigación de acuerdo a los siguientes hallazgos (1) Los eventos de defoliación han sido más frecuentes los últimos 55 años y están relacionados positivamente con el aumento de las temperaturas. (2) La mortalidad de *N. pumilio* se concentra entre los años 2008-2012 producto de sinergia de los brotes masivos de defoliaciones con el clima. (3) Existen árboles que mueren lentamente presentando síntomas de decaimiento producto a las condiciones climáticas y los que mueren súbitamente producto a las defoliaciones ocasionadas por *O. amphimone*. Luego se abordarán las contribuciones del estudio y recomendaciones para futuras investigaciones.

4.1. Los eventos de defoliación han sido más frecuentes los últimos 55 años y están relacionados positivamente con el aumento de las temperaturas

En la Figura 5 se observa como los brotes de defoliación masivos han aumentado en frecuencia los últimos 55 años en comparación a los eventos registrados el siglo pasado, equivalente a una tasa de retorno de los brotes masivos de defoliación de 11 años y con una ventana mínima de tres años. El aumento de los eventos de defoliación se relacionó positivamente con un aumento en las temperaturas registradas en la región, siendo la variable DG22 (Cuadro 2) la con mayor relación durante la misma temporada del brote de defoliación. Esto se podría deber a que estas temperaturas inusualmente altas, ocurridas en los meses de diciembre, enero y febrero estarían favoreciendo la sobrevivencia, desarrollo y la tasa de consumo de *O. amphimone* en su etapa larvaria, lo que aumenta la defoliación del bosque de *N. pumilio*.

También con un retardo de un año, fueron significativas las variables DG20 y DG22 con la ocurrencia de brotes masivos (Cuadro 2). Esto se puede relacionar que mayores temperaturas en la temporada anterior al brote masivo de defoliación, benefician la generación previa de *O. amphimone,* y posiblemente esto signifique una mayor cantidad de huevos disponibles para la temporada del brote masivo de defoliación.

Aparte de los eventos que se detectaron en este trabajo, los brotes masivos de defoliación han seguido ocurriendo en este valle (2015, 2017 y 2020) abarcando mayores extensiones de bosque y altitud. Se espera que con el pronóstico de mayores temperaturas (0,6 a 0,8°C) en el valle, los brotes sean aún más frecuente y extensos, aumentando la mortalidad del bosque de *N. pumilio*.

4.2. La mortalidad de *N. pumilio* se concentra entre los años 2008-2012 producto de sinergia de las defoliaciones con el clima

El 59,9% de los árboles murieron en el periodo del 2008 al 2012 (Figura 10). Los resultados indican la relación positiva de la frecuencia de mortalidad con el conjunto de factores estresantes ambientales y bióticos. Factores ambientales como las altas temperaturas registradas, la disminución de las precipitaciones que desencadenan sequías prolongadas, están correlacionadas con la frecuencia de mortalidad registrada, y a su vez con el factor biótico que representan las defoliaciones causados por brotes masivos de *O. amphimone* (Figura 12). Es difícil poder determinar el factor principal que desencadena la muerte, ya que al parecer es un efecto de factores que influyen simultáneamente, tales como altas temperaturas, menores precipitaciones y eventos de defoliación más frecuentes.

La mortalidad es un proceso complejo que involucra múltiples causas que actúan simultáneamente en los árboles desde escalas de tiempo cortas hasta décadas (Manion, 1981; Franklin *et al.* 1987). Uno de los modelos conceptuales de mortalidad de árboles más comúnmente referenciados es la "espiral de mortalidad", propuesta por Manion (1981) y modificada por Franklin *et al.* (1987), que postula que la muerte de los árboles es el resultado final de un conjunto acumulativo de factores estresantes ambientales y bióticos

En las últimas décadas los bosques de la región de Aysén están siendo afectados por condiciones de sequía, además de una sequía catalogada como extrema el año 2007 (Valor scPDSI -5,8), el 2016 tuvo un déficit de precipitación del 60% (DGAC, 2017, Olivares-Contreras *et al.*, 2018) y se espera una disminución del 1,3% al 3,8% para el 2045 (CR2, 2018). En varios estudios se ha demostrado el papel de las sequías en desencadenar tendencias de crecimiento negativas y aumentar el riesgo de mortalidad

31

(Villalba y Veblen, 1998; Suarez *et al.*, 2004; Bigler *et al.*, 2006, Hereş *et al.*, 2012; Williams *et al.*, 2013; Rodríguez-Catón *et al.*, 2019).

McDowell *et al.* (2008) se basan en el marco de referencia de Manion para postular tres mecanismos mutuamente no excluyentes por los cuales la sequía podría conducir a la mortalidad de los bosques a gran escala: (1) la sequía extrema y el calor matan los árboles a través de la cavitación de las columnas de agua dentro del xilema (Rennenberg*et al.*, 2006; Zweifel y Zeugin , 2008); (2) el estrés hídrico prolongado genera déficits de carbono en las plantas y limitaciones metabólicas que conducen a la falta de carbono y a una capacidad reducida para defenderse del ataque de agentes bióticos como insectos u hongos (McDowell *et al.*, 2008; Breshears *et al.*, 2009; Adams *et al.*, 2009); y (3) el calentamiento prolongado durante las sequías que puede impulsar una mayor abundancia de población de estos agentes bióticos, lo que hace colapsar a los árboles hospedantes ya estresados (Desprez-Loustau *et al.*, 2006; Raffa *et al.*, 2008; Wermelinger *et al.*, 2008).

Además del factor sequía, la anomalía de temperatura se correlacionó positivamente al año peak de muertes (Figura 12). La región de Aysén presentó un incremento de temperatura en 0,78 °K/ década para el periodo 2001–2016 (Olivares-Contreras *et al.*, 2018). Recientes estudios indican que las temperaturas más cálidas, como las que se han estado registrando, por sí solas pueden aumentar el estrés hídrico independiente de la cantidad de precipitación (Barber *et al.*, 2000), y pueden acelerar en gran medida la mortalidad inducida por la seguía (Adams *et al.*, 2009).

Los resultados son consistentes con otros eventos de mortalidad registrados los últimos años en distintos bosques alrededor del mundo, donde el cambio climático está contribuyendo a un aumento en la mortalidad. Según Allen *et al* (2010) si el reciente aumento de los informes de mortalidad es impulsado en parte por el cambio climático global, se debería esperar un estrés forestal crónico y un riesgo de mortalidad mucho mayores en las próximas décadas, debido a las proyecciones de aumentos de la temperatura media y más años con sequías significativas a largo plazo en algunos lugares.

4.3. Existen árboles que mueren lentamente presentando síntomas de decaimiento producto a la sinergia de condiciones climáticas con las

defoliaciones y los que mueren súbitamente producto a las defoliaciones ocasionadas por *O. amphimone*.

La probabilidad de morir de los árboles es una función de su tasa de crecimiento, por lo que los árboles de crecimiento lento tienen una probabilidad de mortalidad mucho mayor que los árboles de crecimiento rápido (Kobe 1996, Keane *et al.* 2001). De hecho, el estudio de Rodriguez-Caton *et al.*, (2019) que también evalúa mortalidad para *N. pumilio*, pero en el norte de la Patagonia argentina, concluye que la probabilidad de muerte se explica consistentemente por los bajos niveles de crecimiento radial, especialmente durante los seis años anteriores a la muerte y también está fuertemente vinculada a las tendencias negativas en el crecimiento durante los últimos 30 a 45 años antes de la muerte.

En esta investigación se buscaba evidenciar que la probabilidad de morir de los árboles de *N. pumilio* está relacionada con el nivel de defoliación causado por *Ormiscodes*, debido a la potencial pérdida de la capacidad de recuperar las tasas de crecimiento radial luego de la defoliación. Se esperaba que los árboles que murieron producto de las defoliaciones tuvieran tasas de crecimiento significativamente más bajas después de los brotes masivos y tendencias de crecimiento negativas más pronunciadas que los árboles que sobrevivieron los ataques, pero como se observa en la Figura 8, tanto los árboles vivos como los que posteriormente murieron, registraron el mismo impacto en el crecimiento y lograron recuperar la tendencia de crecimiento anterior a los brotes, excepto en el BMD2012 (Figura 7).

De acuerdo al resultado de los patrones de mortalidad (Figura 11), si bien la mayoría de los árboles muertos presentaron tendencias de crecimiento negativas los últimos seis años, una proporción no menor (el 38,7% de los árboles muertos datados), murió de forma abrupta con tendencias positivas de crecimiento los últimos años y sin presentar los síntomas de decaimiento descritos. Podríamos decir que los árboles muertos que presentaron el patrón de crecimiento tipo 2 presentan una mortalidad del tipo biótico, debido a que murieron presumiblemente debido a un factor externo que es independiente de la tasa de crecimiento (Das *et al.*, 2016). Esto podría significar que un brote masivo de defoliación desencadenado por la acumulación de días con temperaturas sobre los 22° C, produce la muerte de árboles adultos esa misma temporada, incluso a aquellos que viene creciendo bien, como fue lo que posiblemente ocurrió en el año 2011, año peak de

mortalidad, en el cual se registró el BMD2012 (Figura 13), uno de los brotes masivos de defoliación más extensos con 20.000 ha afectadas (Estay *et al.*, 2019).

4.4. Contribuciones del estudio y recomendaciones para futuras investigaciones

Esta investigación pone en evidencia una alta mortalidad concentrada en pocos años para *N. pumilio* no registrada anteriormente, inducida por los brotes masivos de defoliación de *O. amphimone* en conjunto al acumulativo de factores estresantes ambientales. Se espera que este tipo de eventos de mortalidad se repitan en otras zonas de bosque de *N. pumilio* afectados por los brotes masivos de defoliación de *O. amphimone*, debido a los cambios en los regímenes de temperatura y precipitaciones que se han registrado y que se esperan para la región.

Además de la influencia del clima en el brote de *O. amphimone*, otros factores podrían estar influenciando a nivel local y en la vulnerabilidad del bosque a sus ataques. La composición y la estructura de los bosques de *N. pumilio* es comúnmente manipulada mediante la aplicación de tratamientos silviculturales, para la extracción de madera o leña, alterando las propiedades térmicas superficiales y los balances energéticos cerca del nivel del suelo, con el consecuente cambio en el microclima dentro del bosque (Chen *et al.*, 1993; Nauertz *et al.*, 2004; Promis *et al.*, 2010). Estas nuevas condiciones de mayor radiación y temperatura podrían beneficiar las condiciones de vida para este insecto, por lo que entender si los bosques intervenidos son más vulnerables a defoliaciones, generaría información útil para mejorar el diseño de estrategias de manejo y conservación de estos bosques, frente a los futuros escenarios de cambio climático.

Si bien el área de frecuentes defoliaciones está a fuera del PN Patagonia, existe una continuidad del bosque que lo hace susceptible a ser defoliado si los brotes se hacen más extensivos y llegan a una mayor altitud, por lo que debemos reflexionar sobre qué medidas de prevención y manejo se pueden tomar para mitigar el daño de la defoliación, sobre todo enfocadas en la conservación de las áreas protegidas de estado, donde también se han reportado los brotes masivos de defoliación (*e.g.* Parque Nacional Cerro Castillo y Reserva Nacional Trapananda).

Los resultados de este trabajo contribuyen a una mayor comprensión de la interacción insecto-planta nativos en el contexto de cambio climático. Futuras investigaciones se debieran enfocar en cómo cambia la dinámica del bosque (mortalidad, crecimiento y

regeneración) post defoliaciones con el pronóstico de mayores temperaturas (0,6 a 0,8°C) y menores precipitaciones (-1,3 a -3,8%) al 2045 (CR2, 2018).

Es importante considerar que *N. pumilio* y *O. amphimone* son nativos de la zona, lo que significa que han coexistido históricamente, por lo que la mortalidad o disminución del follaje de *N. pumilio,* especie dominante y clave para la estabilidad de estos ecosistemas, afecta al mismo tiempo al defoliador y toda la comunidad que habita en estos bosques con consecuencias para la biodiversidad, las funciones y servicios ecosistémicos de los bosques que aún se deben conocer.

5. CONCLUSIÓN

Esta investigación tenía como objetivo evaluar la mortalidad de *N. pumilio* inducida por las defoliaciones de *O. amphimone* en el Valle del Río Furioso en la Región de Aysén. Con los resultados obtenidos se pone en evidencia la alta mortalidad no registrada anteriormente para *N. pumilio*, concentrada en pocos años (2008 - 2012), a causa de los brotes masivos de defoliación de *O. amphimone*, más frecuentes los últimos 55 años, y al efecto sinérgico de altas temperaturas con la acumulación de años de sequías.

Los métodos dendrocronológicos sirvieron para fechar siete brotes masivos de defoliación que afectaron el bosque (BMD1900, BMD1960, BMD 1963, BMD1971, BMD1983, BMD2009 y BMD 2012) evidenciándose una mayor frecuencia desde el 1960 a la actualidad. Altas temperaturas se correlacionaron positivamente con los brotes masivos de defoliación, especialmente cuando se acumularon días sobre los 22° C, presumiblemente porque se beneficia la fase larvaria de *O. amphimone,* aumentando su tasa de consumo y sobrevivencia.

Las altas temperaturas y la disminución de las precipitaciones que gatillan sequías prolongadas, están correlacionadas con la frecuencia de mortalidad registrada, y a su vez con las defoliaciones causadas por brotes masivos de *O. amphimone*. Algunas variables se correlacionaron con la mayor mortalidad de *N. pumilio* durante la misma temporada, como la anomalía de temperatura y los brotes masivos de defoliación y otras como el índice de sequía pueden tener un efecto en la mortalidad más prolongado (5 años).

Los árboles muertos mostraron dos tendencias en el crecimiento radial antes de morir. El 61,3% presentó una tendencia negativa los últimos seis años, debido una acumulación de años de sequía que los debilitó, siendo la sinergia de las condiciones ambientales y la mayor frecuencia de los brotes masivos de defoliación lo que desencadenó su muerte. En cambio, el 38,7% de los árboles muertos presentaron una tendencia positiva, lo que se puede interpretar que árboles adultos de *N. pumilio* que venían creciendo bien y tuvieron una muerte abrupta a causa de los brotes masivos de defoliación en el año 2011, donde se registró el peak de muertes junto a una acumulación de días sobre 22°C y la ocurrencia del BMD2012.

Los resultados de esta investigación contribuyen a una mayor comprensión de la interacción *O. amphimone - N. pumilio* que se ha visto alterada por el cambio climático. Ambas especies son nativas y han coexistido históricamente en esta zona por lo que debemos reflexionar sobre las medidas de prevención y manejo se pueden tomar para mitigar el daño de la defoliación, sobre todo enfocadas en la conservación de las áreas protegidas de estado, donde también se han reportado los brotes masivos de defoliación.

Los resultados son consistentes con otros eventos de mortalidad registrados los últimos años en distintos bosques alrededor del mundo, donde el cambio climático está contribuyendo a un aumento en la mortalidad con consecuencias para la biodiversidad, las funciones y servicios ecosistémicos de los bosques que aún se deben conocer.

6. BIBLIOGRAFÍA

ADAMS, H. D., M. GUARDIOLA-CLARAMONTE, G. A. BAR-RON-GAFFORD, J. C. VILLEGAS, D. D. BRESHEARS, C. B. ZOU, P. TROCH, AND T. HUXMAN. 2009. Temperature sensitivity of drought- induced tree mortality portends increased regional dieoff under global- change- type drought. Proceededing of the national Academy of Sciences USA 106:7063–7066.

ADAMS, H. D., A. K. MACALADY, D. D. BRESHEARS, C. D. ALLEN, N. L. STEPHENSON, S. R. SALESKA, T. E. HUXMAN, AND N. G. MCDOWELL. 2010. Climate- induced tree mortality: earth sys-tem consequences. EOS 91:153–154

ALEIXO, I., NORRIS, D., HEMERIK, L., BARBOSA, A., PRATA, E., COSTA, F., & POORTER, L. 2019. Amazonian rainforest tree mortality driven by climate and functional traits. Nature Climate Change, 9(5), 384.

ALLEN, C. D., A. K. MACALADY, H. CHENCHOUNI, et al. 2010. A global overview of drought and heat- induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. Forest Ecology and Management 259:660–684.

ÁLVAREZ, C.; T.T. VEBLEN; D.A. CHRISTIE Y Á. GONZÁLEZ-REYES. 2015. Relationships between climate variability and radial growth of Nothofagus pumilio near altitudinal treeline in the Andes of northern Patagonia, Chile. Forest Ecology and Management, 342, 112-121.

ANDEREGG, W. R. L., J. M. KANE, AND L. D. L. ANDEREGG. 2013. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. nature Climate Change 3:30–36

ANDEREGG, W. R., HICKE, J. A., FISHER, R. A., ALLEN, C. D., AUKEMA, J., BENTZ, B., ... Y ZEPPEL, M. 2015. Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. New Phytologist, 208(3), 674-683.

ANGULO, A. O., LEMAIRE, C., & OLIVARES, T. S. 2004. Catálogo crítico e ilustrado de las especies de la familia Saturniidae en Chile (Lepidoptera: Saturniidae). Gayana (Concepción),68(1), 20-42.

AYRES, MATTHEW P., AND MARIA J. LOMBARDERO. 2000. "Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens." Science of the Total Environment 262.3 : 263-286.

BARBER, V.A., JUDAY, G.P., FINNEY, B.P., 2000. Reduced growth of Alaskan white sprucein the twentieth century from temperature-induced drought stress. Nature 405,668–673

BAUERLE, P., RUTHERFORD, P., & LANFRANCO, D. 1997. Defoliadores de roble (Nothofagus obliqua). Bosque, 18(2), 97-107.

BIGLER, C., & BUGMANN, H. 2003. Growth-dependent tree mortality models based on tree rings. Canadian Journal of Forest Research, 33(2), 210-221.

BIGLER, C.; O.U. BRÅKER; H. BUGMANN; M. DOBBERTIN Y A. RIGLING. 2006. Drought as an inciting mortality factor in Scots pine stands of the Valais, Switzerland. Ecosystems, 9(3), 330-343.

BRESHEARS, D. D., MYERS, O. B., MEYER, C. W., BARNES, F. J., ZOU, C. B., ALLEN, C. D., ... & POCKMAN, W. T. 2009. Tree die-off in response to global change-type drought: mortality insights from a decade of plant water potential measurements. Frontiers in Ecology and the Environment, 7(4), 185-189.

BROCKWELL, P. J., DAVIS, R. A., Y FIENBERG, S. E. 1991. Time Series: Theory and Methods: Theory and Methods. Springer Science & Business Media.

BUNN, A. G., KORPELA, M., BIONDI, F., CAMPELO, F., MÉRIAN, P., QEADAN, F., & ZANG, C. 2012. dpIR: dendrochronology program library in R. R package version, 1(5).

CAILLERET, M., JANSEN, S., ROBERT, E. M., DESOTO, L., AAKALA, T., ANTOS, J. A., ... & ČADA, V. 2017. A synthesis of radial growth patterns preceding tree mortality. Global change biology, 23(4), 1675-1690.

CARRILLO R, CERDA L .1987. Zoofitofagos en Nothofagus chilenos. Bosque 8:99–103

CENTRO DE CIENCIA DEL CLIMA Y LA RESILIENCIA (CR)2. 2018. Plataforma de Simulaciones Climáticas [Internet]. 2018 [consultado 27 de julio, 2021]. Disponible en: http://simulaciones.cr2.cl/

CHÁVEZ, R. O., ROCCO, R., GUTIÉRREZ, Á. G., DÖRNER, M., & ESTAY, S. A. 2019. A Self-Calibrated Non-Parametric Time Series Analysis Approach for Assessing Insect Defoliation of Broad-Leaved Deciduous Nothofagus pumilio Forests. Remote Sensing. 11(2), 204.

CHEN J, JF FRANKLIN, TA SPIES. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. Agricultural and Forest Meteorology 63: 219-237.

COGOLLOR G. 2002. Dinámica poblacional de agentes de daño asociados a bosque nativo. In: Baldini A & L Pancel (eds) Agentes de daño en el bosque nativo. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

COOK, E. R. 1985. Holmes, RL User's manual for program ARSTAN. Tucson, AZ. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona.

COOK, E. R., & HOLMES, R. L. 1984. Program ARSTAN users manual. Laboratory of Tree-Ring Research, University of Arizona, Tucson, 15.

COOK, E.; BRIFFA, K.; SHIYATOV, S.; MAZEPA, E. 1990. Tree-ring standardization and growth-trend estimation. In: Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences, Boston, MA. Kluwer Academic Publishers. 104-123.

CORNEJO, C. 2011. Análisis de la distribución temporal de las precipitaciones en la región del Maule. Tesis para optar al título de Ingeniero Forestal. Talca, Chile: Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Talca. 77h.

CORPORACIÓN NACIONAL FORESTAL (CONAF). 2011. Catastro de los recursos vegetacionales nativos de Chile, monitoreo de cambios y actualizaciones período 1997-2011. (Eds.) Sección de Monitoreo de Ecosistemas Forestales. Santiago, Chile. 28 p."

CROPPER, J. P. 1979. Tree-ring skeleton plotting by computer.

CURRANO, E. D., C. C. LABANDEIRA, AND P. WILF. 2010. Fossil in-sect folivory tracks paleotemperature for six million years. Ecological Monographs 80:547–567

DAS, A. J., STEPHENSON, N. L., & DAVIS, K. P. 2016. Why do trees die? Characterizing the drivers of background tree mortality. Ecology, 97(10), 2616-2627.

DESPREZ-LOUSTAU, M. L., MARÇAIS, B., NAGELEISEN, L. M., PIOU, D., & VANNINI, A. 2006. Interactive effects of drought and pathogens in forest trees. Annals of forest science, 63(6), 597-612.

DEUTSCH, C. A., TEWKSBURY, J. J., HUEY, R. B., SHELDON, K. S., GHALAMBOR, C. K., HAAK, D. C., & MARTIN, P. R. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(18), 6668-6672.

DONOSO, C., 1993. Bosques templados de Chile y Argentina: variación, estructura y dinámica. Universitaria, Santiago, Chile.

ESTAY, S. A., CHÁVEZ, R. O., ROCCO, R., & GUTIÉRREZ, A. G. 2019. Quantifying massive outbreaks of the defoliator moth Ormiscodes amphimone in deciduous Nothofagus-dominated southern forests using remote sensing time series analysis. Journal of Applied Entomology.

FIBICH, G., GAVIOUS, A., & SELA, A. 2008. Asymptotic Analysis of Large Auctions with Risk-Averse Bidders.

FRANKLIN, J. F., H. H. SHUGART, AND M. E. HARMON. 1987. Tree death as an ecological process: the causes, consequences, and variability of tree mortality. Bio-Science 37:550–556. FRITTS, H.C. 1976. Tree Rings and Climate. London, Academis, 567p.

FRITTS, H.C. Y T.W. SWETNAM. 1989. Dendroecology: a tool for evaluating variations in past and present forest environments. Advances in ecological research (Vol. 19, pp. 111-188). Academic Press.

GARIBALDI, L. A., & PARITSIS, J. 2012. Cambio climático e insectos herbívoros. Vol 23 pag 45- 53

GARRETT, R. G. 2013. The 'rgr'package for the R Open Source statistical computing and graphics environment-a tool to support geochemical data interpretation. Geochemistry: Exploration, Environment, Analysis, 13(4), 355-378.

GUTIÉRREZ A.G, CHAVEZ R.O., DOMÍNGUEZ-CONCHA J., GIBSON-CARPINTERO S., GUERRERO I., ROCCO R., URRA V.D, ESTAY S. 2020. Ormiscodes amphimone outbreaks frequency increased since 2000 in a subantarctic Nothofagus pumilio forests of Chilean Patagonia. En: ESTAY (2020) Forest Pest and Disease Management in Latin America. Springer.

HEREŞ, A. M., MARTÍNEZ-VILALTA, J., Y LÓPEZ, B. C. 2012. Growth patterns in relation to drought-induced mortality at two Scots pine (Pinus sylvestris L.) sites in NE Iberian Peninsula. Trees, 26(2), 621-630.HOLMES, R.L. 1983. Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. Tree-Ring Bulletin 43. 69-75.

JEPSEN, J. U., HAGEN, S. B., IMS, R. A., & YOCCOZ, N. G. 2008. Climate change and outbreaks of the geometrids Operophtera brumata and Epirrita autumnata in subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion. Journal of Animal Ecology, 77(2), 257-264.

KEANE, R. E., M. AUSTIN, C. FIELD, A. HUTH, M. J. LEXER, D. PETERS, A. SOLOMON, AND P. WYCKOFF. 2001. Tree mortality in gap models: application to climate change. Climatic Change 51:509–540.

KNMI (Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut). 2009. KNMI Climate Explorer [en línea]. Recuperado en: https://climexp.knmi.nl. Consultado el: 5 de mayo de 2020.

KOBE, R. K. 1996. Intraspecific variation in sapling mortality and growth predicts geographic variation in forest composition. Ecological Monographs 66:181–201

KOTTEK, M., GRIESER, J., BECK, C., RUDOLF, B., & RUBEL, F. 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated.

KOZLOWSKI, T.T., KRAMER, P.J., AND PALLARDY, S.G. 1991. The physio -logical ecology of woody plants. Academic Press, San Diego, California

KURZ, W. A., DYMOND, C. C., STINSON, G., RAMPLEY, G. J., NEILSON, E. T., CARROLL, A. L., ... & SAFRANYIK, L. 2008. Mountain pine beetle and forest carbon feedback to climate change. Nature, 452(7190), 987.

LEMAIRE C. 2002. The Saturniidae of America. Les Saturniidae Americains. Lindenberg, Germany. Druckhaus Frankenbach. 1388 p.

LOGAN, J. A., RÉGNIÈRE, J., & POWELL, J. A. 2003. Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. Frontiers in Ecology and the Environment, 1(3), 130-137.

MALLAT, S. G. 1989. A theory for multiresolution signal decomposition: The wavelet representation. IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence, 11(7), 674-693. https://doi.org/10.1109/34.192463"

MANION, P. D. 1981. Tree disease concepts. Prentice Hall, Englewood Cliffs, new Jersey, USA

MAST, J.N. Y T. T. VEBLEN. 1994. A dendrochronological method of studying tree mortality patterns. Physical Geography, 15 (6): 529-542.

MCDOWELL, N. G., W. T. POCKMAN, C. D. ALLEN, D. D. BRESHEARS, N. COBB, T. KOLB, J. PLAUT, J. SPERRY, A. WEST, D. G. WILLIAMS, AND E. A. YEPEZ. 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? new Phytologist 178:719–739.

MERRY, R. J. E., & STEINBUCH, M. 2005. Wavelet theory and applications. literature study, Eindhoven university of technology, Department of mechanical engineering, Control systems technology group.

MORALES, M. S.; E. R. COOK; J. BARICHIVICH; D. A. CHRISTIE; R. VILLALBA; C. LEQUESNE et al. 2020. Six hundred years of South American tree rings reveal an increase in severe hydroclimatic events since mid-20th century. PNAS, 117 (29): 16816-16823.

MUNDO, I. 2011. Historia de incendios en bosques de Araucaria araucana (Molina) K. Koch de Argentina a través de un análisis dendroecológico. Tesis de Doctor en Ciencias Naturales. La Plata, Argentina: Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 163h

MURRAY, M. 2008. Using degree days to time treatments for insect pests. Utah State University Extension, IPM-05-08, Logan, UT.

NAUERTZ EA, TR CROW, JC ZASADA, RM TECLAW. 2004. Microclimatic variation between managed and unmanaged northern hardwood forests in Upper Michigan, USA. Saint Paul, USA. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station. 31 p. (Gen. Tech. Rep. NC-236)

NEUWIRTH, B., SCHWEINGRUBER, F. H., & WINIGER, M. 2007. Spatial patterns of central European pointer years from 1901 to 1971. Dendrochronologia, 24(2-3), 79-89.

NOWACKI, G.J. & ABRAMS, M.D. 1997 Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. Ecological Monographs, 67, 225–249.

OLIVARES-CONTRERAS, V.A.; C. MATTAR; A.G. GUTIÉRREZ Y J.C. JIMÉNEZ. 2019. Warming trends in Patagonian subantartic forest. International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation, 76, 51-65.

OLIVER, C.D. & B.C. LARSON.1996. Forest Stand Dynamics. Wiley. Nueva York. 520 p.

ORA (Oficina de Riesgo Agropecuario). 2011. Índice de Severidad de la Sequía de Palmer. Ministerio de Agricultura, ganadería y pesca, Argentina.

PARITSIS J. 2009. Insect defoliator outbreaks and environmental heterogeneity in Nothofagus forests in the Patagonian Andes. Ph.D. Thesis. Boulder. Geography Department, University of Colorado, USA. 179h

PARITSIS J, TT VEBLEN & T KITZBERGER 2009. Assessing dendroecological methods to reconstruct defoliator outbreaks on Nothofagus pumilio in northwestern Patagonia, Argentina. Canadian Journal of Forest Research 39: 1617-1629.

PARITSIS, J., & VEBLEN, T. 2010. Temperature and foliage quality affect performance of the outbreak defoliator Ormiscodes amphimone (F.)(Lepidoptera: Saturniidae) in northwestern Patagonia, Argentina. Revista Chilena de Historia Natural, 83(4), 593-603p.

PARITSIS, J., ELGUETA, M., QUINTERO, C., & VEBLEN, T. T. (2010). New host-plant records for the defoliator Ormiscodes amphimone (Fabricius)(Lepidoptera: Saturniidae). Neotropical Entomology, 39(6), 1048-1050.

PIPER F.; GUNDALE M.; FAJARDO A. 2015. Extreme defoliation reduces tree growth but not C and N storage in a winter-deciduous species. Annals of botany 115:1093-1103

PROMIS, A., CALDENTEY, J., & IBARRA, M. 2010. Microclima en el interior de un bosque de Nothofagus pumilio y el efecto de una corta de regeneración. Bosque (Valdivia), 31(2), 129-139.

R CORE TEAM. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

RAFFA, K. F. et al. 2008. Cross-scale drivers of natural disturbances prone to anthropogenic amplification: The dynamics of bark beetle eruptions. Bioscience 58, 501–517.

REDFEARN, A., & PIMM, S. L. 1987. Insect outbreaks and community structure. En: BARBOSA, P., & SCHULTZ, J. C. 1987. Insect outbreaks. Academic Press, 99-133.

RODRÍGUEZ-CATÓN, M., VILLALBA, R., MORALES, M., & SRUR, A. 2016. Influence of droughts on Nothofagus pumilio forest decline across northern Patagonia, Argentina. Ecosphere, 7(7), e01390.

RODRÍGUEZ-CATÓN, M., VILLALBA, R., SRUR, A., & WILLIAMS, A. P. 2019. Radial Growth Patterns Associated with Tree Mortality in Nothofagus pumilio Forest. Forests, 10(6), 489.

SCHULMAN, E. 1956. Dendroclimatic changes in semiarid America. Univ. of Arizona Press, Tucson, AZ.

SCHWEINGRUBER FH. 1996. Tree Rings and environment, Dendroecology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow, and Landscape Research, Birmensdorf. 609 pp.

SHUMWAY, R. H., STOFFER, D. S., & STOFFER, D. S. 2000. Time series analysis and its applications (Vol. 3). New York: springer.

STOKES, M.A. Y T.L. SMILEY. 1968. An introduction to tree-ring dating. Chicago: University of Chicago Press.

SUAREZ, M.L., GHERMANDI, L.& KITZBERGER, T. 2004 Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in Nothofagus – site, climatic sensitivity and growth trends. Journal of Ecology, 92, 954–966.

VAN DER MAATEN-THEUNISSEN, M., VAN DER MAATEN, E., & BOURIAUD, O. (2015). pointRes: An R package to analyze pointer years and components of resilience. Dendrochronologia, 35, 34-38.

VEBLEN, T. T., HILL, R. S., & READ, J. 1996. Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests | Yale University Press. Recuperado de https://yalebooks.yale.edu/book/9780300064230/ecology-and-biogeography-nothofagus-forests"

VILLALBA, R. Y T.T. VEBLEN. 1998. Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. Ecology, 79(8), 2624-2640.

WEED, A. S., M. P. AYRES, AND J. A. HICKE. 2013. Consequences of climate change for biotic disturbances in North American forests. Ecological Monographs 83:441–470.

WERMELINGER, B., RIGLING, A., SCHNEIDER, M., DOBBERTIN, M., 2008. Assessing the role of bark- and wood-boring insects in the decline of Scots pine (Pinus sylvestris) in the Swiss Rhone valley. Ecological Entomology 33, 239–249.

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 Applied Meteorology and Climatology, 23(2), 201-213.

WILLIAMS, A. P., C. D. ALLEN, A. K. MACALADY, et al. 2013. Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. nature Climate Change 3:292–297.