

“Trayectorias sucesionales posfuego con clima alterado e historia de regeneración en bosques templados de *Nothofagus* del noroeste de la Patagonia, Argentina”

Norlan Tercero Bucardo

Director: Dr. Thomas Kitzberger

Codirector: Dr. Thomas T. Veblen

Trabajo de tesis presentado para optar al grado de Doctor en Biología



Centro Regional Universitario Bariloche

Universidad Nacional del Comahue

Octubre de 2008

INDICES

Resumen	vii
Abstract	ix
Agradecimientos	x

CAPITULO I

Introducción general

1.1 Contexto general	2
1.2 Efecto del clima y los disturbios sobre la vegetación	3
1.2.1 <i>Variabilidad climática y fuego</i>	5
1.3 Antecedentes	7
1.4 Área de estudio y especies	9
1.5 Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis	10
1.5.1 <i>Hipótesis y predicciones</i>	11
1.5.2 <i>Estructura de la tesis</i>	12
1.6 Literatura citada	13

CAPITULO I

Efecto del clima experimentalmente alterado y el ganado en la regeneración posfuego de bosques del noroeste de la Patagonia, Argentina

2.1 Introducción	23
2.2 Materiales y método	26
2.2.1 <i>Área de estudio y especies</i>	26
2.2.2 <i>Análisis estadísticos</i>	33
2.3 Resultados	33
2.3.1 <i>Efecto sinérgico del riego, el incremento de la temperatura y la herbivoría sobre las plántulas de especies arbóreas</i>	34
2.3.2 <i>Efecto interactivo del riego, el incremento de la temperatura y la herbivoría sobre la cobertura y riqueza de plantas vasculares</i>	39
2.4 Discusión	45

2.5	Literatura citada	51
-----	-------------------------	----

CAPITULO III

Patrones temporales y espaciales de regeneración en bosques de *Nothofagus* del noroeste de la Patagonia, sinergia entre características del incendio y clima posfuego

3.1	Introducción	58
3.1.1	<i>Hipótesis y predicciones</i>	62
3.2	Materiales y método	63
3.2.1	<i>Análisis de datos</i>	68
3.3	Resultados	73
3.3.1	<i>Efectos del clima sobre el establecimiento posfuego</i>	78
3.3.2	<i>Aspectos temporales del establecimiento posfuego</i>	84
3.3.3	<i>Efectos de la orientación y severidad sobre el establecimiento</i>	90
3.4	Discusión	96
3.4.1	<i>Efectos la variación climática sobre la regeneración posfuego</i>	96
3.4.2	<i>Aspectos temporales del establecimiento posfuego</i>	100
3.4.2.1	<i>Período de amortiguamiento posfuego</i>	100
3.4.2.2	<i>Período de reclutamiento posfuego</i>	104
3.4.3	<i>Efectos de la orientación sobre el establecimiento</i>	107
3.5	Literatura citada	111

CAPITULO IV

Discusión general

4.1	Importancia del clima posfuego sobre los patrones de regeneración.....	120
4.2	Interacción severidad-topografía-clima, influencia sobre la regeneración posfuego	123
4.3	Clima, pastoreo y trayectorias de regeneración posfuego	125
4.4	Escenarios de clima, fuego y cambios de paisaje	127
4.5	Recomendaciones	131
4.6	Literatura citada	132

Trabajo de de respaldo.....	136
-----------------------------	-----

Índice de figuras

Figura 1: Imagen de una de las 64 cámaras OTCs usadas para incrementar la temperatura en los experimentos de campo.	30
Figura 2: Gráfico de temperatura media del aire y humedad relativa, mediciones diarias desde noviembre hasta abril.	34
Figura 3: Supervivencia media mensual (%) de <i>Nothofagus pumilio</i> , <i>Nothofagus dombeyi</i> y <i>Austrocedrus chilensis</i> durante dos temporadas de crecimiento (2003 y 2004).....	37
Figura 4: Cobertura total y riqueza de especies del sotobosque de los cuatro habitats: <i>Nothofagus pumilio</i> , <i>Nothofagus dombeyi</i> , <i>Austrocedrus chilensis</i> y Matorral durante tres años (2002-2004).....	42
Figura 5. Mapa del Parque Nacional Nahuel Huapi y alrededores con la ubicación de los incendios muestreados.....	65
Figura 6: Imagen de un incendio ocurrido en un bosque de lenga en 1944, sitio Ao. Ñirihuao c. 41°13'S, 71°15'O.	66
Figura 7: Datos de establecimientos posfuego en bosques de <i>Nothofagus pumilio</i> durante el período 1934-2000. Datos de precipitación de la estación de crecimiento durante el período 1934-2004	74
Figura 8: Datos de establecimientos posfuego en bosques de <i>Nothofagus dombeyi</i> durante el período 1956-1996. Datos de precipitación de la estación de crecimiento durante el período 1954-2000	75
Figura 9: Datos de establecimientos posfuego en bosques de <i>Nothofagus pumilio</i> durante el período 1934-2000. Datos de temperatura de la estación de crecimiento durante el período 1936-2004	76
Figura 10: Datos de establecimientos posfuego en bosques de <i>Nothofagus dombeyi</i> durante el período 1956-1996. Datos de temperatura de la estación de crecimiento durante el período 1954-2000.	77
Figura 11: Resultados del análisis de épocas superpuestas (SEA) para eventos de establecimiento en incendios de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i> vs. precipitación.....	79
Figura 12: Resultados del análisis de épocas superpuestas (SEA) para eventos de establecimiento en <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i> vs. temperatura.....	80
Figura 13: Resultados del análisis de épocas superpuestas (SEA) para eventos de precipitación vs. establecimiento de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	81

Figura 14: Resultados del análisis de épocas superpuestas (SEA) para eventos de baja temperatura vs. establecimiento de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	82
Figura 15: Regresión relacionando las media mensual móvil de precipitación de la estación de crecimiento vs. la media móvil de establecimiento en <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	83
Figura 16: Distribución de frecuencia de incendios para la duración del período de amortiguamiento en bosques de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	85
Figura 17: Regresión lineal entre la densidad promedio de renovales reclutados/ha vs. período de amortiguamiento en bosques de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	86
Figura 18: Distribución de frecuencia de incendios según la ventana de establecimiento de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	87
Figura 19: Regresión entre la densidad promedio de establecimiento de juveniles vs. la ventana de establecimiento de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	88
Figura 20: Regresión relacionando la duración de la ventana de establecimiento de cada incendio en sitios posfuego de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i> vs. la precipitación promedio de la estación de crecimiento (octubre-marzo).....	89
Figura 21: Duración de las ventanas de establecimiento en incendios de <i>Nothofagus pumilio</i> clasificados según la severidad del incendio y la orientación de la ladera	91
Figura 22: Duración de las ventanas de establecimiento en incendios de <i>Nothofagus dombeyi</i> clasificados según la severidad del incendio y la orientación de la ladera.	92
Figura 23: Frecuencia del éxito de establecimiento clasificada según la orientación de la ladera y la severidad de los incendios de <i>Nothofagus pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	95
Figura 24: Diagrama hipotético indicando la señal de variación en las fases de El Niño Oscilación del Sur (ENOS)	122

Índice de tablas

Tabla 1: Resultados de ANOVAs y ANCOVAs del % de supervivencia de plántulas de <i>N. pumilio</i> , <i>N. dombeyi</i> y <i>A. chilensis</i>	38
Tabla 2: Resultados de ANOVAs y ANCOVAs de la biomasa de plántulas de <i>N. pumilio</i> y <i>N. dombeyi</i>	39

Tabla 3: Resultados de ANOVAs de mediciones repetidas realizadas para la cobertura total (%) y la riqueza de especies (número de especies) de plantas del sotobosque de <i>N. pumilio</i> , <i>N. dombeyi</i> , <i>A. chilensis</i> y matorral mixto	41
Tabla 4: Resultados de ANOVAs de mediciones repetidas para la biomasa de plantas del sotobosque de <i>N. pumilio</i> , <i>N. dombeyi</i> y <i>A. chilensis</i> en microparcelas de 20x20 cm.....	44
Tabla 5: Pruebas de asociación parcial de análisis log-lineales entre los factores severidad x orientación en función del éxito de establecimiento de <i>Nothofagus pumilio</i>	94
Tabla 6: Pruebas de asociación parcial de análisis log-lineales entre los factores severidad x orientación en función del éxito de establecimiento de <i>Nothofagus dombeyi</i>	94
Tabla 7: Síntesis de los posibles escenarios de clima (temperatura y precipitación), fuego y cambios del paisaje.....	130

Resumen

La regeneración posfuego de las especies y los patrones de la vegetación en el noroeste de la Patagonia son el resultado del efecto de los disturbios, la variabilidad climática y las condiciones de sitio. Esta tesis realiza una aproximación experimental de los efectos de las alteraciones climáticas y el ganado sobre la supervivencia de plántulas de las principales especies arbóreas de los bosques de la región norpatagónica: *Nothofagus pumilio* (lenga), *N. dombeyi* (coihue) y *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera) en ambientes recientemente quemados por un incendio severo. También evalúa retrospectivamente el efecto de las variaciones climáticas sobre el proceso de regeneración posfuego de *N. pumilio* y *N. dombeyi* a una escala temporal de años a décadas. Los objetivos principales de este trabajo fueron: 1) Analizar experimentalmente el efecto combinado del fuego, el clima y el ganado vacuno sobre la regeneración temprana de los bosques de *Nothofagus* y en las posibles trayectorias sucesionales que seguirá el bosque durante su recuperación, 2) Determinar cómo ha sido el proceso de regeneración posfuego de especies arbóreas en bosques de *Nothofagus* y correlacionar el éxito de establecimiento con las condiciones climáticas posfuego y 3) Reconstruir la historia del proceso de regeneración posfuego de bosques *Nothofagus* en relación con la variabilidad climática y otros factores de sitio.

Tanto experimentalmente como de forma retrospectiva se encontró que las condiciones de humedad son determinantes para la supervivencia posfuego de las plántulas de estas especies. El establecimiento posfuego de lenga y coihue responde de forma diferente a las variaciones climáticas y a condiciones de sitio como la orientación de las laderas. De la reconstrucción del proceso de regeneración se deduce que en el noroeste de la Patagonia la variabilidad temporal

en la precipitación influye mayormente sobre los patrones y el éxito de regeneración posfuego de lenga y menos en coihue. En cambio, las variaciones en la temperatura no tienen relación con el éxito de regeneración posfuego de ninguna de las dos especies. Además existe un efecto sinérgico de las modificaciones en las precipitaciones y la ganadería sobre la supervivencia de las plántulas de las especies arbóreas. Claramente, los resultados de esta tesis sugieren que serán los futuros patrones de cambio en el régimen de precipitaciones y no en la temperatura los que determinen en mayor medida el destino de los paisajes boscosos futuros del noroeste de la Patagonia. Distintas predicciones de cambio climático y modificaciones en los regímenes de disturbios llevan a concluir que son los escenarios de alta variabilidad interanual en precipitación los que promovería más dinamismo del paisaje (en particular en bosques subalpinos) al favorecer por un lado fuegos de mayor magnitud y severidad, y por el otro al estimular la regeneración a través de ciclos de semillación-establecimiento.

Abstract

Post-fire forest regeneration and vegetation patterns in north-western Patagonia are result of disturbances effect, climatic variability and site conditions. An experimental approach was performed to examine how variation in temperature, moisture, and herbivory by livestock affect post-fire seedling survivals of the three principal trees species from north-western Patagonian forest: *Nothofagus pumilio* (lenga), *N. dombeyi* (coihue) and *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera). Also was assessed at a yearly-to-decadal scale the climatic variations effect on the post-fire regeneration process of *N. pumilio* and *N. dombeyi*.

The main objectives of this work were: 1) to analyze experimentally the combined effect of fire, climate, and livestock on the early regeneration of the *Nothofagus* forest and above the possible successional pathway during the recovery of the forest, 2) to determine how the post-fire establishment success correlated with post-fire climatic conditions and 3) to reconstruct the post-fire regeneration process from *Nothofagus* forest concerning with the climate variability and site factors such as topography.

Experimentally and in a retrospective way humidity conditions are essential on the seedling survival of post-fire species. Both, *N. pumilio* and *N. dombeyi* have different responses to the climatic variability and site conditions as topographic aspect. From the reconstruction of the regeneration process in north-western Patagonia I conclude that temporal variability of precipitations affects the pattern and success of post-fire regeneration in *N. pumilio* mainly, and less in *N. dombeyi*; however the variations in temperature do not affect any species. In addition, a synergic effect of changes in precipitation and livestock on trees seedling survival is found. Clearly, the results of this thesis suggest that future changes in precipitation regimes, rather than changes in temperature, will be the main drivers of northwestern

Patagonian forests landscape change. Different predictions of climate and disturbance regime changes lead to conclude that increased interannual variability in precipitation may be the scenario that would impinge most dynamism to the landscape (particularly for subalpine forests) by promoting on one hand larger and more severe fires, and by favoring on the other hand, regeneration through masting-establishment cycles.

Agradecimientos

Especialmente a mi familia, a mis directores Thomas Kitzberger y Thomas Veblen y a mis amigos del Laboratorio Ecotono.

A todas las personas que de alguna forma colaboraron en la realización de esta tesis, ayudantes de campo y revisores. Al financiamiento a través de subsidios de la National Science Foundation de EE.UU. (NSF- No. 0117366); FONCyT Pict No. 01-1201; Universidad Nacional del Comahue No. 04/B103 y al CONICET por la beca otorgada para realizar el doctorado. También a la colaboración del personal de la Delegación Regional Patagonia de Parque Nacionales y guardaparques.

CAPITULO I

1 Introducción general

1.1 Contexto general

Grandes cambios del clima pueden ocurrir a distintas escalas temporales que pueden durar de menos de una década a siglos o más tiempo (IPCC 2007). Las investigaciones sobre el clima indican que al menos desde 1860 que se tienen registros climáticos instrumentales, la temperatura media mundial de la tierra está aumentando (IPCC 2007). El incremento en las concentraciones de CO₂ y otros gases de invernadero en la atmósfera durante el siglo XX, ha provocado que la temperatura del planeta se haya incrementado medio grado sobre la media anual, y de mantenerse esa tendencia de calentamiento, se espera un incremento de entre 1-3,5 °C para el año 2100 (Graham et al. 1990; Maxwell 1992; Karl et al. 1997; IPCC 2007). También se esperan modificaciones en los regímenes de precipitación en todo el planeta (Karl et al. 1997).

En las últimas décadas se ha despertado un considerable interés en comprender las respuestas de la biota al incremento global de la temperatura (Walker et al. 1994; Henry y Molau 1997; Hollister y Webber 2000; Hollister et al. 2005). Los modelos climáticos globales predicen que a mayores latitudes los ecosistemas serán significativamente más afectados por el futuro calentamiento del planeta estimulando a la realización de distintos trabajos para evaluar el efecto de la temperatura sobre la respuesta de estos sistemas (Chapin et al. 1992; Shaver et al. 1992; Marion et al. 1997; IPCC 2007). La influencia directa del calentamiento en el crecimiento y el desarrollo de los organismos estimula la mineralización de los nutrientes del suelo (Meentemeyer 1978; Rustad et al. 2001). El calentamiento también puede acelerar la descomposición de la materia orgánica del suelo y aumentar la disponibilidad de nutrientes (Luo et al. 2001; Rustad et al. 2001).

A escala global, los bosques afectan directamente al clima por alteraciones del albedo terrestre, de los regímenes hídricos y de las concentraciones del CO₂ atmosférico. También lo afectan a escala local alterando la temperatura, humedad y radiación solar (Graham et al. 1990). Análogamente, la respuesta del bosque al clima ocurre a muchas escalas. Procesos al nivel de hojas como intercambio de agua, calor y CO₂ ocurren a escala de segundos o días, procesos como el crecimiento tardan años o décadas y otros como la distribución geográfica de los bosques necesitan siglos o milenios (Graham et al. 1990).

1.2 Efecto del clima y los disturbios sobre la vegetación

Los cambios de la vegetación inducidos por el clima, resultan tanto del efecto directo de la variación climática en el funcionamiento de especies individuales (Körner 1996; Lloyd y Graumlich 1997; Pederson 1998; Bigler et al. 2007), como del efecto indirecto mediado por los regímenes de disturbio alterados climáticamente (Gardner et al. 1996; Larsen y MacDonald 1998; Westerling et al. 2006; Raffa et al. 2008). Los ecosistemas naturales están sujetos a distintos regímenes de disturbios que pueden determinar, además de su dinámica, la composición de especies y los procesos ecológicos en los cuales dichas especies se encuentran involucradas. Investigaciones de los mecanismos de sucesión de plantas posfuego y otros disturbios, a menudo enfatizan la importancia de la autoecología y atributos de historia de vida de las plantas individuales y especies determinando la dinámica de la vegetación (Connell y Slatyer 1977; Noble y Slatyer 1980; Peet y Christenson 1980; Pickett et al. 1987; Halpern 1989; Peterson y Pickett 1995). Estos estudios también demuestran que la respuesta de las especies puede variar con el tipo, severidad y contexto espacial y temporal del disturbio (Pickett 1976; Finegan 1996; White y Jentsch 2001). El tamaño de los parches, la heterogeneidad y la distancia de

sitios no disturbados pueden influenciar diferencialmente a las especies teniendo combinaciones particulares de atributos de historia de vida (Hartshorn 1980; Miller 1982; Malanson 1984; Green 1989) y pueden conducir a múltiples vías de sucesión posdisturbio (Fastie 1995). Además, el efecto de los disturbios en las comunidades naturales es influenciado por condiciones ambientales controladas por la posición del paisaje (Foster 1988b, a; Callaway y Davis 1993; Boose et al. 1994), a pesar de que esto depende del tipo de disturbio (Frelich y Lorimer 1991).

Se predice que a escala global habrá un incremento importante de la frecuencia de disturbios, esta situación acelerará y alterará las trayectorias sucesionales de la vegetación en grandes superficies de la Tierra (Miller 1982; Overpeck et al. 1990; Alaback y McClellan 1993; Price y Rind 1994). Esto puede ocurrir debido a aspectos como la modificación en los niveles de recursos que inducen efectos sobre la mortalidad de especies sensibles, invasión de nuevas especies, cambios en las relaciones competitivas, cambios en los niveles de herbivoría, modificación de la actividad microbiana y cambios de la respiración del suelo y de la fenología de las plantas (Chapin et al. 1995).

Existe un interés mundial de investigar experimentalmente el efecto del calentamiento global sobre los ecosistemas terrestres (Woodwell et al. 1995; Hollister et al. 2005). Pero la mayoría de estos estudios experimentales se han realizado en ecosistemas templados del hemisferio norte, ecosistemas boreales y árticos (Chapin et al. 1995; Henry y Molau 1997; Jones et al. 1997; Molau 1997; Molgaard y Christensen 1997; Hollister y Webber 2000; Richardson et al. 2002; Bergner et al. 2004; Loik et al. 2004; Hollister et al. 2005). Estudios recientes de manipulación de temperatura reportan cambios relativamente pequeños en biomasa y productividad, sin embargo esta elasticidad es el resultado de una compensación

del ecosistema a través de grandes respuestas diferenciales de las especies (Chapin et al. 1995). Por otra parte se ha propuesto que el incremento de la frecuencia de disturbios actuaría como un acelerador de las respuestas de las especies frente a los cambios climáticos (Davis 1986).

La severidad es una de las características más importantes de cualquier régimen de disturbio y particularmente del fuego (Malanson 1984). La severidad del fuego afecta el rebrote potencial (Malanson y Trabaud 1988), el número de semillas viables después de un incendio (Malanson 1984; Hassan y West 1986) y el estado de nutrientes del suelo (DeBano et al. 1979). La interacción fuego clima es importante en la predicción de la naturaleza y la tasa de sucesión de los bosques postdisturbio (Agee y Smith 1984). El fuego elimina el dosel de los árboles pudiendo limitar la fuente de semillas posfuego. Incluso habiendo disponibilidad de semillas, las condiciones climáticas posfuego determinaran la velocidad de regeneración del bosque (Agee y Smith 1984). También la topografía influye directamente sobre el comportamiento del fuego en el momento del incendio. La inclinación del terreno incide en la proximidad del combustible con el aire caliente y con las llamas, la orientación del terreno en relación a la dirección del viento y el microclima (temperatura y humedad) en el momento del incendio (Minnich y Chou 1997).

1.2.1 Variabilidad climática y fuego

La variabilidad climática es uno de los factores de mayor importancia para la dinámica de poblaciones de árboles, su efecto puede ser directo a través de su influencia en el establecimiento y la mortalidad de los árboles (Villalba y Veblen 1997; Villalba y Veblen 1998), también indirecto por el efecto de disturbios como el fuego relacionados con el clima (Swetnam y Betancourt 1990). En la Patagonia, a escala interanual y de décadas la variación climática ha funcionado como un agente

precondicionante para la dispersión de los fuegos (Kitzberger et al. 1997; Veblen et al. 1999) y para la respuesta de la vegetación posfuego (Villalba y Veblen 1997; Kitzberger y Veblen 1999).

Los patrones de vegetación en el noroeste de la Patagonia son el resultado de los principales disturbios que afectan a esta región, i.e. los fuegos de ignición natural o antropogénica, la variabilidad climática y el impacto de herbívoros introducidos (Veblen et al. 1992a; Veblen et al. 1992b). A escala temporal de décadas y siglos los mayores cambios de la vegetación a nivel local y de paisaje han sido atribuidos a modificaciones en los regímenes de precipitación, cambios en la frecuencia de incendios y de la carga ganadera (Veblen y Lorenz 1987; Kitzberger et al. 1997; Villalba y Veblen 1998; Kitzberger y Veblen 1999).

La mayoría de los factores que controlan los regímenes de fuego están directa o indirectamente controlados por el clima (Chandler et al. 1983). La ocurrencia de incendios en la región Patagónica, han sido asociados particularmente con variabilidad ENOS (El Niño Oscilación del Sur) y otros patrones de circulación atmosférica de gran escala, ej. Anticiclón del Pacífico (Kitzberger et al. 1997; Kitzberger y Veblen 1997; Veblen et al. 1999; González y Veblen 2006). Además, su magnitud y severidad también han sido relacionados con la variación climática interanual provocada por eventos ENOS (Mermoz et al. 2005). Particularmente, la transición de la Niña (período relativamente seco) al Niño (período más cálido), y también veranos más cálidos que siguen típicamente un evento El Niño (asociado a un invierno lluvioso) caracterizan las condiciones típicas de años con mayor número y extensión de los incendios en esta región. Está además bien documentado que los regímenes de fuego pueden reflejar la variación climática a escala de década o

multidécadas (Johnson y Wowchuk 1993; Swetnam et al. 1999; Kitzberger et al. 2001; Kitzberger et al. 2007; Schoennagel et al. 2007).

El estudio de la historia de fuego proporciona estimaciones de los cambios temporales y espaciales de los regímenes de fuego sobre las comunidades de plantas. Documentar los patrones históricos de esos cambios, y su interacción con la variación climática y las prácticas humanas de uso de la tierra son una contribución importante para mejorar nuestro conocimiento de la dinámica de los bosques (Dieterich y Swetnam 1984). Otro aspecto importante a tener en cuenta en los estudios de dinámica de vegetación es la interacción entre diferentes tipos de disturbios (Veblen et al. 1994). Se ha observado que la interacción sinérgica entre el fuego y otros disturbios afecta el proceso de sucesión de los bosques, los ciclos de nutrientes, la composición florística y la diversidad de especies (McCullough et al. 1998). La interacción entre el fuego y el pastoreo puede ser importante facilitando cambios rápidos y extremos en la cobertura y estructura de las comunidades vegetales (Raffaele y Veblen 2001). Las altas tasa de pastoreo reducen la cantidad de combustible y se estima que en algunos sistemas esto contribuye a la disminución de la frecuencia de fuegos (Archer 1989; Covington y Moore 1994). Para los esfuerzos de la conservación, también es importante conocer el efecto de las alteraciones climáticas (cambio climático global) sobre los ecosistemas naturales (IPCC 2007). A pesar de esto llama la atención la carencia de trabajos que analicen de forma experimental, los efectos de las alteraciones climáticas sobre las comunidades terrestres recientemente afectadas por disturbios.

1.3 Antecedentes

Las tendencias climáticas (Villalba et al. 2003; Vera et al. 2006) y del uso de la tierra indicarían que la superficie afectada por incendios en el bosque templado de

Sudamérica (BTSA) aumentará (Kitzberger y Veblen 1999; Veblen et al. 1999). En este estudio se enfocaran particularmente los bosques de *Nothofagus* que son el recurso boscoso natural más abundante de esta región del continente (IFONA 1984). Las especies arbóreas de los bosques de *Nothofagus* y *Austrocedrus* se caracterizan por depender obligatoriamente de semillas para propagarse, esto hace que su regeneración sea lenta. Ante los efectos de disturbios como el fuego, el ganado y las predicciones de las modificaciones del clima, estos sistemas boscosos se encuentran en riesgo de verse afectada su cobertura, los límites de su distribución y la regeneración después de disturbios.

Diversos trabajos han sido desarrollados en estos sistemas enfocando sobre la historia de fuego y el papel del hombre y la variación climática (Veblen et al. 1999; Veblen et al. 2003), el efecto de la variabilidad del clima sobre el establecimiento relacionado con la facilitación por arbustos nodrizas (Kitzberger et al. 2000). También el efecto de la severidad de incendios sobre la supervivencia de plántulas (Kitzberger et al. 2005a), la dinámica de bosques y disturbios a lo largo del gradiente ambiental de precipitación (Veblen et al. 1992a), la influencia espaciotemporal del clima sobre el establecimiento y el crecimiento (Villalba y Veblen 1997; Villalba 2002; Daniels y Veblen 2004), los factores que predisponen a la mortalidad episódica en árboles de su relación con sensibilidad climática (Villalba y Veblen 1998; Suarez et al. 2004), el efecto de posición y el sustrato en la regeneración de *Nothofagus pumilio* en claros del dosel (Heinemann y Kitzberger 2006), y la respuesta de las comunidades a la herbivoría en paisajes alterados por el fuego (Kitzberger et al. 2005b).

Este trabajo de tesis es el primero dedicado a analizar experimentalmente el efecto de las alteraciones climáticas sobre la trayectoria de sucesión de los BTSA

luego de haber sido afectados por el fuego. Además se hace una aproximación retrospectiva del efecto de la variación climática y algunos aspectos topográficos (orientación de las laderas) sobre la regeneración posfuego de especies arbóreas afectadas por incendios ocurridos durante el siglo XX.

1.4 Área de estudio y especies

Esta tesis fue realizada en el Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina (41°8' S, 71°19' O). La precipitación en esta región ocurre principalmente de abril a septiembre como nieve y lluvia, mientras que entre diciembre y febrero es usualmente seco. A esta latitud la precipitación disminuye abruptamente desde aproximadamente 4000 mm al año en el lado oeste de los Andes a menos de 500 mm a tan solo 80 km hacia el este (De Fina 1972). La composición de la vegetación cambia rápidamente a medida que disminuye la precipitación y declina la elevación desde la cordillera de los Andes a la estepa patagónica (Veblen et al. 1992a). En toda esta zona los bosques subalpinos deciduos de *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser (lenga), ocurren por encima de 1000-1100 m. En las áreas más húmedas los valles de bosque lluvioso son dominados por *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (coihue). En la parte intermedia del gradiente de precipitación, a menor elevación, *N. dombeyi* forma bosques méxicos monoespecíficos o rodales mixtos en la parte más seca junto a la conífera *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri (ciprés de la cordillera) y más hacia el este *A. chilensis* forma bosques relativamente abiertos. Al oeste y en las áreas centrales el sotobosque generalmente es dominado por densas y altas poblaciones de *Chusquea culeou* Desv. (caña colihue). A través del gradiente de precipitación oeste-este se encuentran matorrales altos y densos en sitios que son o no edáficamente aptos para el desarrollo de bosques altos. Los matorrales también se encuentran como comunidades

sucesionales que se desarrollan después de incendios ocurridos en áreas dominadas por especies arbóreas (Mermoz et al. 2005). A continuación de los incendios los bosques dominados por especies que se reproducen obligatoriamente por semillas (*N. pumilio*, *N. dombeyi* y/o *A. chilensis*), a veces son reemplazados por comunidades de arbustos dominadas por especies leñosas, incluyendo *C. culeou* que rebrotan vigorosamente después del fuego.

En esta región, los patrones de la vegetación son el resultado de disturbios como fuegos de origen natural o antropogénicos, la variabilidad climática y el impacto de herbívoros introducidos (Veblen et al. 1992a; Veblen et al. 1992b). Antes del asentamiento del hombre blanco en esta zona los incendios eran iniciados tanto por rayos como por el hombre aborigen. Durante el siglo XX, luego de un período de quemadas extensivas por parte de los asentamientos de colonos Euro-Argentinos, la frecuencia de fuegos declinó abruptamente a partir del abandono de esa práctica y la declaración de esta zona con el estatus de área protegida (Veblen et al. 1992b; Kitzberger 1994; Kitzberger y Veblen 1999). Con el establecimiento de la Administración del Parque Nacional Nahuel Huapi en 1920 se inició una política de supresión de los fuegos. Si bien esta medida evitó la continuación de los incendios intencionales, solo fue parcialmente efectiva en el control de los incendios probablemente debido a que las condiciones climáticas constituyen la principal influencia en el desarrollo de los incendios de gran tamaño (Kitzberger y Veblen 2003)

1.5 Objetivos, hipótesis y estructura de la tesis

Los objetivos de este trabajo son: 1) Analizar experimentalmente el efecto combinado del fuego, el clima y el ganado sobre la regeneración temprana de los bosques de *Nothofagus* y en las posibles trayectorias sucesionales que seguirá el

bosque durante su recuperación, 2) Determinar cómo ha sido el proceso de regeneración posfuego de especies arbóreas en bosques de *Nothofagus* y correlacionar el éxito de establecimiento con las condiciones climáticas posfuego y 3) Reconstruir la historia del proceso de regeneración posfuego de bosques *Nothofagus* en relación con la variabilidad climática y otros factores de sitio.

1.5.1 Hipótesis y predicciones

- I. Existe un efecto de la interacción entre clima alterado y herbivoría sobre la regeneración posfuego de especies arbóreas
 - La tasa de supervivencia de plántulas de especies arbóreas será menor en micrositios climáticamente disturbados que están sujetos a herbivoría comparados con micrositios alterados que excluyen a los herbívoro
- II. Las condiciones climáticas posdisturbio afectan la regeneración de especies arbóreas
 - Fuegos ocurridos en períodos desfavorables tenderán a mostrar falta de regeneración de especies arbóreas, mientras que fuegos ocurridos en períodos climáticamente favorables tenderán a mostrar regeneración
 - Períodos climáticamente desfavorables tendrán menor tasa de establecimiento de especies arbóreas que períodos favorables
 - La tasa de supervivencia de especies arbóreas en micrositios con el clima alterado desfavorablemente será menor respecto de micrositios no alterados
 - La tasa de supervivencia de especies arbóreas en micrositios con el clima alterado favorablemente será menor respecto de micrositios no alterados
- III. Factores de sitio como la orientación de las laderas afectan la regeneración de la vegetación arbórea

- En un mismo incendio las laderas más húmedas tendrán mejor regeneración que las de mayor exposición a la radiación solar

IV. Existe una influencia de la severidad del último fuego y el clima sobre el establecimiento de las especies arbóreas en los bosques de *Nothofagus*

- Incendios de menor severidad verán menos restringida su regeneración dentro de períodos climáticos desfavorables

1.5.2 Estructura de la tesis

Esta tesis esta organizada en cuatro capítulos de la siguiente manera: en el Capítulo I, se enmarca el efecto del clima y los disturbios sobre la vegetación, particularmente la importancia de la variabilidad climática y el fuego. También se pone en contexto las investigaciones sobre clima y disturbios realizadas en la región y se hace una descripción del área y las especies estudiadas.

El Capítulo II, se enfoca en el estudio experimental del efecto combinado de las modificaciones climáticas y la herbivoría sobre la supervivencia de las plántulas de las especies arbóreas afectadas por el fuego. También sobre otros aspectos como la riqueza y cobertura de las especies del sotobosque.

En el Capítulo III, se analiza de forma retrospectiva la regeneración posfuego de bosques de lenga y coihue y se relaciona con la variación climática estacional (primavera-verano) de la región y las condiciones topográficas o de sitio como la orientación de las laderas.

Finalmente el Capítulo IV, resume los principales resultados de este estudio descriptos en los capítulos II y III. Se hace una interpretación de estos resultados y sus posibles implicancias sobre la dinámica de los bosques de las especies estudiadas y a su vez sobre la estructura del paisaje planteando posibles escenarios según las condiciones climáticas y de disturbio. También se hacen algunas

sugerencias para el manejo y restauración de estos sistemas y sobre posibles líneas de investigación para el futuro.

1.6 Literatura citada

- Agee, J.K. y Smith, L. (1984) Subalpine tree re-establishment after fire in the Olympic Mountains, Washington. *Ecology*, **65**, 810-819.
- Alaback, P. y McClellan, M. (1993) Effect of global warming on managed coastal ecosystems of western North America. *Earth system response to global change: contrast between North and South America* (eds Mooney, H.A., Fuentes, E. y Kromberg, B.I.), pp. 299-327. Academic Press, New York.
- Archer, S. (1989) Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history? *The American Naturalist*, **134**, 545-561.
- Bergner, B., Johnstone, J. y Treseder, K.K. (2004) Experimental warming and burn severity alter soil CO₂ flux and soil functional groups in a recently burned boreal forest. *Global Change Biology*, **10**, 1996-2004.
- Bigler, C., Gavin, D.G., Gunning, C. y Veblen, T.T. (2007) Drought induces lagged tree mortality in a subalpine forest in the Rocky Mountains. *Oikos*, **116**, 1983-1994.
- Boose, E.R., Foster, D.R. y Fluet, F.M. (1994) Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs*, **64**, 369-400.
- Callaway, R.M. y Davis, F.W. (1993) Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in Coastal Central California. *Ecology*, **74**, 1567-1578.
- Chandler, C., Cheney, P., Thomas, P., Trabaud, L. y Williams, D. (1983) *Fire in forestry, Volume II: forest fire management and organization*. John Wiley & Sons, New York.
- Chapin, F.S.I., Jefferies, R.L., Reynolds, J.F., Shaver, G.R. y Svoboda, J. (1992) *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Chapin, F.S.I., Shaver, G.R., Giblin, A.E., Nadelhoffer, K.J. y Laundre, J.A. (1995) Response of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, **76**, 694-711.

- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119-1144.
- Covington, W.W. y Moore, M.M. (1994) Southwestern *Ponderosa* forest structure: changes since Euro-American settlement. *Journal of Forestry*, **42**, 39-47.
- Daniels, L.D. y Veblen, T.T. (2004) Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology*, **85**, 1284-1296.
- Davis, M.B. (1986) Climatic instability, time lags, and community disequilibrium. *Community Ecology* (eds Diamond, J. y Case, T.J.), pp. 269-284. Harper and Row, New York.
- De Fina, A.L. (1972) El clima de la región de los bosques Andino-Patagónicos. *La Región de Los Bosque Andino-Patagónico, sinopsis general* (ed Dimitri, M.), pp. 35-58. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires, Argentina.
- DeBano, L.F., Rice, R.M. y Conrad, C.R. (1979) Soil heating in chaparral fires: effect on soil properties, plant nutrients, erosion, and runoff. United States Forest Service. Research paper PSW-145.
- Dieterich, J.H. y Swetnam, T.W. (1984) Dendrochronology of a fire-scarred ponderosa pine. *Forest Science*, **30**, 238-247.
- Fastie, C.L. (1995) Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, **76**, 1899-1916.
- Finegan, B. (1996) Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *TREE*, **11**, 119-124.
- Foster, D.R. (1988a) Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire, U S A. *Journal of Ecology*, **76**, 105-134.
- Foster, D.R. (1988b) Species and stand response to catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **76**, 135-151.
- Frelich, L.E. y Lorimer, C.G. (1991) A simulation of landscape-level stand dynamics in the northern hardwood region. *Journal of Ecology*, **79**, 223-234.
- Gardner, R.H., Hargrove, W.W., Turner, M.G. y Romme, W.H. (1996) Climate change, disturbances and landscape dynamics. *Global change and terrestrial ecosystems* (eds Walker, B. y Steffen, W.), pp. 149-172. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- González, M.E. y Veblen, T.T. (2006) Climatic influences on fire in *Araucaria araucana-Nothofagus* forests in the Andean cordillera of South-central Chile. *Ecoscience*, **13**, 342-350.
- Graham, R.L., Turner, M.G. y Dale, V.H. (1990) How increasing CO₂ and climate change affect forests at many spatial and temporal scales, there will be forest responses that will be affected by human activities. *BioScience*, **40**, 575-587.
- Green, D.G. (1989) Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio*, **82**, 139-153.
- Halpern, C.B. (1989) Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology*, **70**, 704-720.
- Hartshorn, G.S. (1980) Neotropical forest dynamics. *Biotropica Supplement: Tropical Succession*, **12**, 23-30.
- Hassan, M.A. y West, N.E. (1986) Dynamics of soil seeds pools in burned and unburned sagebrush semi-deserts. *Ecology*, **67**, 269-272.
- Heinemann, K. y Kitzberger, T. (2006) Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography*, **33**, 1357-1367.
- Henry, G.H.R. y Molau, U. (1997) Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Biology*, **3**, 1-9.
- Hollister, R., Webber, P. y Tweedie, C. (2005) The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming: differences between short- and long-term responses. *Global Change Biology*, **11**, 525-536.
- Hollister, R.D. y Webber, P.J. (2000) Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem. *Global Change Biology*, **6**, 835-842.
- IFONA (1984) Pre-carta forestal nacional de Tierra del Fuego. Tierra del Fuego, Argentina.
- IPCC (2007) Cambio climático 2007: informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al cuarto informe de evaluación del grupo intergubernamental de expertos sobre el cambio climático. (eds Pachauri, R.K. y Reisinger, A.), pp. 104. IPCC, Ginebra, Suiza.
- Johnson, E.A. y Wowchuk, D.R. (1993) Wildfires in the southern Canadian Rocky Mountains and their relationship to mid-tropospheric anomalies. *Canadian Journal of Forest Research*, **23**, 1213-1222.

- Jones, M.H., Bay, C. y Nordenhall, U. (1997) Effects of experimental warming on arctic willows (*Salix spp.*): a comparison of responses from the Canadian High Arctic, Alaskan Arctic, and Swedish Subarctic. *Global Change Biology*, **3**, 55-60.
- Karl, T.R., Nicholls, N. y Gregory, J. (1997) The coming climate. *Scientific American*, **276**, 54-59.
- Kitzberger, T. (1994) Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe gradient: stand and landscape response. PhD. Thesis, University of Colorado, Boulder, Colorado, USA.
- Kitzberger, T., Brown, P.M., Heyerdahl, E.K., Swetnam, T.W. y Veblen, T.T. (2007) Contingent Pacific-Atlantic Ocean influence on multi-century wildfire synchrony over western North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 543-548.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Heinemann, K. y Mazzarino, M.J. (2005a) Effects of fire severity in a North Patagonian subalpine forest. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 5-12.
- Kitzberger, T., Raffaele, E. y Veblen, T.T. (2005b) Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range & Forrage Science*, **22**, 85-91.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. y Veblen, T.T. (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, **81**, 1914-1924.
- Kitzberger, T., Swetnam, T.W. y Veblen, T.T. (2001) Inter-hemispheric synchrony of forest fires and the El Niño-Southern Oscillation. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 315-326.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (1997) Influences of humans and ENSO on fire history of *Austrocedrus chilensis* woodlands in northern Patagonia. *Ecoscience*, **4**, 508-520.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (1999) Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology*, **14**, 1-15.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2003) Influences of climate on fire in northern Patagonia, Argentina. *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas* (eds Veblen, T.T., Baker, W.L., Montenegro, G. y Swetnam, T.W.), pp. 296–321. Springer-Verlag, New York.

- Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Villalba, R. (1997) Climatic influences on fire regimes along a rain forest - to - xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography*, **24**, 35-47.
- Körner, C. (1996) the responses of complex multispecies system to elevated CO₂. *Global changes and terrestrial ecosystem* (eds Walkers, B. y Steffen, W.), pp. 20-42. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Larsen, C.P.S. y MacDonald, G.M. (1998) An 840-year record of fire and vegetation in a boreal white spruce forest. *Ecology*, **79**, 106-118.
- Lloyd, A.H. y Graumlich, L.J. (1997) Holocene dynamics of treeline forests in the Sierra Nevada. *Ecology*, **78**, 1199-1210.
- Loik, M.E., Still, C.J., Huxman, T.E. y Harte, J. (2004) In situ photosynthetic freezing tolerance for plants exposed to a global warming manipulation in the Rocky Mountains, Colorado, USA. *New Phytologist*, **162**, 331-341.
- Luo, Y., Wan, S., Hui, D. y Wallace, L.L. (2001) Acclimatization of soil respirations to warming in a tall grass prairie. *Nature*, **413**, 622-625.
- Malanson, G.P. (1984) Intensity as a third factor of disturbance regime and its effect on species diversity. *Oikos*, **43**, 411-412.
- Malanson, G.P. y Trabaud, L. (1988) Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. *Journal of Ecology*, **76**, 351-365.
- Marion, G.M., Henry, G.H.R., Freckman, D.W., Johnstone, J., Jones, G., Jones, M.H., Levesque, E., Molau, U., Molgaard, P., Parsons, A.N., Svoboda, J. y Virginia, R.A. (1997) Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, **3**, 20-32.
- Maxwell, B. (1992) Arctic climate: potential for change under global warming. *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. (eds Shapin III, F.S., Jefferies, R.L., Reynolds, J.F., Shaver, G.R. y Svoboda, J.), pp. 11-34. Academic Press, San Diego, California.
- McCullough, D., G., Werner, R., A. y Neumann, D. (1998) Fire and insects in northern and boreal forest ecosystems of North America. *Annual Review of Entomology*, **43**, 107-127.
- Meentemeyer, V. (1978) Macroclimatic and lignin control of litter decompositions rates. *Ecology*, **59**, 465-472.

- Mermoz, M., Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2005) Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in patagonian forest and shrublands. *Ecology*, **86**, 2705-2715.
- Miller, T.E. (1982) Community diversity and interactions between the size and frequency of disturbance. *The American Naturalist*, **120**, 533-536.
- Minnich, R.A. y Chou, Y.H. (1997) Wildland fire patch dynamics in the chaparral of southern California and northern Baja California. *International Journal of Wildland Fire*, **7**, 221-248.
- Molau, U. (1997) Responses to natural climatic variation and experimental warming in two tundra plant species with contrasting life forms: *Cassiope tetragona* and *Ranunculus nivalis*. *Global Change Biology*, **3**, 97-107.
- Molgaard, P. y Christensen, K. (1997) Response to experimental warming in a population of *Papaver radicum* in Greenland. *Global Change Biology*, **3**, 116-124.
- Noble, I.R. y Slatyer, R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, **43**, 5-21.
- Overpeck, J.T., Rind, D. y Goldberg, R. (1990) Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, **343**, 51-53.
- Pederson, B.S. (1998) The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior death. *Ecology*, **79**, 79-93.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. (1980) Succession: a population process. *Vegetatio*, **43**, 131-140.
- Peterson, C.J. y Pickett, S.T.A. (1995) Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology*, **76**, 763-774.
- Pickett, S.T.A. (1976) Succession: an evolutionary interpretation. *The American Naturalist*, **110**, 107-119.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. y Armesto, J.J. (1987) A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, **69**, 109-114.
- Price, C. y Rind, D. (1994) The impact of a 2xCO₂ climate on lightning-caused fires. *Journal of Climate*, **7**, 1484-1494.
- Raffa, K.F., Aukema, B.H., Bentz, B.J., Carroll, A.L., Hicke, J.A., Turner, M.G. y Romme, W.H. (2008) Cross-scale drivers of natural disturbances prone to

- anthropogenic amplification: the dynamics of bark beetle eruptions. *BioScience*, **58**, 501-517.
- Raffaele, E. y Veblen, T.T. (2001) Effect of cattle grazing on early postfire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *Natural Areas Journal*, **21**, 243-249.
- Richardson, S.J., Malcom, C.P., Andrew, A.N. y Hartley, S.E. (2002) How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub-Arctic heath. *Journal of Ecology* **90**, 544-556.
- Rustad, L.E., Campbell, J.L., Marion, G.M., Norby, R.J., Michell, M.J., Hartley, A.E., Cornelissen, J.H.C., Gurevitch, J. y GCTE-NEWS (2001) A meta-analysis of the response of soil respirations, net nitrogen mineralization and aboveground plant growth to experimental warming. *Oecologia*, **126**, 543-562.
- Shaver, G.R., Billings, W.D., Chapin, F.S.I., Giblin, A.E., Nadelhofer, K.J., Oechel, W.C. y Rastetter E.B. (1992) Global change and the carbon balance of arctic ecosystems. *Bioscience* **42**, 433-441.
- Schoennagel, T., Veblen, T.T., Kulakowski, D. y Holz, A. (2007) Multidecadal climate variability and climate interactions affect subalpine fire occurrence, western Colorado (USA). *Ecology*, **88**, 2891-2902.
- Suarez, M.L., Ghermandi, L. y Kitzberger, T. (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus*-site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, **92**, 954-966.
- Swetnam, T.W., Allen, C.D. y Betancourt, J.L. (1999) Applied historical ecology using the past to manage for the future. *Ecological Applications*, **9**, 1189-1206.
- Swetnam, T.W. y Betancourt, J.L. (1990) Fire-southern oscillation relations in the southwestern United States. *Science*, **249**, 1017-1020.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T. y Lara, A. (1992a) Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonia shrubland. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 507-520.
- Veblen, T.T., Hadley, K.S., Nel, E.M., Kitzberger, T., Reid, M. y Villalba, R. (1994) Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountain subalpine forest. *Journal of Ecology*, **82**, 125-135.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Raffaele, E. y Lorenz, D.C. (2003) Fire history and vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Fire and climatic change*

- in temperate ecosystems of the western Americas* (eds Veblen, T.T., Baker, W.L., Montenegro, G. y Swetnam, T.W.). Ecological Studies 160. Springer-Verlag, New York, New York, USA.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R. y Donnegan, J. (1999) Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs*, **69**, 47-67.
- Veblen, T.T. y Lorenz, D.C. (1987) Post-fire stand development of *Austrocedrus-*Nothofagus** forests in northern Patagonia. *Vegetatio*, **71**, 113-126.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C. y Kitzberger, T. (1992b) Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology*, **6**, 71-83.
- Vera, C., Silvestri, G., Liebmann, B. y Gonzalez, P. (2006) Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophysical Research Letter*, **33**, L13707, doi:10.1029/2006GL025759.
- Villalba, R., Lara, A., Boninsegna, J.A., Masiokas, M., Delgado, S., Aravena, J.C., Roig, F.A., Schmelter, A., Wolodarsky, A. y Ripalta, A. (2003) Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change*, **59**, 177-232.
- Villalba, R. (2002) Influencias climáticas en la dinámica forestal del ecotono bosque-estepa en el norte de Patagonia. *Boletín IANIGLA 1973-2002*, 19-23.
- Villalba, R. y Veblen, T.T. (1997) Regional patterns of tree population age structure in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology*, **85**, 113-124.
- Villalba, R. y Veblen, T.T. (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, **79**, 2624-2640.
- Walker, M.D., Webber, P.J., Arnold, E.H. y Ebert-May, D. (1994) Effects of interannual climate variation on aboveground phytomass in alpine vegetation. *Ecology*, **75**, 393-408.
- Westerling, A.L., Hidalgo, H.G., Cayan, D.R. y Swetnam, T.W. (2006) Warming and earlier spring increase western U.S. forest wildfire activity. *Science*, **313**, 940-943.
- White, P.S. y Jentsch, A. (2001) The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany: Genetics, Physiology*,

Systematics, Ecology. (eds Esser, K., Luttge, U., Kadereit, J.W. y Beyschlag, W.), pp. 550. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Woodwell, G.M., Mackenzie, F.T., Houghton, R.A., Apps, M.J., Gorham, E. y Davidson, E.A. (1995) Will the warming feed the warming? *In Biotic feedbacks in the global climatic system* (eds Woodwell, G.M. y Mackenzie, F.T.), pp. 393-411. Oxford University Press, New York.

CAPITULO II

2 Efecto del clima experimentalmente alterado y el ganado en la regeneración posfuego de bosques del noroeste de la Patagonia, Argentina

2.1 Introducción

En el contexto de calentamiento global, probablemente los disturbios sensibles al clima tales como el fuego juegan un papel determinante en los futuros patrones y trayectorias de los paisajes (Franklin et al. 1992). En los sistemas boscosos, bajo diferentes condiciones climáticas, el fuego podría acelerar el cambio hacia nuevos ensamblajes de especies debido a la sensibilidad de la regeneración de los árboles ante los factores climáticos (Brubaker 1986; Dunwiddie 1986); por ejemplo, debido a que en las especies de plantas longevas la mayoría de las etapas del inicio de su ciclo de vida son sensibles al clima (Harper 1977), generalmente poco después de que el disturbio ha liberado los recursos en el bosque. Por esta razón, mientras las etapas de clímax pueden estar temporalmente fuera del equilibrio, las etapas tempranas posdisturbio actuarían como agentes de recambio de las nuevas condiciones climáticas, induciendo súbitamente a mayores cambios en las comunidades (Brubaker 1986; Dunwiddie 1986). Por consiguiente, aunque la estructura y composición de los bosques maduros puede responder lentamente a los nuevos regímenes climáticos, los patrones de regeneración de árboles después de un disturbio de amplia escala podrían ser más sensibles a las variaciones climáticas. La importancia de las condiciones climáticas en los cambios de los patrones de regeneración posfuego ha sido ampliamente reconocida (Davis et al. 1986; Overpeck et al. 1990) pero hay pocos estudios enfocados en cómo las condiciones climáticas afectan la regeneración posfuego de los árboles (pero ver Landhäusser y Wein 1993).

Es notorio que, a pesar del amplio reconocimiento de la interacción entre disturbios y la variación climática en las trayectorias sucesionales, los ecólogos generalmente tienden a analizar las respuestas al clima principalmente en

vegetación no disturbada. Lo hacen a través de aproximaciones retrospectivas bajo las condiciones climáticas cambiantes del pasado tanto a nivel altitudinal, latitudinal, límites arbóreos ecotonaes (Kullman 1981; Payette y Gagnon 1985; Brubaker 1986; Villalba y Veblen 1998; Savage y Mast 2005; Kullman 2007) o por medio de la manipulación experimental del clima o la atmósfera (Hanson et al. 1995; Nepstad et al. 2002). Raramente se hacen estudios combinando cambios inducidos por disturbios tales como fuegos severos con cambios en las condiciones climáticas posdisturbio (Landhäusser y Wein 1993) y no se conocen estudios que analicen el reclutamiento posfuego bajo condiciones climáticas manipuladas experimentalmente.

En muchos ecosistemas es difícil separar el efecto de la variación climática de la influencia de los cambios en el uso de la tierra tales como la ganadería (Peters et al. 2006) los cuales son también las principales fuerzas que producen los cambios ambientales a nivel global (Sala et al. 2000). La herbivoría, especialmente por ganado, es reconocida como una de las principales fuerzas que determinan las trayectorias de la vegetación posfuego (Fuhlendorf y Smeins 1997; Vandvik et al. 2005). Análogamente, se cree que los patrones posdisturbio de la herbivoría son una influencia clave en los cambios futuros de la vegetación bajo condiciones climáticas alteradas (Lenihan et al. 1998; Keane et al. 1999; Schmoldt et al. 1999). Sin embargo, faltan estudios empíricos que consideren simultáneamente los efectos de la herbivoría y la variación climática sobre los cambios en los patrones de la vegetación después de un incendio.

En el noroeste de la Patagonia, investigaciones previas muestran que la relación sinérgica entre fuego y pastoreo por vacas son factores determinantes de la dinámica de la vegetación a una escala espacial amplia (Kitzberger et al. 2005a) y

también a escala local (Gowda y Raffaele 2004; Blackhall et al. 2008). En estos paisajes, estudios previos también han documentado profundos efectos ecológicos de la variabilidad climática, incluso una marcada tendencia hacia el calentamiento y condiciones de sequía durante el final del siglo XX, que específicamente incluye efectos en los ecosistemas boscosos mediados a través de cambios en la severidad de los fuegos (Kitzberger et al. 2005b), en la magnitud de los incendios (Kitzberger y Veblen 1999) y en el control del comportamiento de los fuegos en los paisajes (Mermoz et al. 2005). Otros estudios basados en la reconstrucción de anillos de árboles (Villalba y Veblen 1998; Daniels y Veblen 2003) y experimentos con plántulas aplicando riego (Kitzberger et al. 2000) han documentado la importancia de la variación anual de la temperatura y la humedad para la supervivencia y el establecimiento de las plántulas tanto cerca del límite inferior de la vegetación arbórea (el ecotono bosque-estepa) como en el límite superior (en el ecotono bosque-tundra). Sin embargo, los efectos potencialmente sinérgicos de la variación climática y la herbivoría por ganado sobre la regeneración de los árboles en ambientes boscosos recientemente quemados no han sido previamente estudiados.

Para cumplir los objetivos de la presente sección de la tesis, se aprovechó la ocurrencia de un incendio severo sucedido en 1999 para examinar experimentalmente cómo la variación en la humedad, la temperatura y la herbivoría por vacas afecta los patrones de regeneración de las tres principales especies arbóreas de esta región. Específicamente se examinó el efecto del riego (disponibilidad de agua), el incremento de la temperatura y la herbivoría sobre la supervivencia y crecimiento de plántulas de las tres principales especies arbóreas. Además, cómo estos factores influyen en cada hábitat sobre las características del sotobosque durante las etapas temprana de sucesión posfuego.

2.2 Materiales y método

2.2.1 Área de estudio y especies

Este trabajo fue realizado en el Parque Nacional Nahuel Huapi durante dos temporadas de crecimiento (2002-2003 y 2003-2004), en dos sitios severamente quemados por un mismo incendio ocurrido en el enero de 1999. Los sitios están localizados en el Lago los Moscos (LM, 41°21'65"S, 71°38'54"; 950 m) y en el Cerro Donat (CD, 41°26'19"S, 71°36'18"O; 1250 m). La precipitación en el área de estudio está estacionalmente distribuida, ocurre principalmente de abril a septiembre, como nieve y lluvia, mientras que durante diciembre y febrero es usualmente seco. A esta latitud (41°), la precipitación media decrece abruptamente de cerca de 4000 mm/año en el lado oeste de los Andes a menos de 500 mm/año con sólo moverse 80 Km al este (De Fina 1972). La composición de especies vegetales cambia gradualmente del oeste al este con la disminución de la precipitación, y también disminuye la altitud pasando de la Cordillera de los Andes a las planicies patagónicas (Veblen et al. 1992). En esta área, por encima de los 1000-1100 m se encuentran los bosques subalpinos de la especie decidua *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser. En las áreas más húmedas y bajas hay bosques lluviosos dominados principalmente por la especie siempreverde *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst., y en la parte intermedia del gradiente de precipitación, a bajas altitudes, *N. dombeyi* forma bosques méxicos monoespecíficos o bosques mixtos junto con la conífera *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. & Bizzarri en los sitios más secos; en las áreas localizadas más hacia el este *A. chilensis* forma bosques relativamente abiertos mezclados con matorrales. En los bosques del oeste y el área central del gradiente el sotobosque está dominado principalmente por poblaciones densas y altas del bambú *Chusquea culeou* Desv. También ocurren altos y densos matorrales

a través del gradiente de precipitación oeste-este en los sitios que no son edáficamente aptos para el desarrollo de bosques de especies arbóreas y en comunidades sucesionales que se están desarrollando en lugares donde había un bosque que fue afectado por el fuego (Mermoz et al. 2005). Seguido de los incendios, los bosques compuestos por las especies arbóreas que obligatoriamente se reproducen por semillas (ej. *N. dombeyi*, *N. pumilio* y *Austrocedrus*) a veces son remplazados por comunidades de matorrales dominadas por especies leñosas, incluyendo *C. culeou*, que rebrota vigorosamente después de los incendios.

En los sitios del estudio la precipitación media es de 1700 mm/año y de 400 mm durante la estación de crecimiento (octubre-marzo) (Barros et al. 1983). Antes de ocurrir el incendio, en las áreas estudiadas existían cuatro tipos de vegetación: un tipo en el Cerro Donat compuesto por un bosque subalpino dominado por la especie decidua *Nothofagus pumilio* y tres tipos en el Lago los Moscos: 1) un bosque siempre verde dominado por *Nothofagus dombeyi*, típicamente acompañado de un denso sotobosque de *C. culeou*; 2) un bosque mixto de *N. dombeyi* y la conífera también siempreverde *A. chilensis* (ver más detalles en Gallopín 1978) y 3) un matorral mixto dominado por especies arbustivas como *Nothofagus antarctica*, *Schinus patagonica*, *Diostea juncea*, *Embothrium coccineum* y *Lomatia hirsuta*.

En este estudio fueron seleccionados cuatro sitios posfuego homogéneamente quemados durante un severo incendio de aproximadamente 4960 ha de extensión ocurrido en enero de 1999. Este disturbio afectó a los cuatro tipos de comunidades de plantas mencionados arriba y que llamaré de aquí en más (hábitats de: *Nothofagus pumilio*, *N. dombeyi*, *Austrocedrus chilensis* y matorral) los cuales fueron seleccionados para colocar clausuras permanentes de 25 x 25 m (alambrados para impedir la entrada de ganado), junto a las clausuras también se

demarcaron áreas control, no clausuradas, del mismo tamaño a las cuales podía acceder el ganado libremente. En cada uno de los hábitats se colocaron cuatro áreas experimentales (parcelas principales) constituidas por la clausura y su control no clausurado. De esta manera la clausura y su control constituían un diseño experimental pareado (Sokal y Rohlf 1981). Dentro de cada parcela principal fueron colocadas ocho subparcelas de 2 m² de área, cuatro dentro de las clausuras y cuatro fuera de ellas, totalizando 128 unidades experimentales en los cuatro hábitats.

El agua y la temperatura fueron experimentalmente manipuladas en las subparcelas (ver detalles más adelante) en cada hábitat fue aplicado un diseño experimental factorial de parcelas divididas (Potvin 1993) con 4 parcelas principales o réplicas, un factor de la parcela principal con dos niveles (clausurado y no clausurado) y 2 factores de la subparcela (riego y temperatura elevada) con dos niveles cada uno. Durante los experimentos, los tratamientos (factores de la subparcela) riego y/o temperatura fueron aplicados de la siguiente manera: i) sólo riego, ii) sólo temperatura, iii) riego más temperatura y iv) control (si manipulación de riego ni de temperatura). El factor riego tuvo dos niveles: 1) con riego y 2) sin riego. El factor temperatura constó de dos niveles: 1) temperatura elevada por medio de cámaras hexagonales de techo abierto "open top chamber" (de aquí en más OTC; ver detalles a continuación) que funcionaban como microinvernaderos portátiles, y 2) temperatura ambiente (parcelas sin OTC).

El agua fue manipulada por medio un sistema de riego automatizado; 64 microaspersores fueron colocados en las unidades experimentales a las que correspondía aplicar agua, este tratamiento duplicaba la media histórica de agua caída durante la estación de crecimiento (de octubre a marzo), en total se agregaron aproximadamente 450 mm de agua durante cada estación de crecimiento. La

temperatura fue incrementada por medio de 64 cámaras hexagonales OTC fabricadas con policarbonato transparente de 3 mm con protección UV en ambas caras, las cuales producían un incremento promedio de la temperatura del aire de 2,2 °C (Fig. 1; ver más detalles en Hollister y Webber, 2000). El sistema de riego fue desactivado y las cámaras retiradas de las parcelas experimentales durante el invierno para evitar daños por la nieve y para que los roedores e insectos no los usaran como refugios afectando a las plántulas.

Resumiendo, los tratamientos simularon a escala experimental alteraciones de dos variables climáticas (precipitación y temperatura) sobre el establecimiento posfuego de plántulas de especies arbóreas. Al mismo tiempo que era duplicada la disponibilidad de agua fue incrementada la temperatura aproximadamente 2 °C durante la estación de crecimiento. También se usaron clausuras contra ganado y su control para evaluar el efecto del pastoreo sobre la supervivencia de las plántulas transplantadas y sobre la recuperación de la vegetación del sotobosque en los cuatro hábitats recientemente incendiados.

En cada subparcela entre 15 y 20 plántulas de las especies de árboles más relevantes de cada hábitat fueron plantadas durante octubre de 2002 (cohorte 2002). En el hábitat de matorral no se plantó ninguna especie debido a la dificultad de conseguir plántulas de las especies dominantes en el campo y la escasez de germinación de sus semillas, por lo tanto en este hábitat sólo fueron evaluados los cambios en cobertura del sotobosque. Las plántulas de *N. pumilio* y *N. dombeyi* fueron obtenidas de regeneración natural de bosques cercanos a los sitios de estudio y las plántulas de *A. chilensis* fueron producidas en invernadero a partir de semillas colectadas en bosques de la zona.



Figura 1: Imagen con dimensiones de una de las 64 cámaras hexagonales de techo abierto (OTCs) usadas para incrementar la temperatura en los experimentos de campo colocada en un bosque incendiado de *Nothofagus pumilio*. Nótese el conducto de riego que alimenta un microaspersor central a la parcela.

Las plántulas de *N. pumilio* al momento de iniciar los experimentos tenían dos años de edad, mientras que las de *N. dombeyi* y *A. chilensis* tenían dos meses de edad. Las plántulas obtenidas del campo, antes de ser plantadas en las parcelas experimentales, fueron repicadas en macetas de polietileno y aclimatadas durante un mes en el invernadero. Debido a la baja supervivencia de las plántulas de *N. dombeyi* y *A. chilensis* después del primer año (0-10%); siguiendo el mismo protocolo antes descrito, una segunda cohorte de plántulas de *N. dombeyi* y *A. chilensis*, excluyendo a *N. pumilio*, fue plantada en las mismas parcelas experimentales en octubre de 2003 (cohorte 2003) para asegurar datos de un segundo año de supervivencia.

La supervivencia de las plántulas fue monitoreada mensualmente desde que fueron plantadas y el porcentaje de supervivencia fue anualmente calculado.

También, al final del estudio las plántulas de las dos cohortes (2002 y 2003) fueron cosechadas y secadas en forma separada por plántula y por cohorte, en estufa eléctrica durante 48 hrs. a 60 °C, para obtener el peso seco total por plántula para cada tratamiento. Estos datos permitieron estimar el crecimiento de las plántulas bajo las distintas condiciones según los tratamientos aplicados.

Para probar posibles efectos de los tratamientos sobre la comunidad de plantas vasculares del sotobosque, se registró la cobertura y riqueza (número de especies) de plantas en cada parcela experimental de 2 m², para los análisis estadísticos las variables dependientes fueron calculadas por año como la cobertura total (cobertura) por subparcela y el número total de especies (riqueza) por parcela de 2 m². Finalmente, para determinar el efecto de las alteraciones experimentales del clima y el ganado sobre la productividad de plantas vasculares del sotobosque, en cada subparcela fue muestreada una microparcela de 20 x 20 cm, toda la biomasa aérea fue cosechada anualmente en el 2003 y 2004; el material vegetal obtenido fue secado en una estufa eléctrica (72 hrs. a 70 °C y pesado).

Doce sensores de temperatura y humedad relativa fueron colocados de noviembre a abril durante los experimentos, a 5 cm. sobre la superficie del suelo, en distintos subparcelas para registrar la temperatura (Temp.) y la humedad relativa (RH) tanto dentro de las OTC como afuera, también en las subparcelas regadas, no regadas y en los controles. Los sensores de temperatura y humedad HOBO[®] TMC6-HA estaban conectados a colectores de datos HOBO[®] H8, almacenando los datos en memorias EEPROM no volátiles. Las lecturas de temperatura y humedad relativa del aire fueron tomadas a intervalos de 2 horas. Los períodos de temperatura diurna

(08:00-20:00) y nocturna (21:00-07:00) fueron registrados diariamente en las subparcelas con los distintos tratamientos y promediados por intervalos de dos horas (Fig. 2).

La radiación solar incidente en cada parcela fue estimada a partir de fotografías hemisféricas (Rich 1990) tomadas en cada una de las 128 subparcelas (96 con plántulas y 32 de matorral sin plántulas). Dos fotografías por cada parcela experimental fueron tomadas a nivel del suelo usando una cámara digital (CoolPix 995 digital camera, Nikon, Japón) nivelada horizontalmente apuntando al cenit, se usó una lente convexa calibrada tipo ojo de pez (FCE8, Nikon) con campo de visión de 180°. Todas las fotografías fueron tomadas en horas del día cuando el sol estaba siendo bloqueado por nubes para asegurar una iluminación homogénea del dosel del sotobosque y asegurar así un contraste correcto entre el dosel de la vegetación y el cielo. Las fotografías fueron analizadas usando el programa para análisis de imágenes hemisféricas WinSCANOPY™ versión 2003b,c; estimando los siguientes grupos de parámetros: 1) fracción de Factor Directo de Sitios (DSF, por sus siglas en inglés) y Factor Indirecto de Sitio (ISF), los cuales son definidos como la proporción de radiación directa y difusa recibida por encima y por debajo del dosel (Rich 1990); 2) Índice de Área Foliar efectiva (LAI), estimada como la mitad del área foliar total por unidad del área de superficie del suelo donde están creciendo las plantas, basado en el ángulo de distribución elipsoidal de las hojas; y 3) el promedio durante la estación de crecimiento de la densidad de flujo fotosintéticamente activo directo e indirecto. Todos estos parámetros estimados, relacionados con la luz, estaban altamente correlacionados con el DSF, por lo tanto el DSF fue usado para los análisis estadísticos (ANCOVAS) como una covariable del efecto de los tratamientos

cuando resultó significativa dentro del modelo analizado. Cuando la covariable resultó no significativa en los ANCOVAs se obvió y se realizaron ANOVAs.

2.2.2 Análisis estadísticos

Modelos Lineales Generales (GLM) fueron usados para realizar los análisis de varianza (ANOVAs) y análisis de covarianza ANCOVAs aplicados de acuerdo con un diseño experimental de parcelas divididas. El objetivo de realizar los ANOVAs y ANCOVAs fue probar el efecto de los tratamientos aplicados sobre el porcentaje de supervivencia y el incremento de la biomasa (peso seco) de las plántulas de las tres especies arbóreas plantadas. Análisis de varianza de mediciones repetidas fueron realizados para analizar la cobertura total y la riqueza de especies de las plantas vasculares del sotobosque en las subparcelas durante dos temporadas de crecimiento (2002 al 2004). También para analizar los cambios en la biomasa (peso seco) de planta vasculares del sotobosque en micro parcelas de 20x20 cm durante dos años 2003 y 2004.

2.3 Resultados

El funcionamiento de las cámaras OTC usadas para modificar la temperatura fue efectivo. La Figura 2 muestra la temperatura del aire dentro y fuera de las cámaras OTC durante el día (08:00-20:00) y la noche (21:00-07:00). La temperatura media del aire dentro de las OTC incrementó 2,16 °C durante el día y 0,05 °C durante la noche con respecto de la temperatura en las parcelas control, también se redujo la humedad relativa cerca del 10% (Fig. 2). Durante el día ocurrieron las mayores diferencias en las temperaturas entre las cámaras OTC y los controles, coincidiendo con las horas de más baja humedad relativa (Fig. 2).

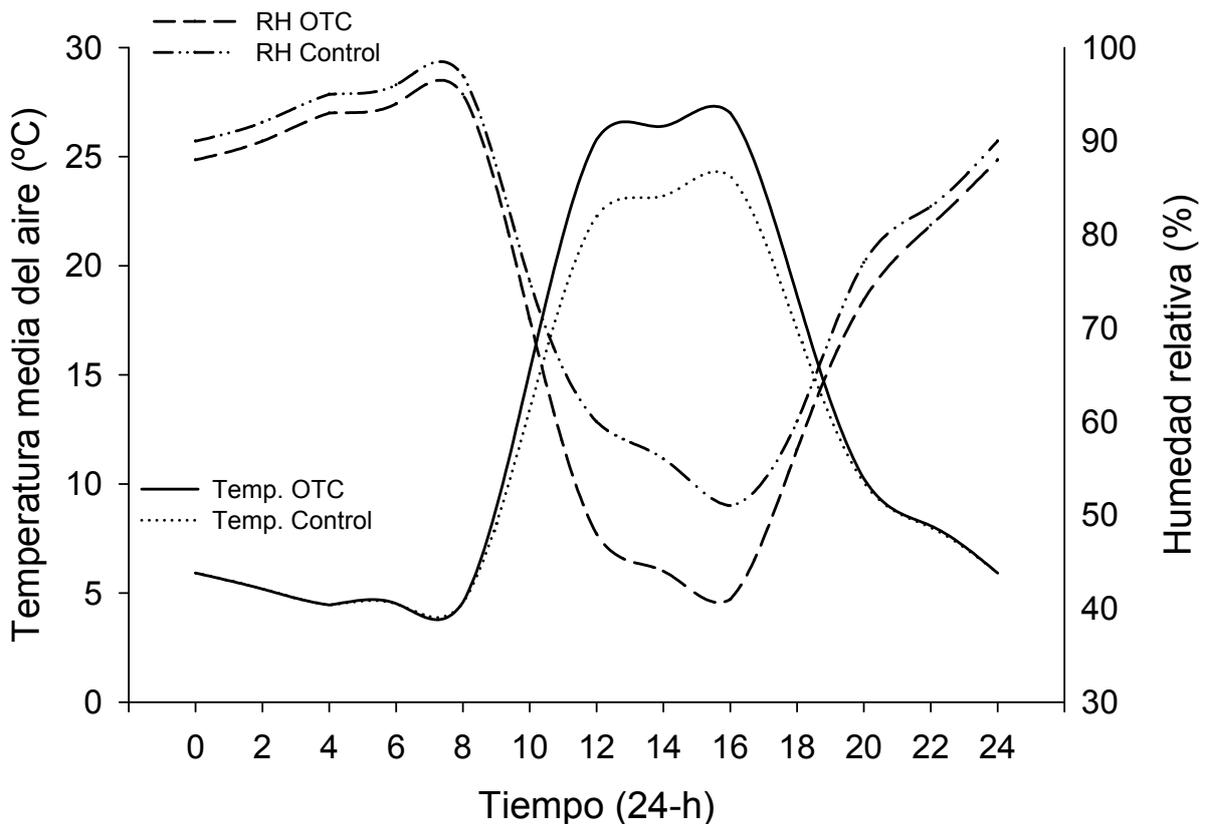


Figura 2: Temperatura media del aire (Temp.) y humedad relativa (RH), medidas durante el día (08:00-20:00) y la noche (21:00-07:00) a 5 cm del suelo. Se muestran las mediciones diarias desde noviembre hasta abril de 2003 promediadas cada 2 hrs.

2.3.1 Efecto sinérgico del riego, el incremento de la temperatura y la herbivoría sobre las plántulas de especies arbóreas

Las diferentes especies plantadas en los distintos hábitats mostraron patrones específicos en la supervivencia (Figura 3). Las tres especies estudiadas muestran las menores tasas de supervivencia durante el primer año, después de un año la supervivencia incrementa y las plántulas más viejas evidencian relativamente menor mortalidad (ver *N. pumilio* en la Figura 3). Las curvas de supervivencia mostraron diferencias entre las clausuras y las parcelas pastoreadas; pero en ambas la mayor supervivencia ocurrió cuando se aplicó agua (Figura 3). En las plántulas de la

cohorte 2002 la supervivencia incrementó en las parcelas regadas (Figura 3), pero hubo una interacción significativa con las clausuras (sin pastoreo) ($R \times C$, $P < 0,05$; Tabla 1). Se encontró significativamente mayor supervivencia cuando se aplicó agua; y este incremento en la supervivencia fue recurrente e independiente de la especie y de la cohorte analizada. Las mayores diferencias fueron encontradas en *N. pumilio* donde el agua incremento la supervivencia significativamente ($P < 0,01$; Tabla 1), pasando de 58 a 88% en las parcelas clausuradas, y de 26 a 83% en las parcelas no clausuradas (Figura 3). En las parcelas regadas de *A. chilensis* la supervivencia incrementó de 0 a 15% en las parcelas clausuradas y de 0 a 20% en las parcelas no clausuradas, mientras que en *N. dombeyi* la supervivencia incrementó de 0 a 4% en las clausuras y de 0 a 20% fuera de las clausuras (Fig. 3).

En general, el pastoreo amplificó las diferencias en la supervivencia en todas las especies de árboles entre las plántulas regadas y no regadas (Fig. 3). Sin embargo, el efecto del pastoreo fue distinto según cada especie. Para *N. pumilio*, el pastoreo disminuyó la supervivencia en las parcelas no regadas. En cambio en *N. dombeyi* y *A. chilensis*, el pastoreo incrementó la supervivencia de las plántulas en las parcelas regadas (Fig. 3). En la cohorte 2002, las tres especies de árboles mostraron un efectos significativo del riego ($P < 0,05$) lo cual resultó en el mayor incremento de la supervivencia de las plántulas (Tabla 1, Fig. 3). Para las plántulas de la cohorte 2003, el riego produjo un incremento significativo ($P < 0,01$) en la supervivencia de las plántulas de las dos especies analizadas (*N. dombeyi* y *A. chilensis*; Tabla 1). El riego incrementó la supervivencia de *N. dombeyi* de 10% en las parcelas no regadas a 84% en las regadas, mientras que en *A. chilensis* la supervivencia de las plántulas incrementó de 0,5% en las no regadas a 56% cuando se aplicó riego.

El calentamiento experimental, por sí solo, no mostró efectos significativos en la supervivencia de las plántulas de ninguna de las dos cohortes analizadas (Tabla 1). La biomasa de las plántulas fue solamente evaluada para *N. pumilio* cohorte 2002 y para *N. dombeyi* cohorte 2003 (Tabla 2). Las altas tasas de mortalidad de plántulas en la cohorte 2002 de *A. chilensis* y *N. dombeyi* y en la cohorte 2003 de *A. chilensis* impidió analizar el efecto de los tratamientos sobre la biomasa de las plántulas debido a la falta de datos. El efecto del tratamiento riego fue incrementar la biomasa de en la cohorte 2002 de *N. pumilio* ($P < 0.01$) y en la cohorte 2003 de *N. dombeyi* (Tabla 2). El riego también incrementó significativamente la biomasa de las plántulas de *N. pumilio* de 4,4 g en las parcelas no regadas a 15,1 g en las regadas. La biomasa de las plántulas de *N. dombeyi* incrementó en promedio de 0,14 g en las parcelas no regadas a 0,59 g las parcelas regadas (Tabla 2). En cambio, el calentamiento y el pastoreo no afectaron significativamente la biomasa de las plántulas (Tabla 2).

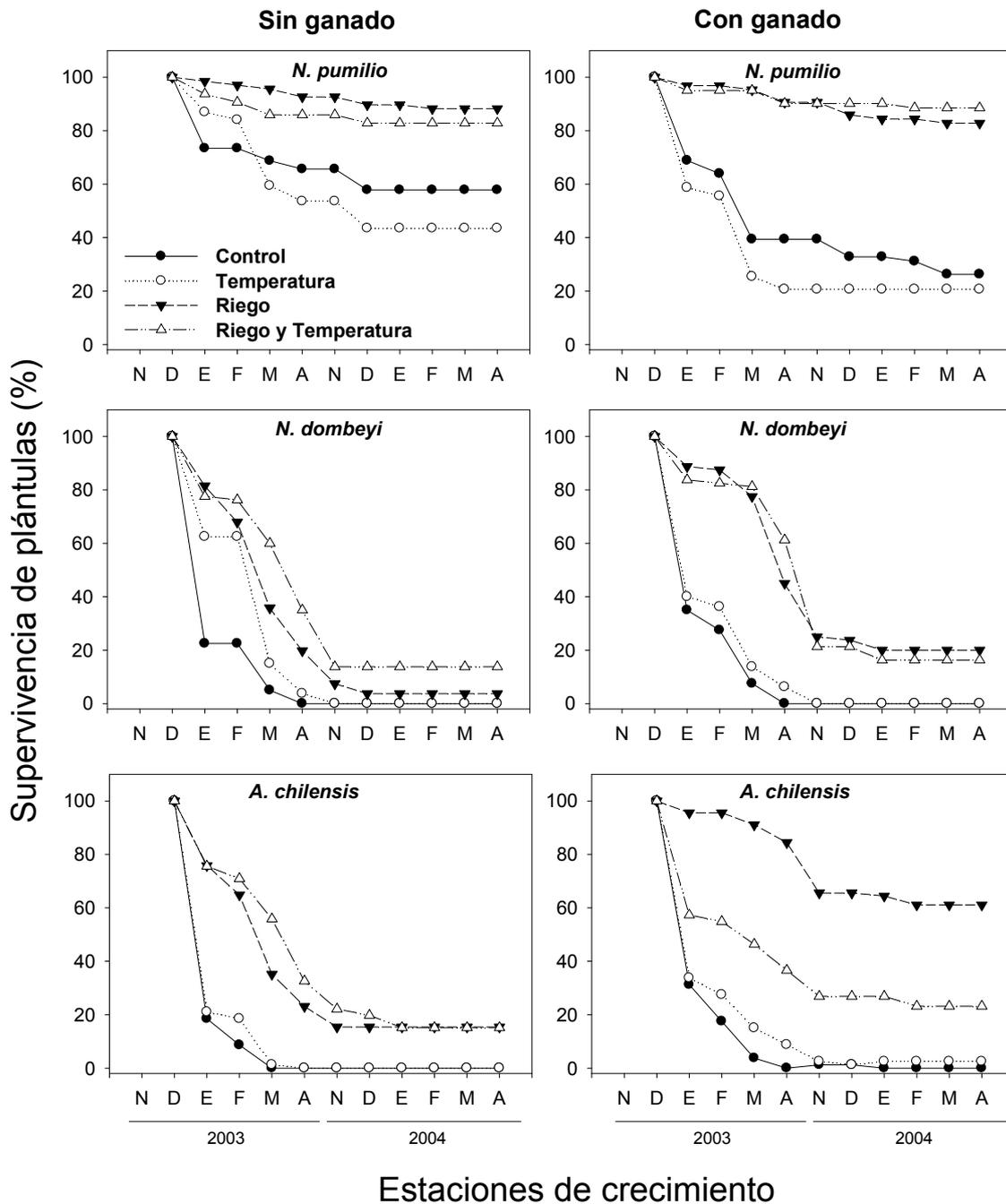


Figura 3: Cohorte de plántulas 2002; supervivencia media mensual (%) de *Nothofagus pumilio*, *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* durante dos temporadas de crecimiento (2003 y 2004). El panel de la izquierda corresponde a subparcelas clausuradas y el derecho a no clausuradas. Los círculos negros corresponden a las subparcelas control (sin riego y temperatura ambiente); los círculos blancos a subparcelas donde se incrementó la temperatura; los triángulos negros son las subparcelas regadas y los triángulos blancos las subparcelas donde se aplicó riego y se aumentó la temperatura.

Tabla 1: Resultados de ANOVAs y ANCOVAs para un diseño de parcelas divididas; Los datos de % de supervivencia de plántulas fueron transformados a arcsen. En *N. pumilio* cohorte 2002 y *N. dombeyi* 2003 el Factor Directo de Sitio (DSF) marginalmente significativo fue usado como covariable para realizar los ANCOVAs. Se muestran los resultados sólo de los factores principales y de las interacciones significativas. Los valores de *P* en negritas denotan resultados estadísticamente significativos. R=riego; T=temperatura y C=clausura

	<i>N. pumilio</i>				<i>N. dombeyi</i>				<i>A. chilensis</i>			
	g.l.	CM	F	<i>P</i> <	g.l.	CM	F	<i>P</i> <	g.l.	CM	F	<i>P</i> <
2002												
R	1	2,692	38,66	0,01	1	0,396	4,824	0,05	1	1,896	12,29	0,01
T	1	0,121	1,745	0,20	1	0,001	0,049	0,89	1	0,275	1,785	0,19
C	1	0,230	7,183	0,07	1	0,049	7,605	0,07	1	0,526	20,22	0,05
C x R	1	0,316	4,546	0,05	1	0,250	5,066	0,05	1	0,526	4,206	0,05
DSF	1	0,276	3,968	0,06								
Error A	3				3				3			
Error B	17				18				18			
2003												
R					1	8,402	95,99	0,01	1	5,316	98,43	0,01
T					1	0,110	1,256	0,28	1	0,033	0,610	0,44
C					1	0,095	3,829	0,11	1	0,001	0,004	0,95
DSF					1	0,273	3,126	0,09				
Error A					3				3			
Error B					17				18			

Tabla 2: Resultados de ANOVAs y ANCOVAs para un diseño de parcelas divididas; Los datos de peso seco de la biomasa de plántulas fueron transformados a $\text{Log}_{10}+1$; las varianzas fueron homogéneas $P>0.05$ (Cochran's Q-test). En *N. dombeyi* 2003 el Factor Directo de Sitio (DSF) resultó significativo en el modelo por lo tanto fue usado como covariable para realizar los ANCOVAs. Se muestran los resultados sólo de los factores principales y de las interacciones significativas. Los valores en negritas denotan resultados estadísticamente significativos. R=riego; T=temperatura y C=clausura

Factores	<i>N. pumilio</i> 2002				<i>N. dombeyi</i> 2003			
	g.l.	CM	F	P<	g.l.	CM	F	P<
R	1	4,582	24,25	0,01	1	1,333	37,66	0,01
T	1	0,618	3,273	0,08	1	0,008	0,239	0,63
C	1	0,172	0,957	0,39	1	0,046	0,882	0,37
DSF					1	0,172	4,852	0,05
Error A	3				3			
Error B	17				8			

2.3.2 Efecto interactivo del riego, incremento de la temperatura y la herbivoría sobre la cobertura y riqueza de plantas vasculares

En los cuatro tipos de hábitats, la cobertura del sotobosque incrementó significativamente durante los tres años de estudio ($P<0,01$; Tabla 3), independientemente de los tratamientos aplicados durante los experimentos. Durante los dos primeros años (2002 y 2003) ocurrieron los mayores cambios (Fig. 4). En el hábitat de *N. pumilio* el orden fue: 2002<2003<2004, Tukey $P<0,05$, la cobertura total del sotobosque incrementó con el tiempo de 40% en el 2002 a 62% en el 2003 y 79% en el 2004. En el hábitat de *N. dombeyi* la cobertura total del sotobosque incrementó significativamente en las parcelas calentadas y varió con los años (A x T, $P<0,01$; Tabla 3). También en el hábitat de *A. chilensis* la cobertura total cambió significativamente con el tiempo (2002<2003=2004, Tukey $P<0,05$), pero sólo fue estadísticamente significativo

entre los dos primeros años (Fig. 4). En el matorral la cobertura durante el segundo año incrementó significativamente pero en el tercer año volvió a ser similar que en el primer año ($2002=2004 < 2003$, Tukey $P < 0,05$; Fig. 4). La riqueza de especies del sotobosque incrementó significativamente con el paso del tiempo en los cuatro tipos de hábitats ($P < 0,01$; Tabla 3). En este caso los tratamientos aplicados no afectaron significativamente ($p > 0,05$) a la riqueza de especies (Tabla 3). Sin embargo, el calentamiento mostró una tendencia a reducir el número de especies en el hábitat de *A. chilensis* y lo redujo significativamente ($P < 0,05$) en el hábitat de matorral pasando de un promedio de 7,8 especies en las parcelas sin cámaras OTC a 6,7 en las parcelas donde se incrementó la temperatura (Tabla 3).

Tabla 3: Resultados de ANOVAs de mediciones repetidas realizadas para la cobertura total (%) y la riqueza de especies (número de especies) de plantas del sotobosque. Se muestran los resultados sólo de los factores principales y de las interacciones significativas. Los valores de *P* en negrita denotan resultados estadísticamente significativos. R=riego; T=temperatura; C=clausura y A= años

Cobertura	<i>N. pumilio</i>				<i>N. dombeyi</i>				<i>A. chilensis</i>				<i>Matorral mixto</i>			
	Factores	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>
R	1	7704	4,985	0,05	1	100,0	0,076	0,78	1	51,00	0,041	0,84	1	1855,0	1,532	0,22
T	1	66,70	0,043	0,83	1	1785	1,371	0,25	1	3128	2,489	0,12	1	532,0	0,439	0,51
C	1	3432	2,221	0,15	1	5133	3,941	0,06	1	661,5	0,526	0,47	1	925,0	0,764	0,39
A	2	12138	16,87	0,01	2	48503	79,86	0,01	2	17752	23,56	0,01	2	5911,6	15,94	0,01
A x T	2	468,7	0,652	0,52	2	3189	5,252	0,01	2	28,30	0,038	0,96	2	173,2	0,467	0,63
Riqueza	<i>N. pumilio</i>				<i>N. dombeyi</i>				<i>A. chilensis</i>				<i>Matorral mixto</i>			
	Factores	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>
R	1	1,042	0,189	0,66	1	13,50	1,790	0,19	1	3,760	0,328	0,57	1	1,042	0,187	0,67
T	1	3,375	0,614	0,44	1	7,042	0,934	0,34	1	44,01	3,844	0,06	1	28,17	5,057	0,05
C	1	12,04	2,192	0,15	1	2,667	0,354	0,55	1	14,26	1,246	0,27	1	0,667	0,119	0,73
A	2	30,07	12,06	0,01	2	254,7	81,50	0,01	2	226,0	65,17	0,01	2	97,12	28,72	0,01

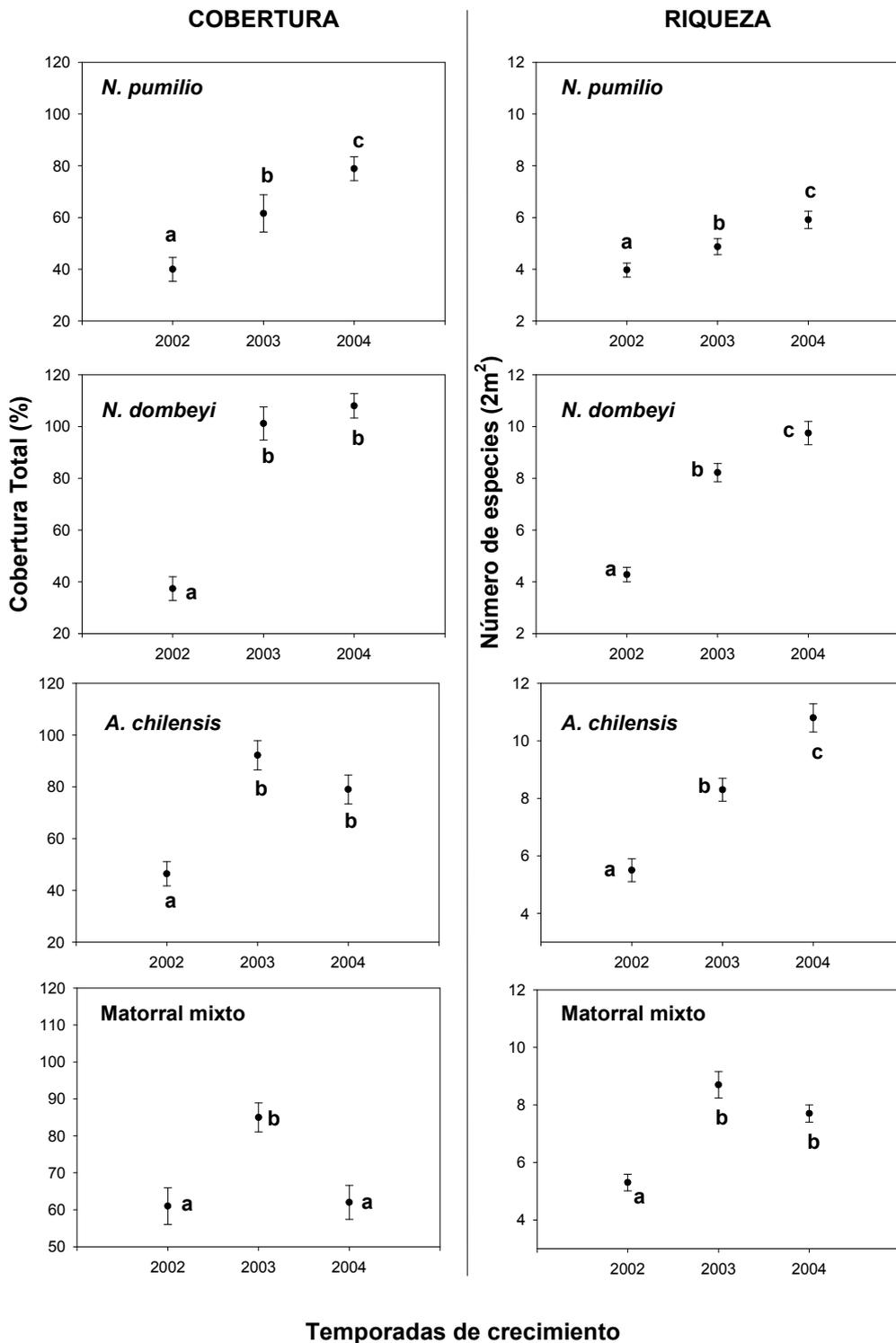


Figura 4: Cobertura total (izquierda) y riqueza de especies (derecha) del sotobosque de los cuatro habitats: *Nothofagus pumilio*, *Nothofagus dombeyi*, *Austrocedrus chilensis* y matorral durante tres años (2002-2004). Se muestra la cobertura media total y el número de especies con su error estándar, distintas letras indican diferencias estadísticamente significativas según prueba a posteriori de Tukey.

En el matorral la riqueza del primer año fue menor que la del segundo y tercer año pero a diferencia de los otros tres hábitats la riqueza del tercer año fue similar a la del segundo ($2002 < 2003 = 2004$; Tukey $P < 0,05$; Fig. 4). De los cuatro tipos de hábitat estudiados, el de *N. pumilio* tiene el menor número de especies y el de *A. chilensis* el número más alto (Fig. 4).

La producción de biomasa (peso seco) de las plantas vasculares del sotobosque incrementó significativamente con el calentamiento y también por efecto del pastoreo durante los años ($A \times C \times T$, $P < 0,05$) únicamente en el hábitat de *A. chilensis* (Tabla 4). En los hábitats de *N. dombeyi* y *A. chilensis* la biomasa de las plantas vasculares del sotobosque también incrementó significativamente a través del tiempo en las parcelas regadas ($A \times R$, $P < 0,05$), esto no ocurrió en el hábitat de *N. pumilio* (Tabla 4). Durante el 2003 la biomasa en las parcelas de *N. dombeyi* fue similar tanto en las parcelas regadas como no regadas, sin embargo en el 2004 incrementó significativamente de 7,1 g en las parcelas no regadas a 19,5 g en las parcelas regadas. La biomasa del sotobosque fue similar en las parcelas regadas y no regadas durante el 2003, sin embargo en el 2004 fue significativamente menor en las parcelas no regadas. El calentamiento no afectó significativamente la producción de biomasa en el hábitat de *A. chilensis* (Tabla 4), y se observó una tendencia a incrementar en las parcelas clausuradas ($P < 0,05$; Tabla 4), en este caso la biomasa incrementó de 5 g en las parcelas no clausuradas a 10 g en las clausuradas.

Tabla 4: Resultados de ANOVAs de mediciones repetidas para la biomasa (peso seco) de plantas del sotobosque en microparcels de 20x20 cm. Los datos de peso seco fueron transformados a $\text{Log}_{10}+1$. Se muestran los resultados sólo de los factores principales y de las interacciones significativas. Los valores de *P* en negrita denotan resultados estadísticamente significativos. R=riego; T=temperatura; C=clausura y A= años

Factores	<i>N. pumilio</i>				<i>N. dombeyi</i>				<i>A. chilensis</i>			
	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <	g.l.	CM	<i>F</i>	<i>P</i> <
R	1	0,328	2,025	0,16	1	1,401	5,040	0,05	1	1,324	3,982	0,05
T	1	0,002	0,012	0,91	1	0,209	0,755	0,39	1	0,067	0,202	0,60
C	1	0,503	3,105	0,09	1	0,285	1,026	0,32	1	1,770	5,231	0,05
A	1	0,042	0,366	0,55	1	0,035	0,309	0,58	1	1,221	20,08	0,01
A x R	1	0,315	2,722	0,11	1	0,868	7,745	0,01	1	0,364	5,984	0,05
A x C x T									1	0,363	5,971	0,05
Error	24				24				24			

2.4 Discusión

De todas las variables manipuladas en este estudio, el riego fue claramente el factor que produjo los mayores cambios en la respuesta posfuego de las comunidades vegetales. Haber duplicado la cantidad de agua disponible durante la estación de crecimiento indujo, en las tres especies de árboles analizadas en los distintos hábitats incendiados en 1999, un incremento de 4 veces en la supervivencia de plántulas y un incremento de hasta 3 veces de la biomasa de plántulas respecto de los valores observados en los controles. El riego también incrementó la cobertura del sotobosque del hábitat de *N. pumilio* y la producción de biomasa de las plantas del sotobosque de los hábitats de *A. chilensis* y *N. dombeyi*.

En marcado contraste con el resultado anterior, un fuerte incremento de 2 °C en la temperatura media durante la estación de crecimiento no afectó sustancialmente la respuesta posfuego de la comunidad de plantas de ninguno de los hábitats estudiados. La supervivencia posfuego de plántulas y la riqueza y biomasa de la vegetación del sotobosque no fue alterada por el calentamiento en el hábitat de mayor altitud (*N. pumilio*) ni en los hábitats de boscosos más abajo *N. dombeyi* y *A. chilensis*. Únicamente hubo una disminución de la riqueza de especies en el matorral debido al incremento de la temperatura. En este caso la temperatura pudo haber actuado como un agente estresante, que sumado a la sombra producida por el rápido crecimiento de las especies leñosas típicas del matorral y que rebrotaron después del incendio causó una rápida sucesión de especies, según Tilman (1982) esos aspectos aceleran la desaparición de las especies anuales que colonizaron en las etapas tempranas de la sucesión posfuego, lo que en este caso se ve reflejado en la reducción de la riqueza. En los sistemas de matorrales está demostrado que la recuperación de la vegetación después de un incendio es rápida

(ver en Guo 2001), por lo tanto es probable que el hábitat de matorral en el 2004 había alcanzando un estado avanzado de sucesión, superior a los otros habitats, esto explicaría porque la riqueza y la cobertura de las plantas del sotobosque se encontraban en el proceso de disminución.

La respuesta positiva de la supervivencia de las plántulas en las especies arbóreas a la disponibilidad de humedad, coincide con estudios retrospectivos que analizan los patrones temporales y espaciales de la distribución de plántulas. En bosques secos, la supervivencia de las plántulas de *N. pumilio* y de *A. chilensis* responden a las condiciones de humedad, las primeras tienden a estar asociadas a micrositios con alta disponibilidad de agua en el suelo, estos micrositios dentro de los claros de los bosques maduros de *N. pumilio* están en las orientaciones más sombrías (ej. la orientación norte, Heinemann et al. 2000), en los sitios incendiados están debajo de la sombra proyectada por los árboles muertos (Kitzberger et al. 2005a) y en bosques de *A. chilensis* están debajo de arbustos nodrizas (Kitzberger et al. 2000).

Temporalmente en comunidades no disturbadas, los pulsos de establecimiento de algunas de las especies han sido relacionados con períodos multianuales de incremento en la disponibilidad de humedad (Daniels y Veblen 2003; Kitzberger et al. 2005a). Ningún estudio realizado en el noroeste de la Patagonia ha detectado una relación entre el establecimiento de los árboles y los cambios en la temperatura. Inclusive dentro de la línea superior de distribución de los árboles de *N. pumilio*, no se han encontrado incrementos en el reclutamiento relacionados con las altas temperaturas ocurridas desde mediados de la década del 70 (Daniels y Veblen 2003). De esta forma, tanto los resultados de este estudio como los de estudios retrospectivos muestran consistentemente la gran importancia que tiene la

disponibilidad de humedad para el éxito de establecimiento y supervivencia de *N. pumilio*. El crecimiento radial de *N. pumilio*, aún en los hábitat de mayor altitud, está típicamente limitado por la disponibilidad de humedad excepto en los sitios de mayor humedad donde las altas temperaturas son las que tienen una mayor influencia sobre el crecimiento (Villalba et al. 1997). Sin embargo, el hábitat de *N. pumilio* estudiado en esta tesis, el Cerro Donat, es un sitio relativamente seco localizado más hacia el este de los bosques húmedos, zona donde las altas temperaturas han demostrado tener una influencia favorable para el crecimiento radial de *N. pumilio*.

Debido a que la temperatura interactúa con la precipitación a través de la evaporación y la evapotranspiración para determinar la disponibilidad de humedad, los estudios previos, no experimentales, no han sido capaces de elucidar el efecto separado de la precipitación versus la temperatura sobre el crecimiento radial o la supervivencia de las plántulas de las especies de árboles dominantes de los bosques del noroeste de la Patagonia. En este trabajo, sin embargo, se observa que a excepción de las plántulas de *N. pumilio* en las que su biomasa tiende a ser menor por efecto del calentamiento (posiblemente por un incremento en la pérdida de agua), la supervivencia y el crecimiento de las plántulas de éstas especies arbóreas fue sensible a los cambios en la cantidad de agua agregada y no a los cambios en la temperatura durante la estación de crecimiento.

Los resultados de este trabajo también muestran que tanto bajo las condiciones de precipitación actuales como bajo un régimen de precipitación que duplique la cantidad de agua, un incremento de la temperatura de 2 °C no alteraría sustancialmente la supervivencia ni la tasa de crecimiento de las plántulas de los árboles que están regenerando después de un fuego severo. Esto sugiere que el

incremento en la temperatura no aumenta de forma importante el déficit de agua existente para las plántulas, de manera que el riesgo de desecación no es mayor.

Con la excepción de *N. pumilio* donde se observó una tendencia a que la temperatura provoque una disminución de la tasa de crecimiento (disminución de la biomasa total), el incremento experimental de la temperatura no modificó la ganancia neta de carbono de las plántulas ni de las otras plantas del sotobosque, sugiriendo posiblemente que el incremento en la ganancia de carbono debido a las altas biotemperaturas podría estar siendo contrarrestadas por las altas tasas de evapotranspiración y cierre estomático. En ningún caso el incremento de la temperatura favoreció la supervivencia o el crecimiento de las plántulas, lo cual indicaría que ninguno de los ecosistemas estudiados está limitado por la temperatura.

En las áreas posfuego, la herbivoría por vacas amplifica notoriamente las diferencias en la supervivencia de las plántulas entre las subparcelas regadas y no regadas de los tres hábitats boscosos. En el caso de los bosques subalpinos de *N. pumilio*, el pastoreo redujo cerca del 30% la supervivencia de las plántulas en el tratamiento sin riego respecto de las regadas. Debido a que el pastoreo no influyó en la supervivencia en las plántulas regadas, se asume que la mortalidad de las plántulas no estaba relacionada al daño físico o al pisoteo. En cambio sugiere que el pastoreo puede estar induciendo indirectamente la desecación del suelo por el consumo o daño de la cobertura vegetal, afectando la facilitación (ej. plantas nodrizas, Raffaele y Veblen 1998) induciendo así una alta mortalidad por desecación en las plántulas no regadas ubicadas en las partes más abiertas del sotobosque. El efecto de facilitación por parte de las plantas del sotobosque para la supervivencia de plántulas, ya ha sido demostrado por Heinemann y Kitzberger (2006) en claros

producidos por caídas de árboles de bosques xéricos de *N. pumilio*. Por consiguiente, el pastoreo en bosques subalpinos posfuego del noroeste de la Patagonia puede no solamente estar afectando la regeneración de los árboles por un efecto directo del ramoneo y pisoteo de las plántulas, sino que también puede estar produciendo un efecto indirecto induciendo la desecación del sitio por la remoción de nodrizas potenciales y creando áreas de suelo desnudo por el pisoteo y consumo del sotobosque.

En contraste a la influencia inhibitoria del pastoreo en la regeneración de *N. pumilio*, la supervivencia de plántulas de *N. dombeyi* y *A. chilensis* tendió a ser mayor en los sitios no clausurados que en los clausurados, el pastoreo en el hábitat de *N. dombeyi* incrementó la supervivencia de las plántulas que se les aplicó riego. En el hábitat de *N. dombeyi* el pastoreo también afectó marginalmente la cobertura de plantas del sotobosque. Potencialmente, cualquier reducción en la sombra por la eliminación de las plantas del sotobosque y la exposición del suelo mineral por el pisoteo y el pastoreo, puede inicialmente beneficiar la supervivencia de las plántulas de esta especie arbórea. Similarmente, Veblen et al. (1989) encontraron un mayor establecimiento de plántulas de *N. dombeyi* en áreas impactadas por ciervos debido a una reducida competencia con especies de arbustos tales como *Aristotelia chilensis* o *Maytenus boaria*. Sin embargo, a pesar de ese incremento inicial de la abundancia de plántulas, posteriormente el continuo ramoneo impidió el desarrollo de *N. dombeyi* para llegar a ser juveniles y árboles adultos. En los sistemas donde realicé este estudio, Blackhall et al. (2008) y Raffaele et al. (no publicado); observaron grandes diferencias entre las parcelas clausuradas y no clausuradas con una mayor cantidad de plántulas de *N. dombeyi* en presencia de ganado. A largo plazo, estas plántulas probablemente serán altamente pastoreadas por el mismo

ganado impidiendo que se desarrollen hasta la etapa juvenil y adulta. Sin embargo, también hay que hacer notar que los resultados encontrados en esta tesis son dependientes del nivel de impacto del ganado en los hábitats estudiados. En el área de estudio, el hábitat de *N. pumilio* tenía un mayor impacto de ganado (más presencia) que en el hábitat de *N. dombeyi* y *A. chilensis* dificultando comparar el impacto de la herbivoría por vacas entre los hábitats de mayor y menor altitud.

Para mediados del siglo XXI, un aumento de la temperatura de 2-3 °C ha sido predicho para el noroeste de la Patagonia por al menos cinco pares de modelos de circulación global (GCMs; IPCC 1996). También hay un consenso general entre los modelos de la IPCC-AR4 prediciendo que en el noroeste de la Patagonia la precipitación anual disminuirá desde finales del siglo XX hasta la segunda mitad del siglo XXI (Vera et al. 2006). Dado que en los experimentos no se redujo la entrada de agua, no está claro hasta que punto el incremento en la temperatura podría inducir, por aumento en la evapotranspiración, a cambios en las comunidades de plantas bajo escenarios de sequía. Lo que sí está claro es que al reducir la entrada de precipitación por debajo de los niveles actuales, después de un fuego, se vería afectada la regeneración adecuada de las especies arbóreas. Además, otros estudios han demostrado que el incremento de la temperatura aumenta la probabilidad de incendios (Veblen et al. 1999; Kitzberger y Veblen 2003; Villalba et al. 2005). Eventualmente, el calentamiento acentuaría este efecto de manera que la regeneración será solamente posible si la variabilidad climática produce eventos esporádicos de precipitación que superen el incremento de la evapotranspiración producida por el calentamiento.

Disturbios tales como el fuego probablemente juegan un papel importante determinando los futuros patrones y trayectorias de los paisajes (Franklin et al. 1992;

Gardner et al. 1996). La variación climática y los cambios en el uso de la tierra tales como el pastoreo son las principales fuerzas de los cambios ambientales a nivel global (Sala et al. 2000), además el pastoreo ha sido reconocido como uno de los mayores determinantes de las trayectorias de la vegetación posfuego (Fuhlendorf y Engle 2004; Vandvik et al. 2005). Este trabajo provee evidencia experimental de cómo el efecto del clima alterado y la herbivoría pueden influenciar a la regeneración posfuego de las especies arbóreas y determinar las trayectorias posfuego de la vegetación. A pesar de que los resultados de este estudio están limitados al efecto de la variación climática sobre las trayectorias de la vegetación seguido de un incendio severo, la probabilidad del incremento de los incendios con la tendencia del calentamiento global sugiere una influencia sinérgica de la variación climática a través del incremento de eventos de fuegos severos que conllevaría a una disminución en la regeneración posfuego de las especies arbóreas.

2.5 Literatura citada

- Barros, V., Cordón, V., Moyano, C., Méndez, R., Forquera, J. y Pizzio, O. (1983) Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Comahue, Cinco Saltos, Río Negro, Argentina.
- Blackhall, M., Raffaele, E. y Veblen, T.T. (2008) Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation*, **141**, 2251-2261.
- Brubaker, L.B. (1986) Responses of tree populations to climatic change. *Vegetatio*, **67**, 119-130.
- Daniels, L.D. y Veblen, T.T. (2003) Regional and local effects of disturbance and climate on altitudinal treelines in northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 733-742.

- Davis, M.B., Woods, K.D., Webb, S.L. y Futyma, R.P. (1986) Dispersal versus climate: expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the upper Great Lakes region. *Vegetatio*, **67**, 93-103.
- De Fina, A.L. (1972) El clima de la región de los bosques Andino-Patagónicos. *La región de Los Bosque Andino-Patagónico, sinopsis general* (ed Dimitri, M.), pp. 35-58. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA), Buenos Aires, Argentina.
- Dunwiddie, P.W. (1986) A 6,000-year record of forest history on Mount Rainier, Washington. *Ecology* **67**, 58-68.
- Franklin, J.F., Swanson, F.J., Harmon, M., Perry, D.A., Spies, T.A., Dale, V.H., McKee, A., Ferrell, W.K., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Schowalter, T.D. y Larsen, D. (1992) Effects of global climatic change on forests in northwestern North America. *Global warming and biological diversity* (eds Peters, R.L. y Lovejoy, T.E.), pp. 244-257. Yale University Press, New Haven.
- Fuhlendorf, S.D. y Engle, D.M. (2004) Application of the fire-grazing interaction to restore a shifting mosaic on tallgrass prairie. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 604-614.
- Fuhlendorf, S.D. y Smeins, F.E. (1997) Long-term vegetation dynamics mediated by herbivores, weather and fire in a *Juniperus-Quercus savanna*. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 819-828.
- Gallopín, G.G. (1978) Estudio ecológico integrado de la cuenca del río manso superior (Río Negro, Argentina). I descripción general de la cuenca. *Anales Parques Nacionales (Argentina)*, **14**, 161-230.
- Gardner, R.H., Hargrove, W.W., Turner, M.G. y Romme, W.H. (1996) Climate change, disturbances and landscape dynamics. *Global change and terrestrial ecosystems* (eds Walker, B. y Steffen, W.), pp. 149-172. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gowda, J. y Raffaele, E. (2004) Spine production is induced by fire: a natural experiment with three *Berberis* species. *Acta oecologica*, **26**, 239-245.
- Guo, Q. (2001) Early post-fire succession in California chaparral: changes in diversity, density, cover and biomass. *Ecological Research*, **16**, 471-485.
- Hanson, P.J., Todd, D.E., Edwards, N.T. y Huston, M.A. (1995) Field performance of the walker branch throughfall displacement experiment. In: Jenkins A, Ferrier RC, Kirby C, editors. *Ecosystem manipulation experiments: scientific*

- approaches, experimental design and relevant results, Ecosystem Research Report pp. 307-313. Commission of the European Communities.
- Harper, J.L. (1977) *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Heinemann, K. y Kitzberger, T. (2006) Effects of position, understory vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography*, **33**, 1357-1367.
- Heinemann, K., Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2000) Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal Forest Research*, **30**, 25-31.
- Hollister, R.D. y Webber, P.J. (2000) Biotic validation of small open-top chambers in a tundra ecosystem. *Global Change Biology*, **6**, 835-842.
- IPCC (1996) Climate change 1995: The science of climate change contribution of working group I to the second assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change (eds Houghton, J.J., Meiro Filho, L.G., Callander, B.A., Harris, N., Kattenberg, A. y Maskell, a.K.). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 572 pp. Kattenberg, A., F. Giorgi, H. Grassl, G.A. Meehl, J.F.B. Mitchell, R.J. Stouffer, T. Tokioka, A.J. Weaver, and T.M.L. Wigley, Chapter 6. Climate Models - Projections of Future Climate, pp. 289:357
- Keane, R.E., Morgan, P. y White, J.D. (1999) Temporal patterns of ecosystem processes on simulated landscapes in Glacier National Park, Montana, USA. *Landscape Ecology*, **14**, 311–329.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Heinemann, K. y Mazzarino, M.J. (2005a) Effects of fire severity in a North Patagonian subalpine forest. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 5-12.
- Kitzberger, T., Raffaele, E. y Veblen, T.T. (2005b) Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range & Forage Science*, **22**, 85-91.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. y Veblen, T.T. (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, **81**, 1914-1924.

- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (1999) Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology*, **14**, 1-15.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2003) Influences of climate on fire in Northern Patagonia, Argentina. *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas* (eds Veblen, T.T., Baker, W.L., Montenegro, G. y Swetnam, T.W.), pp. 296–321. Springer-Verlag, New York.
- Kullman, L. (1981) Recent tree-limit dynamics of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in southern Swedish Scandes. *Wahlenbergia*, **8**, 67.
- Kullman, L. (2007) Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology*, **95**, 41-52.
- Landhäusser, S.M. y Wein, R.W. (1993) Postfire vegetation recovery and tree establishment at the Arctic treeline: climate-change vegetation-response hypotheses. *Journal of Ecology*, **81**, 665-672.
- Lenihan, J., Daly, C., Bachelet, D. y Neilson, R.P. (1998) Simulating broad-scale fire severity in a dynamic global vegetation model. *Northwest Science*, **72**, 91–103.
- Mermoz, M., Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2005) Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in patagonian forest and shrublands. *Ecology*, **86**, 2705-2715.
- Nepstad, D.C., Moutinho, P., Dias-Filho, M.B., Davidson, E., Cardinot, G., Markewitz, D., Figueiredo, R., Vianna, N., Chambers, J., Ray, D., Guerreiros, J.B., Lefebvre, P., Sternberg, L., Moreira, M., Barros, L., Ishida, F.Y., Tohler, I., Belk, E., Kalif, K. y K., S. (2002) The effects of partial throughfall exclusion on canopy processes, aboveground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *Journal of Geophysical Research*, **107**, 8085.
- Overpeck, J.T., Rind, D. y Goldberg, R. (1990) Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, **343**, 51-53.
- Payette, S. y Gagnon, R. (1985) Late holocene deforestation and tree regeneration in the forest-tundra of Quebec. *Nature*, **313**, 570-572.
- Peters, D.C., Bestelmeyer, B.T., Herrick, J.E., Fredrickson, E.L., Monger, H.C. y Havstad, K.M. (2006) Disentangling complex landscapes: new insights into arid and semiarid system dynamics. *BioScience*, **56**, 491-501.

- Potvin, C. (1993) ANOVA: experiment in controlled environments. *Design and analysis of ecological experiments* (eds Scheiner, S.M. y Gurevitch, J.), pp. 46-68. Chapman & Hall, New York, USA.
- Raffaele, E. y Veblen, T.T. (1998) Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 693-698.
- Rich, P.M. (1990) Characterizing plant canopies with hemispherical photographs. *Remote Sensing Reviews*, **5**, 13-29.
- Sala, O.E., Chapin, F.S.r., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M. y Wall, D.H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770-1774.
- Savage, M. y Mast, J.N. (2005) How resilient are southwestern ponderosa pine forests after crown fires? *Canadian Journal of Forest Research*, **35**, 967-977.
- Schmoldt, D.L., Peterson, D.L., Keane, R.E., Lenihan, J.M., McKenzie, D., Weise, D.R. y Sandberg, D.V. (1999) Assessing the effects of fire disturbance on ecosystems: a scientific agenda for research and management. U.S. Department of Agriculture Forest Service Pacific Northwest Research Station, Portland, Oregon.
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1981) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*. Freeman, New York, USA.
- Tilman, D. (1982) *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Vandvik, V., Heegaard, E., Maren, I.E. y Aarrestad, P.A. (2005) Managing heterogeneity: the importance of grazing and environmental variation on post-fire succession in heathlands. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 139-149.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T. y Lara, A. (1992) Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonia shrubland. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 507-520.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R. y Donnegan, J. (1999) Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs*, **69**, 47-67.

- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C. y Ramilo, E. (1989) Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern Patagonia. *Journal of Applied Ecology*, **26**, 711-724.
- Vera, C., Silvestri, G., Liebmann, B. y Gonzalez, P. (2006) Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophysical Research Letter*, **33**, L13707, doi:10.1029/2006GL025759.
- Villalba, R., Boninsengna, J.A., Veblen, T.T., Schmelter, A. y Rubulis, S. (1997) Recent trends in tree-ring records from high elevation sites in the Andes of northern Patagonia. *Climatic Change*, **36**, 425-454.
- Villalba, R., Masiokas, M., Kitzberger, T. y Boninsegna, J.A. (2005) Biogeographical consequences of recent climate changes in the southern Andes of Argentina. Global change and mountain regions: an overview of current knowledge. *Advances in Global Change Research* (eds Huber, U.M., Bugmann, K.M.H. y Reasoner, M.A.). Springer-Verlag.
- Villalba, R. y Veblen, T.T. (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, **79**, 2624-2640.

CAPITULO III

- 3 Patrones temporales y espaciales de regeneración en bosques de *Nothofagus* del noroeste de la Patagonia, sinergia entre características del incendio y clima posfuego.**

3.1 Introducción

La tierra ha experimentado cambios en los ciclos de temperatura y precipitación a escala geológica, sin embargo recientes evidencia apuntan a un importante componente antropogénico como el causante del actual cambio climático global (IPCC 2007). Se predice que el cambio climático proyectado debido al incremento de las concentraciones de los gases de invernadero tendrá efectos significativos sobre los biomas terrestres, particularmente sobre los bosques (Saxe et al. 2001). Este afectará tanto localmente a nivel de procesos ecosistémicos (Jenkins et al. 2000) como de procesos de amplia escala, incluyendo regímenes de disturbios (Peterson et al. 2001; Flannigan et al. 2001).

Los cambios locales, regionales y globales en la temperatura y la precipitación pueden influenciar la ocurrencia, sincronización, frecuencia, duración, extensión e intensidad de los disturbios (Baker 1995; Turner et al. 1998). Eventos climáticos extremos como sequías, ondas calidas o frías y tormentas de viento usualmente dan lugar a cambios repentinos o graduales en los ecosistemas boscosos (Innes 1998; Diffenbaugh et al. 2005). Complejas interacciones entre clima, variables biofísicas y disturbios crean un mosaico de tipos de vegetación y ecosistemas a lo largo del paisaje (Nitschke y Innes 2008). Sin embargo, si la actual tolerancia ambiental de las especies es excedida, se espera que el cambio climático contribuya al ajuste de su distribución a lo largo de gradientes ambientales (Miller y Urban 1999). Esto potencialmente resultará en el desarrollo de nuevos tipos de ensamblajes de especies dentro de un amplio agrupamiento de ecosistemas. Los nuevos ecosistemas serán el reflejo del resultado de interacciones complejas entre variables biofísicas tales como tipos de suelo, clima, disturbios y uso de la tierra (Savage et al. 1996; Allen y Breshears 1998; McKenzie et al. 2004). Hasta ahora, la mayoría de las

investigaciones sobre cambio climático que han explorado las consecuencias adicionales de los disturbios se han enfocado en el fuego a escala continental o regional (Lenihan et al. 1998; Flannigan et al. 2001; Lenihan et al. 2003). Sin embargo, evaluar el efecto del cambio climático en los ecosistemas boscosos requiere de una aproximación completa que incluya los cambios en la distribución de las especies, los disturbios, cambios en las tasas de los procesos del ecosistema y la interacción entre esos procesos (Turner et al. 1995; Loehle y LeBlanc 1996; Aber et al. 2001). Los procesos que interactúan espacialmente, por ejemplo reclutamiento y disturbios, pueden determinar la respuesta de los paisajes al cambio climático (Reiners y Driese 2001). Asimismo dichas interacciones también pueden modificar los efectos del cambio climático sobre la composición de especies de árboles (He et al. 1999). Además, el clima indirectamente afecta la frecuencia, magnitud, tipo y extensión de los disturbios (Overpeck et al. 1990), por ejemplo, incendios asociados con sequías severas o volteo masivos de árboles debido a vientos extremos.

La mayoría de los modelos de cambio climático coinciden en predecir un incremento en la temperatura a mayores latitudes en toda la tierra (Flannigan et al. 2000; IPCC 2007). Además de la temperatura, esos modelos también predicen alteraciones de otras variables climáticas como la precipitación, nubosidad, vientos, etc. pudiendo modificar de esta forma la variabilidad de los eventos extremos (Mearns et al. 1989; Solomon y Leemans 1997). Algunos estudios sugieren un incremento a nivel mundial de la frecuencia de incendios debido al incremento de la temperatura (Overpeck et al. 1990; IPCC 2007). Para el oeste de Estados Unidos (Westerling et al. 2006) han demostrado un incremento en el área incendiada relacionada con el incremento de la temperatura desde 1980. El fuego en particular juega un papel importante controlando cambios en la estructura de la vegetación y la

composición en muchos ecosistemas (Bond y van Wilgen 1996). Investigaciones realizadas analizando los mecanismos de sucesión de plantas posfuego y otros disturbios, a menudo enfatizan la importancia de la autoecología y atributos de historia de vida de las plantas individuales y de las especies determinando la dinámica de la vegetación (Connell y Slatyer 1977; Noble y Slatyer 1980; Peet y Christensen 1980; Pickett et al. 1987; Halpern 1989; Peterson y Pickett 1995). Estos estudios también demuestran que la respuesta de las especies puede variar con el tipo, severidad y contexto espacial y temporal del disturbio (Pickett 1976; Finegan 1984). El tamaño de los parches, la heterogeneidad y la distancia de sitios no disturbados pueden influenciar diferencialmente a las especies que posean combinaciones particulares de atributos de historia de vida (Denslow 1980; Hartshorn 1980; Malanson 1984; Green 1989) y pueden resultar en múltiples vías de sucesión (Fastie 1995). Además, el efecto de los disturbios en las comunidades naturales es influenciado por condiciones ambientales controladas por la posición del paisaje (Foster 1988a, b; Callaway y Davis 1993; Boose et al. 1994), a pesar de que esto depende del disturbio (Frelich y Lorimer 1991).

La severidad y la intensidad son dos de las características más importantes de los disturbios y particularmente del fuego (Malanson 1984). La severidad está relacionada a la magnitud del evento sobre los organismos, la comunidad, o el ecosistema y está estrechamente relacionada a la intensidad (energía física del evento por el área y por tiempo), ya que las perturbaciones más intensas generalmente son más severas (Byram 1959; Turner y Dale 1998). La intensidad de los incendios afecta el rebrote potencial (Malanson y Trabaud 1988), el número de semillas viables después del fuego (Malanson 1984; Hassan y West 1986) y el estado de nutrientes del suelo (DeBano et al. 1979).

La interacción fuego-clima es importante en la predicción de la naturaleza y la tasa de sucesión de los bosques posdisturbio (Agee y Smith 1984). El fuego elimina el dosel de los árboles pudiendo limitar la fuente de semillas después del incendio, e incluso habiendo disponibilidad de semillas las condiciones climáticas posfuego determinaran la velocidad de regeneración del bosque (Agee y Smith 1984). La mayoría de los factores que controlan los regímenes de fuego están directa o indirectamente controlados por el clima (Chandler et al. 1983). La variabilidad climática también es uno de los factores que más influye en la dinámica natural de poblaciones de árboles. Su efecto puede ser directo al afectar el establecimiento y la mortalidad de los árboles ya sea en condiciones naturales o posdisturbio (Neilson y Wullstein 1983; Savage et al. 1996; League y Veblen 2006); también puede ser indirecto influenciando los regímenes de disturbio, por ejemplo el fuego (Villalba y Veblen 1998). A escala interanual y de décadas la variación climática ha funcionado como un agente preconditionante de la propagación de los fuegos (Kitzberger 1994; Kitzberger et al. 1997; Veblen et al. 1999) y también de la respuesta de la vegetación posfuego (Villalba y Veblen 1997; Kitzberger y Veblen 1999). Los incendios en la región Andina centro-sur de Chile y norpatagónica de Argentina, han sido asociados fuertemente con el fenómeno ENOS (El Niño Oscilación del Sur) y otros patrones de circulación atmosférica de gran escala; por ejemplo la posición e intensidad del Anticiclón del Pacífico (Kitzberger y Veblen 1997; Veblen et al. 1999; González y Veblen 2007). En los ecosistemas terrestres del noroeste de la Patagonia, el fuego ha sido identificado como una de las principales fuentes de disturbio (Veblen et al. 1992). Las tendencias climáticas (Villalba et al. 2003; Vera et al. 2006) y del uso de la tierra indican que la superficie afectada por incendios en el bosque templado de

Sudamérica (BTSA) también aumentará (Kitzberger y Veblen 1999; Veblen et al. 1999).

El estudio de la historia de los fuegos proporciona estimaciones de los cambios temporales y espaciales de los regímenes de fuego del pasado en las comunidades de plantas. Documentar los patrones históricos de esos cambios, y su interacción con la variación climática es una contribución importante para mejorar nuestro conocimiento de la dinámica de los bosques (Dieterich y Swetnam 1984). El objetivo de este trabajo fue determinar cómo ha sido el proceso de regeneración posfuego en relación con la variabilidad climática y factores de sitio como la orientación topográfica, en los bosques de *Nothofagus* del noroeste de la Patagonia, Argentina.

3.1.1 Hipótesis y predicciones

- I. Existe una influencia de la severidad del último fuego y el clima sobre el establecimiento de las especies arbóreas en los bosques de *Nothofagus*
 - Incendios de menor severidad verán menos restringida su regeneración dentro de períodos climáticos desfavorables
 - Micrositios de baja mortalidad de árboles tendrán regeneración local dentro de períodos subóptimos, mientras que micrositios severamente afectados dentro de períodos óptimos no mostraran regeneración
- II. Las condiciones climáticas posdisturbio afectan la regeneración de especies arbóreas
 - Fuegos ocurridos en períodos climáticamente desfavorables (cálidos y secos) tenderán a mostrar falta de regeneración de especies arbóreas, mientras que fuegos ocurridos en períodos climáticamente favorables (húmedos) tenderán a mostrar regeneración

- Períodos climáticamente desfavorables tendrán menor tasa de establecimiento de especies arbóreas que períodos favorables

III. Las tasas de regeneración posfuego variarán entre especies y dentro de una misma especie dependiendo de las condiciones climáticas donde esté creciendo el rodal

- La regeneración en bosques de *Nothofagus pumilio* será menos frecuente que en bosques de *Nothofagus dombeyi*, pero las poblaciones de *Nothofagus pumilio* de sitios más húmedos tendrán patrones de regeneración parecidos a *Nothofagus dombeyi*.
- La duración del período de establecimiento posfuego (ventana de establecimiento) en *Nothofagus pumilio* será más larga que las de *Nothofagus dombeyi*.
- La duración del período hasta que sucede el primer establecimiento luego de fuego dependerá de la severidad del incendio y a iguales condiciones será más corto en *Nothofagus dombeyi*.

3.2 Materiales y métodos

Para este trabajo debe considerarse que en los incendios naturales (no prescritos) es prácticamente imposible controlar la severidad del fuego y las condiciones climáticas. En este capítulo, cuando se ponen a prueba hipótesis que examinan tanto la influencia del clima posfuego como el efecto de la severidad sobre el éxito de regeneración, debe tenerse en cuenta que se usó un análisis retrospectivo para probar el efecto de variabilidad climática y severidad, por lo tanto se asume que estas señales deberían ser detectables en los patrones de regeneración posfuego.

Este estudio fue realizado durante 2003 al 2005 en distintos bosques posfuego dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi. Los muestreos fueron realizados en 15 incendios los cuales fueron seleccionados según la fecha de ocurrencia y su extensión (menos de 100 años de edad y más de 10 ha. de extensión, datos Bruno y Martín (1982) y datos inéditos Delegación Técnica Patagonia, Administración de Parques Nacionales; Fig. 5). Nueve de estos incendios ocurrieron entre 1929 y 1996 en bosques de *Nothofagus pumilo* (lenga) localizados en: Ao. Ñirihua 41°13'S, 71°15'O (1944); Ao. Botella 41°12'S, 71°16'O (1986); Co. Meta 41°14'S, 71°24'O (1968); Co. Bailey Willis I y II 41°06'S, 71°36'O (1952 y 1957); Co. Carbón 41°12'S, 71°18'O (1968); Valle del Chall Huaco 41°13'S, 71°18'O (1996); Co. Alcorta 1 y 2 41°24'S, 71°41'O (1929 y 1952). Además el estudio fue realizado en siete incendios en bosques de *N. dombeyi* (coihue) ocurridos entre 1950 y 1987 y que están localizados en: Ao. Cuerno 40°33'S, 71°46'O (1950); Brazo Tristeza I 41°04'S, 71°34'O (1957); Brazo Tristeza II 41°05'S, 71°36'O (1957); Co. Bella Vista 41°06'S, 71°30'O (1978); Co. Corte del Azul 41°20'S, 71°42'O (1985); L. Steffen 41°30'S, 71°31'O (1973); Co. Alcorta 41°23'S, 71°45'O (1952) (Fig. 5).

Dentro de cada sitio se localizó el borde entre los árboles no quemados y el sitio quemado donde se realizaron los muestreos (Fig. 6), en este caso se consideró como borde del incendio el límite resultante entre los árboles muertos por el fuego y los árboles no afectados. En cada incendio fueron localizadas de 2-4 parcelas de 25 x 25 m, según la accesibilidad, tamaño y definición del borde, completando 22 parcelas en nueve incendios de bosques de lenga y 15 en siete incendios de bosques de coihue.

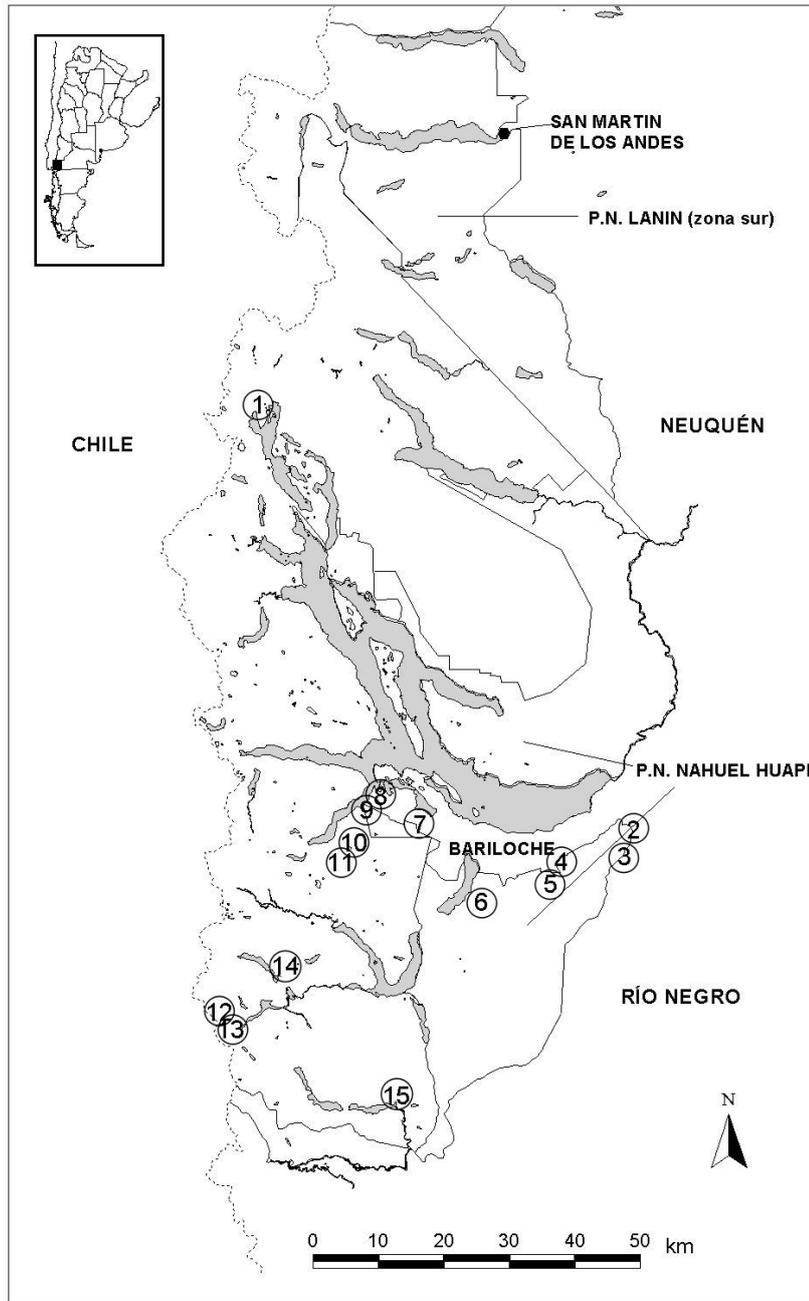


Figura 5. Mapa del Parque Nacional Nahuel Huapi y alrededores con la ubicación de los incendios muestreados: 1) Ao. Cuerno, 2) Ao. Botella, 3) Ao. Ñirihua, 4) Co. Carbón, 5) Valle. Chall huaco, 6) Co. Meta, 7) Co. Bella Vista, 8 y 9) B. Tristeza, 10 y 11) Co. Bailey Willis, 12 y 13) Co. Alcorta, 14) Corte del Azul y 15) L. Steffen. Mapa base proporcionado por Delegación Técnica Regional Patagonia de la Administración de Parques Nacionales.

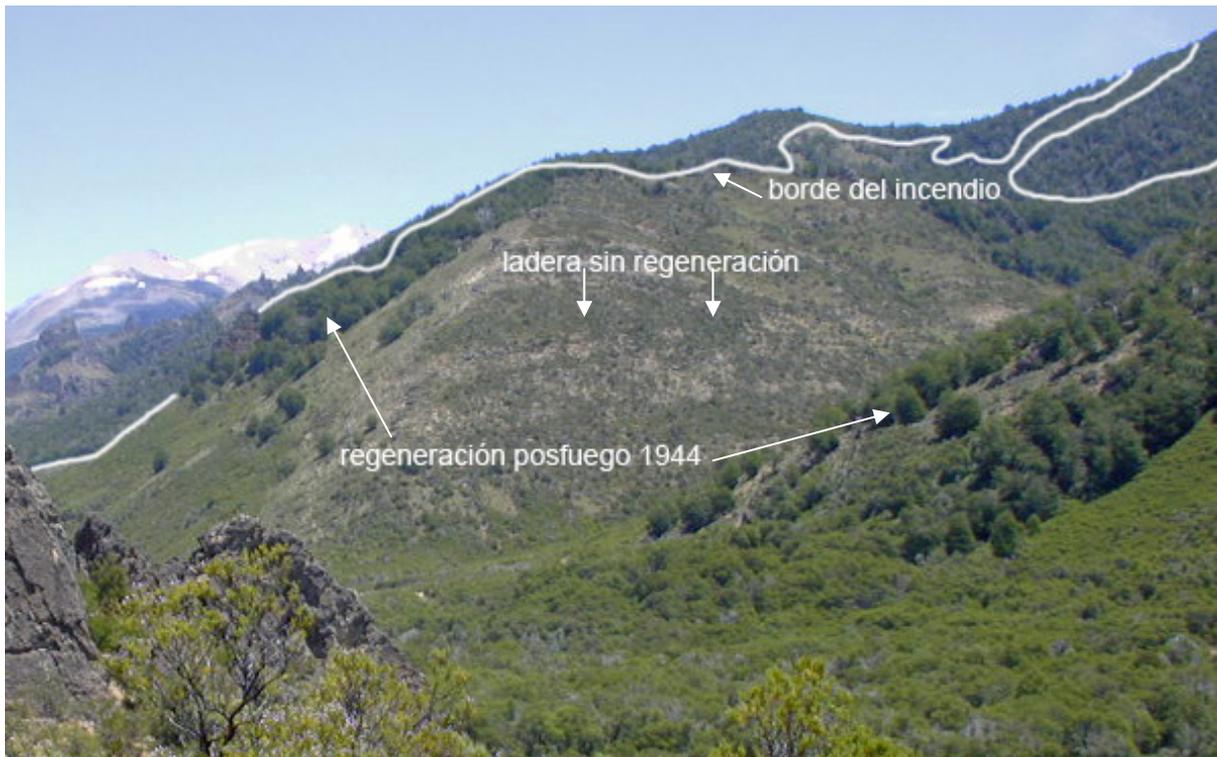


Figura 6: Imagen de un incendio ocurrido en un bosque de lenga en 1944, sitio Ao. Ñirihua c. 41°13'S, 71°15'O. Se observan los bordes dejados por el incendio y las áreas con y sin regeneración dependiendo de la orientación de las laderas. La foto fue tomada desde una perspectiva noreste en el 2005.

En cada parcela se registró la orientación y la distancia a los árboles remanentes más cercanos y se realizaron censos de todos los individuos de las especies arbóreas (desde plántulas de menos de 10 cm de altura hasta los árboles adultos) encontrados dentro de cada parcela. A partir de estos censos se estimó la densidad de la cohorte de regeneración de cada incendio. Para determinar la fecha de establecimiento de la cohorte de regeneración posfuego, dentro de cada una de las parcelas se colectaron entre 5 y 25 muestras (incluyendo tarugos y discos de plántulas y juveniles) abarcando los distintos tamaños y diámetros de los juveniles. Las edades de la cohorte de regeneración fueron estimadas sólo tomando en cuenta las muestras de tarugos y discos, y no se hizo extrapolación de edades a los individuos del censo antes mencionado. La variación en el número de muestras colectadas de cada parcela se debió principalmente a la densidad de regeneración

posfuego encontrada en cada incendio (a mayor densidad mayor número de muestras colectadas), también dependió de la edad de la cohorte de regeneración, los incendios más recientes presentaban cohortes más homogéneas y más densas.

Cuando los individuos de la cohorte de regeneración superaban los 5 cm de diámetro basal se extrajeron tarugos al nivel del suelo o a la altura mínima para tratar de determinar la edad exacta de establecimiento posfuego de los renovales, los diámetros basales promedio de los individuos barrenados fueron relativamente pequeños ($15,4 \pm 8,3$ cm en *N. pumilio* y $15,9 \pm 8,6$ cm en *N. dombeyi*) esto pudo favorecer para estimar con exactitud las edades. Los tarugos fueron montadas sobre portamuestras (realces de madera), posteriormente pulidas con una lijadora eléctrica de banda circular y a mano usando lijas de distintos granos hasta lograr ver en detalle los anillos de crecimiento. Las edades de cada muestra fueron analizadas bajo lupa estereoscópica para determinar el número de anillos anuales de crecimiento, controlando que cada anillo corresponda a un año calendario a través de anillos marcadores (anillos extraordinariamente anchos o angostos registrados en cronologías preexistentes de *Austrocedrus chilensis*, tomadas de la base mundial dendrocronológica del NOAA

<ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/treering/measurements/southamerica/arge080.rwl>). En el 4% de de los tarugos no se obtuvo la médula del árbol, en estos casos las edades fueron estimadas utilizando la metodología seguida por (Villalba y Veblen 1997).

Para los individuos de entre 1-5 cm de diámetro basal se cosecharon partes enteras del tronco (de c. 5 cm de longitud) a la altura del cuello de la raíz que luego fueron seccionadas con una sierra de mano, pulidas y analizadas bajo lupa (ver detalles metodológicos en Kitzberger et al. 2000). Los individuos de menos de 1 cm

de diámetro basal (plántulas) fueron cosechados enteros y luego seccionados con micrótopo a intervalos de 60-100 μ y analizados con lupa o microscopio para obtener las edades exactas de establecimiento a la altura del cuello de la raíz tomando las consideraciones metodológicas de Daniels et al.(2007). Dentro de las parcelas de 25 x 25 m, también se realizó un recuento de los árboles remanentes (sobrevivientes del incendio) como un indicador de severidad (descrito más adelante), y se registró el número de renovales como indicador de la densidad de regeneración. Próximo a cada incendio muestreado, se localizó un bosque remanente (no afectado por el fuego) donde en parcelas de 25 x 25 m se censó el número total de árboles. A partir de estos datos se realizó una aproximación de la severidad del incendio al relacionar el número de árboles en estas parcelas con la cantidad de remanentes en las parcelas ubicadas en el borde del incendio.

En los bordes del incendio de cada sitio se tomaron de 2-4 cuñas de cicatrices de fuegos encontradas en árboles remanentes sobrevivientes al incendio, las cuñas fueron extraídas de los troncos con una motosierra, luego pulidas y analizadas bajo lupa y se dató la fecha exacta de los incendios siguiendo la metodología de Arno & Sneek (1977). La regeneración de los sitios estudiados fue considerada como el resultado del reclutamiento de un solo evento de fuego. En caso que las cicatrices indicaran más de un evento de fuego en el mismo sitio (con superposición reciente), los datos de ese sitio no fueron considerados para los análisis de regeneración.

3.2.1 Análisis de datos

Los datos de establecimiento fueron separados por especie *Nothofagus pumilio* (lenga) y *N. dombeyi* (coihue) agrupando todos los incendios ocurridos en cada una de ellas. Para cada especie se estimó el porcentaje de establecimiento anual de las muestras obtenidas y la media del % de establecimiento del período

abarcado en todos los incendios muestreados (Fig. 7, 8, 9, 10). También se calcularon las medias estacionales de temperatura y precipitación para la estación de crecimiento (octubre a marzo) a partir de datos climáticos del Servicio Meteorológico Nacional estación Aeropuerto Bariloche, 860 m. Para las variables climáticas se usaron las medias de la estación de crecimiento (octubre a marzo) debido a que sólo c. el 25% de las precipitaciones anuales en el área de estudio sucede durante este período. Cabe señalar también que antes de decidir usar la temperatura y precipitación de la estación de crecimiento del hemisferio sur (octubre a marzo) para los análisis de SEA, se hicieron pruebas de correlación del establecimiento con estas variables climáticas de distintos periodos (mensual, anual, estacional) y las mejores correlaciones encontradas fueron con las mediciones climáticas del período octubre-marzo. Además se sabe que en esta zona las condiciones de humedad son más críticas para el establecimiento de las plántulas durante la época de octubre a marzo (Heinemann et al. 2000; Kitzberger et al. 2000; Daniels y Veblen 2004). También (Villalba y Veblen 1997) reportan que para *Austrocedrus chilensis* el éxito de establecimiento durante el siglo pasado se asoció significativamente con períodos de mayor humedad durante de primavera y verano (octubre-marzo, i.e. la estación de crecimiento).

Las medias del % de establecimiento y $\pm 1,5$ desvíos estándar (DE) de la media de precipitación y temperatura fueron calculadas y usadas como regla de decisión para determinar los eventos de establecimiento y climáticos (Fig. 7, 8, 9, 10) utilizados posteriormente en los análisis de épocas superpuestas o “Superposed Epoch Analysis” (SEA; Prager y Hoening 1989). El SEA es un análisis que relaciona eventos extraordinarios (por ejemplo, años o períodos con episodios de alto establecimiento, mortalidad, etc.) con variables climáticas como precipitación y

temperatura. La ventaja de este análisis de SEA respecto de las correlaciones comunes es que a través un proceso de aleatorización (mediante simulaciones de Monte Carlo) se elimina el problema de autocorrelación temporal que pudiese existir dentro de las series temporales y que invalidan análisis estadísticos tradicionales. En este estudio los análisis de SEA realizados tomaron en cuenta una ventana de ± 4 años alrededor de los eventos (de establecimiento o de condiciones climáticas) definidos a priori. Además, para realizar estos análisis de SEA fueron confeccionadas cronologías de los establecimientos o reclutamiento de nuevos individuos en los incendios que afectaron a los bosques de lenga para el período 1934-2000 y a bosques coihue para el período 1956-1996. También se compilaron registros de precipitación y de temperatura para el período 1930-2004 en lenga y 1953-1994 en coihue. En lenga los casos analizados fueron: la relación de la precipitación y la temperatura sobre los eventos más importantes de establecimiento. En este caso se encontraron 10 eventos de establecimiento considerando todos aquellos años en donde el establecimiento fue igual o mayor a dos veces la media del % de establecimiento del período analizado (Fig. 7 y 9). En lenga también se realizaron análisis usando como cronología de eventos el propio establecimiento ocurrido entre 1934-2000, en este caso los eventos eran excepciones climáticas de precipitación y temperatura. Los eventos de precipitación para los bosques de lenga se definieron como los años donde los valores de precipitación promedio estacional fueron iguales o superiores a +1,5 DE de la media del período comprendido entre 1934-2000 (12 eventos; Fig. 7 y 9). Asimismo se realizó otro análisis con los eventos iguales o inferiores a -1,5 DE de la media del período (3 eventos). Además se realizaron análisis SEA con los eventos de temperatura aunque únicamente para los eventos de temperaturas iguales o inferiores a -1,5 DE de la media del período

analizado (3 eventos; Fig. 7 y 9), sólo se analizó los eventos de baja temperatura asumiendo que son los períodos con estas condiciones las más óptimas para el establecimiento. No se realizaron análisis con los eventos de alta temperatura, considerando que dichos eventos podían estar asociados a períodos sin establecimiento, y esta variable (falta de establecimiento) no había sido medida directamente con los muestreos.

Estos mismos análisis considerando los eventos de establecimiento y los casos extraordinarios de precipitación y temperatura también fueron realizados para coihue. En este caso asociando los registros climáticos (1953- 2000) con los eventos de establecimiento ocurridos entre 1956-1996, fueron considerados eventos aquellos años con establecimiento igual o superior a dos veces la media del período (Fig. 8 y 10). En el caso de los eventos de precipitación y temperatura se asociaron con las cronologías de establecimiento (1956-1996) y los eventos fueron seleccionados usando los mismos parámetros mencionados para lenga (Fig. 8 y 10).

Posterior a los SEA se realizaron regresiones lineales utilizando las medias móviles (5 años) del establecimiento vs. las medias móviles (5 años) de la precipitación durante la estación de crecimiento. Las medias móviles permiten suavizar la varianza de los datos de la variable que autocorrelacionan temporalmente demostrando la relación con la variable respuesta, eliminan la estacionalidad o variación temporal de los datos de precipitación tratando de detectar y eliminar las tendencias existentes. Las regresiones con medias móviles fueron realizadas para detectar que hay ciclos climáticos relacionados con el establecimiento posfuego más largos que la ventana de ± 4 años considerada con el análisis de épocas superpuestas (SEA).

A partir de los datos de establecimiento de cada incendio y la fecha de ocurrido el fuego se estimaron dos variables: 1) El tiempo transcurrido entre el momento que sucedió el incendio y el momento que inicia la recolonización con individuos reclutados a través de semillas en el sitio afectado (de aquí en adelante lo llamaré “período de amortiguamiento”). 2) La duración del período durante el cual se registró reclutamiento posfuego de nuevos individuos dentro del área muestreada (que de ahora en más denominaré “ventana de establecimiento”).

Con los censos de todos los individuos de las especies en estudio encontrados dentro de las parcelas posfuego de 25 x 25 m y los datos de las parcelas de 25 x 25 m de los bosques remanentes se estimaron datos de densidad de remanentes (sobrevivientes al fuego). Estos datos fueron comparados con datos de densidad obtenidos en las parcelas no afectadas para construir un índice de severidad de cada incendio. A partir de esa comparación se definieron 3 clases de severidad: 1) leve, cuando el incendio había matado hasta el 33% de los árboles del bosque; 2) moderada, cuando se había destruido menos del 66% y 3) severa, cuando se había muerto más del 66% de los árboles. Cabe destacar que después de hacer la clasificación se determinó que en los muestreos no se habían encontrado incendios que tuvieran severidad leve, i.e. que en los incendios muestreados siempre se habían muerto más del 50% de los árboles del bosque, por lo tanto sólo encontré dos clases, incendios moderados o severos.

La orientación de las parcelas muestreadas fueron clasificadas en dos clases según la cantidad de horas luz que reciben durante el día en estas latitudes: húmedas y secas. Las húmedas son todas aquellas que tenían disposición sur, este y sureste; y las secas las que se encontraban en disposición norte, oeste y noroeste.

Se realizaron análisis de Chi-cuadrado (X^2) para comparar entre las dos especies arbóreas (lenga y coihue) las distribuciones de frecuencias de incendios clasificados según el “período de amortiguamiento” o tiempo transcurrido entre el momento que sucedió el disturbio y el que ocurrió el primer establecimiento en cada incendio. También se realizó análisis X^2 para comparar entre lenga y coihue las distribuciones de frecuencias incendios y la densidad de establecimiento clasificado según la “ventana de establecimiento” o duración del período durante el cual se registró reclutamiento posfuego de nuevos individuos. Con el mismo método también se comparó la frecuencia anual de establecimiento según la orientación de las laderas (húmedas y secas).

Para describir las relaciones entre más de un factor fueron realizados por medio de análisis Log lineales de tablas de frecuencias de entrada múltiples, en este caso la orientación del sitio (orientación húmeda y seca) y la severidad de los incendios (severos y moderados) asociados al establecimiento, i.e. reclutamiento efectivo de nuevos individuos (éxito) y a la falta de reclutamiento (fracaso).

También se realizaron análisis de regresión relacionando la densidad de renovales por hectárea vs. período de amortiguamiento. Además la densidad de renovales por hectárea vs. la ventana de establecimiento. Finalmente se relacionó la precipitación promedio de la estación de crecimiento vs. período de amortiguamiento, y la precipitación promedio de la estación de crecimiento vs. la ventana de establecimiento, para todos estos análisis se usaron las medias anuales de las variables climáticas mencionadas.

3.3 Resultados

El establecimiento posfuego en los bosques de lenga muestra tanto períodos continuos (hasta 7 años) como años esporádicos sin establecimiento. Asimismo se

observan años particulares donde el establecimiento anual fue más que el doble del establecimiento promedio durante el período analizado (Fig. 7 y 9). En los bosques de coihue se observó un máximo de 5 años continuos sin establecimiento posfuego y también años individuales de alto establecimiento y otros donde el establecimiento fue nulo (Fig. 8 y 10).

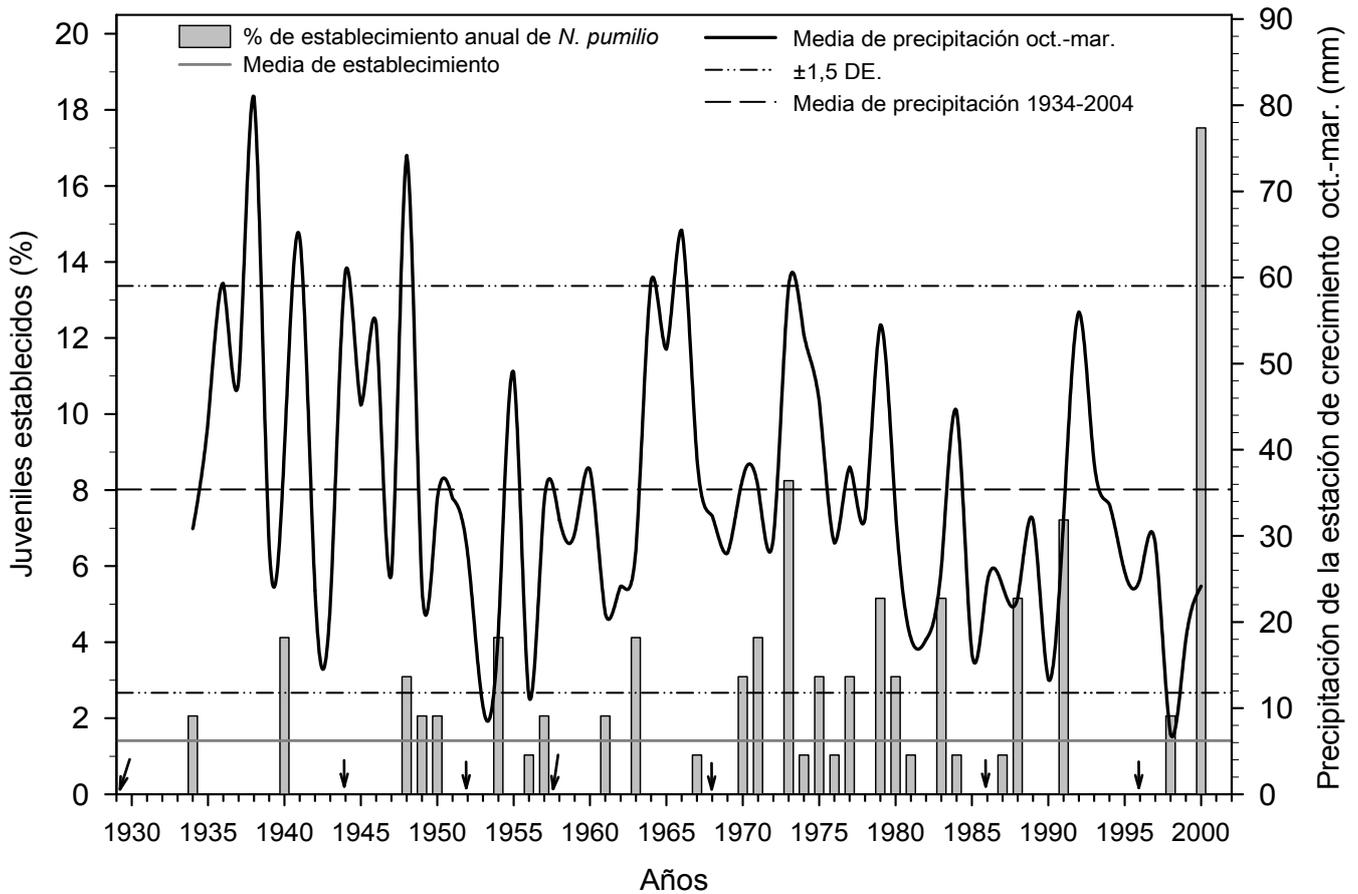


Figura 7: Porcentaje anual de establecimientos posfuego en bosques de *Nothofagus pumilio* (barras), media del % de establecimiento durante el período 1934-2000 (línea gris). Media de precipitación de la estación de crecimiento (curva negra), media de precipitación durante el período 1934-2004 (línea rayada) e intervalo de $\pm 1,5$ Desvíos Estándar (DE) de precipitación (líneas de rayas y puntos). Las flechas en el eje X indican el año de ocurrencia de incendios en los distintos sitios muestreados.

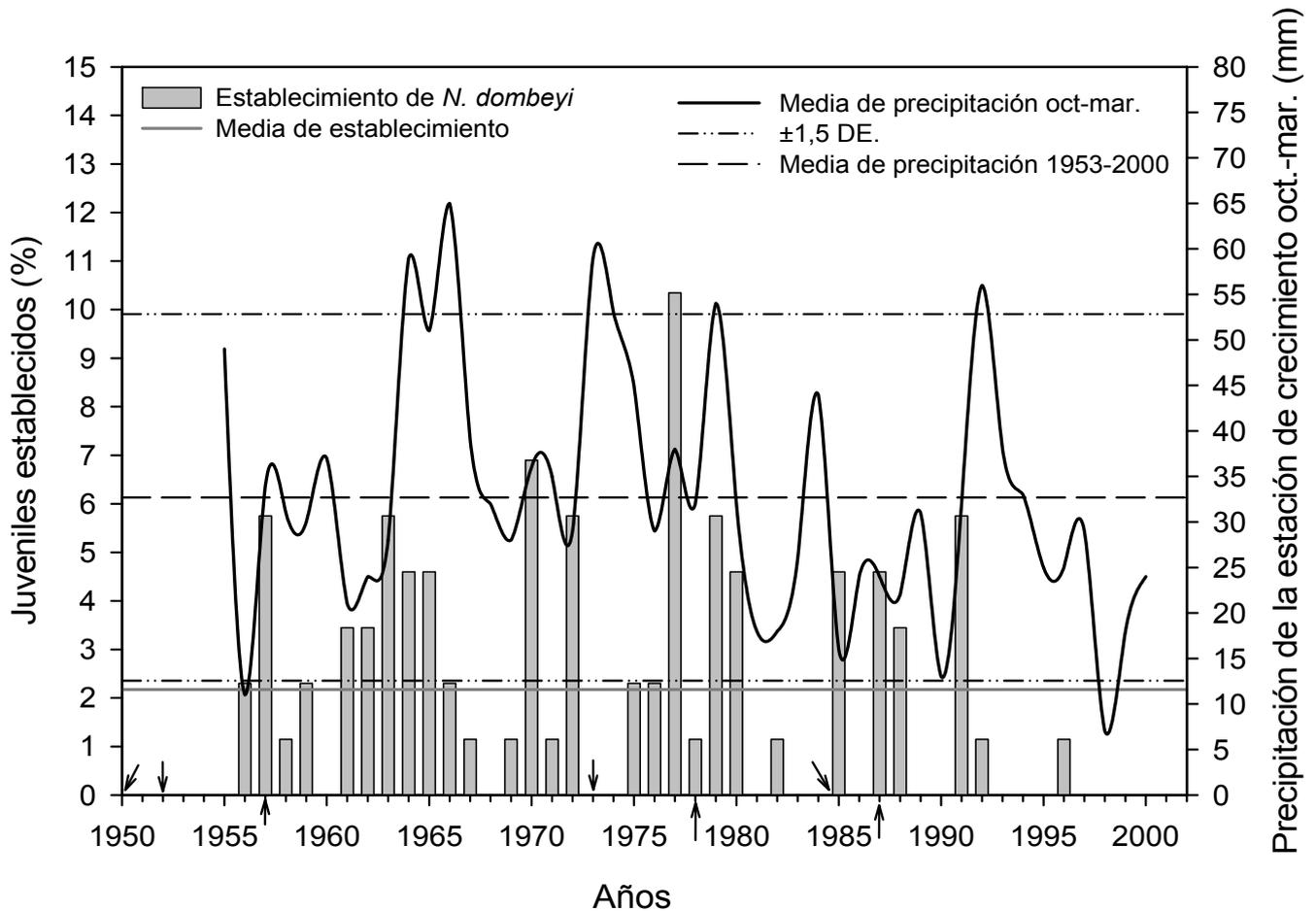


Figura 8: Porcentaje anual de establecimientos posfuego en bosques de *Nothofagus dombeyi* (barras), media del % de establecimiento durante el período 1956-1996 (línea gris). Media de precipitación de la estación de crecimiento (curva negra), media de precipitación durante el período 1954-2000 (línea rayada) e intervalo de $\pm 1,5$ Desvíos Estándar (DE) de precipitación (líneas de rayas y puntos). Las flechas en el eje X indican el año de ocurrencia de incendios en los distintos sitios muestreados.

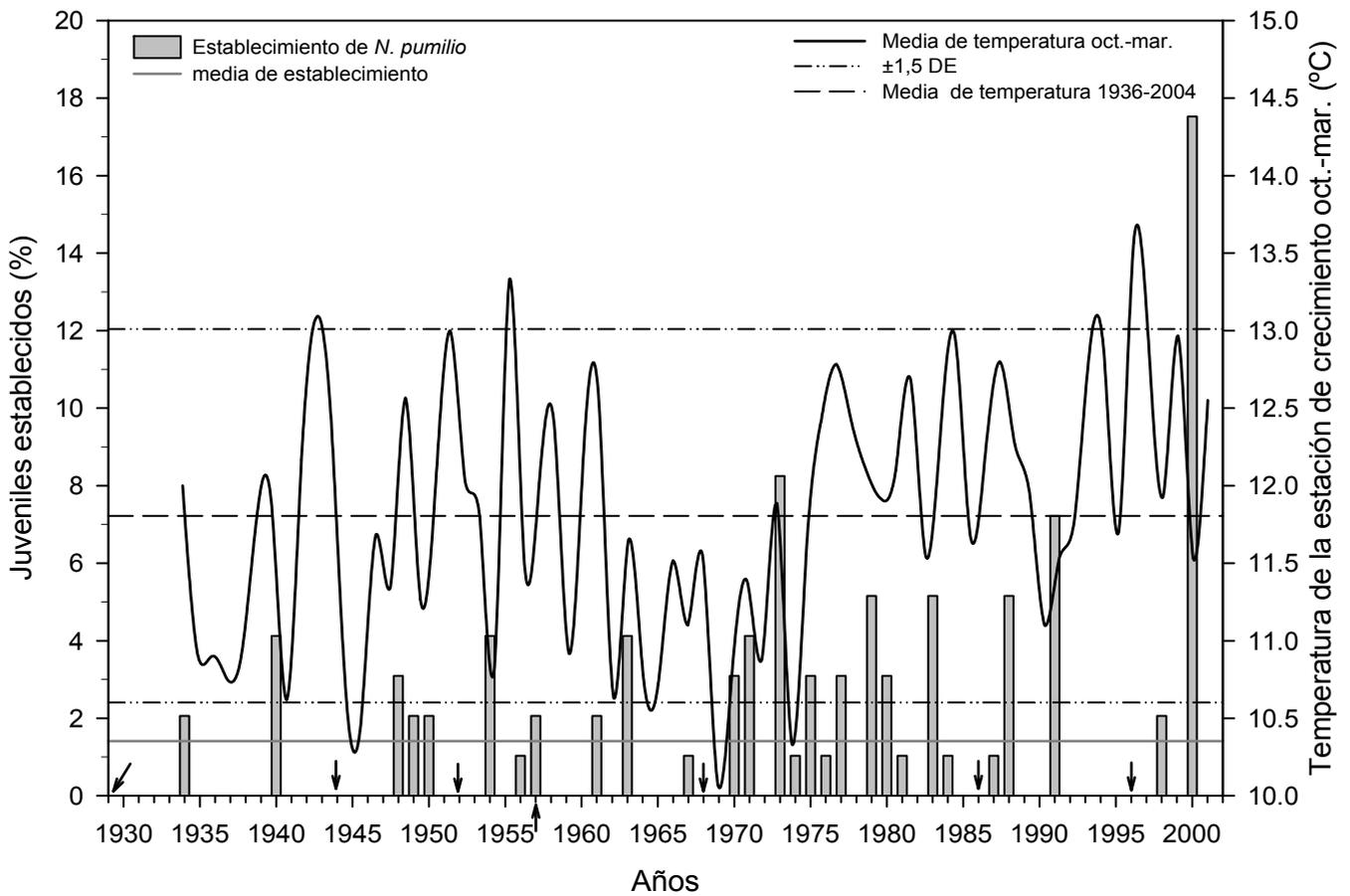


Figura 9: Porcentaje anual de establecimientos posfuego en bosques de *Nothofagus pumilio* (barras), media del % de establecimiento durante el período 1934-2000 (línea gris). Media de temperatura de la estación de crecimiento (curva negra), media de temperatura durante el período 1936-2004 (línea de rayas) e intervalo de $\pm 1,5$ Desvíos Estándar (DE) de temperatura (líneas de rayas y puntos). Las flechas en el eje X indican el año de ocurrencia de incendios en los distintos sitios muestreados.

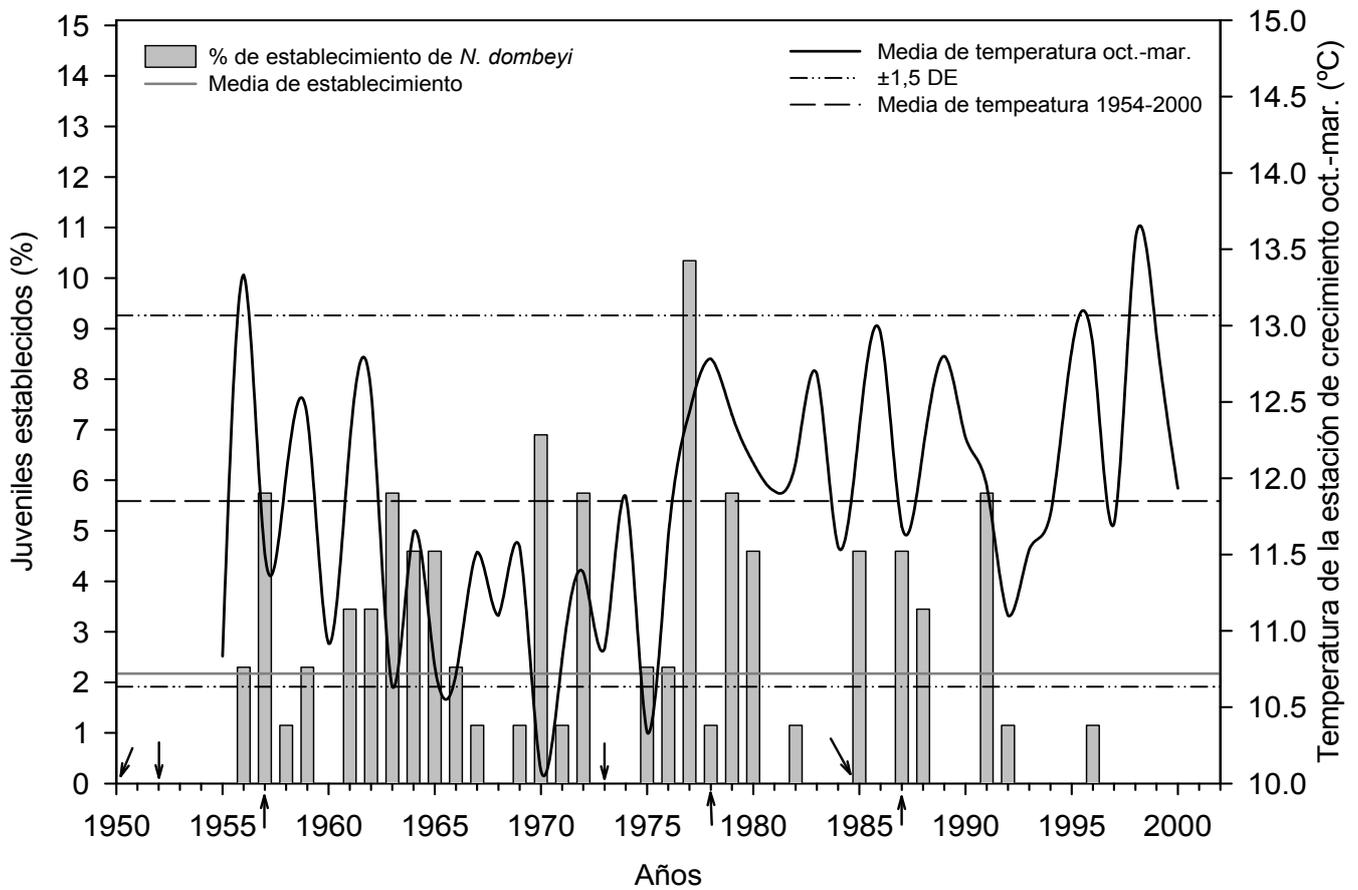


Figura 10: Porcentaje anual de establecimientos posfuego en bosques de *Nothofagus dombeyi* (barras), media del % de establecimiento durante el período 1956-1996 (línea gris). Media de temperatura de la estación de crecimiento (curva negra), media de temperatura durante el período 1954-2000 (línea de rayas) e intervalo de $\pm 1,5$ Desvíos Estándar (DE) de temperatura (líneas de rayas y puntos). Las flechas en el eje X indican el año de ocurrencia de incendios en los distintos sitios muestreados.

3.3.1 Efectos del clima sobre el establecimiento posfuego

Análisis de épocas superpuestas (SEA) demuestran que los episodios de establecimiento en lenga tendieron a estar precedidos (año -1) por un año con precipitación oct-mar significativamente por debajo de la media. A su vez los eventos de establecimiento (año 0) se caracterizaron por años (períodos oct-mar) posteriores a la germinación (año +1) significativamente más lluviosos que la media (Fig. 11). En *N. dombeyi* (coihue) se observó una tendencia similar pero sin llegar a detectarse desviaciones significativas de la media en las precipitaciones (Fig. 11).

Estos mismos análisis fueron realizados para determinar las asociaciones de la variación en la temperatura con los episodios de mayor establecimiento. Sin embargo, al menos a la escala temporal analizada no se encontraron señales climáticas relacionadas con la temperatura que se asociaran con los eventos de establecimiento posfuego en lenga y coihue. (Fig. 12).

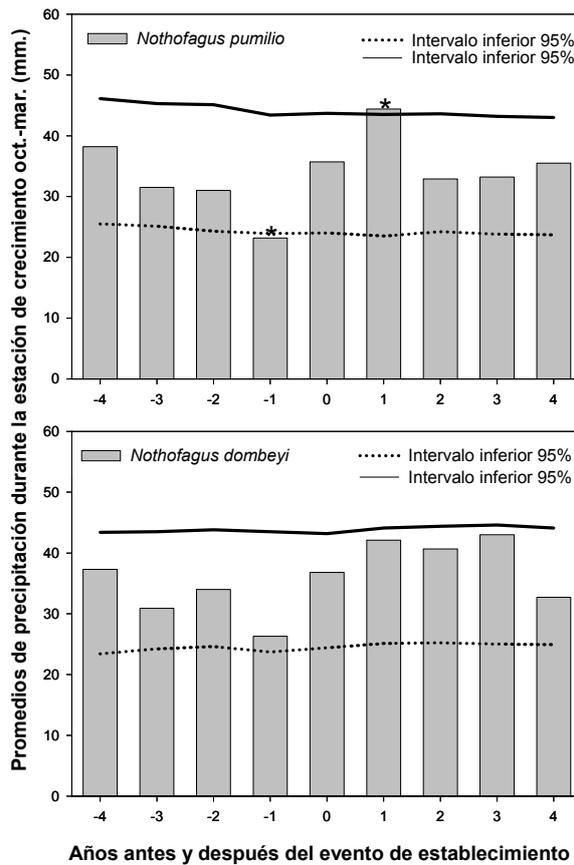


Figura 11: Análisis de épocas superpuestas (SEA) para establecimiento en incendios de *Nothofagus pumilio* (arriba) y *Nothofagus dombeyi* (abajo). Para *N. pumilio* se usaron 10 eventos de establecimiento igual o mayor que dos veces la media de establecimiento del período 1940-2000 vs. promedio de precipitación de la estación de crecimiento (octubre a marzo) para el período 1936-2004. Para *N. dombeyi* se usaron 12 eventos de establecimiento igual o mayor que dos veces la media de establecimiento entre 1957-1991 vs. promedio de precipitación durante la estación de crecimiento para el período 1953-1995. En ambos casos se analizó en una ventana de ± 4 años. (*) Resultados significativos con un intervalo de confianza del 95%; $\pm 1,96$ Desvíos Estándar (DE).

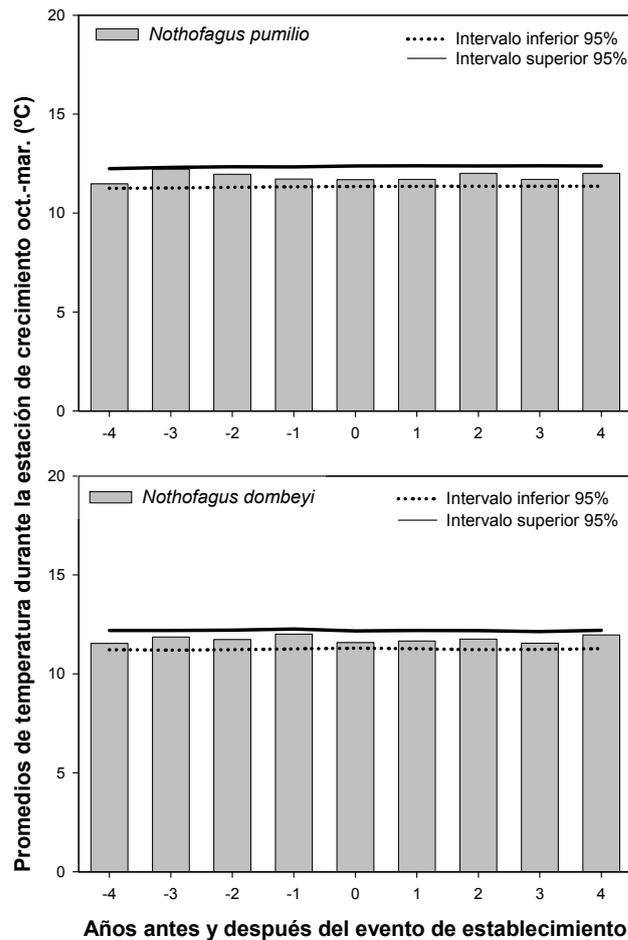


Figura 12: Análisis de épocas superpuestas (SEA), resultados para establecimiento posfuego en *Nothofagus pumilio* (arriba) usando 10 eventos de establecimiento designando así los casos de establecimiento iguales o mayores que dos veces la media de establecimiento entre 1940-2000 vs. promedios de temperatura de la estación de crecimiento (oct-mar) para el período 1936-2004. Para *Nothofagus dombeyi* (abajo) se usaron 12 eventos entre 1957-1991 los promedios de temperatura durante la estación de crecimiento entre del período 1953-1995. En ambos casos se analizó una ventana de ± 4 años.

Para las dos especies de arbóreas estudiadas no se encontraron patrones significativos que relacionen los eventos climáticos favorables (altas precipitaciones y bajas temperaturas) con el reclutamiento posfuego (Fig. 13 y 14).

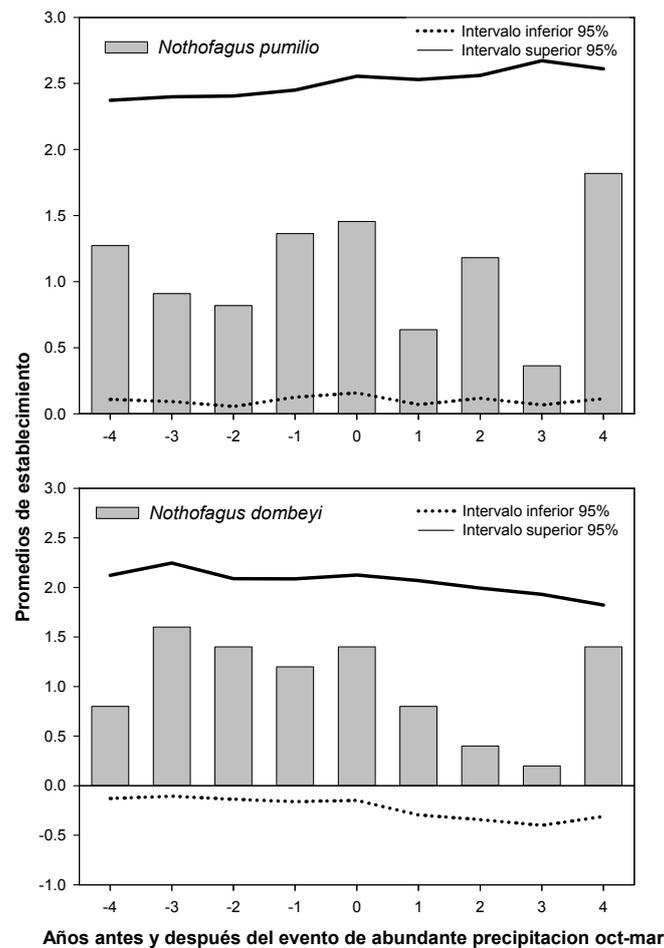


Figura 13: Análisis de épocas superpuestas (SEA), resultados para *Nothofagus pumilio* (arriba) usando como eventos 8 casos en que la precipitación fue igual o mayor a +1,5 DE sobre la media entre 1934-2000 vs. los valores de establecimiento entre del período 1934-2000. Para *Nothofagus dombeyi* (abajo) se usaron 5 eventos de precipitación igual o mayor a +1,5 DE sobre la media entre 1954-2000 vs. los valores de establecimiento entre del período 1954-2000. Se analizó una ventana de ± 4 años.

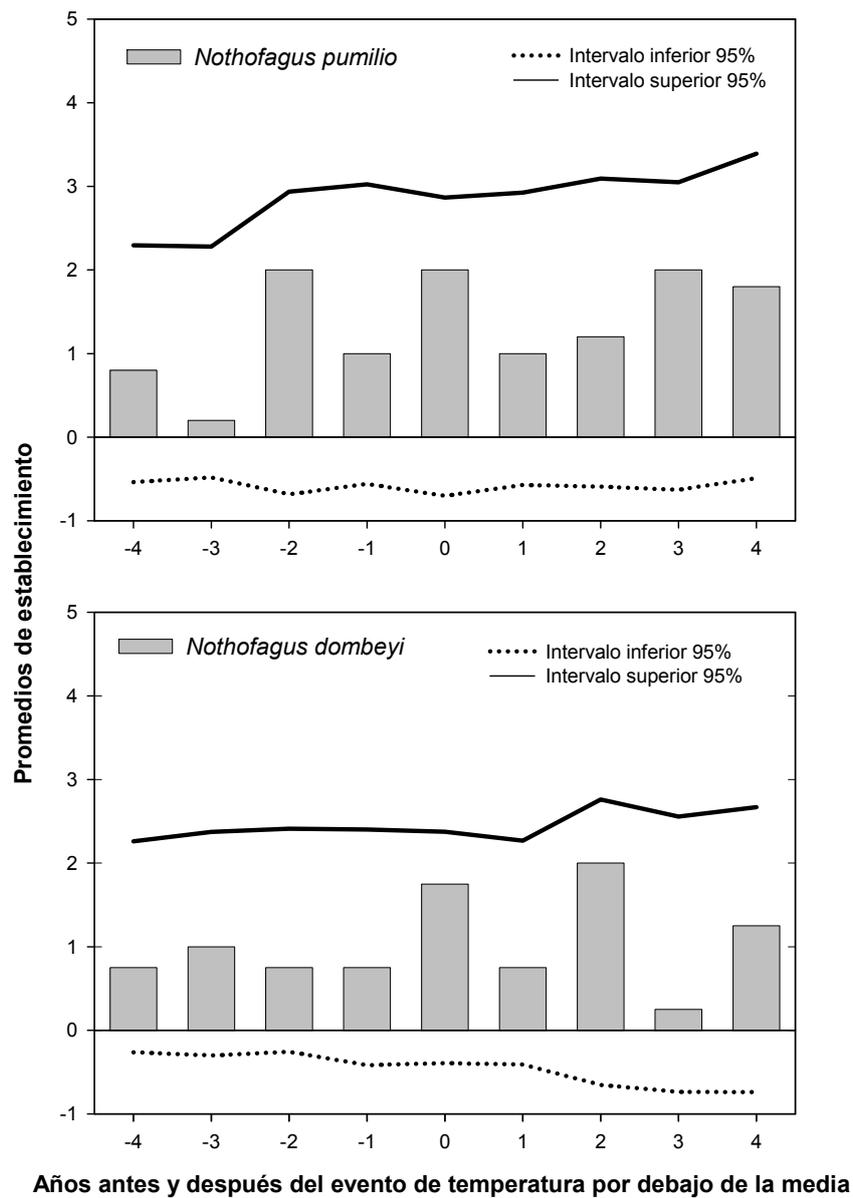


Figura 14: Análisis de épocas superpuestas (SEA), resultados para *Nothofagus pumilio* usando 5 eventos de temperatura igual o menor a -1,5 DE sobre la media entre 1934-2004 vs. los valores de establecimiento entre del período 1934-2000. Para *Nothofagus dombeyi* se usaron 4 eventos de temperatura igual o menor a -1,5 DE sobre la media entre 1955-2000 vs. los valores de establecimiento entre del período 1955-2000. Se analizó una ventana de ± 4 años.

Dado que mediante los análisis de SEA, en una ventana de ± 4 años, la única señal climática encontrada que se relaciona con el establecimiento fue un ciclo de precipitación de ± 1 año alrededor de los eventos de establecimiento, se realizaron regresiones lineales entre las medias móviles (5 años) de establecimiento vs. media móvil (5 años) de precipitación. De estos análisis de regresión se desprende que a una escala temporal mayor que el ciclo encontrado con el SEA no hay una relación lineal entre la precipitación y el establecimiento (Fig. 15).

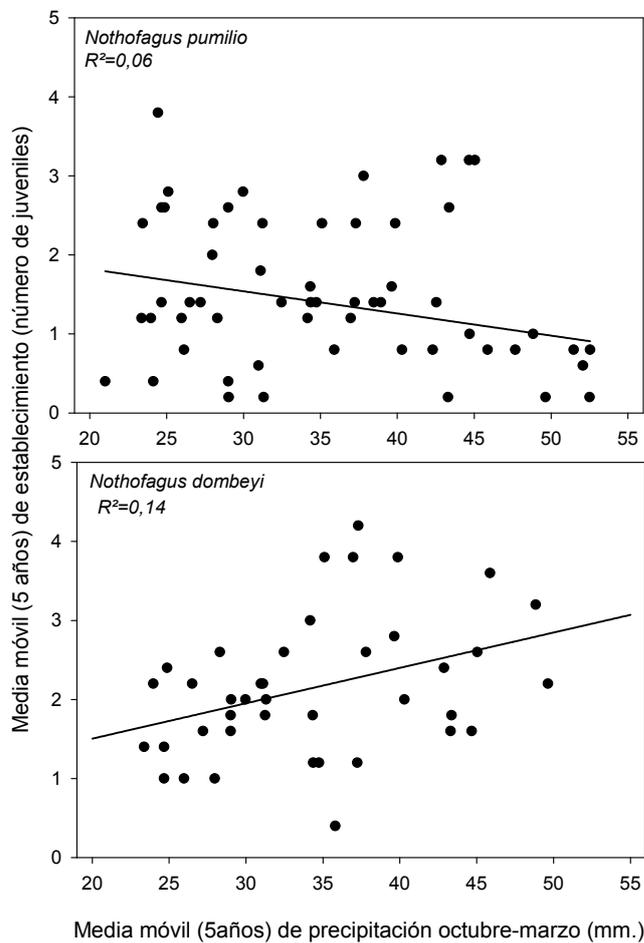


Figura 15: Análisis de regresión relacionando las media mensual móvil de precipitación de la estación de crecimiento (ventana de 5 años) vs. la media móvil de establecimiento (ventana 5 años) en *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi*.

3.3.2 Aspectos temporales del establecimiento posfuego

Comparando las distribuciones de frecuencias de período de amortiguamiento (tiempo transcurrido hasta que sucedió el primer evento de reclutamiento posfuego) se encontró que la distribución de frecuencias varió significativamente entre las dos especies estudiadas (lenga y coihue) $\chi^2 = 79.29$; *g.l.* = 16; $p < 0,001$ (Fig. 16). En las dos especies se observó que los sitios posfuego son capaces de reclutar nuevos individuos casi inmediatamente después de ocurrido el disturbio (pasado 1 ó 2 años) y un 80% de los incendios inicia el reclutamiento después de 6 años de ocurrido el fuego. Se observó sin embargo que en los sitios con bosques de lenga después de un incendio pueden transcurrir hasta 16 años para que suceda el primer reclutamiento. En cambio los sitios con coihue pasan como máximo 7 años sin reclutar (Fig. 16). También se observó que la densidad promedio de renovales reclutados en las dos especies no depende del tiempo de inicio del reclutamiento, la densidad promedio no varió al menos linealmente con el período de amortiguamiento. Estos resultados son similares tanto en lenga $R^2 = 0,001$; $P = 0,9$ como en coihue $R^2 = 0,18$; $P = 0,47$ (Fig. 17).

La ventana de establecimiento (período durante el cual los sitios posfuego son capaces de mantener el reclutamiento) varió entre especies. Se observó que las distribuciones de frecuencias de duración de la ventana de establecimiento difiere significativamente entre lenga y coihue $Chi-cuadrado = 424,46$; *g.l.* = 25; $P < 0,001$ (Fig. 18). Si bien la duración máxima encontrada de las ventanas de establecimiento fue similar en ambas especies (25 años), se observó que para lenga este período pueden consistir de episodios únicos, que duran un solo año, mientras que para coihue la ventana de establecimiento mínima encontrada fue de nueve años (Fig. 18).

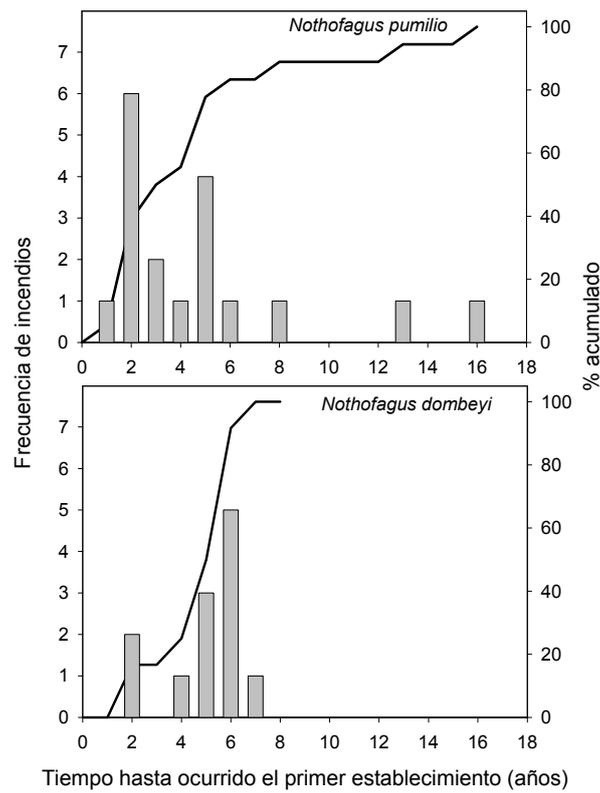


Figura 16: Distribución de frecuencia de incendios (barras) para cada clase del período posfuego antes de haber ocurrido el primer evento de reclutamiento (período de amortiguamiento) en bosques de *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi*, y porcentaje acumulado (curva). Resultado de Chi-Cuadrado (X^2) comparando la distribución de frecuencias para las dos especies $X^2= 79.29$, $g.l. = 16$, $p < 0,001$.

También se observó que la densidad de renovales reclutados es independiente de la duración de la ventana tanto para lenga como para coihue. No se encontró una relación lineal significativa entre la duración de la ventana de establecimiento y la densidad de renovales reclutados en lenga $R^2=0,002$; $P=0,87$ y coihue $R^2=0,07$; $P=0,40$ (Fig. 19).

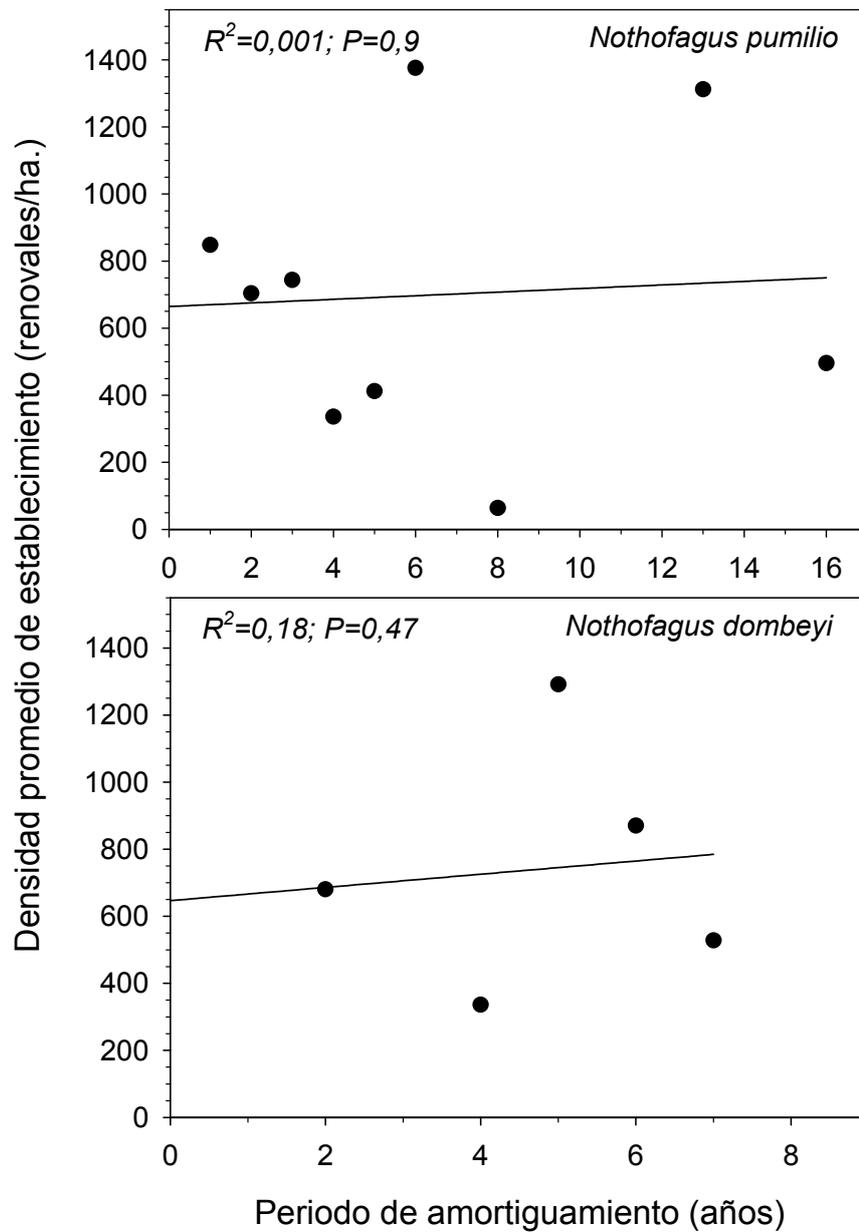


Figura 17: Regresión lineal entre la densidad promedio de renovales reclutados/ha vs. la duración del período posfuego antes del primer reclutamiento (período de amortiguamiento) en bosques de *Nothofagus pumilio* (lenga) y *N. dombeyi* (coihue).

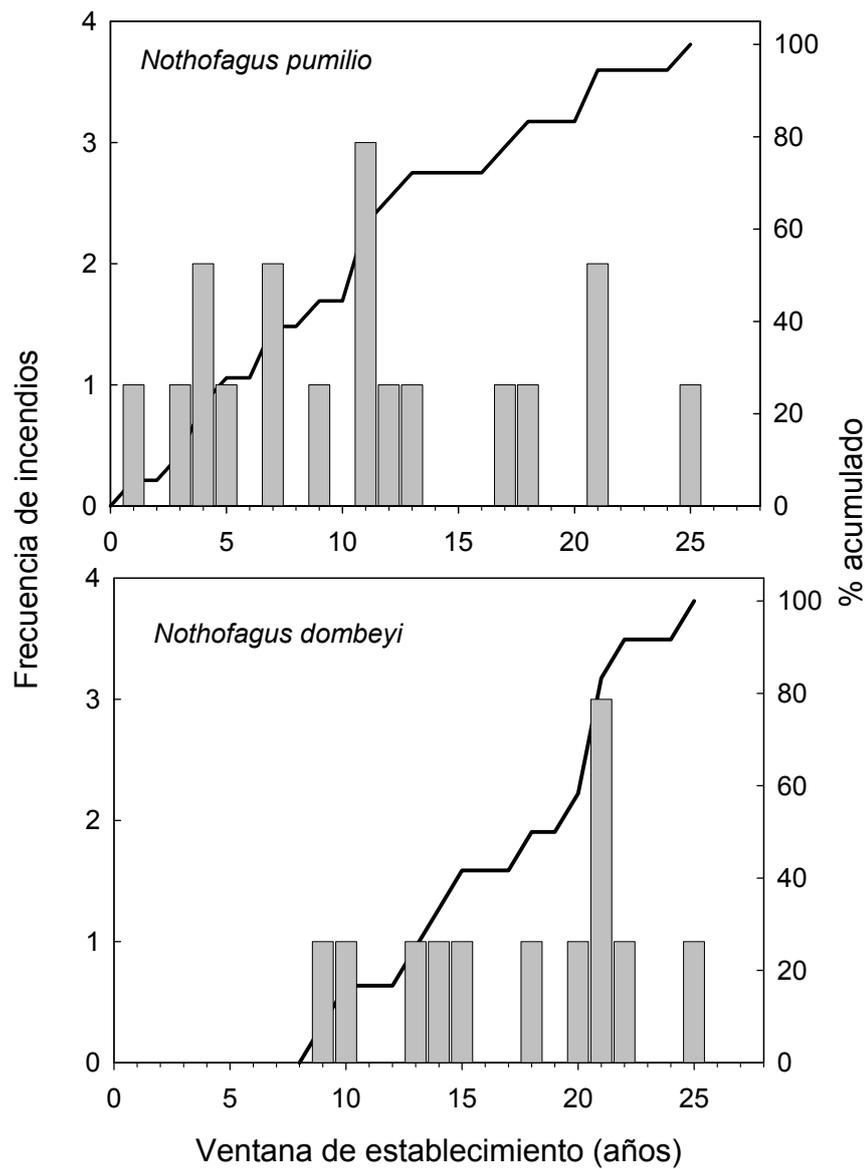


Figura 18: Distribución de frecuencia de incendios (barras) según la clase o duración del período posfuego durante el cual se registró reclutamiento de nuevos individuos (ventana de establecimiento) de las especies afectadas *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi*. Porcentaje acumulado (curva).

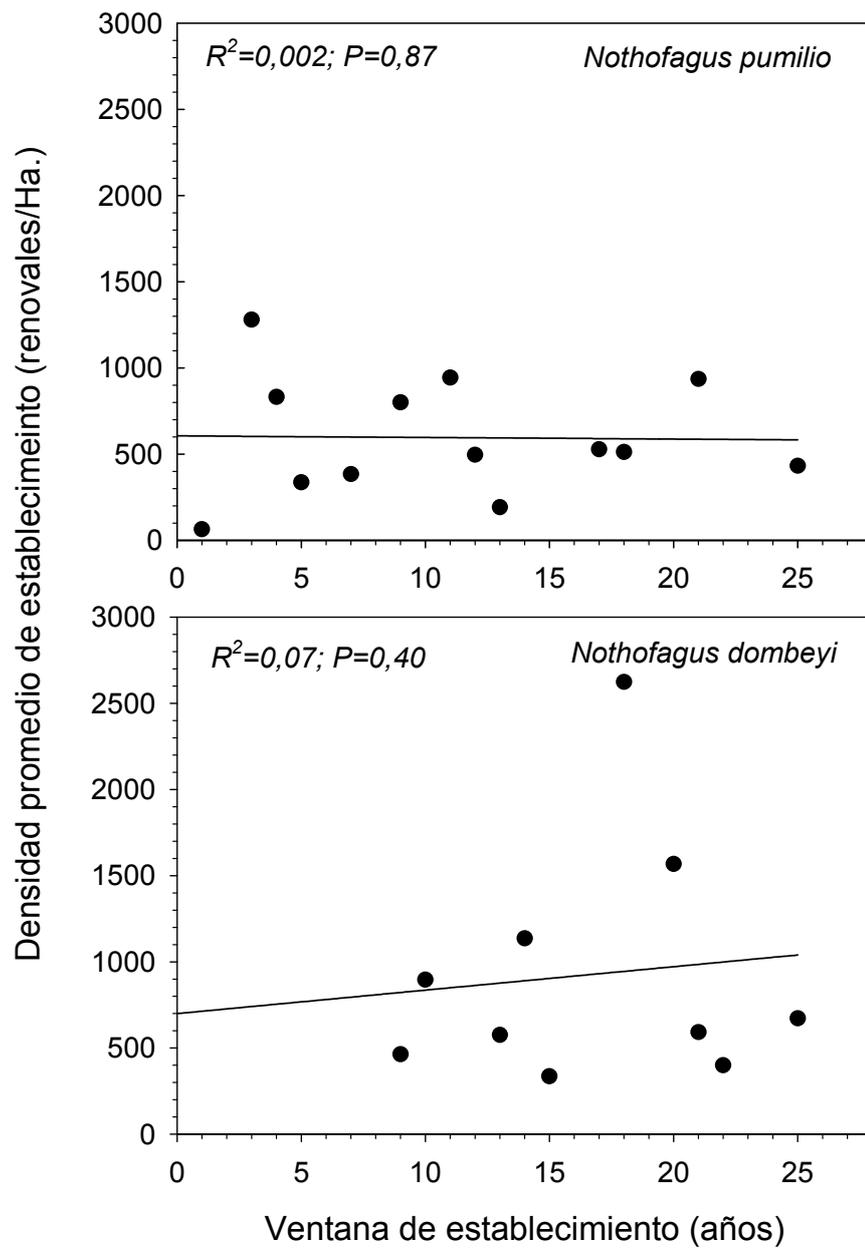


Figura 19: Regresión entre la densidad promedio de establecimiento de juveniles (renovales/ha.) vs. la duración del período posfuego durante el cual se registró establecimiento de nuevos individuos (ventana de establecimiento) de las especies afectadas *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi*.

Análisis de regresión lineal demuestran que tanto en bosques de lenga como de coihue (Fig. 20), la duración de la ventana de establecimiento incrementa significativamente con el aumento de las precipitaciones promedio durante la estación de crecimiento (octubre-marzo) del período que duró la ventana de establecimiento. En ambos casos la diferencia entre las ventanas de menor duración y las de mayor duración sucede debido a un incremento en el promedio de precipitación de aproximadamente 15 mm (Fig. 20).

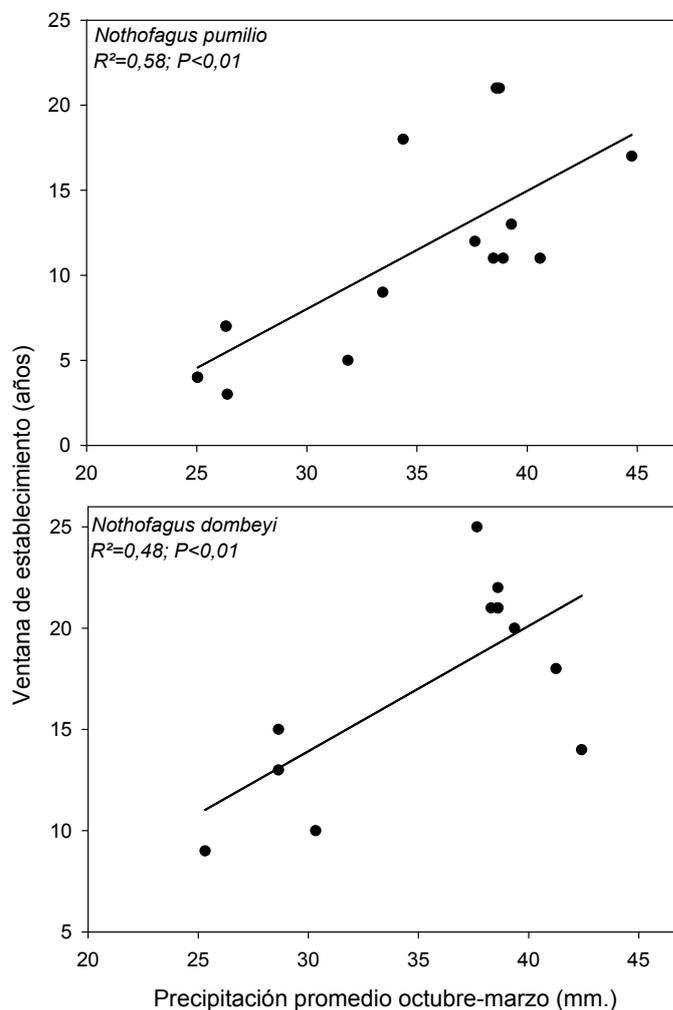


Figura 20: Análisis de regresión relacionando la duración de la ventana de establecimiento de cada incendio en sitios posfuego de *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi* vs. la precipitación promedio de la estación de crecimiento (octubre-marzo) durante los años que duró la ventana de establecimiento.

3.3.3 Efectos de la orientación y la severidad sobre el establecimiento

Comparando las frecuencias del éxito de establecimiento de lenga en los incendios ocurridos en laderas secas (norte, oeste y noroeste) vs. laderas húmedas (sur, este, sureste), se encontró que las frecuencias de éxito son significativamente más altas (a razón de 8:1) en las laderas húmedas que en las secas ($X^2=7,61$; g.l.=1; $p=0,006$). En contraposición, en los sitios posfuego de coihue se encontró que las frecuencias de establecimiento no difieren según la orientación ($X^2=0,27$; g.l.=1; $p=0,6$). Comparando las frecuencias de establecimiento según la severidad del incendio que las afectó se encontró que tanto en lenga ($X^2=0,74$; g.l.=1; $p=0,3$) como en coihue ($X^2=1,87$; g.l.=1; $p=0,17$), las frecuencias de éxito de establecimiento no difieren significativamente entre incendios severos y moderados.

El número de incendios muestreados tanto en lenga como en coihue fue menor en las laderas secas que en las húmedas (Fig. 21 y 22). También se observó que los incendios categorizados como severos son más abundantes en coihue que en lenga (Fig. 21 y 22). Si bien la duración del período durante el cual hubo reclutamiento posfuego es relativamente similar entre los incendios severos y moderados. En los sitios secos de lenga se observa que más del 50% de los incendios carece de establecimiento, i.e. no reclutó después del incendio, independientemente de la severidad (Fig. 22), en cambio en coihue aún cuando los incendios fueron más severos sí hubo reclutamiento (Fig. 22).

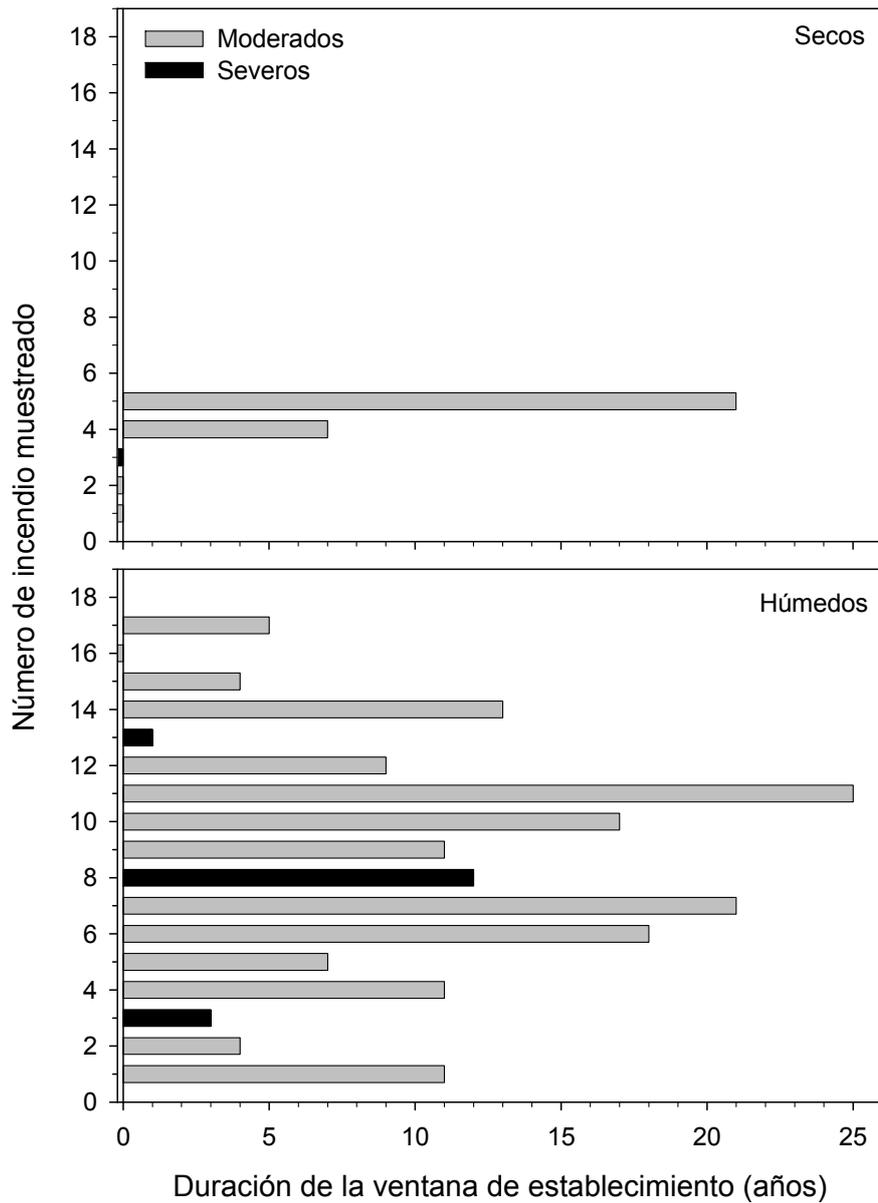


Figura 21: Duración de las ventanas de establecimiento en incendios de *Nothofagus pumilio* clasificados según la severidad y la orientación (secos y húmedos). Las categorías de severidad son: 1=leves, hasta 33% de mortalidad de árboles (sin barras); 2=moderado, hasta 66% de mortalidad (barras grises) y 3= severo más de 66% de mortalidad (barras negras). Barras levemente negativas indican incendios donde no se registró reclutamiento.

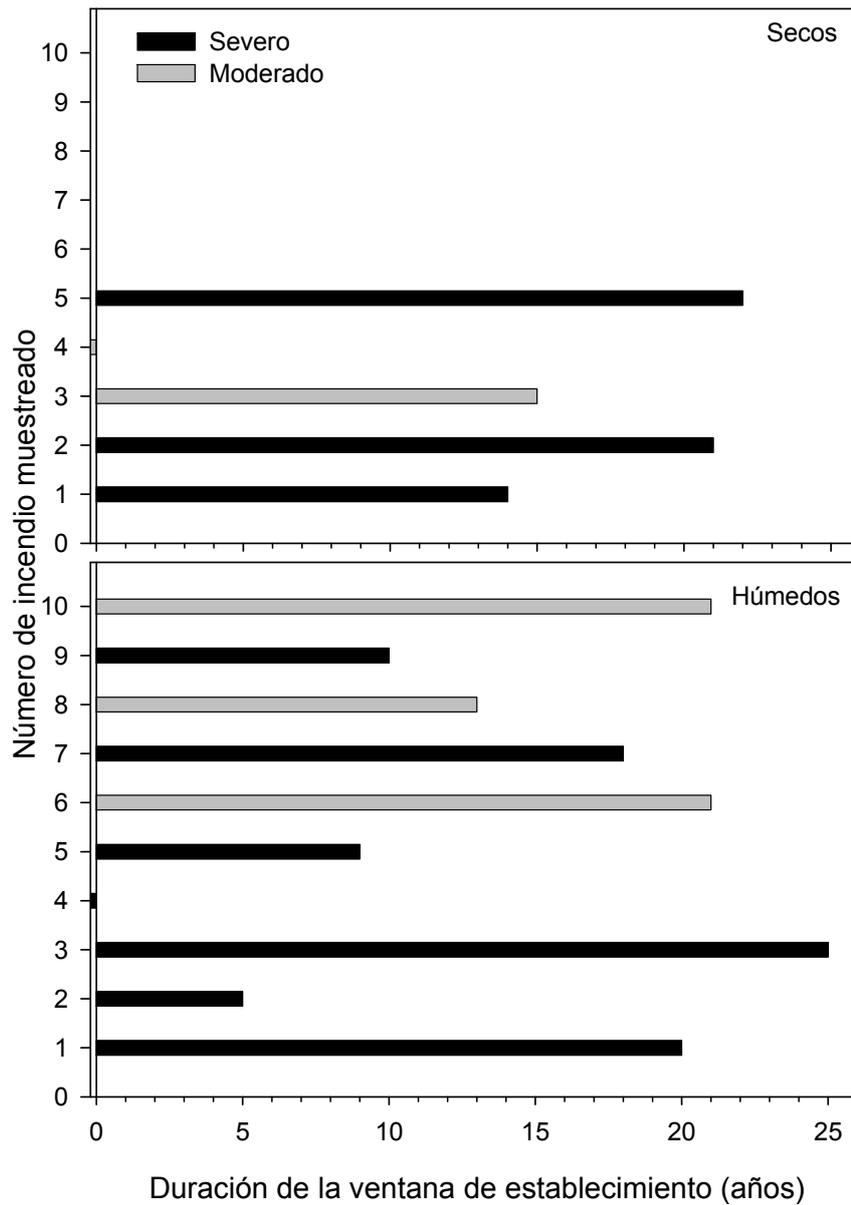


Figura 22: Duración de las ventanas de establecimiento en incendios de *Nothofagus dombeyi* clasificados según la severidad y la orientación (secos y húmedos). Las categorías de severidad son: 1=leves, hasta 33% de mortalidad de árboles (sin barras); 2=moderado, hasta 66% de mortalidad (barras grises) y 3= severo más de 66% de mortalidad (barras negras). Barras levemente negativas indican incendios donde no se registró reclutamiento.

El efecto combinado de la orientación de la ladera y la severidad del incendio no fue significativo sobre el éxito de establecimiento posfuego de lenga y coihue. Los análisis log-lineales sí demostraron que para lenga existe una asociación significativa entre los eventos de establecimiento exitosos con los incendios ocurridos en orientaciones húmedas, i.e. sur, este y sureste; $X^2=6,60$; $g.l.=1$; $p=0,01$ (Tabla 5). En cambio en las orientaciones secas, i.e. norte, oeste y noroeste, las frecuencias de los eventos de éxito o fracaso del establecimiento de lenga fueron similares. De hecho, el modelo que incluye la relación entre orientación y establecimiento es el que mejor explica los datos, en comparación con los modelos que incluían a la severidad o la combinación de los dos factores (*Máxima verosimilitud* $X^2= 4,45$; $g.l. 4$; $p=0,36$). Para el caso de coihue no se encontró ninguna relación entre el éxito de establecimiento y los factores orientación y severidad (Tabla 6).

En la Figura 23 se observa como los sitios húmedos en lenga, independientemente de la severidad, tienen frecuencias más altas de éxito de establecimiento. Sin embargo en coihue estas diferencias no son tan marcadas.

Tabla 5: Pruebas de asociación parcial de análisis log-lineal entre los factores severidad x orientación en función del éxito de establecimiento de *Nothofagus pumilio*.

Factores	g.l.	Chi-cuadrado de asociación parcial	P de asociación parcial
Severidad	1	2,50	0,11
Orientación	1	5,75	0,01
Establecimiento	1	7,95	0,01
Severidad x Orientación	1	1,01	0,31
Severidad x Establecimiento	1	1,64	0,19
Orientación x Establecimiento	1	6,60	0,01

Tabla 6: Pruebas de asociación parcial de análisis log-lineal entre los factores severidad x orientación en función del éxito de establecimiento de *Nothofagus dombeyi*.

Factores	g.l.	Chi-cuadrado de asociación parcial	P de asociación parcial
Severidad	1	1,33	0,25
Orientación	1	0,05	0,82
Establecimiento	1	4,44	0,03
Severidad x Orientación	1	1,35	0,24
Severidad x Establecimiento	1	0,62	0,43
Orientación x Establecimiento	1	0,18	0,67

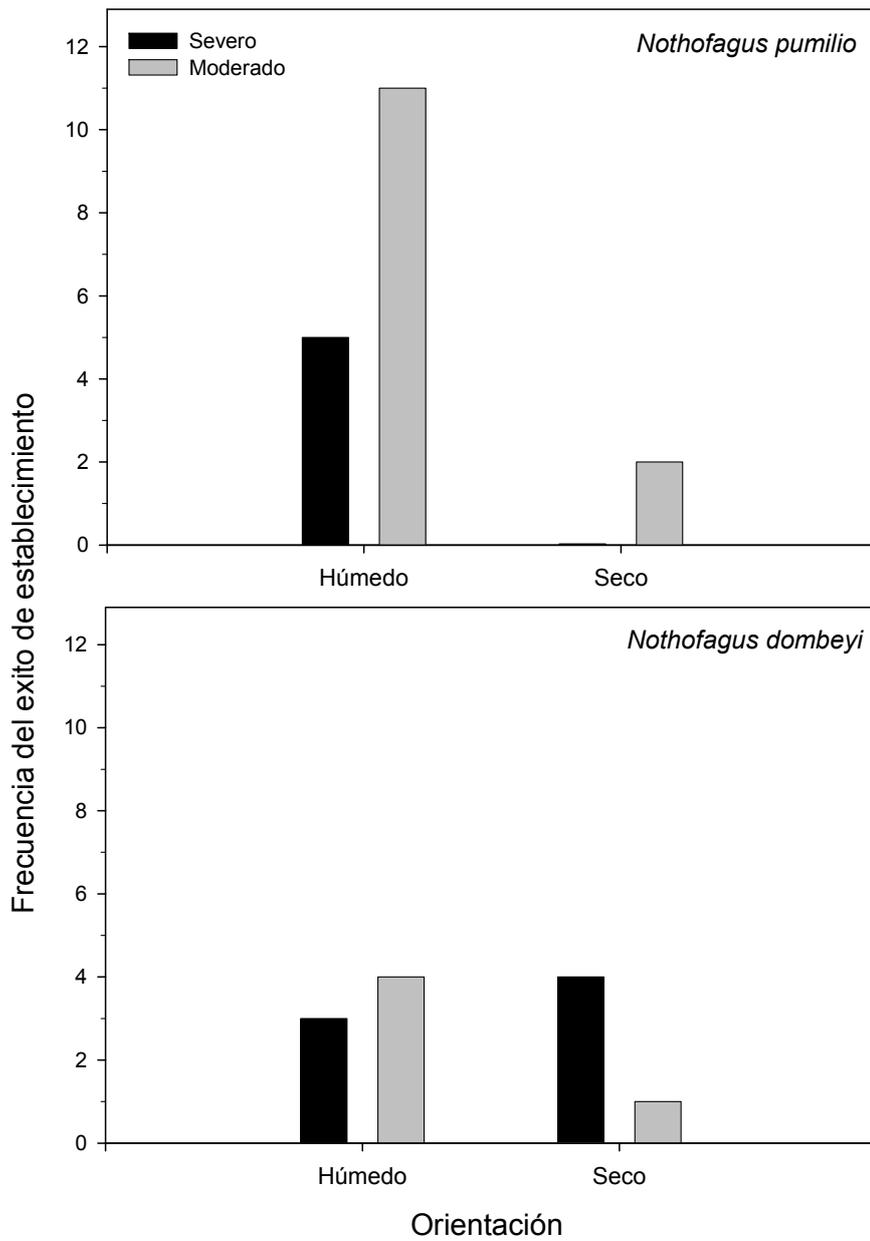


Figura 23: Frecuencia del éxito de establecimiento (barras) clasificada según la orientación (seco y húmedo) y la severidad (severos y moderados) en incendios de *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi*.

3.4 Discusión

3.4.1 Efectos la variación climática sobre la regeneración posfuego

Claramente en el noroeste de la Patagonia la variabilidad temporal en la precipitación influye sobre los patrones y el éxito de regeneración posfuego de *Nothofagus pumilio* (lenga) y no así los de *N. dombeyi* (coihue). En cambio las variaciones en la temperatura no guardaron relación con el éxito de regeneración posfuego de ninguna de las dos especies. Estos resultados sugieren que el reclutamiento episódico que muestra la lenga en sitios incendiados de esta región se halla estrechamente vinculado con ciclos de variación natural de la precipitación. Similares controles climáticos fueron detectados por Heinemann (2006) para el reclutamiento de lenga en los claros del bosque producidos por caída natural de árboles.

Los eventos de regeneración posfuego de lenga analizados en este capítulo siguen un comportamiento episódico estrechamente relacionado a una señal climática que sucede dentro de un intervalo mínimo de tres años. La señal consiste de un año relativamente seco, i.e. por debajo de la media de precipitación de la estación de crecimiento, previo al año en que sucede el evento de establecimiento (año -1), a continuación un año de precipitación promedio cuando sucede el establecimiento (año cero) y seguido de un año húmedo inmediatamente después del establecimiento (año +1). No obstante la regeneración en coihue no se asoció a ninguna señal particular de la precipitación y quizás esto se debe al hecho que el coihue habita en sitios más húmedos (Veblen et al. 1992), donde las precipitaciones podrían no ser limitantes para el reclutamiento de nuevos individuos. En este caso los bosques de lenga establecidos en los lugares más húmedos, i.e. próximos al

hábitat del coihue, deberían de comportarse parecido a los de coihue. De hecho Heinemann (2006) reporta que el establecimiento dentro en claros de un bosque de lenga ubicado en la parte más húmeda del gradiente de precipitación (c. 3000 mm) ha tenido un reclutamiento bajo pero sostenido durante los últimos 40 años. A diferencia de otro sitio con bosque de lenga ubicado en la parte más seca del gradiente (c. 1200 mm) que presentaba reclutamiento por pulsos.

Por otro lado, los resultados de esta tesis podrían estar evidenciando diferencias en los requerimientos durante la regeneración de estas dos especies arbóreas después de un incendio. Estos requerimientos no necesariamente deberían ser los mismos que para la regeneración en condiciones naturales o no disturbadas. Por ejemplo, estos resultados no coinciden con los reportados por Daniels y Veblen (2004), ellos encuentran un cambio en los patrones de reclutamiento anual de plántulas en el límite superior del bosque de lenga de Chall huaco antes de 1976 y después de 1977 asociado a un incremento importante de la temperatura entre 1977 y 1996. Si bien en esta tesis no se analizaron estos períodos por separado, no se encontró una asociación significativa entre la temperatura y reclutamiento. Esta diferencia podría deberse a que en este caso se analizó la regeneración posfuego, que como se discute en los datos experimentales de esta tesis (Cap. II y Tercero-Bucardo et al. (2007)), el efecto del incremento de la temperatura en los sitios posfuego puede estar siendo solapado por la superlativa importancia que tiene la disponibilidad de humedad debido a las condiciones de alta desecación en que se encuentran los ambientes después del incendio. De hecho, en esencia los datos experimentales no discrepan con lo reportado por Daniels y Veblen (2004) en su análisis más detallado, ellos observaron que las condiciones más calidas y secas van en detrimento del reclutamiento y que las condiciones de mayor humedad y

menor temperatura son las más benéficas. Aunque también debe considerarse que este trabajo fue realizado en bosques de lenga ubicados principalmente en el límite inferior de la distribución altitudinal de la lenga, que son los sitios más propensos a los incendios. Esto puede diferenciar de los resultados de Daniels y Veblen (2004) ya que en los sitios de estudio de esta tesis el establecimiento podría estar siendo afectado principalmente por la precipitación, mientras que en los sitios del extremo superior del bosque de lenga, donde la temporada de crecimiento es más corta debido a la permanencia de la nieve, podría ser más importante la temperatura.

Es llamativo que en los bosques de lenga las tasas más altas de establecimiento, según esta señal climática descrita arriba, necesiten de un año relativamente seco antes del evento de reclutamiento. Se sabe que en estos bosques el establecimiento de las plántulas de lenga es favorecido por condiciones óptimas de humedad (Daniels y Veblen 2004; Heinemann y Kitzberger 2006; Tercero-Bucardo et al. 2007) lo que provoca pensar que un año seco no sería benéfico para la regeneración de la lenga. Una particularidad importante es que las especies arbóreas estudiadas en esta tesis se reproducen por vía sexual únicamente, esto hace que la disponibilidad de semillas sea una condición indispensable para su recuperación posfuego. Algunos investigadores han observado que en los bosques de lenga ocurren episodios cíclicos y masivos de producción de semillas con alto porcentaje de viabilidad (Donoso 1993; Schmidt et al. 1997), y al menos en los bosques ubicados en las áreas más secas del gradiente Heinemann (2006) encontró evidencias de una producción masiva de semillas viables asociadas con condiciones de sequía durante la temporada de crecimiento del año previo. Además encontró un alto reclutamiento de plántulas después de ese evento de alta producción de semillas. Estos datos estarían demostrando lo

indispensable que es la existencia de ese año seco previo al evento de reclutamiento, observada con los análisis de SEA, y así mismo la importancia de la existencia de la señal climática completa para el éxito de establecimiento y la recuperación de los bosques de lenga posfuego. Ese eventual año previo de sequía podría ser un disparador para una alta producción de semillas viables. Una vez que ocurre esta situación, si continúa al menos un año de precipitación promedio y otro de mayor humedad se complementarían para favorecer eventos de abundante establecimiento en lenga.

Heinemann et al. (2000) reportan que la supervivencia de plántulas de lenga en claros del dosel de bosques xéricos en Challhuaco depende de una alta disponibilidad de humedad durante el año posterior a la germinación. También coincide con lo reportado por Daniels y Veblen (2004) que remarcan la importancia de la humedad para la supervivencia de las plántulas durante los primeros años de vida. Además cabe mencionar que en experimentos de supervivencia de plántulas de especies arbóreas (en capítulo II de esta tesis) y Tercero-Bucardo et al. (2007) se observó que, bajo las mismas condiciones de humedad, las plántulas de lenga de dos años de edad sobreviven más que las plántulas de un año de coihue y de *A. chilensis*. Nótese también que dos años es la edad que tendrían las plántulas de lenga cuando se desvanece la señal climática del patrón reportado en este capítulo. Aparentemente las plántulas una vez que sobreviven a las condiciones de los dos años iniciales podrían ser capaces de soportar distintas condiciones climáticas adversas y tener mayores tasas de supervivencia.

En coihue sin embargo no se observa una señal climática parecida a la encontrada en lenga. Una posible razón es porque los bosques de coihue crecen en ambientes más estables en términos de humedad, donde la precipitación no sería

una limitante. Esta estabilidad ambiental también podría permitir que el coihue a diferencia de la lenga produzca semillas viables anualmente y que por ende haya reclutamiento exitoso de forma continua.

Los sitios más xéricos podrían ser más sensibles a las variaciones climáticas y por ende verse más afectados ante posibles variaciones en los regímenes de precipitación y de incendios pronosticados para las próximas décadas (Veblen et al. 1999; Veblen et al. 2003). A una escala temporal de décadas, la reiteración del patrón climático relacionado con el establecimiento de lenga podría ser raro, también ser modificado por los eventuales cambios climáticos predichos para estos ecosistemas. Esta situación haría que el proceso de regeneración de los bosques de lenga posfuego sea poco probable, llevando a estos sistemas, temporalmente, a seguir trayectorias sucesionales distintas de las que permitirían recuperar el bosque afectado por el fuego. Como reporta Mermoz et al. (2005) este espacio podría pasar a ser dominado por comunidades vegetales más xéricas como matorrales compuestos por especies que rebrotan después del fuego. Estas especies de matorral tienen además una dinámica de fuegos distinta a los bosques (Veblen et al. 2003), lo que alargaría la permanencia de estos sistemas incendiados en el estadio de matorral.

3.4.2 Aspectos temporales del establecimiento posfuego

3.4.2.1 Período de amortiguamiento posfuego

Es imposible medir la intensidad exacta de los incendios después de que ocurren en la naturaleza, pero un fuego que consume gran parte del material vegetal en un sitio seguramente produce cambios profundos en las condiciones microclimáticas y en las propiedades del sustrato. Se sabe que incendios intensos

en bosques de lenga producen cambios a largo plazo en el suelo relacionados con el consumo de la materia orgánica (Alauzis et al. 2004). Basado en esto se puede postular que las especies que se reproducen a través de semillas, probablemente necesiten de un tiempo de rehabilitación considerablemente largo después del incendio para recuperar las condiciones óptimas del suelo y para que pueda ocurrir la germinación y el establecimiento de las especies arbóreas. Sin embargo, en este trabajo se observó que todos los incendios muestreados fueron capaces de reclutar casi inmediatamente después del fuego (pasando uno o dos años), y que en lenga pueden pasar hasta 16 años sin que ocurra reclutamiento, no obstante en coihue no pasaron más de 7 años antes del primer establecimiento.

Es de destacar que el período máximo sin reclutamiento es menos de la mitad en coihue respecto de lenga. Esta podría ser una característica particular de estos bosques, la cual es importante en la dinámica posdisturbio, y podría estar determinada principalmente por las condiciones climáticas de los hábitats donde estas especies crecen. Por ejemplo, hábitats más húmedos podrían estar relacionados con una menor severidad de los incendios y por lo tanto menor tiempo para reclutar nuevos individuos. También podría estar reflejando particularidades autoecológicas de las especies relacionadas con la reproducción, por ejemplo, una producción baja pero continua de semillas en coihue o años esporádicos de producción masiva de semillas en lenga. Cabe señalar que en este trabajo, los muestreos siempre fueron realizados en los bordes del incendio por lo tanto siempre había árboles remanentes potenciales fuentes de semillas en un radio de aproximadamente 50 m.

Considerando que los incendios analizados en este estudio fueron como mínimo de severidad intermedia. Probablemente para estas especies,

independientemente del grado de severidad, es más importante la cantidad de precipitación y la disponibilidad de agua en el suelo como limitante para iniciar el reclutamiento y no tanto otras condiciones posfuego del sustrato. Esto explicaría porque después de 6 años de ocurrido el fuego, aproximadamente un 80% de los incendios han conseguido reclutar nuevos individuos a partir de semillas. Esto también es respaldado por los resultados encontrados por Kitzberger et al. (2005a) quienes reportan que pasado dos años, en suelos severamente afectados por el fuego, no existe un efecto significativo sobre la supervivencia de plántulas de lenga. Se debe reconocer también que la clasificación de severidad usada en este trabajo, si bien es una aproximación válida, está dada indirectamente por una medición de densidad del rodal al momento del muestreo, por lo tanto el hecho de no conocer las características del rodal en el momento que ocurrió el fuego impide tener una aproximación directa de la intensidad del incendio, máxime en los fuegos más antiguos.

La diferencia observada entre las dos especies pueden deberse a los distintos requerimientos de cada una de ellas. Por ejemplo, en lenga donde se encontró una relación del establecimiento con ciclos de precipitación específicos, es más lógico que puedan pasar hasta 16 años sin reclutar plántulas dado que las probabilidades de que sucedan las condiciones óptimas para la regeneración son más bajas, comparadas con las de coihue que es capaz de mantener un reclutamiento continuo el cual quizás no está estrictamente asociado a ningún ciclo climático particular. Entonces llama la atención que en lenga también haya reclutamiento un año después del incendio. Como sabemos, en el área de estudio la ocurrencia de incendios está estrechamente relacionada con años secos (Veblen et al. 1999). Antes se había discutido sobre las evidencias de la relación de los años secos con

una alta producción de semillas. Es probable que los años en que suceden los incendios también coincidan con años de alta producción de semillas las cuales estarían disponibles inmediatamente para que ocurra el reclutamiento. De ocurrir esta situación, si a continuación del disturbio ocurren años con precipitaciones óptimas la probabilidad del éxito de establecimiento sería muy alto independientemente del tiempo que haya pasado después del incendio. En este caso pasaría ser preponderante la existencia de semilleros para la asegurar el establecimiento de lenga, coincidiendo con lo sugerido por Kitzberger et al. (2005b).

La densidad de la cohorte recuperación de los bosques incendiados no dependen de un período de amortiguamiento posfuego. Independientemente de cuanto tiempo pase antes de que un sitio incendiado comience a reclutar nuevos individuos se observó que las densidades reclutadas son altamente variables, por ejemplo, no hay indicios de que los sitios que inician el reclutamiento inmediatamente después de ocurrido el disturbio finalmente recluten una mayor densidades de renovales que los que comienzan más tarde. Esto indica que ambas estrategias de reclutamiento observadas en estas especies podrían estar funcionando perfectamente. La lenga en los sitios más secos aprovecha los pulsos de establecimiento para reclutar suficiente número de renovales hasta recuperar las densidades promedio de individuos. El coihue por su parte, probablemente de forma más constante va reclutando nuevos individuos hasta alcanzar las densidades típicas. Además la lenga podría comportarse de una forma más plástica adoptando distintas estrategias de reclutamiento según las condiciones ambientales de los sitios donde crece, es decir reclutamientos episódicos en los sitios secos y continuo en los sitios más húmedos.

La estrategia de producir semillas esporádicamente también podría estar asociada a la presión de depredación de semillas. Estudios sobre depredación de semillas en los bosques de *Nothofagus* han encontrado que las semillas de menor tamaño, por ejemplo las de coihue son menos apetecidas por roedores que otras de mayor tamaño (Kitzberger et al. 2007). Además se ha visto que durante una producción muy alta de semillas sólo algunas escapan la depredación predispersiva por roedores (Caccia, F. inédito). En este caso las semillas de lenga podrían ser más propensas a la depredación lo que habría llevado a esta especie a adoptar ciertas estrategias como la producción masiva de semillas con el fin de saciar a los depredadores para asegurar la progenie. Esta misma estrategia de escape a los depredadores podría darse al nivel de plántulas. Del mismo modo las plántulas de lenga también podrían ser más palatables que las de coihue para los herbívoros, por lo que para asegurar la regeneración del bosque necesita producir altas densidades de plántulas incrementando la probabilidad de escapar a la depredación por parte de herbívoros como la liebre en las zonas más secas (Kitzberger et al. 2005a).

3.4.2.2 Período de reclutamiento posfuego

La duración de la ventana de establecimiento o período durante el cual existe reclutamiento posfuego varió entre lenga y coihue, si bien en ambas especies la duración de esta ventana temporal fue similar, las duraciones mínimas son distintas. Es decir que en lenga algunos sitios desde que sucedió el incendio hasta el momento de los muestreos sólo habían reclutado a lo largo de un año, a pesar de que algunos de estos incendios habían sucedido hace más de 35 años. Esto indicaría que en lenga son más comunes los eventos aislados de reclutamiento; durante varios años puede ocurrir uno o pocos eventos probablemente asociados a los ciclos de precipitación y reproducción a través de la señal climática descrita

antes, lo que haría que el establecimiento sea un evento menos probable en el tiempo. En cambio en coihue las ventanas tuvieron como mínimo nueve años durante los cuales al menos debieron ocurrir dos eventos de establecimiento, sin embargo en esta especie aunque no se analizó de forma particular la frecuencia de establecimiento, se observó que el reclutamiento puede ser sistemático a través de los años que duraban las ventanas. En un trabajo en curso sobre regeneración en claros del dosel, se ha observado que si bien en coihue pueden haber pulsos de mayor frecuencia de reclutamiento y épocas de menor frecuencia, en los sitios húmedos estos ciclos son temporalmente más amplios (*aprox.* 20 años, Suarez M.L., comunic. personal), además entre cada período de alta frecuencia de establecimiento lo que sucede son épocas de menor reclutamiento relativamente continuo y no períodos de muchos años sin renuevos. Si bien las ventanas de reclutamiento captadas con el diseño de muestreos utilizado en esta tesis dependen de cuando haya sucedido el incendio, i.e. de la edad del incendio, evidentemente la resolución temporal utilizada permitió observar el patrón de reclutamiento continuo.

La ventana de establecimiento posfuego en lenga también puede ser tan extensa como los de coihue. Este dato en ninguna de las dos especies sirve para inferir como es la dinámica de establecimiento durante este tiempo. Sin embargo, conociendo los valores mínimos de la ventana de establecimiento en las dos especies, se podría especular que es más probable que para una misma duración del período de establecimiento haya habido más de un evento de establecimiento en coihue que en lenga. La duración de esta ventana también podría guardar relación con la tolerancia a la sombra de las distintas especies. En este caso se esperaría que una vez que el bosque posfuego recupere cierta cobertura de vegetación inhiba a la especie menos tolerante a la sombra (en este caso coihue) poniendo fin al

periodo de reclutamiento y bajo esta condición sombría la lenga podría seguir reclutando. Sin embargo en este trabajo no se encontraron diferencias en la duración de la ventana de establecimiento de lenga y coihue.

A pesar de las diferencias en la frecuencia de incendios según la ventana de establecimiento, las densidades de renovales reclutados durante este período no difieren entre las dos especies, i.e. no existe una relación lineal de la duración del período de establecimiento con la densidad de renovales. De este resultado se puede interpretar que, independientemente de que durante el período de establecimiento haya uno o más eventos de establecimiento, el promedio de renovales reclutados al final del período será similar en sitios posfuego de las dos especies. Probablemente, según la estrategia utilizada por cada especie, un período de reclutamiento corto con altas tasas de reclutamiento es tan eficiente como uno largo con bajas tasas para finalmente reclutar una cantidad promedio de individuos por hectárea, i.e. en lenga la densidad de renovales podría ser el resultado de muchos individuos reclutados en pocos eventos anuales, y en coihue el resultado de pocos individuos reclutados durante muchos años pero de forma continua. Este comportamiento diferencial de las dos especies también podría estar relacionado con características autoecológicas de las especies. Por ejemplo, la presencia de semillaciones masivas en años aislados en lenga y la producción continua de semillas en coihue. Estas características a su vez pueden estar relacionadas con las condiciones del hábitat, con condiciones fisiológicas de las especies ligadas a la característica de ser perennifolias o caducifolias y con estrategias reproductivas como respuesta a la depredación de semillas o al déficit de nutrientes.

En las dos especies también se observó que la ventana de establecimiento está relacionada positivamente con la precipitación. Este resultado refuerza la

relación encontrada de los eventos de establecimiento de lenga con la precipitación, los períodos cortos de establecimiento relacionados con promedios de precipitación más bajos probablemente se deben a pocos eventos de establecimiento durante ese período. Si bien antes había discutido sobre las diferencias en la frecuencia de los incendios distribuidas según la ventana de establecimiento, aparentemente la diferencia es sólo debido a la existencia de eventos aislados de establecimiento que reflejan la existencia de períodos de establecimiento cortos, pero de algún modo las ventanas de establecimiento cortas en coihue pueden deberse a un patrón similar al encontrado en lenga. De hecho, se observó que en coihue también existe una tendencia a la existencia de un patrón climático similar al encontrado en lenga. Es probable que este patrón sea menos marcado en coihue ya que habita en un rango climático más homogéneo (principalmente en sitios húmedos) que donde habita la lenga. Esto haría que esa señal climática se diluya en parte por la ausencia de bosques de coihue en las áreas más secas donde las variaciones climáticas podrían tener un efecto más marcado sobre la regeneración de esta especie arbórea. De acuerdo a estas presunciones podríamos especular que debido a que el reclutamiento de la lenga es parecido al de coihue en los sitios más húmedos, los bosques de coihue ubicados en sitios más secos podrían adoptar estrategias de reclutamiento parecidas a las de lenga.

3.4.3 Efectos de la orientación sobre el establecimiento

Analizado a “mesoescala”, i.e. una escala menor a la de paisajes pero mayor a la de micrositio, la regeneración de la lenga y coihue después de los incendios también es distinta según características topográficas como la orientación. En lenga a diferencia del coihue hay una influencia significativa de las orientaciones más sombrías (sur y este) sobre el éxito de establecimiento, e incluso se determinó que

este efecto es independiente de la severidad del incendio. Este resultado es lógico si lo relacionamos con lo discutido anteriormente respecto del efecto de las precipitaciones sobre el reclutamiento. A esta latitud las laderas orientadas hacia el sur y al este conservan una mayor humedad que las del norte y oeste debido a la menor exposición a la radiación solar durante el día, esto aparentemente favorece la supervivencia de las plántulas. Es interesante que este resultado coincida con observaciones realizadas a una escala de micrositios en bosques xéricos de lenga, por ejemplo Heinemann et al. (2000) reportan que dentro de claros del dosel la supervivencia de las plántulas es mayor en los bordes más sombríos debido a la mayor retención de humedad. También en sitios posfuego se reporta la importancia de la sombra producida por la cantidad de dosel que queda después del incendio, proporcionando micrositios aptos para la supervivencia de las plántulas, al menos en las laderas más húmedas (Kitzberger et al. 2005a). A escala de paisaje también se reporta ausencia de plántulas en las laderas norte que son las más secas (Daniels y Veblen 2004) y se ha observado regeneración de bosques asociada a laderas más sombrías (Rusch 1989). Aunque debo reconocer que en este trabajo no se consideró analizar la distribución dentro del gradiente de precipitación y no se tuvo en cuenta la ubicación de las parcelas dentro de la pendiente debido a que excedía la escala a la que se analizó el problema. Integrando estos resultados podríamos conjeturar que a distintas escalas espaciales los mecanismos que determinan la regeneración, al menos de los bosques de lenga de los sitios xéricos, están basados en la disponibilidad de humedad. En coihue no se notó esta influencia y esto podría corroborar que la limitante en los bosques de lenga es la humedad ya que el coihue que habita en lugares más húmedos no se ve afectado. De hecho, resultados de los bosques de lenga que crecen en lugares más húmedos muestran diferencias

respecto de la influencia de la humedad en el éxito de establecimiento de plántulas (Heinemann et al. 2000), según estos autores, en estos sitios la humedad deja de ser protagonista y se vuelven más importante otros factores abióticos como la disponibilidad de luz.

Cabe señalar que en este trabajo se muestrearon más incendios en las orientaciones húmedas que en las secas, por lo tanto estas aseveraciones pueden estar sesgadas por el bajo número de incendios estudiados en laderas secas, pero es un hecho que la falta de datos de las orientaciones secas no es producto de una subrepresentación del muestreo, sino que está relacionada con la proporción natural con que actualmente se distribuyen los mosaicos de bosques dentro del paisaje. En efecto, esta distribución sesgada hacia las orientaciones húmedas puede ser producto de la baja capacidad de regeneración de forma natural en las laderas con orientación norte (seca), por ejemplo la ausencia de plántulas observada por Daniels y Veblen (2004). También como se ha observado en este y otros trabajos que las plántulas después de incendios sobreviven mejor en condiciones de mayor humedad (Kitzberger et al. 2005a; Tercero-Bucardo et al. 2007). Esto puede ser el resultado de que a través del tiempo por razones como problemas de sucesión posfuego, reiteración de incendios o fuegos de alta severidad que eliminan los posibles semilleros en grandes extensiones lo que imposibilita la disponibilidad de semillas, ha generado que la vegetación permanezca en etapas sucesionales distintas a los bosques (Veblen et al. 2003; Kitzberger et al. 2005a), haciendo que en esta región hayan menos bosques de lenga cubriendo las laderas secas de los extremos más xéricos de la distribución de esta especie.

La estructura de las comunidades es el resultado de complejas interacciones de procesos a escala local como interacción competitiva y sucesión, y procesos de

escala regional como disturbios y patrones climáticos (Savage et al. 1996). En otras regiones del planeta, estudios que relacionan las tendencias climáticas con la regeneración de bosques sugieren que las anomalías en la temperatura y la precipitación juegan un papel fundamental en las cohortes de establecimiento de otras especies como el *Pinus ponderosa*, cuyo reclutamiento es marcadamente episódico (Savage et al. 1996). Otros trabajos con especies arbóreas en sitios posfuego han encontrado, por ejemplo que el establecimiento de *Abies lasiocarpa* está relacionado a períodos de variaciones climáticas como primaveras secas y calidas y veranos húmedos y fríos (Little et al. 1994). Estudios a escala de sitio en distintos ecosistemas posfuego de España concluyen que las grandes diferencias en los mecanismos de regeneración en distintos sitios y en distintos factores topográficos indican una fuerte sensibilidad de la vegetación debido a diferencias en las condiciones climáticas locales (Buhk et al. 2005). También en ecosistemas del oeste de Norteamérica hay evidencias de que las limitaciones al establecimiento de especies arbóreas debido al clima varían según la zona climática; modificaciones en la distribución de especies de árboles subalpinas han sido atribuidos al cambio climático asociado con períodos climáticos que favorecen la germinación y el crecimiento. Sin embargo factores topográficos y los disturbios también pueden modificar el establecimiento de los árboles a una escala local (Rochefort et al. 1994).

En este capítulo se demuestra que al menos para lenga también hay evidencias que indican que como mínimo parte del comportamiento episódico del establecimiento tiene que ver con un mecanismo de control climático. También hay influencia de factores topográficos pero probablemente relacionados con características ambientales que pueden ser modificadas por variaciones climáticas, por ejemplo la humedad.

3.5 Literatura citada

- Aber, J., Neilson, R.P., McNulty, S., Lenihan, J.M., Bachelet, D. y Drapek, R.J. (2001) Forest processes and global environmental change: predicting the effects of individual and multiple stressors. *BioScience* **51**, 735-751.
- Agee, J.K. y Smith, L. (1984) Subalpine tree re-establishment after fire in the Olympic Mountains, Washington. *Ecology*, **65**, 810-819.
- Alauzis, M.V., Mazzarino, M.J., Raffaele, E. y Roselli, L. (2004) Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecology and Management* **192** 131-142.
- Allen, C.D. y Breshears, D.D. (1998) Drought-induced shift of a forest-woodland landscape in response to climate variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, pp. 14839–14842.
- Arno, S.F. y Sneck, K.M. (1977) A method for determining fire history in coniferous forests of the mountain west. USDA Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station, Ogden.
- Baker, W. (1995) Long-term response of disturbance landscapes to human intervention and global change. *Landscape Ecology* **10**, 143–159.
- Bond, W.J. y van Wilgen, B.W. (1996) *Fire and plants*. Chapman and Hall, London, UK.
- Boose, E.R., Foster, D.R. y Fluet, F.M. (1994) Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs*, **64**, 369-400.
- Buhk, C., Sánchez Gómez, P. y Hensen, I. (2005) Plant regeneration mechanisms during early post-fire succession in south-eastern Spain. *Feddes Repertorium*, **116**, 392-404.
- Byram, G.M. (1959) Combustion of forest fuels. *Forest fire: control and use* (ed Davis, K.P.), pp. 90-123. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- Callaway, R.M. y Davis, F.W. (1993) Vegetation dynamics, fire, and the physical environment in coastal Central California. *Ecology*, **74**, 1567-1578.
- Chandler, C., Cheney, P., Thomas, P., Trabaud, L. y Williams, D. (1983) *Forest Fires Behaviors and Effects*. John Wiley & Sons, New York.

- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119-1144.
- Bruno, J.A. y Martín, G. (1982) Los incendios forestales en los Parques Nacionales: estudio estadístico y análisis de su incidencia. pp. 44. Administración de Parques Nacionales y Dirección General de Recursos Recreacionales, Argentina.
- Daniels, L.D. y Veblen, T.T. (2004) Spatiotemporal influences of climate on altitudinal treeline in northern Patagonia. *Ecology*, **85**, 1284-1296.
- Daniels, L.D., Veblen, T.T. y Villalba, R. (2007) Use of thin sections to improve age estimates of *Nothofagus pumilio* seedlings. *Ecoscience*, **14**, 17-22.
- DeBano, L.F., Rice, R.M. y Conrad, C.R. (1979) Soil heating in chaparral fires: effect on soil properties, plant nutrients, erosion, and runoff. United States Forest Service. Research paper PSW-145.
- Denslow, J.S. (1980) Gap partitioning among tropical rainforest trees. *Biotropica, Supplement: Tropical Succession*, **12**, 47-55.
- Dieterich, J.H. y Swetnam, T.W. (1984) Dendrochronology of a fire-scarred ponderosa pine. *Forest Science*, **30**, 238-247.
- Diffenbaugh, N.S., Pal, J.S., Trapp, R.J. y Giorgi, F. (2005) Fine-scale processes regulate the response of extreme events to global climate change. *PNAS USA*, **102**, 15774-15778.
- Donoso, Z.C. (1993) Bosques templados de Chile y Argentina. Variación estructura y dinámica. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Fastie, C.L. (1995) Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology*, **76**, 1899-1916.
- Finegan, B. (1984) Forest succession. *Nature*, **312**, 109-114.
- Flannigan, M., Campbell, I., Wotton, M., Carcaillet, C., Richard, P. y Bergeron, Y. (2001) Future fire in Canada's boreal forest: paleoecology results and general circulation model-regional climate model simulations. *Canadian Journal of Forest Research*, **31**, 854-864.
- Flannigan, M.D., Stocks, B.J. y Wotton, B.M. (2000) Climate change and forest fires. *The Science of the Total Environment*, **262**, 221-229.

- Foster, D.R. (1988a) Disturbance history, community organization and vegetation dynamics of the old-growth Pisgah forest, south-western New Hampshire, U S A. *Journal of Ecology*, **76**, 105-134.
- Foster, D.R. (1988b) Species and stand response to catastrophic wind in central New England, USA. *Journal of Ecology*, **76**, 135-151.
- Frelich, L.E. y Lorimer, C.G. (1991) A simulation of landscape-level stand dynamics in the northern hardwood region. *Journal of Ecology*, **79**, 223-234.
- González, M.E. y Veblen, T.T. (2007) Incendios en bosques de *Araucaria araucana* y consideraciones ecológicas al madereo de aprovechamiento en áreas recientemente quemadas. *Revista Chilena de Historia Natural*, **80**, 243-253.
- Green, D.G. (1989) Simulated effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio*, **82**, 139-153.
- Halpern, C.B. (1989) Early successional patterns of forest species: interactions of life history traits and disturbance. *Ecology*, **70**, 704-720.
- Hartshorn, G.S. (1980) Neotropical forest dynamics. *Biotropica Supplement: Tropical Succession*, **12**, 23-30.
- Hassan, M.A. y West, N.E. (1986) Dynamics of soil seeds pools in burned and unburned sagebrush semi-deserts. *Ecology*, **67**, 269-272.
- He, H.S., Mladenoff, D.J. y Crow, T.R. (1999) Linking an ecosystem model and a landscape model to study forest species response to climate warming. *Ecological Modelling*, **114**, 213-233.
- Heinemann, K. (2006) Aspectos espaciales y temporales del establecimiento de *Nothofagus pumilio* en claros del bosque a lo largo de un gradiente ambiental en el noroeste de la Patagonia. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, R.N. Argentina.
- Heinemann, K. y Kitzberger, T. (2006) Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography*, **33**, 1357-1367.
- Heinemann, K., Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2000) Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal Forest Research*, **30**, 25-31.

- Innes, J.L. (1998) The impact of climatic extremes on forests: an introduction. *The impacts of climate variability on forests* (eds Beniston, M. y Innes, J.L.), pp. 1-18 (329). Springer Verlag, Berlin.
- IPCC (2007) Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al cuarto informe de evaluación del grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. (eds Pachauri, R.K. y Reisinger, A.), pp. 104. IPCC, Ginebra, Suiza.
- Jenkins, J.C., Kicklighter, D.W. y Aber, J.D. (2000) Regional impacts of climate change and elevated carbon dioxide on forest productivity. *Responses of northern U.S. forests to environmental change* (eds Mickler, R.A., Birdsey, R.A. y Hom, J.), pp. 383–424. Springer-Verlag, New York, NY, USA.
- Kitzberger, T. (1994) Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe gradient: stand and landscape response. PhD. Thesis, University of Colorado, Boulder, Colorado, USA.
- Kitzberger, T., Chaneton, E.J. y Caccia, F. (2007) Indirect effects of prey swamping: differential seed predation during a bamboo masting event. *Ecology*, **88**, 2541-2554.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Heinemann, K. y Mazzarino, M.J. (2005a) Effects of fire severity in a North Patagonian subalpine forest. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 5-12.
- Kitzberger, T., Raffaele, E. y Veblen, T.T. (2005b) Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range & Forage Science*, **22**, 85-91.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. y Veblen, T.T. (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, **81**, 1914-1924.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (1997) Influences of humans and ENSO on fire history of *Austrocedrus chilensis* woodlands in northern Patagonia. *Ecoscience*, **4**, 508-520.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (1999) Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology*, **14**, 1-15.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Villalba, R. (1997) Climatic influences on fire regimes along a rain forest - to - xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography*, **24**, 35-47.

- League, K. y Veblen, T.T. (2006) Climatic variability and episodic *Pinus ponderosa* establishment along the forest-grassland ecotones of Colorado. *Forest Ecology and Management*, **228**, 98-107.
- Lenihan, J., Daly, C., Bachelet, D. y Neilson, R.P. (1998) Simulating broad-scale fire severity in a dynamic global vegetation model. *Northwest Science*, **72**, 91–103.
- Lenihan, J.M., Drapek, R., Bachelet, D. y Neilson, R.P. (2003) Climate change effects on vegetation distribution, carbon, and fire in California. *Ecological Applications* **13**, 1667–1681.
- Little, R.L., Peterson, D.L. y Conquest, L.L. (1994) Regeneration of subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) following fire: effects of climate and other factors. *Canadian Journal of Forest Research*, **24**, 934-944.
- Loehle, C. y LeBlanc, D. (1996) Model-based assessments of climate change effects on forests: a critical review. *Ecological Modelling*, **90**, 1-31.
- Malanson, G.P. (1984) Intensity as a third factor of disturbance regime and its effect on species diversity. *Oikos*, **43**, 411-412.
- Malanson, G.P. y Trabaud, L. (1988) Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera* L. *Journal of Ecology*, **76**, 351-365.
- McKenzie, D., Gedalof, Z.E., Peterson, D.L. y Mote, P. (2004) Climatic change, wildfire, and conservation. *Conservation Biology*, **18**, 890-902.
- Mearns, L.O., Schneider, S.H., Thompson, S.L. y McDaniel, L.R. (1989) Climate variability statistics from general circulation models as applied to climate change analysis. *Natural areas facing climate change* (ed Malanson, G.P.), pp. 51–73. SPB Academic Publishing, The Hague.
- Mermoz, M., Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2005) Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forest and shrublands. *Ecology*, **86**, 2705-2715.
- Miller, C. y Urban, D.L. (1999) Forest pattern, fire, and climatic change in the Sierra Nevada *Ecosystems*, **2**, 76–87.
- Neilson, R.P. y Wullstein, L.H. (1983) Biogeography of two southwest American oaks in relation to atmospheric dynamics. *Journal of Biogeography* **10**, 275-297.
- Nitschke, C.R. y Innes, J.L. (2008) A tree and climate assessment tool for modelling ecosystem response to climate change. *Ecological Modelling*, **210**, 263-277.

- Noble, I.R. y Slatyer, R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, **43**, 5-21.
- Overpeck, J.T., Rind, D. y Goldberg, R. (1990) Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, **343**, 51-53.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. (1980) Succession: a population process. *Vegetatio*, **43**, 131-140.
- Peterson, C.J., Dale, V.H., Simberloff, D., Joyce, L.A., Swanson, F.J., McNulty, S., Stocks, B.J., Neilson, R.P., Wotton, B.M., Ayres, M.P., Flannigan, M.D., Hanson, P.J., Irland, L.C. y Lugo, A.E. (2001) Climate change and forest disturbances. *BioScience*, **51**, 723-734.
- Peterson, C.J. y Pickett, S.T.A. (1995) Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology*, **76**, 763-774.
- Pickett, S.T.A. (1976) Succession: an evolutionary interpretation. *The American Naturalist*, **110**, 107-119.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. y Armesto, J.J. (1987) A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, **69**, 109-114.
- Prager, M.H. y Hoening, J.M. (1989) Superposed Epoch Analysis: a randomization test of environmental effects on recruitment with application to chub mackerel. *Transactions of the American Fisheries Society* **118**, 608-618.
- Reiners, W.A. y Driese, K.L. (2001) The propagation of ecological influences through heterogeneous environmental space *BioScience* **51**, 939-950.
- Rochefort, R.M., Ronda, L.L., Woodward, A. y Peterson, D.L. (1994) Changes in sub-alpine tree distribution in western North America: a review of climatic and other causal factors. *The Holocene*, **4**, 89-100.
- Rusch, V. (1989) Determinación de las transiciones de estado en bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*). pp. 76. Informe final, beca de perfeccionamiento-CONICET.
- Savage, M., Brown, P.M. y Feddema, J. (1996) The role of climate in a pine forest regeneration pulse in the southwestern United States. *Ecoscience*, **3**, 310-318.
- Saxe, H., Cannell, M.G.R., Johnsen, O., Ryan, M.G. y Vourlitis, G. (2001) Tree and forest functioning in response to global warming. *New Phytologist*, **149**, 369-399.

- Schmidt, H., Caldentey, J. y Peña, K. (1997) Seguimiento forestal y ambiental del uso de los bosques de lenga. XII Región, CONAF, Intendencia de la XII Región Magallanes y Antártica Chilena.
- Solomon, A.M. y Leemans, R. (1997) Boreal forest carbon stocks and wood supply: past, present and future responses to changing climate, agriculture and species availability. *Agricultural and Forest Meteorology*, **84**, 137-151.
- Tercero-Bucardo, N., Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Raffaele, E. (2007) A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *Journal of Ecology*, **95**, 771-779.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J. y Peet, R.K. (1998) Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, **1**, 511-523.
- Turner, M.G. y Dale, V.H. (1998) Comparing large, infrequent disturbances: what have we learned? *Ecosystems*, **1**, 511-523.
- Turner, M.G., Gardner, R.H. y O'Neill, R.V. (1995) Ecological dynamics at broad scales. *BioScience*, **45**, S29-S35.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T. y Lara, A. (1992) Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonia shrubland. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 507-520.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Raffaele, E. y Lorenz, D.C. (2003) Fire history and vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas* (eds Veblen, T.T., Baker, W.L., Montenegro, G. y Swetnam, T.W.). Ecological Studies 160. Springer-Verlag, New York, USA.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R. y Donnegan, J. (1999) Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs*, **69**, 47-67.
- Vera, C., Silvestri, G., Liebmann, B. y Gonzalez, P. (2006) Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophysical Research Letter*, **33**, L13707, doi:10.1029/2006GL025759.
- Villalba, R., Lara, A., Boninsegna, J.A., Masiokas, M., Delgado, S., Aravena, J.C., Roig, F.A., Schmelter, A., Wolodarsky, A. y Ripalta, A. (2003) Large-scale temperature changes across the southern Andes: 20th-century variations in the context of the past 400 years. *Climatic Change*, **59**, 177-232.

- Villalba, R. y Veblen, T.T. (1997) Regional patterns of tree population age structure in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology*, **85**, 113-124.
- Villalba, R. y Veblen, T.T. (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, **79**, 2624-2640.
- Westerling, A.L., Hidalgo, H.G., Cayan, D.R. y Swetnam, T.W. (2006) Warming and earlier spring increase western U.S. forest wildfire activity. *Science*, **313**, 940-943.

CAPITULO IV

4 Discusión general

4.1 Importancia del clima posfuego sobre los patrones de regeneración

Tanto el estudio retrospectivo como el experimental demuestran la importancia clave de la precipitación sobre los procesos de regeneración posfuego de las especies arbóreas. El estudio retrospectivo en particular muestra que la regeneración, al menos para lenga, puede estar asociada a patrones de variación climática relacionada con la media de precipitación estacional a escala de pocos años (tres años: uno antes y uno después del evento de establecimiento). En el caso del coihue, por su asociación con sitios de mayor humedad (menor efecto de la variabilidad climática sobre la regeneración) estaría explicando por qué existe una asociación más débil de sus características de regeneración con señales de variación climática relacionadas con disponibilidad de humedad y alta temperatura.

Estos resultados sugieren que una mayor variabilidad climática interanual puede favorecer el proceso de regeneración posfuego. Por ejemplo, para la lenga, la reiteración de años con condiciones climáticas normales seguidos por años más húmedos y precedidos de un año seco podría ser el escenario más favorable para la regeneración posfuego de los bosques. Se sabe que la disponibilidad de semillas es uno de los factores más importantes para completar en forma exitosa la regeneración del bosque. Heinemann (2006), encontró una relación de los años de máxima producción de semillas en bosques secos de lenga con años secos previos al evento de semillación.

La frecuente ocurrencia de estas condiciones ambientales de alta variabilidad climática aumentaría la probabilidad de éxito de establecimiento

respecto de prolongados períodos de humedad o de sequía (baja variabilidad). Este mecanismo “trabado en fase” (“phase locked”) con la variabilidad climática sería similar a otros procesos ecológicos importantes como la ocurrencia de fuego en esta y otras regiones. Esta bien documentado en esta (Kitzberger y Veblen 1997) y otras regiones (Swetnam y Betancourt 1990) que la ocurrencia de incendios se halla estrechamente relacionada a la variabilidad climática inducida por el fenómeno global de El Niño Oscilación Sur (ENOS; Kitzberger et al. 2001). En este caso la fase húmeda de El Niño en años -1 y -2 aportaría el combustible fino y la fase seca (año 0) desecaría el combustible para producir incendios de gran magnitud (Kitzberger y Veblen 1997). Es destacable que tanto la ocurrencia de fuego como de establecimiento en lenga (dos aspectos fundamentales en la dinámica de los bosques norpatagónicos) estarían relacionados con aumentos de variabilidad climática en parte inducidos por fluctuaciones del sistema ENOS pero en distintas fases. En el caso del fuego son las transiciones El Niño-La Niña (húmedas-secas) las que aumentan las probabilidades de ocurrencia, mientras que son las transiciones La Niña-El Niño (secas-húmedas) las que incrementarían las probabilidades de producir establecimiento exitoso de lenga (Fig. 24). Esto remarca la importancia de la variabilidad climática interanual impactando sobre la dinámica sucesional de estos sistemas posfuego más que tendencias climáticas de decenios o de mayor plazo.

Si bien en este trabajo se observó una clara relación del ENOS sobre el proceso de regeneración de algunas especies estudiadas, debe tenerse en cuenta que posiblemente no es el único patrón climático que afecta la regeneración. Otros patrones climáticos que actúan a distintas escalas y

afectan a esta región pueden influir sobre el ENOS e indirectamente actuar sobre la regeneración de los bosques, por ejemplo el anticiclón subtropical del pacífico sudeste o la influencia significativa de anomalías de circulación atmosférica a mayores latitudes.

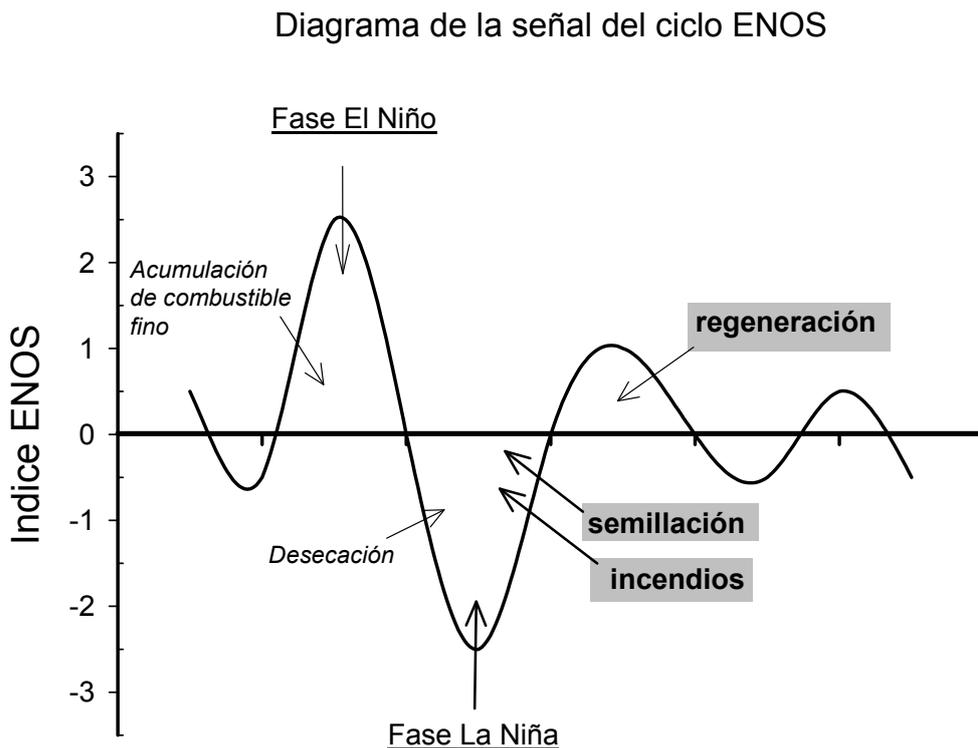


Figura 24: Diagrama hipotético indicando la señal de variación en las fases de El Niño Oscilación Sur (ENOS) y los distintos momentos cuando ocurre la acumulación de combustible, la desecación del combustible, los incendios y el reclutamiento de nuevos individuos en bosques de *Nothofagus pumilio* (lenga).

La modificación de los patrones de variación del clima que se asocian con aspectos fundamentales para la regeneración de los bosques posfuego, como la producción de semillas y el establecimiento, pueden ser causas determinantes de la recuperación local de las especies afectadas por incendios. Esto podría actuar modificando la composición de las especies de

árboles, la dispersión de las especies y la composición del paisaje, situación similar a los efectos del cambio climático modelados y sugeridos por Scheller y Mladenoff (2005) para otros sistemas boscosos. En los bosques del noroeste de la Patagonia una consecuencia de las condiciones antes mencionadas puede ser la “matorralización”, i.e. una modificación del paisaje debido a la substitución de bosques por matorrales. De hecho hay trabajos realizados en esta misma región (Mermoz et al. 2005), donde observan una tendencia al reemplazo de bosques posfuego por matorrales o “matorralización”. Un incremento en la frecuencia y severidad de los incendios debido al incremento de la temperatura, así como la alteración de los ciclos naturales de establecimiento altera el proceso de sucesión, manteniendo a estos bosques en etapas sucesionales intermedias como matorrales o derivándolos a trayectorias diferentes, por ejemplo bosques de otras especies adaptadas a condiciones más xéricas y a alta frecuencia de fuegos.

4.2 Interacción severidad-topografía-clima, influencia sobre la regeneración posfuego

En el estudio retrospectivo se demostró que la topografía (orientación de las laderas) juega un papel importante en el proceso de regeneración posfuego. Particularmente se observó que las laderas húmedas (sur, este y sureste) aumentan el éxito de establecimiento posfuego de lenga y no así sobre el coihue que regeneró indistintamente tanto en laderas secas como húmedas. Los coihues al tener una distribución asociada a los sitios de mayor

precipitación quizás su regeneración es limitada por factores como la luz y no por la humedad.

A escala de sitio la diferencia encontrada podría ser consecuencia de las condiciones del hábitat donde crecen las poblaciones de lenga, i.e. habiendo disponibilidad de semillas, esta especie no tendrían restricciones para el reclutamiento en las zonas más húmedas, mientras que en las áreas más secas aprovecharían las escenarios de alta variabilidad climática y condiciones microclimáticas favorables para poder regenerar, por ejemplo orientaciones más húmedas y refugios en troncos muertos (Kitzberger et al. 2005; Heinemann y Kitzberger 2006).

Asimismo no se observó interacción de la orientación con la severidad de los incendios. Para estos bosques se podría asumir que a pesar de la severidad del incendios que los afectó, durante el reclutamiento es más importante la cantidad de precipitación o la disponibilidad de agua (factor que sería menos limitante en las laderas húmedas) inclusive por sobre otras condiciones posfuego del sustrato. En respaldo a esta apreciación, a nivel experimental (Cap. II de esta tesis, Kitzberger et al. 2005; Tercero-Bucardo et al. 2007) encontraron que a una misma severidad de incendio la disponibilidad de humedad es clave para la supervivencia de las plántulas de lenga, coihue y ciprés.

De acuerdo a los resultados de esta tesis y a las observaciones de (Rusch 1989) se esperaría que en las áreas más secas de la distribución del bosque de lenga, el paisaje posfuego este constituido por un mosaico de parches de árboles asociados a las laderas húmedas y que el efecto de matorralización sea más probable en las laderas secas (norte y oeste). En

cambio en las áreas más húmedas de la distribución del bosque el paisaje debería ser más continuo, similar a los que se esperaría para coihue.

4.3 Clima, pastoreo y trayectorias de regeneración posfuego

Existe una relación sinérgica de la presencia del ganado y la disponibilidad de humedad sobre la supervivencia de las plántulas durante las etapas tempranas de sucesión posfuego. Los resultados experimentales de esta tesis muestran que el ganado por sí solo no produce ningún efecto sobre la supervivencia de las plántulas, pero variaciones en la precipitación sumadas a la presencia de ganado vacuno pueden combinarse para modificar la supervivencia de las especies arbóreas estudiadas.

El efecto sinérgico del ganado y la precipitación puede ser negativo al reducir la supervivencia de la lenga (cuando no se incrementa la precipitación en presencia de ganado) o positivo como en coihue y ciprés que incrementa la supervivencia de las plántulas cuando se aumenta la precipitación en presencia de ganado. La consecuencia negativa puede estar relacionada con un efecto indirecto del ganado provocado por la desecación del suelo o por el consumo de la cobertura vegetal afectando la facilitación (por ejemplo plantas nodrizas), induciendo así a una alta mortalidad por desecación de las plántulas expuestas al pastoreo. La consecuencia positiva de la sinergia precipitación-ganado se basa en la apertura del sotobosque y el dosel arbustivo que produce el ganado sumado a la disponibilidad de humedad. El ganado abriría el dosel disminuyendo la competencia por luz con otras especies de plantas, lo que a su vez se conjuga con una alta disponibilidad

de agua para generar condiciones ecofisiológicas óptimas de humedad y luz para el establecimiento.

En ambos casos se evidencia cómo sinérgicamente el efecto del clima alterado, i.e. posibles variaciones en la precipitación más la herbivoría pueden afectar las etapas tempranas de la regeneración posfuego de la vegetación arbórea. Debido a que estos resultados se observaron a corto plazo, se debe tener cautela con una interpretación de largo plazo. Por ejemplo, la presión de ramoneo que podrían ejercer los herbívoros sobre los juveniles de las especies arbóreas en las etapas más tardías de la sucesión, podría impedirles alcanzar su madurez reproductiva y la regeneración del bosque se vería estancada en ese momento. Esto traería como consecuencia variaciones en la composición florística de estos sistemas y modificaciones en las trayectorias de sucesión posfuego y cambios a nivel de paisajes. Un trabajo anterior sobre introducción de grandes herbívoros exóticos en estos bosques advierte sobre los riesgos que esto podría tener para la continuidad de la cobertura boscosa, debido al efecto que los grandes herbívoros provocan sobre la cohorte de regeneración (Veblen et al. 1992). Este efecto negativo podría verse potenciado por la fragilidad *per se* de los sistemas vegetales durante el proceso de sucesión después de un incendio.

También puede haber un efecto indirecto del ganado al ramonear especies arbustivas que sirven de nodrizas a las especies arbóreas y otros arbustos (Raffaele y Veblen 1998). La remoción de biomasa por el ganado produciría ambientes más heterogéneos debajo de las nodrizas permitiendo mayor entrada de radiación que se traduce en menos humedad y más

temperatura. Esto afectaría la supervivencia de plántulas principalmente en años con temperatura promedio y cálidos (Kitzberger et al. 2000).

4.4 Escenarios de clima, fuego y cambios de paisaje

Existe un consenso general entre los modelos de la IPCC-AR4 en predecir que en el noroeste de la Patagonia la precipitación anual disminuirá desde finales del siglo XX hasta la segunda mitad del siglo XXI (Vera et al. 2006). También las predicciones climáticas por al menos cinco pares de modelos (GCMs) sugieren que para mediados del siglo XXI, un aumento de la temperatura de 2-3°C para esta misma región (IPCC 2007). Otros estudios han demostrado que el incremento de la temperatura aumenta la probabilidad de ignición de incendios por rayos (Veblen et al. 1999; Kitzberger y Veblen 2003; Villalba et al. 2005). Los incendios en esta región han sido asociados con eventos basados en la variación climática como el ENOS y otros patrones de circulación atmosférica de gran escala como la posición e intensidad del Anticiclón del Pacífico (Kitzberger et al. 1997; Kitzberger y Veblen 1997) o la influencia significativa de anomalías de circulación a mayores latitudes que 55° S. (Veblen et al. 1999).

Considerando estas predicciones y los resultados de esta tesis se pueden plantear como posible escenario (Tabla 7) que los bosques de algunas especies arbóreas del noroeste de la Patagonia, particularmente *Nothofagus pumilio*, podrían sufrir un déficit en la regeneración posfuego debido a la disminución de las precipitaciones anuales, lo mismo que sucedería con una redistribución de los regímenes de precipitación que remarquen estacionalidad con primaveras y veranos secos.

Si tanto los incendios como la producción de semillas viables y el reclutamiento ocurren en sincronía con ciclos de variación climática natural, i.e. un “bloqueo en fase” con el sistema ENOS, cambios en el comportamiento de este sistema climático podrían tener importantes consecuencias sobre la dinámica de bosques secos de lenga en esta región. Un escenario de períodos largo de baja actividad de ENOS (acumulación de años neutros), por ejemplo, predeciría baja actividad de incendio y bajas tasas de regeneración de lenga, es decir permanencia de fragmentos de bosque. Otro escenario posible sería sequías de largo plazo. Bosques de lenga (no limitados por combustible) serían susceptibles a incendiarse en forma severa bajo esta condición (Mermoz et al. 2005) y posiblemente la regeneración no sea exitosa por falta de condiciones de supervivencia de plántulas. Como resultado, el reclutamiento nulo de nuevos individuos podría tener como consecuencia mínima el retraimiento de los límites de distribución actual de estos bosques hacia las áreas más húmedas, por consiguiente una sustitución de esos bosques de lenga por otros tipos de vegetación (como matorrales) y fuertes modificaciones en el paisaje boscoso de altura. Las especies de matorral, al regenerar por rebrotes después de los incendios son muy ventajosas (Raffaele y Veblen 1998) en estos casos y su estrategia reproductiva les permitirá dominar grandes extensiones del paisaje en detrimento de los bosques.

También tendencias climáticas de sequías prolongadas o incremento de la temperatura, pueden variar las trayectorias sucesionales y los bosques de lenga y coihue convertirse en matorrales o bosques de especies más xéricas como el ciprés que pueden regenerar bajo nodrizas (Kitzberger et al.

2000), aunque se ha observado que durante el siglo XX los períodos deficientes de establecimiento del ciprés están relacionados con condiciones climáticas de sequías de más de 5 años; en cambio las altas tasas de establecimiento se han dado durante las épocas húmedas (Villalba y Veblen 1997). Además períodos húmedos continuados tampoco favorecerían la regeneración de bosques de lenga por falta de semillas y/o falta de incendios. Pero podrían autoregenerar con baja producción anual de semillas (relativamente viables) y en claros (Heinemann y Kitzberger 2006).

Por otro lado condiciones de baja variabilidad climática (sequías prolongadas) y pastoreo no será una ecuación recomendable para la regeneración posfuego de las especies arbóreas. El beneficio de la sinergia (incremento en las precipitaciones más ganado) observado en las etapas tempranas de la regeneración del coihue y ciprés se revertirá a largo plazo, la presión de pastoreo impedirá que los juveniles de las especies arbóreas alcancen su estado de madurez reproductiva (Veblen et al. 1992). En los bosques de lenga, independientemente de las condiciones del clima, la presencia de ganado en las áreas en recuperación produciría una reducción de la supervivencia de la cohorte de regeneración de esta especie (Tercero-Bucardo et al. 2007 y Kitzberger et al. 2005). Una alta severidad de este disturbio podría cambiar el sentido de la trayectoria sucesional de estos sistemas favoreciendo en la competencia a especies de matorral (Rusch 1989).

Las consideraciones anteriores se basan en los resultados de esta tesis que únicamente analiza el efecto de la precipitación, la temperatura y la orientación de las laderas sobre el reclutamiento posfuego. Sin embargo,

otros procesos que afectan la dinámica del bosque pueden darse en otras etapas como el crecimiento y mortalidad de adultos. Por ejemplo, para coihue (Suarez et al. 2004) y ciprés (Villalba y Veblen 1998) han observado que eventos de sequías calidas pueden producir altas mortalidades de árboles. En el caso del coihue esto puede conducir a matorralización en los claros producidos y/o cambios en la dominancia hacia especies como *A. chilensis* (Suarez y Kitzberger, enviado).

Tabla 7: Síntesis de los posibles escenarios de clima (temperatura y precipitación), fuego y cambios del paisaje considerando los resultados de esta tesis (*) y trabajos previos realizados en esta región.

Condición climática	Posible efecto sobre el paisaje
-Alta variabilidad climática con temperaturas elevadas	-mayor ignición natural de incendios (Kitzberger et al. 1997; Kitzberger y Veblen 1997; Veblen et al. 1999) -grandes incendios (Mermoz et al. 2005) -incendios severos (Kitzberger y Veblen 1997; Veblen et al. 1999) -incendios en bosques de lenga (Mermoz et al. 2005) -más áreas de mortalidad de <i>Nothofagus</i> por sequía (Suarez et al. 2004) -regeneración esporádica de lenga (*) -alta disponibilidad de semillas de lenga (Rusch 1987; Heinemann 2006) -Matorralización (Mermoz et al. 2005)
-Periodos pluviales prolongados con temperaturas elevadas	-baja tasa de ignición (Kitzberger et al. 1997; Kitzberger y Veblen 1997) -incendios en comunidades de matorral (Mermoz et al. 2005) -regeneración continua (*) -regeneración en incendios previos (*) -baja disponibilidad de semillas en bosques de lenga (Rusch 1987; Heinemann 2006)
-Sequías prolongadas con temperatura elevadas	-incendios de gran extensión (Mermoz et al. 2005) -incendios severos (Veblen et al. 1999) -ignición por rayos (Veblen et al. 1999; Kitzberger y Veblen 2003; Villalba et al. 2005) -baja supervivencia de plántulas (*) -alta mortalidad de ciprés en el ecotono (Villalba y Veblen 1997) -mortalidad de masiva de árboles de coihue y ciprés (Suarez et al. 2004; Villalba y Veblen 1998)

4.5 Recomendaciones

De los resultados de este trabajo surgen algunas recomendaciones para la planificación de manejo y conservación de las áreas que ocupan estos bosques. En el caso de la lenga como estrategia de restauración podría tomarse en cuenta que los esfuerzos pueden ser más provechoso en la recuperación de laderas húmedas. Además la utilización de microambientes protegidos de la desecación y troncos en descomposición (Kitzberger et al. 2005; Heinemann y Kitzberger 2006) o nodrizas en el ciprés (Kitzberger et al. 2000). Dada la importancia de micrositios de alta humedad para la supervivencia de las plántulas sería recomendable no extraer la madera muerta después de los incendios para asegurar micrositios aptos para la regeneración. En el caso de la lenga también es recomendable excluir al ganado al menos durante las etapas tempranas de regeneración. Para el caso del coihue y el ciprés la exclusión del ganado podría ser más beneficiosa a los dos años que inició el reclutamiento.

Tomando en cuenta predicciones climática en la restauración debería considerarse realizar las tareas en fases probables de ENOS. La idea consistiría en aprovechar las ventanas de ENOS (Holmgren y Scheffer 2001) cuando se den condiciones climáticas propicias para el establecimiento, teniendo en cuenta además otros factores que maximicen el éxito de la restauración. Por ejemplo para lenga, la transición La Niña-El Niño (secas-húmedas) proporcionaría primero la producción masiva de semillas para producir plántulas y luego las condiciones de alta humedad que incrementarían las probabilidades de establecimiento exitoso, teniendo en

cuenta a su vez el uso de micrositios protegidos como troncos muertos o nodrizas que actuarían como “buffer” de variabilidad climática (Kitzberger et al. 2000), también priorizando laderas sombrías y excluyendo el ganado.

Claramente condiciones bióticas y abióticas durante las etapas tempranas posfuego son claves en determinar el curso de la sucesión vegetal en muchos sitios boscosos. En el futuro sería importante continuar con estudios que clarifiquen la relación de la herbivoría con la variación climática a largo plazo en sitios posfuego, para así poder aportar pautas precisa de manejo del ganado en sitios afectados por el fuego. También determinar las variaciones en las estrategias de regeneración posfuego de estas especies a lo largo de gradientes ambientales. Indagar sobre las estrategias de recolonización de las especies arbóreas en los sistemas matorralizados y determinar las escalas espaciales y temporales en que podría ser posible esta vía de sucesión. Además conocer a fondo estrategias ligadas a características específicas de las especies, como las estrategias de semillación o capacidad de rebrote, que utilizan en el proceso de sucesión y adaptación a las condiciones cambiantes del clima.

4.6 Literatura citada

Heinemann, K. (2006) Aspectos espaciales y temporales del establecimiento de *Nothofagus pumilio* en claros del bosque a lo largo de un gradiente ambiental en el noroeste de la Patagonia. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina.

Heinemann, K. y Kitzberger, T. (2006) Effects of position, understory vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two

- environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography*, **33**, 1357-1367.
- Holmgren, M. y Scheffer, M. (2001) El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* **4**: 151-159.
- IPCC (2007) Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. (eds Pachauri, R.K. y Reisinger, A.), pp. 104. IPCC, Ginebra, Suiza.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Heinemann, K. y Mazzarino, M.J. (2005) Effects of fire severity in a North Patagonian subalpine forest. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 5-12.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F. y Veblen, T.T. (2000) Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, **81**, 1914-1924.
- Kitzberger, T., Swetnam, T.W. y Veblen, T.T. (2001) Inter-hemispheric synchrony of forest fires and the El Niño-Southern Oscillation. *Global Ecology and Biogeography*, **10**, 315-326.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (1997) Influences of humans and ENSO on fire history of *Austrocedrus chilensis* woodlands in northern Patagonia. *Ecoscience*, **4**, 508-520.
- Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2003) Influences of climate on fire in Northern Patagonia, Argentina. *Fire and climatic change in temperate ecosystems of the western Americas* (eds Veblen, T.T., Baker, W.L., Montenegro, G. y Swetnam, T.W.), pp. 296–321. Springer-Verlag, New York.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Villalba, R. (1997) Climatic influences on fire regimes along a rain forest - to - xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography*, **24**, 35-47.
- Mermoz, M., Kitzberger, T. y Veblen, T.T. (2005) Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forest and shrublands. *Ecology*, **86**, 2705-2715.

- Raffaele, E. y Veblen, T.T. (1998) Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 693-698.
- Rusch, V. (1987) Estudio sobre la regeneración de la lenga en la cuenca del río Manso Superior, Provincia de Río Negro. Informe Final, Beca de Iniciación-CONICET.
- Rusch, V. (1989) Determinación de las transiciones de estado en bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*). pp. 76. Informe final, beca de perfeccionamiento-CONICET.
- Scheller, R.M. y Mladenoff, D.J. (2005) A spatially interactive simulation of climate change, harvesting, wind, and tree species migration and projected changes to forest composition and biomass in northern Wisconsin, USA. *Global Change Biology*, **11**, 307-321.
- Suarez, M.L., Ghermandi, L. y Kitzberger, T. (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus*- site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, **92**, 954-966.
- Swetnam, T.W. y Betancourt, J.L. (1990) Fire - southern oscillation relations in the southwestern United States. *Science*, **249**, 1017-1020.
- Tercero-Bucardo, N., Kitzberger, T., Veblen, T.T. y Raffaele, E. (2007) A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *Journal of Ecology*, **95**, 771-779.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R. y Donnegan, J. (1999) Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs*, **69**, 47-67.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C. y Kitzberger, T. (1992) Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology*, **6**, 71-83.
- Vera, C., Silvestri, G., Liebmann, B. y Gonzalez, P. (2006) Climate change scenarios for seasonal precipitation in South America from IPCC-AR4 models. *Geophysical Research Letter*, **33**, L13707, doi:10.1029/2006GL025759.

- Villalba, R., Masiokas, M., Kitzberger, T. y Boninsegna, J.A. (2005) Biogeographical consequences of recent climate changes in the southern Andes of Argentina. Global change and mountain regions: an overview of current knowledge. *Advances in global change research* (eds Huber, U.M., Bugmann, K.M.H. y Reasoner, M.A.). Springer-Verlag.
- Villalba, R. y Veblen, T.T. (1997) Regional patterns of tree population age structure in northern Patagonia: climatic and disturbance influences. *Journal of Ecology*, **85**, 113-124.
- Villalba, R. y Veblen, T.T. (1998) Influences of large-scale climatic variability on episodic tree mortality in northern Patagonia. *Ecology*, **79**, 2624-2640.