

## REVISIONES

**Información científica clave para la gestión y conservación del ecosistema biocultural del Pewén en Chile y Argentina**

Relevant scientific information for management and conservation of the Pewen biocultural ecosystem in Chile and Argentina

**Javier Sanguinetti <sup>a\*</sup>, Rebecca S Ditgen <sup>b</sup>, Sergio R Donoso Calderón <sup>c</sup>, Martín A Hadad <sup>d</sup>, Leonardo Gallo <sup>e</sup>, Mauro E González <sup>f</sup>, J Tomás Ibarra <sup>g, h, i</sup>, Ana Ladio <sup>j</sup>, Sergio A Lambertucci <sup>k</sup>, Paula Marchelli <sup>e</sup>, Ignacio A Mundo <sup>l, m</sup>, Martín A. Nuñez <sup>n, o</sup>, Aníbal Pauchard <sup>p, q</sup>, Paulina Puchi <sup>r, s</sup>, María A. Relva <sup>t</sup>, Oscar Skewes <sup>u</sup>, John D Shepherd <sup>b</sup>, Karina Speziale <sup>k</sup>, María L Vélez <sup>v</sup>, María E Salgado Salomón <sup>y</sup>, Carlos Zamorano-Elgueta <sup>w, x</sup>**

\*Autor de correspondencia: <sup>a</sup> Administración de Parques Nacionales, Parque Nacional Lanín, San Martín de los Andes, Argentina, tel.: 54 2972427233, jsanguinetti@apn.gob.ar

<sup>b</sup> Mercer University, Biology Department, Macon, USA

<sup>c</sup> Universidad de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y de la Conservación de la Naturaleza, Laboratorio de Bosques Mediterráneos, Santiago, Chile

<sup>d</sup> CIGEOBIO (CONICET-UNSJ), Laboratorio de Dendrocronología de Zonas Áridas, San Juan, Argentina

<sup>e</sup> INTA-CONICET, Instituto de Investigaciones Forestales y Agropecuarias Bariloche (IFAB), Bariloche, Argentina

<sup>f</sup> Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales y Recursos Naturales, Instituto de Conservación, Biodiversidad y Territorio, Centro de Ciencia del Fuego y Resiliencia de Socioecosistemas (FireSES), Laboratorio de Ecología de Bosques, Valdivia, Chile

<sup>g</sup> Pontificia Universidad Católica de Chile, Co-Laboratorio ECOS (Ecosistema - Complejidad - Sociedad), Centro de Desarrollo Local (CEDEL) & Centro de Estudios Interculturales e Indígenas (CIIR), Villarrica, Chile

<sup>h</sup> Cape Horn International Center for Global Change Studies and Biocultural Conservation (CHIC), Puerto Williams, Chile

<sup>i</sup> Pontificia Universidad Católica de Chile, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal & Center of Applied Ecology and Sustainability (CAPES), Santiago, Chile

<sup>j</sup> CONICET-UNCo, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA), Grupo Etnobotánica, Bariloche, Argentina

<sup>k</sup> CONICET-UNCo, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente, (INIBIOMA), Grupo de Investigaciones en Biología de la Conservación, Bariloche, Argentina

<sup>l</sup> IANIGLA – CONICET, Laboratorio de Dendrocronología e Historia Ambiental, Mendoza, Argentina

<sup>m</sup> Universidad Nacional de Cuyo, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Mendoza, Argentina

<sup>n</sup> CONICET-UNCo, Instituto de Investigación en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA), Bariloche, Argentina

<sup>o</sup> University of Houston, Department of Biology and Biochemistry, Houston, USA

<sup>p</sup> Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Forestales, Laboratorio de Invasiones Biológicas, Concepción, Chile

<sup>q</sup> Instituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Concepción, Chile

<sup>r</sup> Università degli Studi di Padova, Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali (TeSAF), Padova, Italia

<sup>s</sup> Forest Modelling Lab., Institute for Agriculture and Forestry Systems in the Mediterranean, National Research Council of Italy (CNR-ISAFOM), Perugia, Italy

<sup>t</sup> CONICET-UNCo, Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA), Grupo de Investigaciones de Ecología en Ambientes Antropizados, Bariloche, Argentina

<sup>u</sup> Universidad de Concepción, Facultad de Ciencias Veterinarias, Departamento de Ciencia Animal, Concepción, Chile

<sup>v</sup> CONICET-CIEFAP, Área Fitopatología y Micología Aplicada, Esquel, Argentina

<sup>w</sup> Universidad de Aysén, Departamento de Ciencias Naturales y Tecnología, Aysén, Chile

<sup>x</sup> Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2), Chile

## ABSTRACT

The forest of *Araucaria araucana* (“pewén” in Mapuche language), with its associated species of the genus *Nothofagus*, is unique from an evolutionary, biological and sociocultural point of view. Due to the interdependence and interrelation with the Mapuche-Pewenche people, it is considered a biocultural ecosystem. This work is a comprehensive binational review of current scientific information applicable to its management and conservation. The scientific community contributed with significant advances in the knowledge of: a) the interrelationships within and significance of this biocultural ecosystem; b) the regional genetic diversity; c) the fire regimen, its main drivers, its role in forest dynamics, and the recovery capacity of biodiversity in the face of different burn severities; d) the ecological role of seed production and its unusual interactions with granivorous fauna and cavity nesters; e) the decline and death of the canopy, due to environmental stress and the emergence of new pewen pathogens; f) the consequences of the invasion of pines and exotic mammals that alter the biological interactions and the original ecological processes, and g) the effects of cattle ranching and overexploitation of firewood and pine nuts on ecological integrity and biodiversity. This knowledge is considered essential to strengthen policies and strategies for protection, conservation, and management of this ecosystem, which is endemic, rare, regionally threatened, and globally declared endangered. Considering the identified problems, it is imperative to achieve social empowerment of the Mapuche-Pehuenche people, intercultural respect, and enforcing public policies for the conservation and sustainable use of these forests.

*Keywords:* *Araucaria araucana*, temperate forest, conservation, endemic, threats.

## RESUMEN

El bosque de *Araucaria araucana* (“pewén” en lengua Mapuche), con sus especies asociadas del género *Nothofagus*, es singular desde el punto de vista evolutivo, biológico y sociocultural. Por la interdependencia con el pueblo Mapuche-Pewenche, se lo considera un ecosistema biocultural. Este trabajo es una revisión integral binacional de información científica actualizada aplicable a su gestión y conservación. La comunidad científica avanzó significativamente en el conocimiento de: a) la interrelación y significancia del ecosistema biocultural; b) la diversidad genética regional; c) el régimen de incendios, sus factores determinantes, su rol en el bosque y la capacidad de recuperación de la biodiversidad frente a distintas severidades de quema; d) el rol ecológico de la producción de semillas y sus interacciones con la fauna granívora y nidificadora de cavidades; e) el decaimiento y muerte del dosel debido al estrés ambiental y al surgimiento de nuevos patógenos del pewén; f) las consecuencias de la invasión de pinos y de mamíferos exóticos que alteran las interacciones biológicas y los procesos ecológicos originales y; g) los efectos de la ganadería y la sobreexplotación de leña y piñones sobre la integridad ecológica y la biodiversidad. Este conocimiento se considera fundamental para fortalecer políticas y estrategias de protección, conservación y gestión de este ecosistema endémico, escaso, amenazado regional y globalmente declarado en peligro. Frente a las problemáticas identificadas, es imperioso lograr el empoderamiento social del pueblo Mapuche-Pehuenche, el respeto intercultural y la efectivización de las políticas públicas para la conservación y uso sustentable de este ecosistema biocultural.

*Palabras clave:* *Araucaria araucana*, bosque templado, conservación, endémico, amenazas.

## INTRODUCCIÓN

En el sur de Chile y Argentina se encuentra uno de los bosques más espectaculares, simbólicos y de distribución restringida de la región: el de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch o “pewén”, en el idioma mapuche *Mapuzungun*. El nombre nativo de esta conífera perenne deriva de “pen”, mirar, observar y “wenu”, cielo. Es decir, son los árboles que miran hacia el cielo, en alusión a la forma de su copa en individuos maduros. El bosque de pewén, con sus especies asociadas del género *Nothofagus*, es endémico de esta región y único desde el punto de vista evolutivo, biológico y sociocultural (Herrmann 2006).

A lo largo de su historia, el pueblo Mapuche ha convivido con el pewén en estrecha codependencia, desarrollando prácticas, conocimientos y creencias fuertemente asociadas a estos bosques (Ibarra *et al.* 2022). Para la cosmología mapuche, el habitar un bosque como el del pewén implica ser parte de un sistema material y simbólico, de un territorio en sentido físico e identitario. La gente que vive

en los bosques de pewén se autodenomina “pewenche”. El pewenche basa su sistema alimentario y cultural en las semillas del pewén (piñones o *gülliw* en *Mapuzungun*), además de utilizar su resina, su corteza, ramas y otros recursos del bosque (Tacón 1999). Su interdependencia y significación material y simbólica es tal, que el pewén y su ambiente son el centro de la cosmovisión y la espiritualidad que le dan sentido de vida al pueblo Mapuche-Pewenche. Por este motivo, los bosques de pewén deben considerarse como un ecosistema biocultural (Sedrez dos Reis *et al.* 2014, Ibarra *et al.* 2022).

El ecosistema del pewén está constituido por diferentes tipos de bosques a lo largo de gradientes ambientales determinados por las precipitaciones y las temperaturas. En zonas rocosas y secas forma bosques puros o se asocia con el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri). En zonas con predominio de suelos profundos forma bosques mixtos con distintas especies del género *Nothofagus* según condiciones ambientales locales. El pewén crece con ñire (*Nothofagus antarctica* (G. Forst.)

Oerst.) a menor altitud, en fondos de valle o en faldeos de exposición norte, con la lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser) a mayor altitud, con el coihue (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.) y raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. & Endl.) Oerst.) en faldeos húmedos de menor altitud con suelos más fértiles. Este ecosistema enfrenta diversos problemas de conservación asociados a la ocurrencia de incendios frecuentes de alta severidad y extensión, a la degradación del hábitat y pérdida de la biodiversidad, a la sobreexplotación de recursos naturales y como consecuencia de invasiones biológicas o por efectos del cambio climático.

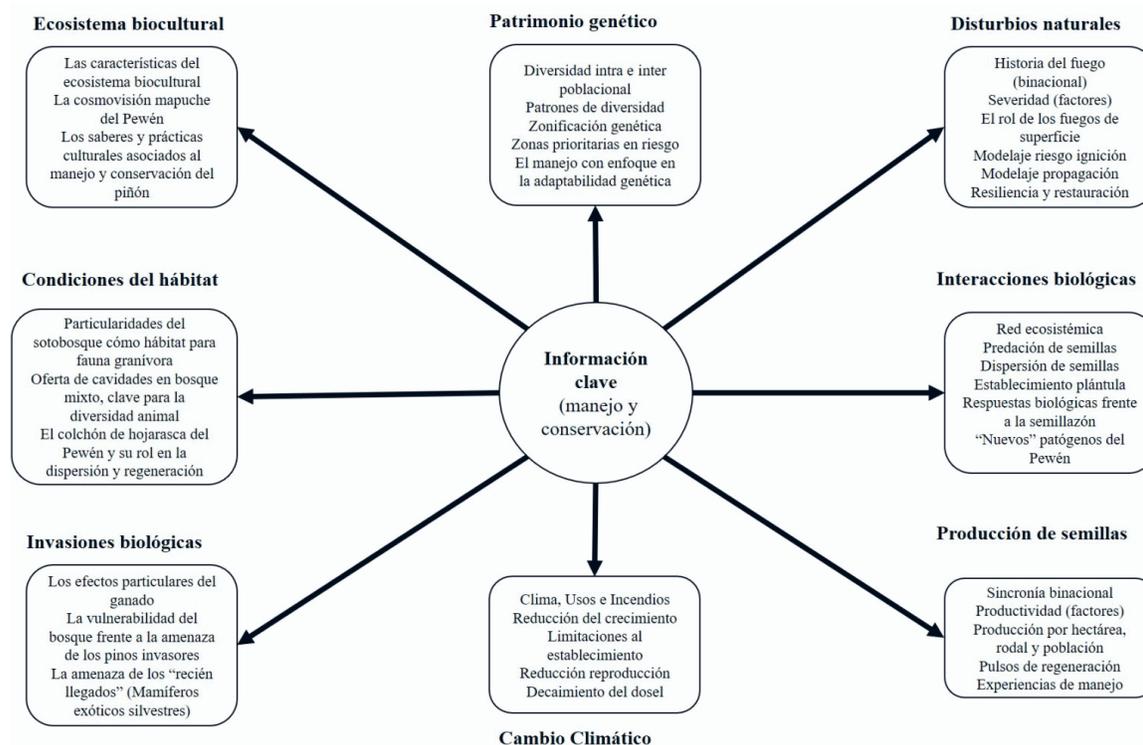
El pewén presenta una serie de adaptaciones particulares e interacciones inusuales con distintos componentes vegetales y animales que son la base fundamental del funcionamiento ecológico de la comunidad que conforma y de su diversidad genética. Estas adaptaciones le permiten a la especie contrarrestar su crecimiento lento y su limitada capacidad reproductiva y de dispersión de sus semillas, junto con competir y colaborar con otras especies para resistir ante escenarios cambiantes gobernados por los disturbios y la variabilidad climática (Cockle *et al.* 2019).

Para gestionar la conservación de este ecosistema, es fundamental generar información pertinente para la toma

de decisiones, tanto desde el ámbito gubernamental como desde las sociedades vinculadas al pewén. Aquí se presenta una revisión integral binacional de información útil para la conservación de este ecosistema biocultural. Se realizó una búsqueda bibliográfica en el motor de búsqueda Google Scholar de trabajos científicos publicados en revistas o libros indexados, con énfasis en los últimos 20 años, seleccionando los temas y material que hemos considerado relevantes para la gestión de este ecosistema. La información fue clasificada y dividida por temas pensando en las necesidades de gestión (figura 1).

## LOS BOSQUES DE PEWÉN COMO ECOSISTEMA BIOCULTURAL

La comunidad científica ha realizado importantes contribuciones al conocimiento del ecosistema desde la perspectiva biocultural, es decir desde una aproximación que no separe a la naturaleza de la cultura. Desde esta visión, se avanzó en la comprensión de los aspectos centrales que definen y dan identidad a este ecosistema biocultural. Por otra parte, la incorporación de una mirada basada en la interculturalidad ha puesto de manifiesto las tensiones exis-



**Figura 1.** Ámbitos y aspectos de las investigaciones científicas realizadas en las últimas décadas en Chile y Argentina con directa relevancia para la gestión del ecosistema biocultural del pewén.

Scientific issues and topics studied in recent decades in Chile and Argentina with direct relevance for the management of the pewen biocultural ecosystem.

tentes entre los modelos de conservación planteados desde la academia y los técnicos, y los modos de vida de los pewenche (Herrmann 2006, Sedrez dos Reis *et al.* 2014, Ibarra *et al.* 2022).

Desde la cosmología Mapuche, los bosques de pewén son sagrados e interpretados en analogía simbólica al desarrollo familiar de las comunidades. Los habitantes distinguen árboles masculinos (*wentru-pewén*, en lengua *Mapuzungum*) y femeninos (*zomo-pewén*), ambos indispensables para la producción de piñones (Canale y Ladio 2020). Los conocimientos y prácticas se transmiten desde los adultos mayores hacia los niños a partir de la conservación de situaciones naturales significativas que promuevan su conexión con la naturaleza. Un ejemplo de esto es el piñoneo (recolección de piñones) y el posterior procesamiento del *gülliw*, que permiten la adquisición de habilidades para desenvolverse en el bosque de pewén y conservar las prácticas culturales tradicionales (Canale y Ladio 2020, Ibarra *et al.* 2022).

El piñoneo es una práctica otoñal que incluye el derribo de los conos con piñones, generalmente realizada por los hombres, con lazos, y la recolección en el suelo efectuada generalmente por las mujeres y niños (Ladio y Canale 2020). Otro aspecto fundamental es la evidencia de la siembra intencional de semillas durante el "piñoneo" como parte de las normas culturales de agradecimiento a la *Ñuke Mapu* (Madre Tierra) y a las fuerzas protectoras (Ladio y Molares 2017). Del mismo modo, los árboles de pewén son conservados, es decir dejados en pie, ante situaciones como la construcción de caminos, casas o huertas (Ladio y Morales 2017). Todas estas prácticas claves están basadas en una relación de interdependencia, de mutua crianza porque el pewén da comida y los pewenche deben cuidar a los árboles que les dan sustento material y simbólico (Cortés *et al.* 2019). Esta fuerte conexión se reafirma anualmente en la ceremonia denominada "*Ngillatun*". En esta conmemoración tradicional se renueva el compromiso de cuidado mutuo entre la especie y las personas con ofrendas, rezos y cantos que se realizan hasta el día de hoy en comunidades Mapuche de Chile y Argentina (Ladio y Molares 2017).

Sin embargo, este ecosistema biocultural está siendo expuesto a un creciente proceso de homogeneización biológica y cultural, producto de la imposición y adopción de hábitos, sistemas de alimentación y de formas de vida propias de la sociedad occidental en detrimento de la diversidad que históricamente lo ha caracterizado (Barreau *et al.* 2019). Así, las transformaciones propias de la globalización están llevando a este ecosistema biocultural a un nuevo escenario donde la acelerada mercantilización del piñón, que favorece a su sobreexplotación, se contraponen a la revalorización de la identidad Mapuche-Pewenche respetando las formas tradicionales de uso y cuidado del pewén (Cortés *et al.* 2019).

El *gülliw* es la base de la sustentabilidad del ecosistema actual de pewén, alimentando no solo al humano

sino también a la fauna nativa, introducida y al ganado. La abundancia de piñón constituye la principal fuente energética del sistema, y vincula lo sociocultural con lo ecológico y genético (Gallo *et al.* 2004).

#### EL PATRIMONIO GENÉTICO BINACIONAL DEL PEWÉN, SU FRAGILIDAD Y ADAPTABILIDAD FUTURA

A escala binacional, en la última década se profundizó el estudio de la diversidad genética del pewén (Marchelli *et al.* 2010, Martín *et al.* 2014, Marchelli *et al.* 2021), que se ha comprobado que, en general, es alta tanto entre como dentro de poblaciones, y está estructurada y determinada por la limitada capacidad de dispersión de su semilla y del polen, uno de los más pesados del mundo entre las coníferas (Martín *et al.* 2014, Marchelli *et al.* 2021). Sin embargo, en algunos escenarios de fuerte antropización, por ejemplo en las poblaciones del sur de la Cordillera de la Costa, en Chile, se han detectado procesos de endogamia que provocan la pérdida de diversidad (Martín *et al.* 2014).

En Argentina, la diversidad alélica aumenta hacia el este y hacia el sur de la distribución natural de la especie. Las poblaciones del extremo oriental están diferenciadas genéticamente del resto, producto de la ocurrencia de "refugios glaciarios" y de la preservación de relictos preglaciarios (Marchelli *et al.* 2021). Por su parte, en Chile si bien la diversidad genética varía en sentido latitudinal, tanto en la Cordillera de la Costa como en la de los Andes, la mayor diferenciación se observa entre ambas regiones (Martín *et al.* 2014).

Esta información permitió identificar y mapear cinco regiones genéticas por país, lo que representa una valiosa herramienta para diseñar estrategias de conservación del patrimonio a largo plazo teniendo en cuenta que muchas de las poblaciones destacadas por sus características genéticas o por su mayor vulnerabilidad al cambio climático, no están dentro de áreas protegidas (Martín *et al.* 2014, Marchelli *et al.* 2021).

#### LOS INCENDIOS EN LA REGIÓN DEL PEWÉN Y LA RESPUESTA DEL ECOSISTEMA

La historia de incendios y los factores que determinan su ocurrencia, severidad y la capacidad de resiliencia de los bosques quemados han sido estudiados recientemente en ambas vertientes de los Andes (González *et al.* 2010, 2020, Mundo *et al.* 2012a, Assal *et al.* 2018, Fuentes-Ramírez *et al.* 2020).

Los estudios dendrocronológicos muestran, en ambos países, cambios significativos del régimen de fuego durante los últimos 500 años (González *et al.* 2005, Mundo *et al.* 2012a, González *et al.* 2020). Estos bosques han sido modelados por un régimen de fuego que combina incendios superficiales de baja intensidad y de copas que destruyen y reemplazan el rodal (González *et al.* 2005, 2010).

Los cambios en las prácticas de uso de la tierra en los últimos siglos y la variabilidad climática han tenido una fuerte influencia en el régimen de incendios. Durante el período indígena (circa antes de 1880) su frecuencia fue menor comparado al período de colonización europea, donde los incendios se incrementaron por la quema intencional del bosque con el propósito de despejar terrenos para actividades ganaderas (González *et al.* 2005, 2020). Con la implementación de una política activa de supresión de incendios, la frecuencia de los mismos disminuyó a partir de la década de 1930 y 1960 en Argentina y Chile, respectivamente (Mundo *et al.* 2012a, González *et al.* 2020).

La variabilidad climática influye en la ocurrencia de incendios en los bosques de pewén en ambas vertientes de los Andes. Los incendios de gran magnitud ocurren en épocas cálidas y secas provocados por el fenómeno de El Niño - Oscilación del Sur (ENOS) (González y Veblen 2006). Por otra parte, otros fenómenos climáticos relevantes de gran escala, que se superponen con ENOS, y que también controlan la ocurrencia de incendios son, la Oscilación decadal del Pacífico (PDO, en sus siglas en inglés) y el Modo Anular del Sur (SAM, en sus siglas en inglés) (Mundo *et al.* 2012a, Holz *et al.* 2017, González *et al.* 2020). Todos estos fenómenos climáticos producen años con incendios sincrónicos a escala regional en ambos países. Considerando que el norte de Patagonia continuará calentándose y secándose en las próximas décadas producto del cambio climático, se espera que los eventos de sequía más extremos produzcan incendios de mayor severidad y magnitud.

Como herramientas predictivas para el manejo del fuego en este ecosistema, se avanzó en el modelaje de su propagación, destacándose la fidelidad y repetitividad geográfica de los incendios y el patrón espacial de la probabilidad de ignición combinado por factores naturales (rayos) y antrópicos (Mundo *et al.* 2013). Por otra parte, en áreas quemadas de Argentina se evaluó el desempeño de distintos índices espectrales calculados a partir de imágenes Landsat definiéndose umbrales específicos de severidad de quema para bosques de pewén y sus especies asociadas, lo cual permitió validar una metodología regional de mapeo de la temática (Franco *et al.* 2020).

En bosques mixtos de *Araucaria-Nothofagus* afectados por incendios de alta severidad, se encontró que la lenga y el coihue pueden establecerse con cierta abundancia, formando rodales coetáneos (González *et al.* 2010). En el caso de pewén, el establecimiento de individuos a partir de semillas es menos denso (y dependientes de la sobrevivencia de árboles femeninos), si bien es posible identificar pulsos de regeneración post-fuego. Sin embargo, la ocurrencia de incendios más frecuentes en las últimas décadas, que incluso requeman con igual severidad la misma zona, sugiere una pérdida en la capacidad de reclutamiento de ambas especies dependientes de semillas, y en el pewén por mayor mortalidad arbórea (Fuentes-Ramírez *et al.* 2020, González *et al.* 2013, 2020).

El pewén se recupera luego de un incendio tanto por árboles adultos semilleros sobrevivientes como por brotes vegetativos de plantas juveniles quemadas. La regeneración por semillas observada al año inmediatamente siguiente de incendios de alta severidad indicaría que los grandes conos femeninos tendrían la capacidad de protegerlas (González *et al.* 2013). El fuego también afecta fuertemente la colonización de micorrizas arbusculares, que junto a otros cambios en las propiedades del suelo podrían incidir en la sobrevivencia y crecimiento del pewén (Chávez *et al.* 2020).

Los incendios producen pulsos cortos de liberación de nitrógeno del suelo, mientras que el fósforo, el potasio o la materia orgánica son menos afectados por el fuego (Fuentes-Ramírez *et al.* 2022). A su vez, los incendios recurrentes y severos reducen la diversidad de plantas, favorecen a las especies rebrotantes típicas de bosques y matorrales más secos y promueven la invasión de flora exótica invasora, afectando la biodiversidad en el largo plazo (Arroyo-Vargas *et al.* 2022).

Recientemente se han estudiado los ensambles de insectos, reptiles y aves de los bosques mixtos de pewén y *Nothofagus* afectados por diferentes severidades de quema (Tello *et al.* 2020, Infante *et al.* 2021, Novoa *et al.* 2021). Los incendios severos benefician a los escarabajos xilófagos y perjudican a los micófitos (Tello *et al.* 2020). Las aves adaptadas a matorrales, granívoras o migratorias aumentan en bosques quemados mientras que aquellas especialistas del dosel o sotobosque y residentes disminuyen (Novoa *et al.* 2021). Por otra parte, el diverso ensamble de especies de lagartijas del género *Liolaemus* cambia notoriamente en bosques quemados y según el nivel de severidad de quema. En bosques intensamente quemados proliferan las especies típicas de matorral en detrimento de las adaptadas al dosel y al sotobosque o dependientes de madera muerta en el suelo (Infante *et al.* 2021). En estos estudios se destaca el valor del detrito leñoso en zonas quemadas y de la regeneración vegetal como componentes clave del hábitat para la recuperación de la biodiversidad faunística del ecosistema pewén.

## EL ECOSISTEMA BIOCULTURAL DEL PEWÉN COMO HÁBITAT PARA LA BIODIVERSIDAD

Se han realizado contribuciones al conocimiento del ecosistema como hábitat promotor de la biodiversidad, en particular destacándose el aporte singular, complementario y sinérgico cuando coexisten el pewén y las especies de *Nothofagus*. De aquí la relevancia y prioridad de los bosques mixtos, o de la estructura del sotobosque y del rol del detrito leñoso en descomposición en el funcionamiento ecológico y mantención de la vida (Shepherd y Ditgen 2016, Szymański *et al.* 2017, Cockle *et al.* 2019). La red ecológica del bosque mixto se sustenta a partir de la abundancia de cavidades no excavadas (*i.e.* por descomposición de los árboles) o fabricadas por los carpinteros (Familia *Picidae*) de las cuales dependen un gran número

de especies de aves, reptiles y mamíferos (Altamirano *et al.* 2017). Estas cavidades están fundamentalmente disponibles en la lenga (Cockle *et al.* 2019). Muchas de estas especies dependientes de cavidades juegan un rol clave en el funcionamiento del ecosistema del pewén por la interacción con sus semillas (ver más abajo). De aquí la importancia de conservar un sotobosque denso con diversidad vertical, dado que provee de alimento, refugio y sitios de reproducción para un diverso ensamble de fauna que interactúa con el pewén (Shepherd y Ditgen 2016, Infante *et al.* 2021, Novoa *et al.* 2021).

#### LA PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN EL PEWÉN Y SU IMPORTANCIA ECOSISTÉMICA

Estudios de largo plazo han permitido caracterizar y comprender el patrón de producción de semillas y su importancia evolutiva y ecológica. A lo largo de la Cordillera de los Andes, la producción de semillas de pewén es altamente sincrónica e intermitente, tanto dentro como entre poblaciones, y desencadenada por el clima (Sanguinetti y Kitzberger 2008, Donoso *et al.* 2014, Sanguinetti 2014). Tanto en Argentina como en Chile existe información detallada sobre la producción de conos y semillas por hectárea para bosques con distinta composición y estructura. Por ejemplo, en Argentina se determinó, para el largo plazo, un promedio global de 265 kilos por hectárea, pero con fluctuaciones interanuales de más de 80 veces en la productividad (Sanguinetti 2014). También la estructura y composición del bosque influyen en la productividad, siendo los bosques densos puros de pewén y los mixtos con lenga al menos 2,5 y 1,5 veces más productivos que los restantes tipos forestales de la región. Además, la producción de conos también varía según la radiación solar, siendo los bosques con exposición norte los más productivos.

La reproducción sincrónica es desencadenada por sequías dos años antes de la caída de semilla, que, junto con la sincronización entre la producción de polen y óvulos provenientes de árboles masculinos y femeninos, favorecen la eficiencia de polinización y, en forma alternada, la hambruna y saciedad de la fauna granívora (Sanguinetti y Kitzberger 2010, Shepherd *et al.* 2008, Díaz *et al.* 2012). Así, el pewén maximiza la supervivencia de semillas en los años con picos de productividad, y el establecimiento de plántulas en el verano siguiente, en coincidencia con la fase húmeda del fenómeno climático ENOS (Sanguinetti y Kitzberger 2009, 2010, Sanguinetti 2014, Mundo *et al.* 2021). Recientemente, mediante técnicas dendroecológicas y utilizando índices basados en el crecimiento radial diferencial entre pewenes machos y hembras, se pudo reconstruir la frecuencia de eventos de semillazón durante el período 1347 y 2000 (más de 100 eventos de semillazón) y se encontró que los mismos estuvieron precedidos en dos años por sequías regionales extremas que indujeron la activación de las yemas que forman los conos femeninos (Mundo *et al.* 2021).

Basado en este tipo de información, se han planteado en el Parque Nacional Lanín (Argentina), experiencias de manejo de la cosecha del piñón, realizada por comunidades mapuche, con enfoque ecosistémico adaptativo. Cada año, según la productividad estimada por hectárea y por zona, se establecen los volúmenes máximos recomendables de cosecha, información que es compartida con las autoridades mapuches bajo un esquema de co-manejo del territorio acordado entre la Administración de Parques Nacionales y las comunidades indígenas (Sanguinetti 2014).

#### LAS INTERACCIONES BIOLÓGICAS CLAVE LIGADAS A LA SEMILLA DEL PEWÉN

Otros de los hallazgos relevantes han sido los estudios sobre la biodiversidad ligada íntimamente al pewén y sus interacciones y procesos ecológicos asociados, como la depredación y dispersión de sus semillas realizada por mamíferos, insectos o aves (Díaz *et al.* 2012, Shepherd y Ditgen 2013, Speziale *et al.* 2018).

Existen al menos seis especies de micromamíferos que utilizan sus semillas, las consumen en el sitio o las trasladan y almacenan bajo tierra a distintas profundidades y en distintos micrositios. Dos de estas especies, el ratón lanoso (*Abrotrix hirta*, Thomas, 1895) y el ratón topo grande (*Chelemys macronyx*, Waterhouse, 1844), dispersan las semillas del pewén y las depositan en sitios favorables para la germinación (Shepherd y Ditgen 2013). En particular, *A. hirta* es clave en su rol dispersor dado que remueve el 43 % de las semillas del total utilizado por los roedores, las traslada al menos 40 metros, y las almacena enteras debajo de la hojarasca o enterradas superficialmente. En años de alta productividad esta especie coloca una gran cantidad de semillas en estos sitios que son favorables para la germinación, promoviendo que los picos de establecimiento de plántulas incluyan sitios alejados del árbol madre (Sanguinetti y Kitzberger 2009, Shepherd y Ditgen 2013).

Otra interacción clave y beneficiosa para las dos especies interactuantes ocurre entre el pewén y la cotorra austral o cachaña (*Enicognathus ferrugineus*, Müller, 1776), especie residente y muy abundante en este ecosistema (Díaz *et al.* 2012). La dinámica poblacional de la cachaña está sincronizada con las fluctuaciones en la producción de polen y semillas del pewén. Las hembras mejoran su condición física en los años de alta producción de polen gracias a su aporte proteico y un año más tarde aumentan su puesta de huevos en sincronía con una semillazón para que sea aprovechada por los pichones y así sobrevivir el primer invierno (Díaz *et al.* 2012). Pero también el pewén se beneficia con esta interacción. En la primavera la cachaña suele alimentarse del polen del pewén, cargando en su pico y actuando potencialmente como polinizadora si luego se posan en los conos femeninos en desarrollo (Gleiser *et al.* 2017). En otoño, en cambio, la cachaña durante su alimentación es capaz de dispersar las semillas del pewén al menos hasta 50 metros hacia zonas abiertas y a

mayor altitud, favoreciendo la colonización del bosque en el faldeo (Tella *et al.* 2016, Speziale *et al.* 2018). Incluso piñones parcialmente comidos por las cachañas retienen capacidad de germinación, lo que sumado a que no son recolectados por humanos aumentan las chances de regeneración del bosque (Speziale *et al.* 2018). Así, los bosques mixtos de pewén y lenga, proveen alimento durante todo el año y abundantes sitios de nidificación para la cachaña a la vez que se benefician de ellas manteniendo una interacción clave para la conservación regional de ambas especies (Díaz *et al.* 2012, Speziale *et al.* 2018).

#### EFFECTOS DE LA HERBIVORÍA Y GRANIVORÍA DEL GANADO Y DEL HUMANO EN BOSQUES DE PEWÉN

Otra temática fundamental para la conservación del pewén es el conocimiento acerca de los efectos directos e indirectos sobre la regeneración del bosque de la herbivoría y granivoría del ganado o de la sobreexplotación del piñón. Se ha visto que ambos usos afectan la relación competitiva entre la fauna silvestre y el ser humano, con consecuencias de largo plazo sobre el bosque de pewén (Shepherd y Ditzgen 2005, 2016, Zamorano-Elgueta *et al.* 2012, Donoso *et al.* 2014).

En bosques mixtos con buen estado de conservación, el ensamble de roedores es el principal depredador de semillas consumiendo el 30 - 70 % de las semillas presentes en el suelo según la productividad anual (Shepherd y Ditzgen 2005, Sanguinetti y Kitzberger 2010). En este escenario, las interacciones clave de la fauna nativa con la vegetación y con el piñón favorecen su dispersión y promueven la capacidad de recuperación del bosque ante los disturbios naturales como los incendios. Sin embargo, en sitios con antropización intensiva, el ganado y la sobreexplotación del piñón alteran estas interacciones biológicas, modifican el hábitat y producen efectos en cascada con pérdida de biodiversidad y alteración de los procesos ecológicos mencionados (Shepherd y Ditzgen 2005, 2016, Zamorano-Elgueta *et al.* 2012, Tella *et al.* 2016, Szymański *et al.* 2017, Speziale *et al.* 2018). La presión de granivoría sobre el pewén está en aumento, en particular en zonas con mayor accesibilidad según la distribución espacial de asentamientos humanos y de la red de caminos y sendas (Zamorano-Elgueta *et al.* 2012, Donoso *et al.* 2014, Cortés *et al.* 2019). Los bosques degradados se caracterizan por: a) la reducción o pérdida de la especie de *Nothofagus* acompañante del pewén debido a su tala; b) la simplificación de la diversidad biológica y estructural del sotobosque por efecto de la herbivoría; c) la reducción en extensión y espesor del colchón de hojarasca, formada principalmente por las brácteas de los conos femeninos, debido al intenso pisoteo del ganado y; d) la desaparición del detrito leñoso en pie o en el suelo debido a la sobreexplotación leñera (Shepherd y Ditzgen 2005, 2016, Zamorano-Elgueta *et al.* 2012, Szymański *et al.* 2017).

En bosques degradados, las especies granívoras dominantes son el ganado y el ser humano, que en forma combinada suelen consumir más del 80 - 90 % de la producción total de semilla, incluso en años productivos y en áreas protegidas (Shepherd y Ditzgen 2005).

#### LOS IMPACTOS DE LA FLORA Y FAUNA EXÓTICA INVASORA EN EL ECOSISTEMA DEL PEWÉN

La invasión de fauna y flora exóticas ha captado la preocupación de científicos y pobladores más recientemente. Entre la fauna, se han estudiado principalmente las interacciones entre el pewén y la granivoría por el jabalí (*Sus scrofa*, Linnaeus, 1758) y por la rata noruega (*Rattus norvegicus*, Berkenhout, 1769) (Skewes *et al.* 2007, Sanguinetti y Kitzberger 2010, Tella *et al.* 2016, Milesi *et al.* 2017). Estas especies se distribuyen sobre gran parte del ecosistema, incluso en bosques sin actividades humanas, y consumen una gran proporción de semillas (e.g. 10 - 30 % en el caso del jabalí, Sanguinetti y Kitzberger 2010). Cada especie interactúa con las semillas en distintos micrositios, compitiendo con la fauna nativa, rompiendo las interacciones de depredación de semillas y dispersión del pewén (Sanguinetti y Kitzberger 2009, 2010, Shepherd y Ditzgen 2016, Tella *et al.* 2016).

Otros efectos preocupantes de estas invasiones biológicas son la depredación de fauna nativa. La rata noruega en bosques de pewén utiliza el piñón como fuente de alimento invernal lo cual le permite excepcionalmente establecer poblaciones autosostenidas que depredan a los roedores dispersores de semilla (Shepherd y Ditzgen 2012). Por su parte, el jabalí también puede afectar al pewén y al ensamble de roedores por depredación directa o incluso hozando y llegando a sus madrigueras donde consume semillas. Además, es capaz de consumir aves del sotobosque con hábitos caminadores como los Rhinocriptidos (Skewes *et al.* 2007).

Estos bosques también están expuestos a la llegada de plantas invasoras tanto herbáceas como arbustivas y arbóreas. Abundante evidencia demuestra los efectos de corto y largo plazo de las invasiones de pinos en este ecosistema, en particular del pino murrayana (*Pinus contorta*, Douglas ex Loud) (Peña *et al.* 2008, Taylor *et al.* 2016, Franzese *et al.* 2017). El mayor conocimiento sobre las interacciones biológicas y su relación con los disturbios que caracterizan el funcionamiento de los bosques de pewén permite inferir las consecuencias futuras de estas invasiones. Por ejemplo, los pinos invasores son una seria amenaza frente a la clara invasión del ecosistema del pewén, caracterizado por su estructura espacial agrupada dejando huecos en la matriz, fáciles de colonizar por árboles con semillas pequeñas dispersadas por el viento (Peña *et al.* 2008, Urrutia *et al.* 2013).

El principal efecto detectado de las invasiones de pinos en los bosques de pewén es la pérdida de diversidad local causada por la reducción de la cobertura de las plantas nativas que crecen en el sotobosque producto de la intensa

competencia por luz y agua (Urrutia *et al.* 2013, Taylor *et al.* 2016, Franzese *et al.* 2017). A nivel de rodal y paisaje, se ha estimado que la invasión de pinos aumenta los niveles de inflamabilidad vegetal favoreciendo la propagación de incendios extensos e intensos, poniendo en riesgo la integridad ecológica de grandes extensiones de bosques nativos (Peña *et al.* 2008, Cobar-Carranza *et al.* 2014). Frente al disturbio del fuego, este tipo de especies de pinos se verán favorecidos en su reproducción, dispersión y establecimiento, potenciando su dominancia y potencial reemplazo en escenarios post-incendio (Cobar-Carranza *et al.* 2014).

#### LA REACCIÓN DEL ECOSISTEMA DEL PEWÉN ANTE EL CAMBIO CLIMÁTICO

El ecosistema del pewén no está exento de los efectos del cambio climático, menos aun considerando su ubicación geográfica (Mundo *et al.* 2012b, Hadad *et al.* 2020). El crecimiento radial es sincrónico a escala binacional a lo largo del gradiente de precipitación, pero está decreciendo desde 1976 por la reducción de las precipitaciones (Muñoz *et al.* 2013, Hadad *et al.* 2020). El establecimiento de plántulas está limitado en condiciones de degradación del nicho de regeneración, pero también frente a extremas condiciones de estrés hídrico y olas de calor (Hadad *et al.* 2020). Ante las actuales sequías extremas, el bosque comenzó a manifestar un decaimiento del dosel, cuyas causas recién se están empezando a comprender (Arco Molina *et al.* 2019, Balocchi *et al.* 2021, Puchi *et al.* 2021, Jiménez-Castillo *et al.* 2022, Piraino *et al.* 2022).

Si bien en Chile se identificó un nuevo género de hongo (*Pewenomyces kutranfy*) que en condiciones controladas reproduce los mismos síntomas de daños sobre ramas, raíces y tallos que en el bosque desencadenan la pérdida parcial o total del follaje, y que en Argentina se detectaron hongos del género *Mortierella* spp. que también son dañinos (Vélez *et al.* 2020, Balocchi *et al.* 2021), otras investigaciones comienzan a mostrar el nexo entre el decaimiento y los eventos extremos de sequía.

Estudios dendro-ecológicos y eco-fisiológicos están comenzando a dilucidar los mecanismos de adaptación fisiológica, bioquímica y morfológica del pewén frente a la posibilidad de falla hidráulica durante sequías extremas, para determinar su resistencia y resiliencia frente al cambio climático (Arco Molina *et al.* 2019, Papú *et al.* 2021, Puchi *et al.* 2021, Jiménez-Castillo *et al.* 2022, Piraino *et al.* 2022). El pewén muestra capacidad de aclimatación a partir de adaptaciones morfológicas y eco-fisiológicas en tallos y hojas, a nivel anatómico y celular, asociadas al uso eficiente del agua disponible en el suelo vía la minimización de la evapotranspiración (Carranza Ojeda *et al.* 2017, Papú *et al.* 2021). Puchi *et al.* (2021) encontraron que el actual decaimiento se manifiesta en individuos que tuvieron menor crecimiento radial en los últimos 60 años posteriores a un anterior evento de sequía extrema, sugiriendo que los mecanismos eco-fisiológicos responsables del fe-

nómeno (*i.e.* falla hidráulica y/o agotamiento de reservas de carbono), serían diferentes a lo largo del gradiente de precipitación. A su vez, otros estudios determinaron que las poblaciones xéricas serían más sensibles al estrés hídrico extremo al igual que los árboles que crecen más rápido en los años previos a su ocurrencia (Piraino *et al.* 2022).

Según estudios genéticos regionales, las poblaciones ubicadas a menor altitud en el extremo sur de la distribución del pewén están en máximo riesgo frente al cambio climático por menor adaptabilidad frente a las futuras temperaturas en la región (Varas-Myrik *et al.* 2022). Ante la amenaza del cambio climático sobre el pewén, en Chile se implementó un programa de migración asistida como estrategia de conservación *ex situ* basado en el conocimiento de la diversidad genética regional (Ipinza y Müller-Using 2021). Esta acción de conservación, sin precedentes en los bosques templados de Sudamérica, pretende salvaguardar el potencial evolutivo de la especie ante la presión del nuevo escenario climático.

#### OBSERVACIONES FINALES

La información recolectada demuestra una situación de alteración de procesos naturales que nos permite afirmar que los bosques de pewén se enfrentan a riesgos mayores que amenazan su conservación a mediano y largo plazo. Puntualmente mencionamos las siguientes alteraciones: a) la pérdida de bosque por el incremento de la urbanización o de incendios cada vez más frecuentes y severos; b) la modificación de las interacciones y procesos biológicos de la trama trófica centralizada en la semilla del pewén como recurso clave; c) la degradación del sotobosque y del hábitat por herbivoría de especies exóticas, por la sobreexplotación del detrito leñoso o por la invasión de pinos que lleva a la homogeneización y simplificación de la biodiversidad; d) la reducción de crecimiento, reproducción y supervivencia del pewén por cambios en su hábitat, reducción de precipitaciones, aumentos de temperatura, ocurrencia de “olas de calor” y aparición de nuevos patógenos (todos ellos vinculados al cambio climático); e) la pérdida de diversidad genética, en particular en los bosques de la Cordillera de la Costa, amenazados por la degradación, el aislamiento y la fragmentación del paisaje.

En la dimensión cultural del ecosistema destacan principalmente los cambios relacionados con procesos de pérdida del vínculo de las comunidades con los conocimientos, prácticas y creencias ancestrales que fortalecen la conservación comunitaria del bosque (aunque existen procesos de revitalización biocultural asociados a este árbol sagrado para el pueblo Mapuche-Pewenche). También existen procesos de pérdida del valor identitario de los elementos del bosque al transformarse en meros productos de mercado y de pérdida de empoderamiento comunitario para la conservación del sistema biocultural, dimensionada por las relaciones asimétricas existentes hasta el momento con los organismos estatales, lo que dificulta el

reconocimiento de necesidades y aspiraciones de las comunidades mapuche. Por último, también se destaca la falta de fortalecimiento de ciertas políticas públicas ligadas a la conservación de los servicios ecosistémicos, ecológicos y culturales de los bosques de pewén.

La comunidad científica ha realizado una fructífera contribución en las últimas décadas. Sin embargo, la información no se encuentra disponible de manera fácil y accesible tanto a la comunidad local como a los gestores de recursos naturales. Este déficit podría resolverse con instancias y espacios que fomenten la interacción entre la comunidad científica y los gestores o administradores de los bosques de modo de lograr el diálogo horizontal de saberes. De este modo, todos los saberes, el científico y el local, podrán integrarse en la búsqueda de la mejor gestión y conservación ecosistémica, desde una mirada intercultural y con enfoque participativo (Ibarra *et al.* 2020).

#### CONTRIBUCION DE AUTORES

JS diagramó el primer borrador del manuscrito, aportó información y coordinó el trabajo conjunto. MAH, MEG, JTI, AL, SAL, PM, IAM, AP, PP, OS, KS, MLV, MESS y CZE aportaron información, discusión y edición a las distintas versiones del manuscrito. RSD, SRDC, LG, MAÑ, MAR y JDS editaron el manuscrito en sus distintas etapas.

#### AGRADECIMIENTOS

Al Comité Científico y al Comité Organizador de las VI Jornadas Forestales Patagónicas por la invitación a exponer este trabajo y seleccionarlo para su publicación en la revista Bosque.

AP financiado por ANID/BASAL PF210006. MEG, financiado por ANID/Fondecyt N° 1201528, Centro de Ciencia del Clima y la Resiliencia (CR2, CONICYT/FONDAP 15110009) y Centro del Fuego y Resiliencia de Socioecosistemas (FireSES). MAH, SAL y KLS agradecen a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT-Bicentenario 2010-2679, PICT-2014-0915 y PICT 2018-1623). JTI agradece a ANID/FONDAP 15110006, ANID PIA/BASAL FB0002, ANID PIA/BASAL y ANID/Fondecyt Regular (1200291).

#### REFERENCIAS

- Altamirano TA, JT Ibarra, K Martin, C Bonacic. 2017. The conservation value of tree decay processes as a key driver structuring tree cavity nest webs in South American temperate rainforests. *Biodiversity Conservation* 26: 2453–2472. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1369-x>
- Arco Molina JG, G Helle, MA Hadad, FA Roig. 2019. Variations in the intrinsic water-use efficiency of north Patagonian forests under a present climate change scenario: tree age, site conditions and long-term environmental effects. *Tree Physiology* 39(4): 661-678. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/tpy144>
- Arroyo-Vargas P, A Holz, TT Veblen. 2022. Fire effects on diversity patterns of the understory communities of *Araucaria-Nothofagus* forests. *Plant Ecology* 223(7): 883-906. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-022-01247-4>
- Assal T, ME González, J Sibold. 2018. Burn severity controls on post-fire *Araucaria-Nothofagus* regeneration in the Andean Cordillera. *Journal of Biogeography* 45(11): 2483-2494. DOI: <https://doi.org/10.1111/jbi.13428>
- Balocchi F, MJ Wingfield, R Ahumada, I Barnes. 2021. *Pewenomyces kutranfy* gen. nov. et sp. nov. causal agent of an important canker disease on *Araucaria araucana* in Chile. *Plant Pathology* 70(5): 1243-1259. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppa.13353>
- Barreau A, JT Ibarra, FS Wyndham, RA Kozak. 2019. Shifts in Mapuche Food Systems in Southern Andean Forest Landscapes: Historical Processes and Current Trends of Biocultural Homogenization. *Mountain Research and Development* 39(1): 12-23. DOI: <https://doi.org/10.1659/MRD-JOURNAL-D-18-00015.1>
- Canale A, A Ladio. 2020. La recolección de piñones de Pewén (*Araucaria araucana*): una situación significativa que conecta a niños mapuches con la naturaleza. *Gaia Scientia* 14: 12-32.
- Carranza Ojeda CJ, L Yañez Espinosa, FA Roig. 2017. Efectos del Cambio Climático en las hojas de *Araucaria araucana*. *Universitarios Potosinos* 14: 4-10. <https://www.researchgate.net/publication/320086166>
- Chávez D, A Machuca, A Fuentes-Ramírez, N Fernandez, P Cornejo. 2020. Shifts in soil traits and arbuscular mycorrhizal symbiosis represent the conservation status of *Araucaria araucana* forests and the effects after fire events. *Forest Ecology and Management* 458: 117806. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117806>
- Cóbar-Carranza AJ, RA García, A Pauchard, E Pena. 2014. Effect of *Pinus contorta* invasion on forest fuel properties and its potential implications on the fire regime of *Araucaria araucana* and *Nothofagus antarctica* forests. *Biological Invasions*, 16: 2273-2291. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-014-0663-8>
- Cockle KL, JT Ibarra, TA Altamirano, K Martin. 2019. Interspecific networks of cavity-nesting vertebrates reveal a critical role of broadleaf trees in endangered *Araucaria* mixed forests of South America. *Biodiversity and Conservation* 28: 3371-3386. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01826-4>
- Cortés J, I Ugalde, J Caviedes, JT Ibarra. 2019. Semillas de montaña: recolección, usos y comercialización del piñón de la *Araucaria (Araucaria araucana)* por Comunidades Mapuche-Pewenche del Sur de los Andes. *Pirineos* 174: e048. DOI: <https://doi.org/10.3989/pirineos.2019.174008>
- Díaz S, T Kitzberger, S Peris. 2012. Food resources and reproductive output of the Austral Parakeet (*Enicognathus ferrugineus*) in forests of northern Patagonia. *Emu* 112(3): 234-243. DOI: <https://doi.org/10.1071/MU12005>
- Donoso S, K Peña-Rojas, C Espinoza, E Galdames, C Pacheco. 2014. Producción, permanencia y germinación de semillas de *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch en bosques naturales, aprovechados por comunidades indígenas del sur de Chile. *Interciencia* 39(5): 338-343
- Fuentes-Ramírez A, C Salas-Eljatib, ME González, J Urrutia-Estrada, P Arroyo-Vargas, P Santibañez. 2020. Initial response

- of understory vegetation and tree regeneration to a mixed-severity fire in old-growth *Araucaria-Nothofagus* forests. *Applied Vegetation Science* 23(2):210-222. DOI: <https://doi.org/10.1111/avsc.12479>
- Fuentes-Ramírez A, L Almonacid-Muñoz, N Muñoz-Gómez, KL Moloney. 2022. Spatio-Temporal Variation in Soil Nutrients and Plant Recovery across a Fire-Severity Gradient in Old-Growth *Araucaria-Nothofagus* Forests of South-Central Chile. *Forests* 13(3): 448. DOI: <https://doi.org/10.3390/f13030448>
- Franco MG, IA Mundo, TT Veblen. 2020. Field-validated burn-severity mapping in North Patagonian forests. *Remote Sensing* 12(2): 214. DOI: <https://doi.org/10.3390/rs12020214>
- Franzese J, J Urrutia, RA Garcia, K Taylor, A Pauchard. 2017. Pine invasion impacts on plant diversity in Patagonia: invader size and invaded habitat matter. *Biological Invasions* 19: 1015-1027. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1344-6>
- Gallo L, F Letourneau, BB Vinceti. 2004. A modelling case study: options for Forest. Genetic Resources management in *Araucaria araucana* ecosystems. In Vinceti B, Amaral W, Meilleur B eds. Challenges in managing forest genetic resources for livelihoods. Examples from Argentina and Brazil. Rome, Italy. International Plant Genetic Resources Institute. p. 187-210.
- Gleiser G, SA Lambertucci, KL Speziale, F Hiraldo, JL Tella, MA Aizen. 2017. The southernmost parakeet might be enhancing pollination of a dioecious conifer. *Ecology*, 98: 2969–2297. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecy.1938>
- González ME, TT Veblen, JS Sibold. 2005. Fire history of *Araucaria-Nothofagus* forests in Villarrica National Park, Chile. *Journal of Biogeography* 32(7): 1187-1202. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01262.x>
- González ME, TT Veblen. 2006. Climatic influences on fire in *Araucaria araucana-Nothofagus* forests in the Andean cordillera of south-central Chile. *Ecoscience* 13(3): 342-350. DOI: <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-3-342.1>
- González, ME, TT Veblen, JS Sibold 2010. Influence of fire severity on stand development of *Araucaria araucana* – *Nothofagus pumilio* stands in the Andean cordillera of south-central Chile. *Austral Ecology* 35(6):597-615. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02064.x>
- González ME, M Cortes, L Gallo, S Bekessy, C Echeverría, F Izquierdo, P Montaldo. 2013. Coníferas chilenas: *Araucaria araucana*. In Donoso C ed. Las especies arbóreas de los bosques Templados de Chile y Argentina. Autoecología. Valdivia, Chile. Marisa Cuneo Ediciones. p. 36-53.
- González ME, AA Muñoz, A González-Reyes, DA Christie, JS Sibold. 2020. Fire history in Andean *Araucaria-Nothofagus* forests: coupled influences of past human land-use and climate on fire regimes in north-west Patagonia. *International Journal for Wildland Fire* 29(8): 649-660. DOI: <https://doi.org/10.1071/WF19174>
- Hadad MA, JG Arco Molina, FA Roig. 2020. Dendrochronological Study of the Xeric and Mesic *Araucaria araucana* Forests of Northern Patagonia: Implications for Ecology and Conservation. Chapter 13. In Pompa-García M, JJ Camarero-Martínez eds. Latin American Dendroecology Combining Tree-Ring Sciences and Ecology in a Mega Diverse Territory. Springer. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9\\_13](https://doi.org/10.1007/978-3-030-36930-9_13)
- Herrmann TM 2006. Indigenous Knowledge and Management of *Araucaria Araucana* Forest in the Chilean Andes: Implications for Native Forest Conservation. *Biodiversity and Conservation* 15: 647–662. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-005-2092-6>
- Holz A, et al. 2017. Southern Annular Mode drives multi-century wildfire activity in southern South America. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 114(36): 9552–9557. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.1705168114>
- Ibarra JT, A Barreau, J Caviedes, N Pessa, J Valenzuela, S Navarro-Manquilef, C Monterrubio-Solís, A Ried, C Pizarro. 2020. Listening to Elders: Birds and forests as intergenerational links for nurturing biocultural memory in the southern Andes. In Latin American Transnational Children and Youth: experiences of nature and place, culture and care across the Americas. DOI: <https://doi.org/10.4324/9781003028512>
- Ibarra JT, R Petitpas, A Barreau, J Caviedes, J Cortés, G Orrego, G Salazar, TA Altamirano 2022. Becoming tree, becoming memory: social-ecological fabrics in Pewén (*Araucaria araucana*) landscapes of the southern Andes. Chapter 2. In Wall J. ed. The cultural value of trees: folk value and biocultural conservation. Routledge, Abingdon, UK. DOI: <https://doi.org/10.4324/9780429320897>
- Infante J, FJ Novoa, JT Ibarra, DJ Melnick, KL Griffin, C Bonacic. 2021. Altered fire regimes modify lizard communities in globally endangered *Araucaria* forests of the southern Andes. *Scientific Reports* 11(1): 22709. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02169-3>
- Ipinza, R. y S Müller-Using 2021. Migración asistida de *Araucaria araucana*. Santiago, Chile. FAO y MINAGRI. DOI: <https://doi.org/10.4060/cb2901es>
- Jiménez-Castillo M, A Fajardo, P Lobos-Catalán, P Torres-Morales, FI Piper. 2022. No carbon shortage in declining trees of the isohydric species *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch under drought. *Annals of Forest Science* 79(1): 10 DOI: <https://doi.org/10.1186/s13595-022-01123-1>
- Ladio, AH, S Molares. 2017. Etnoconservacionismo y prácticas locales en Patagonia: avances y perspectivas. In Casas A, J Torres-Guevara, F Parra. eds. Domesticación en el Continente Americano. Historia y perspectivas del manejo de recursos genéticos en el Nuevo Mundo, Lima, Perú. Universidad Agraria La Molina. p. 649-672.
- Marchelli P, C Baier, C Mengel, B Ziegenhagen, L Gallo. 2010 Biogeographic history of the threatened species *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch and implications for conservation: a case study with organelle DNA markers. *Genetics, Conservation Genetics* 11(3): 951. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-009-9938-5>
- Marchelli P, J Sanguinetti, F Izquierdo, B Ziegenhagen, A Martín, C Mattioni, LA Gallo. 2021. *Araucaria araucana* and *Salix humboldtiana*: Two Species Highly Appreciated by the Society with Domestication Potential. Chapter 7. In Pastorino MJ, P Marchelli eds. Low Intensity Breeding of Native Forest Trees. Argentina. Springer Nature Switzerland. p. 175. DOI: [https://doi.org/10.1007/978-3-030-56462-9\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-56462-9_7)
- Martin MA, C Mattioni, I Lusini, JR Molina, M Cherubini, F Drake, MA Herrera, F Villani, LM Martin. 2014. New insights into the genetic structure of *Araucaria arauca-*

- na forests based on molecular and historic evidences. *Tree Genetics & Genome* 10: 839-851. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11295-014-0725-1>
- Milesi, FA, MA Guichón, JA Monteverde, L Piudo, J Sanguinetti. 2017. Ecological consequences of an unusual simultaneous masting of *Araucaria araucana* and *Chusquea culeou* in North-West Patagonia, Argentina. *Austral Ecology* 42(6): 631-749. DOI: <https://doi.org/10.1111/aec.12489>
- Mundo IA, T Kitzberger, FA Roig Juñent, R Villalba, MD Barrera. 2012a. Fire history in the *Araucaria araucana* forests of Argentina: human and climate influences. *International Journal of Wildland Fire* 22(2): 194-206. DOI: <https://doi.org/10.1071/WF11164>
- Mundo IA, FA Roig Juñent, R Villalba, T Kitzberger, MD Barrera MD 2012b. *Araucaria araucana* tree-ring chronologies in Argentina: Spatial growth variations and climate influences. *Trees - Structure and Function* 26:443-458. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0605-3>
- Mundo IA, T Wiegand, R Kanagara, T Kitzberger. 2013. Environmental drivers and spatial dependency in wildfire ignition patterns of northwestern Patagonia. *Journal of Environmental Management* 123: 77-87. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.03.011>
- Mundo IA, J Sanguinetti, T Kitzberger. 2021. Multi-centennial phase-locking between reproduction of a South American conifer and large-scale drivers of climate. *Nature Plants* 7(12): 1560-1570. DOI: <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01038-1>
- Novoa FJ, TA Altamirano, C Bonacic, K Martin, JT Ibarra. 2021. Fire regimes shape biodiversity: responses of avian guilds to burned forests in Andean temperate ecosystems of southern Chile. *Avian Conservation and Ecology* 16(2): 22. DOI: <https://doi.org/10.5751/ACE-01999-160222>
- Papú S, F Berli, P Piccoli, D Patón, DR Ortega Rodríguez, FA Roig 2021. Physiological, biochemical, and anatomical responses of *Araucaria araucana* seedlings to controlled water restriction. *Plant Physiology and Biochemistry* 165: 47-56. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2021.05.005>
- Piraino S, J Arco Molina, MA Hadad, JA Roig Juñent 2022. Resilience capacity of *Araucaria araucana* to extreme drought events. *Dendrochronologia* 75: 125996. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2022.125996>
- Peña, E, M Hidalgo, B Langdon, A Pauchard. 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. invasion in a Natural Reserve in southern South America. *Forest Ecology and Management* 256(5): 1049-1054. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.06.020>
- Puchi PF, JJ Camarero, G Battipaglia, M Carrer. 2021. Retrospective analysis of wood anatomical traits and tree-ring isotopes suggests site-specific mechanisms triggering *Araucaria araucana* drought-induced dieback. *Global Change Biology* 27(24): 6394-6408. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.15881>
- Sanguinetti J, T Kitzberger 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seed southern conifer *Araucaria araucana*. *Austral Ecology* 33(1): 78-87. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01792.x>
- Sanguinetti J, T Kitzberger. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. *Revista Chilena de Historia Natural* 82(3): 319-335. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2009000300001>
- Sanguinetti J, T Kitzberger. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. *Biological Invasion* 12: 689-706. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9474-8>
- Sanguinetti J 2014. Producción de semillas de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch durante 15 años en diferentes poblaciones del Parque Nacional Lanín (Neuquén-Argentina). *Ecología Austral* 24(3):265-275. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.14.24.3.0.3>
- Sedrez dos Reis M, A Ladio, N Peroni. 2014. Landscapes with *Araucaria* in South America: evidence for a cultural dimension. *Ecology and Society* 19(2): 43. DOI: <https://doi.org/10.5751/ES-06163-190243>
- Shepherd JD, RS Ditzgen. 2005. Human use and small mammal communities of *Araucaria* forests in Neuquén, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 12(2): 217.
- Shepherd JD, RS Ditzgen, J Sanguinetti. 2008. *Araucaria araucana* and the Austral parakeet: predispersal seed predation on a masting species. *Revista Chilena de Historia Natural* 81(3): 395-401. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2008000300008>
- Shepherd JD, RS Ditzgen. 2012. Predation by *Rattus norvegicus* on a native small mammal in an *Araucaria araucana* forest of Neuquén, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 85(2): 155-159. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2012000200001>
- Shepherd JD, RS Ditzgen. 2013. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. *Austral Ecology* 38(1): 23-32. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02366.x>
- Shepherd JD, RS Ditzgen. 2016. Small mammals and microhabitats in *Araucaria* forests of Neuquén, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 23(2): 467-483.
- Skewes O, R Rodríguez, F Jaksic. 2007. Ecología trófica del jabalí europeo (*Sus scrofa*) silvestre en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 80(3): 295-307. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2007000300004>
- Speziale KL, SA Lambertucci, G Gleiser, JL Tella, F Hiraldo, MA Aizen. 2018. An overlooked plant-parakeet mutualism counteracts human overharvesting on an endangered tree. *Royal Society Open Science* 5(1): 171456. DOI: <https://doi.org/10.1098/rsos.171456>
- Szymański C, G Fontana, J Sanguinetti. 2017. Natural and anthropogenic influences on coarse woody debris stocks in *Nothofagus-Araucaria* forests of northern Patagonia, Argentina. *Austral Ecology*. 42(1): 48-60. DOI: <https://doi.org/10.1111/aec.12400>
- Tacon A. 1999. Recolección de piñones y conservación de la *Araucaria (Araucaria araucana)* (Mol.) Koch.): un estudio de caso en la comunidad de Quinquén. Tesis de Magister en Desarrollo Rural. Valdivia, Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Alimentarias. Universidad Austral de Chile. 190 p.
- Taylor KT, BD Maxwell, A Pauchard, MA Nuñez, LJ Rew. 2016. Native versus non-native invasions: similarities and differences in the biodiversity impacts of *Pinus contorta* in introduced and native ranges. *Diversity and Distributions* 22(5): 578-588. DOI: <https://doi.org/10.1111/ddi.12419>
- Tella JL, SA Lambertucci, KL Speziale, F Hiraldo. 2016. Large-scale impacts of multiple co-occurring invaders on monkey puzzle forest regeneration, native seed predators and their

- ecological interactions. *Global Ecology and Conservation* 6: 1-15. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.01.001>
- Tello T, ME González, N Valdivia, F Torres, A Lara, A García-López. 2020. Diversity loss and changes in saproxylic beetle assemblages following a high-severity. *Journal of Insect Conservation* 24: 585-601. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00223-5>
- Urrutia J, A Pauchard, RA García. 2013. Diferencias en la composición vegetal de un bosque de *Araucaria araucana* (Molina) K.Koch y *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. asociadas a un gradiente de invasión de *Pinus contorta* Douglas ex Loudon. *Gayana Botánica* 70(1): 92-100.
- Varas-Myrik A, F Sepúlveda-Espinoza, A Fajardo, D Alarcón, O Toro-Núñez, E Castro-Nallar, R Hasbún. 2022. Predicting climate change-related genetic offset for the endangered southern South American conifer *Araucaria araucana*. *Forest Ecology and Management* 504: 119856. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119856>
- Vélez ML, JA Marfétán, ME Salgado Salomón, LE Taccari. 2020. *Mortierella* species from declining *Araucaria araucana* trees in Patagonia, Argentina. *Forest Pathology* 50(3): e12591. DOI: <https://doi.org/10.1111/efp.12591>
- Zamorano-Elgueta C, L Cayuela, M González-Espinoza, A Lara, MR Parra-Vázquez. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. *Biological Conservation* 152: 110-118. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.037>

Recibido: 24.08.22  
Aceptado: 24.01.23