



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

Cambios en la inflamabilidad con la edad post-fuego en bosques y matorrales del NO de la Patagonia: composición, estructura y combustibles finos



Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

2018

Lic. Florencia Tiribelli
Doctoranda

Dr. Juan Manuel Morales
Director

Dr. Thomas Kitzberger
Co-Director

Resumen

El fuego es un componente integral de la estructura y funcionamiento de muchos ecosistemas del mundo. A escala global determina la distribución de muchos biomas y a escala local influye en la dinámica y composición de las comunidades. El fuego inicia y finaliza procesos sucesionales, controla la estructura de edades, la composición y estructura de la vegetación, el ciclado de nutrientes, y la productividad, entre otros muchos procesos. Además de los efectos que el fuego tiene sobre la vegetación, el inicio y propagación de un incendio depende fuertemente de la estructura e inflamabilidad de la vegetación.

La inflamabilidad no es una característica estática en el tiempo. La inflamabilidad de comunidades puede variar en el tiempo debido a características propias de la dinámica de regeneración y sucesión. A lo largo de la sucesión post-incendio las comunidades sufren cambios composicionales y estructurales que cambian su inflamabilidad en el tiempo. Este cambio tiene importantes implicancias a escala de paisaje ya que determina qué tipo de retroalimentación existe entre la inflamabilidad de la vegetación y el fuego. En las comunidades donde la inflamabilidad aumenta después de un incendio y luego disminuye a medida que el rodal envejece, se produce una retroalimentación positiva entre el fuego y la vegetación. Es decir que al poco tiempo de ocurrido un incendio la comunidad es lo suficientemente inflamable para sostener uno nuevo, y a medida que pasa el tiempo es menos inflamable — el fuego provoca más fuego. En estas comunidades con retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación, se pueden producir estados estables alternativos donde una comunidad pirófila (que promueve el fuego) coexiste en el paisaje con una pirófoba (que evita el fuego). Con una alta frecuencia o severidad de incendios, estas comunidades pueden permanecer en un estado inflamable, incapaces de madurar y convertirse en una comunidad menos inflamable.

El fuego en el NO de la Patagonia cumple un rol fundamental en la estructura y dinámica de la vegetación. En esta región hay evidencias de la existencia de estados alternativos mantenidos por el fuego. El estado pirófilo (que promueve la actividad del fuego) estaría compuesto por matorrales dominados por arbustos y árboles pequeños rebrotantes y el estado pirófobo (que evita la actividad del fuego) por bosques méxicos dominados por árboles altos que se reproducen obligadamente por semillas. Esta tesis estudia cómo la inflamabilidad cambia con el tiempo desde el incendio en bosques y matorrales del NO de la Patagonia a escala de rodales y paisajes para determinar qué tipo de retroalimentación existe entre el fuego y esos tipos de vegetación. Además, busca entender como la inflamabilidad de estos tipos de vegetación interactúan espacial y temporalmente, y cómo esa interacción se modifica ante cambios en el régimen de incendios. Aquí propongo que estas comunidades cambian su inflamabilidad con el tiempo desde el fuego de manera contrastante debido a cambios sucesionales asociados a las estrategias de regeneración de sus especies dominantes y a las interacciones que ocurren entre las especies a lo largo de esa sucesión.

Para ello describí la sucesión de rasgos de vida y patrones de composición post-incendio en dos comunidades contrastantes, matorrales dominados por el arbusto rebrotante *Nothofagus antarctica* y bosques altos dominados por el árbol *Nothofagus dombeyi* utilizando una cronosecuencia de sitios de distinta edad post-incendio. Clasifiqué las especies presentes en estas comunidades en base a su tolerancia a la sombra, estrategia de regeneración y formas de vida para agruparlas en grupos funcionales y detectar especies clave, y analicé cambios en la

composición y abundancia de especies a lo largo de la sucesión. Con este enfoque encontré que bosques y matorrales no difieren en su composición de especies pero si en la abundancia de algunas de ellas. Además, detecté dos grupos funcionales claves, uno resiliente al fuego compuesto por arbustos rebrotantes heliófilos o semitolerantes a la sombra que vive en los matorrales y en el sotobosque de los bosques, y otro exclusivo de los bosques compuesto por árboles altos heliófilos que se reproducen obligadamente por semillas. Esto hace que los bosques sean más susceptibles que los matorrales a seguir trayectorias sucesionales diferentes.

En esos sitios, estudié cómo cambia la inflamabilidad con el tiempo desde el incendio a partir de un conjunto de variables asociadas a estructura y disponibilidad de combustibles finos. Los matorrales aumentaron en cantidad de combustible fino a lo largo de la sucesión post-fuego y tuvieron una densidad de combustible fino constante. Los bosques en cambio aumentaron la cantidad de combustible fino los primeros años de la sucesión post-fuego y luego la disminuyeron. Además, la densidad de combustibles en bosques disminuyó con el tiempo. Esta característica de los bosques hace que si los intervalos entre incendios son más cortos que el tiempo necesario para disminuir en inflamabilidad queden entrampados en un estado más inflamable.

Finalmente, ajusté cuatro distribuciones alternativas de intervalos de fuego en base a estudios de caso de incendios documentados y derivé curvas-edad inflamabilidad para paisajes dominados por bosques o matorrales. En los paisajes dominados mayormente por matorral ajustaron mejor los modelos en donde la inflamabilidad aumenta con el tiempo. En cambio, en los paisajes dominados por bosques ajustó mejor el modelo donde la inflamabilidad aumenta los primeros años luego del incendio y después disminuye. Además encontré efectos no-aditivos entre la inflamabilidad de los dos tipos de comunidades cuando coexisten en el paisaje, los matorrales dominaron la relación edad-inflamabilidad aun siendo menos abundantes en el paisaje.

En general, los matorrales parecen tener una retroalimentación neutra o levemente negativa entre el fuego y la inflamabilidad de la vegetación, ya que acumulan combustible rápidamente luego del incendio y este se mantiene constante, mientras que los bosques parecen presentar una retroalimentación positiva, siendo más inflamables en estadios tempranos luego del incendio. Estos resultados ayudarán a tomar decisiones de manejo futuras y a predecir transiciones entre estados alternativos ante cambios en el régimen de incendios.

Abstract

Fire is an important factor modulating the structure and function of many ecosystems worldwide. Globally it determines the distributions of many biomes and locally modifies community composition and dynamics. Fire initializes and ends many sucesional process, controls age structure, vegetation composition, nutrient cycling and productivity among many other ecological process. Apart from the effect that fire has on vegetation, fire occurrence and propagation strongly depends on the structure and flammability of the vegetation.

However, flammability is not always constant across time. Community flammability may vary along post-fire succession due to changes in vegetation structure and composition. Depending on how flammability changes with time it may feedback negatively or positively into fire probability and behaviour. Positive fire-vegetation feedbacks occur in communities where flammability increases after a fire and then decreases as the stand ages. This means that short after the fire occurred the community is sufficiently flammable to sustain a new fire, and as the succession progresses it becomes less flammable — fire begets fire. In these communities, the relationships between vegetation and fire can produce pyrophytic (fire-promoting) and pyrophobic (fire-avoiding) alternative stable states that co-exist in the landscape. Thus, with high fire frequency or severity they may stay in a flammable stage unable to mature into a less flammable community.

Fire in NW Patagonia plays a fundamental role in vegetation's structure and dynamics. In this region, there is evidence of the existence of alternative states maintained by fire. The pyrophytic state is composed of shrublands dominated by resprouting shrubs and small trees and the pyrophobic state by mesic forests dominated by non-resprouting tall trees. This thesis studies how flammability changes with time since fire in forests and shrublands of NW Patagonia, at stand and landscape level in order to determine what feedback exists between vegetation and fire. In addition, it seeks to understand how flammability of these vegetation types interact spatially and temporally, and how that interaction is modified by changes in the fire regime. Here I propose that these communities change their flammability with time since fire in a contrasting manner due to sucesional changes associated with the regeneration strategies of their dominant species and the interactions that occur between species throughout that succession.

To do this, I first described how life traits and species composition varied along post-fire succession in two contrasting communities, shrublands dominated by the resprouting shrub *Nothofagus antarctica* and tall forests dominated by the tree *Nothofagus dombeyi* using a consequence of sites of different post-fire age. I classified the species present in these communities based on their shade tolerance, regeneration strategy and life forms to group them into functional groups and detect key species, and analysed changes in species composition and abundance along succession. With this approach, I found that forests and shrublands do not differ in their species composition. In addition, I detected two key functional groups, one resilient to fire composed of resprouting heliophilous or semi-tolerant shrubs that live in shrublands and forests understoreys, and another exclusive to forests composed of tall heliophilous trees that reproduce only from seeds. This makes forests more susceptible than shrublands to follow a different successional trajectory. In this same sites, I studies changes in flammability with time since fire using a set of variables associated with fine fuel availability and density, and vegetation structure. Here I found that shrublands increase in their amount of fine fuels and that fine fuel density remained fairly constant. In contrasts, in forest fine fuel

amount increased the first years after fire and then decreased following changes in vegetation structure. Moreover, fine fuel density decrease in with time since fire in forests. Esta característica de los bosques hace que si los intervalos entre incendios son más cortos que el tiempo necesario para disminuir en inflamabilidad queden atrapados en un estado más inflamable. Thus, if fire intervals are shorter than the time needed to reduce in flammability, these forests may remain trapped in a more flammable state.

Finally, I fitted four alternative fire interval distributions to fire history data and derived flammability functions of landscapes dominated by forest or shrublands. Landscapes dominated mostly by shrublands showed asymptotic growth in flammability with time since fire, while landscapes dominated mostly by forest showed a hump-shaped pattern. Moreover, I found that shrublands tended to dominate the tsf-flammability relationship even when they were less abundant in the landscape (non-additive effects). Overall, shrublands seem to have a rather neutral or slightly negative feedback between fire and vegetation flammability, as they accumulate fuel quickly after a fire and it remains fairly constant along succession. In contrast, forests appear to have positive feedback, being more flammable in early stages after a fire. These results will help make future management decisions and predict transitions between alternative states given changes in the fire regime.

Índice	
Resumen	i
Abstract	iii
Capítulo 1 – Introducción General	1
1.1 Introducción.....	1
1.2 Características del régimen de incendios y la vegetación en el NO de la Patagonia	7
1.3 Estructura de la tesis	8
Capítulo 2 – Cambios en la composición y abundancia de especies, y sus rasgos de vida a lo largo de la sucesión post-incendio de bosques y matorrales de NO de la Patagonia ...	13
2.1 Introducción.....	13
Objetivos particulares	17
2.2 Metodología.....	18
2.2.1 Área de estudio	18
2.2.2 Análisis de datos	23
2.3 Resultados.....	26
Variaciones en composición y abundancia de especies a lo largo de la sucesión	27
Variaciones en rasgos de historia de vida a lo largo de la sucesión	36
2.4 Discusión	38
Capítulo 3 – Cambios en la estructura de la vegetación y cantidad de combustibles finos.	43
3.1 Introducción.....	43
3.2 Metodología.....	45
3.2.1 Mediciones de la estructura de la vegetación y del combustible fino.....	45
3.2.3 Análisis de datos	48
3.3 Resultados.....	49
3.3.1 Análisis de componentes principales	49
3.3.2 Modelos de regresión.....	50
Variables de estructura de vegetación.....	50
3.4 Discusión	53
Capítulo 4 – Análisis de distribuciones de intervalos de fuego en paisajes heterogéneos	59
4.1 Introducción.....	59
4.2 Métodos	62
4.2.1 Área de estudio	62
4.2.2 Mapas de historia de fuegos.....	65
4.2.3 Historias de fuego simuladas	69
4.2.4 Distribuciones de intervalos de fuego.....	71

4.3 Resultados.....	72
4.3.1 Historias de fuego reales.....	72
4.3.2 Historias de fuego simuladas.....	73
4.4 Discusión.....	76
Capítulo 5 – Síntesis y discusión general.....	81
5.1 Estados estables alternativos en Patagonia.....	81
5.2 Consecuencias de cambios en el clima y el régimen de incendios sobre las transiciones entre estados.....	84
5.3 Manejo de incendios en sistemas con estados alternativos.....	86
5.4 Perspectivas.....	88
Agradecimientos.....	89
Bibliografía.....	91
Apéndice 2.1 – Resumen de las distribuciones posteriores de los parámetros y variables latentes.....	105
Apéndice 2.2 - Selección de modelos y resultados.....	125
Apéndice 3.1 – Modelos para variables de estructura de la vegetación y combustibles finos.....	127
Apéndice 3.2 – Selección de modelos y chequeo predictivo de la distribución posterior.	133
Apéndice 3.3 – Parámetros estimados para los modelos seleccionados.....	137
Apéndice 4.1 – Modelo de simulación.....	149
Apéndice 4.2 – Modelos alternativos y previas.....	153
Apéndice 4.3 – Parámetros estimados y selección de modelos.....	155
Artículo de respaldo.....	161

Capítulo 1 – Introducción General

1.1 Introducción

El fuego es un componente integral de la estructura y funcionamiento de muchos ecosistemas del mundo (Keeley & Keeley 1981; Bond & Van Wilgen 1996). A escala global determina la distribución de muchos biomas (Bond & Keeley 2005; Bond, Woodward & Midgley 2005; Pausas & Keeley 2009) y a escala local influye en la dinámica y composición de las comunidades (Keeley & Keeley 1981). El fuego puede ser un factor importante que inicia e interrumpe procesos sucesionales, controla la estructura de edades, la composición y estructura de la vegetación, el ciclado de nutrientes, y la productividad, entre muchos otros procesos. Los efectos del fuego sobre la dinámica de la vegetación y el paisaje varían entre ecosistemas, y dependen de la frecuencia, tamaño, severidad y estacionalidad con la que ocurren los eventos, es decir del régimen de fuego (Falk *et al.* 2007; Gill & Allan 2008). Cada uno de estos factores tiene un efecto distinto sobre a la vegetación y los procesos de recolonización. La frecuencia con la que el fuego ocurre en una porción del paisaje determina el tiempo que tienen las especies para colonizar los ambientes post-incendio, crecer y, eventualmente, dominar la comunidad. El tamaño o extensión de los incendios indica el área afectada y la distancia a sitios no afectados que sirven como fuente para la recolonización (ej. semillas, micorrizas, etc.). La severidad es el efecto que tuvo el incendio sobre la vegetación, si la vegetación se consumió total o parcialmente y si los individuos sobrevivieron o no (Keeley 2009). Esto afecta la supervivencia de potenciales remanentes de vegetación, de bancos de semillas indispensables para la recolonización y las condiciones de suelo (cantidad de materia orgánica, nutrientes, estructura). Además de los efectos que el fuego tiene sobre la vegetación, esta a su vez influye fuertemente en la dinámica del fuego (Turner *et al.* 1998; Bowman *et al.* 2009). A diferencia de otros grandes disturbios (ej. erupciones volcánicas, inundaciones, tornados), el inicio y propagación de un incendio depende fuertemente de la estructura e inflamabilidad de la vegetación (Rothermel 1972).

La inflamabilidad de la vegetación está definida por cuatro componentes (ignitabilidad, sostenibilidad, combustibilidad y consumibilidad) y puede ser medida a distintas escalas: partes de plantas, plantas completas y comunidades de plantas (Gill & Zylstra 2005; White & Zipperer 2010). La *ignitabilidad* es la cantidad de tiempo que transcurre hasta que el material comienza a arder una vez que es expuesto a una fuente de ignición (Anderson 1970). La *sostenibilidad* es la cantidad de tiempo que arderá una vez producida la ignición (Anderson 1970). La

combustibilidad se refiere a la rapidez o intensidad con la que el material se quema (Anderson 1970). Finalmente, la *consumibilidad* es la cantidad de material que se consume (Martin *et al.* 1994). A escala de partes de plantas la inflamabilidad se puede medir a partir de componentes estructurales como el tamaño y forma de hojas, y el grosor de las ramas (van Altena, van Logtestijn, Richard S. P. Cornwell & Cornelissen 2012; Blackhall, Raffaele & Veblen 2012; Blackhall, Veblen & Raffaele 2015; Wyse, Perry & Curran 2017) o químicos como la humedad, presencia de compuestos volátiles y resinas (Fernandes & Rego 1998; White & Zipperer 2010; Blackhall *et al.* 2012; Bianchi & Defosse 2014, 2015; Arganaraz *et al.* 2016). A escala de plantas completas la inflamabilidad depende también de la disposición física de la biomasa, por ejemplo el volumen del dosel, la retención de biomasa muerta y la disposición de las ramas (Doran, Randall & Long 2004; Schwilk 2013; Gonzalez, Ghermandi & Peláez 2015). A estas dos escalas los componentes de la inflamabilidad se pueden medir con experimentos de laboratorio o en el campo, pero a escala de comunidad son más difíciles de determinar ya que la inflamabilidad de una planta particular puede ser anulada por la inflamabilidad de otras plantas de la comunidad, por su disposición en el espacio o las condiciones micro-ambientales (Gill & Zylstra 2005; Schwilk 2015; Pausas, Keeley & Schwilk 2017). Hay experimentos de laboratorio que muestran que existen efectos no aditivos en la inflamabilidad de mezclas de plantas, donde especies que son muy inflamables, aun cuando están en bajas proporciones en la comunidad (o mezcla experimental de especies), pueden aportar de manera desproporcionada a la inflamabilidad general del sistema (van Altena *et al.* 2012; de Magalhães & Schwilk 2012; Wyse *et al.* 2017). Es decir que el efecto que tiene la presencia de una especie en particular en la inflamabilidad total de la comunidad, varía mucho con la composición de la comunidad y con la distribución horizontal y vertical del resto de las especies en el espacio (White & Zipperer 2010).

A su vez, la inflamabilidad de la vegetación no es una característica que sea estática en el tiempo. A escala de plantas, los componentes de la inflamabilidad pueden variar anualmente e interanualmente, como el contenido de humedad y el punto de ignición (ej. Pellizzaro *et al.* 2007; Kauf *et al.* 2015; Arganaraz *et al.* 2016). A escala de comunidades puede variar en el tiempo debido a características propias de la dinámica de regeneración y sucesión. A lo largo de la sucesión post-incendio las comunidades sufren cambios composicionales y estructurales que modifican su inflamabilidad. La manera en que las comunidades cambian su inflamabilidad en el tiempo tiene importantes implicancias a escala de paisaje ya que determina qué tipo de

retroalimentación habrá entre la inflamabilidad de la vegetación y el fuego (Kitzberger *et al.* 2012).

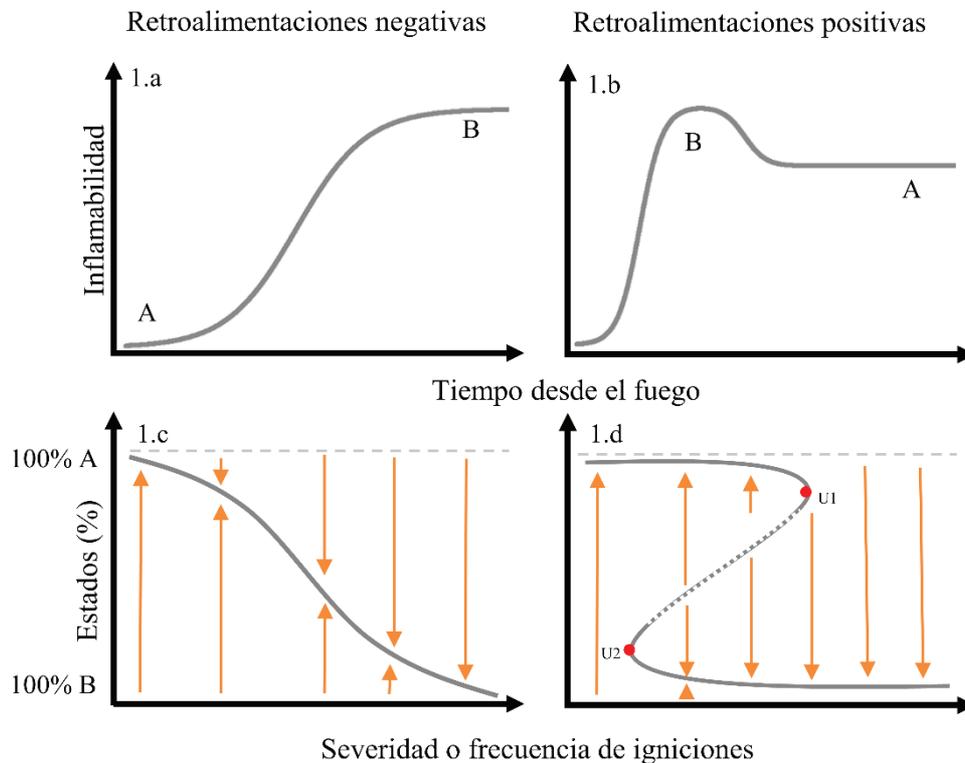


Fig. 1.1: Posibles retroalimentaciones entre el fuego y la vegetación, y la manera en que responden a cambios en la frecuencia y severidad de los incendios. Sistemas que aumentan su inflamabilidad en el tiempo (1.a) y que cambian de manera suave de un estado a otro (1.c). Sistemas que primero aumentan su inflamabilidad y luego la disminuyen (1.b) y que tienen más de un estado estable alternativo para un rango de condiciones (1.d). U1 y U2 son umbrales luego de los cuales el sistema cambia abruptamente de estado. Los gráficos 1.c y 1.d describen un plano del “paisaje de estabilidad” de un sistema con dos estados (A no inflamable y B inflamable) sometido a variaciones en frecuencia o severidad de fuego. La línea sólida gris representa puntos de equilibrio estable (“valles” o dominios de atracción), la línea punteada puntos de equilibrio inestables (“crestas”) y las flechas naranjas representan trayectorias del sistema (puntos de no equilibrio) hacia dominios de atracción. Modificado de (Scheffer *et al.* 2001; Scheffer & Carpenter 2003).

Retroalimentaciones negativas ocurren en comunidades donde la inflamabilidad aumenta gradualmente con el tiempo desde el incendio (Fig. 1.1 (a)). Es decir que en sitios donde ocurrió un incendio recientemente es poco probable que pueda ocurrir un incendio nuevamente, porque tiene que pasar suficiente tiempo desde el incendio como para que la comunidad gane inflamabilidad (ej. carga de combustible, continuidad) y pueda sostener un nuevo incendio. Ejemplos clásicos de retroalimentación negativa son las comunidades dominadas por pinos del SO de Norte América donde la carga de combustible, la densidad de árboles y la conectividad vertical (“escalera de combustibles”) aumentan con el tiempo (ver Covington & Moore 1994). En condiciones climáticas normales (cuando los combustibles controlan el comportamiento del

fuego), estas comunidades generan paisajes compuestos por un mosaico de edades post-incendio que son relativamente resilientes, ya que los rodales jóvenes (menos inflamables) protegen a los viejos del fuego (Heinselman 1973; Bormann & Likens 1979; Johnson & Wagner 1985).

En las comunidades donde la inflamabilidad aumenta rápidamente después de un incendio y luego disminuye a medida que el rodal envejece, se produce una retroalimentación positiva entre el fuego y la vegetación (Fig. 1.1 (b)). Es decir que al poco tiempo de ocurrido un incendio la comunidad es lo suficientemente inflamable para sostener uno nuevo, y a medida que pasa el tiempo es menos inflamable — el fuego provoca más fuego. Ejemplos clásicos son los bosques esclerófilos húmedos del SE de Australia. Allí, las comunidades jóvenes post-incendio están co-dominadas por *Eucalyptus* intolerantes a la sombra y especies tolerantes a la sombra que aportan abundantes combustibles finos. A medida que estas comunidades maduran, las especies tolerantes a la sombra gradualmente ganan dominancia y producen sotobosques más húmedos con combustibles más gruesos, disminuyendo la inflamabilidad (Jackson 1968). Los rodales más viejos también pueden volverse menos inflamables en comunidades donde los árboles cubren y dan sombra a las especies del sotobosque, disminuyendo la continuidad horizontal y vertical del combustible (Odion, Moritz & DellaSala 2010; Gosper, Prober & Yates 2013; Gosper *et al.* 2014; Johansson & Granström 2014; Paritsis, Veblen & Holz 2015). En estas comunidades con retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación, se pueden producir estados estables alternativos donde una comunidad pirófila (que promueve el fuego) coexiste en el paisaje con una pirófoba (que evita el fuego) (Lindenmayer *et al.* 2011; Kitzberger *et al.* 2012; Johansson & Granström 2014; Pausas 2015). Con una alta frecuencia de igniciones o alta severidad de incendios, estas comunidades pueden permanecer en un estado inflamable, incapaces de madurar y convertirse en una comunidad menos inflamable (Kitzberger *et al.* 2012).

Las tendencias climáticas recientes y los cambios proyectados para este siglo de aumento de la temperatura y de la variabilidad climática (IPCC 2007) están modificando el régimen de incendios, a través de un aumento en la frecuencia, severidad y extensión del área afectada (Moritz, Parisien & Batllori 2012). Esto ocurre porque el clima influye sobre las fuentes de ignición (i.e. ocurrencia de rayos) y también modifica características de la vegetación, como la acumulación de biomasa, la proporción de combustible vivo y muerto, y la humedad de los combustibles (Pausas & Paula 2012; Resco de Dios *et al.* 2015; Nolan *et al.* 2016). Además, una vez ocurrido un incendio las condiciones climáticas posteriores modifican las tasas de

regeneración y en muchos casos las trayectorias sucesionales, ya que modifican las tasa de establecimiento de semillas y de crecimiento (Tercero-Bucardo *et al.* 2007; Suárez & Kitzberger 2008), generando a veces comunidades más inflamables. Estos cambios ambientales globales que están desencadenando cambios sin precedentes en los regímenes de fuego tienen un impacto directo sobre los ecosistemas. Para entender y predecir las consecuencias de estos cambios es necesario comprender la naturaleza de las retroalimentaciones entre el fuego y la vegetación.

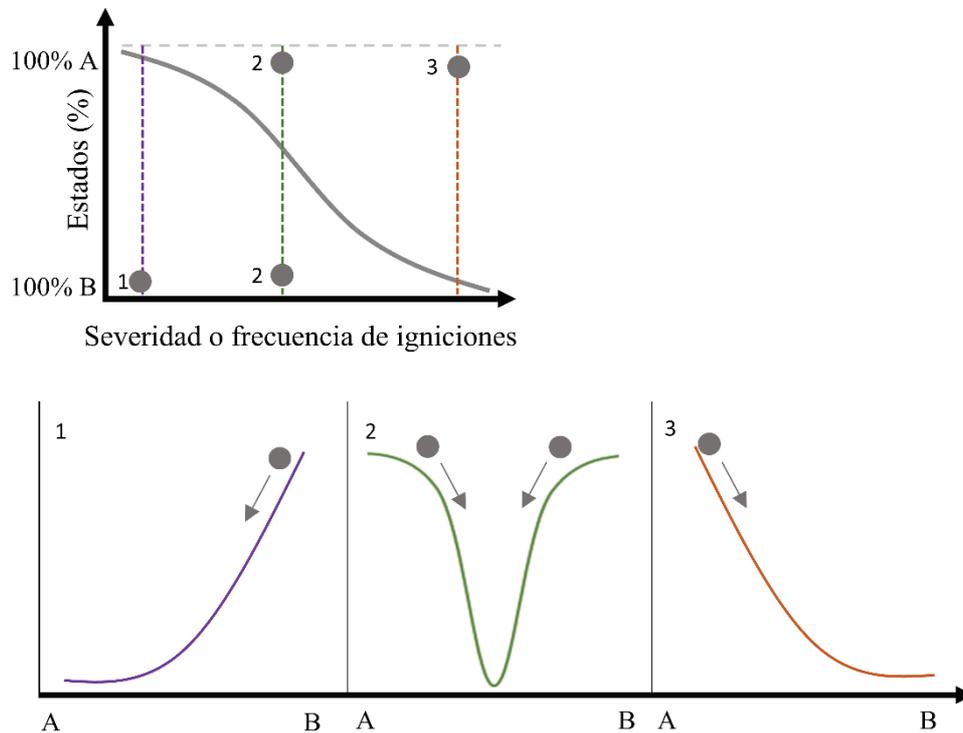


Fig. 1.2: Resiliencia de sistemas con retroalimentaciones negativas para mantener la proporción de rodales viejos (A) y jóvenes (B) ante cambios de frecuencia y severidad del fuego. Los valles indican equilibrios estables y las crestas equilibrios inestables. Los distintos colores ejemplifican escenarios y frecuencia de igniciones distintas y los círculos grises condiciones iniciales de estado A y B diferentes.

Los sistemas con retroalimentaciones negativas son más resilientes a aumentos en la frecuencia de igniciones y severidad (Kitzberger *et al.* 2012). Aquí resiliencia es la capacidad de un sistema para mantener la misma función, estructura, identidad y retroalimentación luego de un disturbio (ver Walker *et al.* 2004; Folke *et al.* 2004). En estos sistemas con retroalimentaciones negativas, los cambios ocurren de manera suave y predecible (Fig. 1.1 (c)). Si la frecuencia de igniciones es baja no importa en qué proporción de rodales viejos (A) y jóvenes (B) esté el paisaje, va a tender a ir hacia el único equilibrio estable que hay bajo esa frecuencia de fuego (Fig. 1.2 (1)). Si la frecuencia de igniciones es alta, no importa qué

proporción de rodales viejos (A) y jóvenes (B) tenga el paisaje va a tender hacia el único equilibrio estable que hay (Fig. 1.2 (3)). La ventaja que tienen estos sistemas es que ante cambios en la frecuencia de igniciones se puede llegar fácilmente a algún estado de coexistencia (Fig. 1.2 (2)). Es decir que ante eventos extremos ya sea de fuego o de ausencia de fuego, el sistema tiene la capacidad de reestablecer un equilibrio estable de coexistencia. Esto ocurre porque en general las especies que viven en estos sistemas tienen adaptaciones para regenerar luego de los incendios (serótina, bancos de semillas resistentes al fuego) o para sobrevivir (capacidad de rebrotar, cortezas gruesas, copas altas) y porque la inflamabilidad aumenta con el tiempo gradualmente.

Los sistemas que presentan retroalimentaciones positivas con estados estables alternativos son especialmente sensibles a cambios en la frecuencia, severidad y el tamaño de los incendios (Kitzberger *et al.* 2012). Su vulnerabilidad radica en la histéresis, una propiedad del sistema que consiste en que la transición de un estado a otro ocurre en forma abrupta una vez sobrepasado un punto crítico y su retorno al estado inicial requiere de condiciones y trayectorias distintas a las que indujeron la transición inicial a ese estado (Scheffer *et al.* 2001). En estos sistemas hacia los extremos del disturbio (alta frecuencia y severidad, o ausencia de fuego) también hay un único equilibrio estable (Fig. 1.3 (1 y 3)). Pero ante un amplio rango de condiciones ambientales y de disturbio el sistema tiene dos equilibrios estables separados por un equilibrio inestable. Un sistema dominado por un estado piróforo (estado A Fig. 1.1 - d) no puede hacer una transición de manera suave a un estado pirófilo como ocurre con los sistemas que presentan retroalimentaciones negativas. Ante una frecuencia y severidad de disturbio que supere cierto umbral U_1 puede cambiar abruptamente a un estado pirófilo (estado B Fig. 1.1 - d). Mientras que la transición del estado pirófilo al piróforo necesita de la supresión del disturbio — disminuir la frecuencia de igniciones o severidad — a niveles que sean menores que un segundo umbral U_2 (Fig. 1.1- d). Ante una frecuencia o severidad intermedia ambos estados pueden coexistir en un equilibrio inestable que depende fuertemente de las condiciones iniciales del sistema (Fig. 1.3 (2)). Así, con una alta frecuencia o severidad de incendios, estas comunidades pueden permanecer en un estado inflamable (estado B Fig. 1.1 - d), incapaces de madurar en una comunidad menos inflamable (Kitzberger *et al.* 2012; Tepley *et al.* 2018). La recuperación del sistema piróforo depende de la supresión del disturbio por largos periodos de tiempo hasta ser menor a U_2 (Fig. 1.1 (d)). Estas transiciones dependen de la capacidad de regenerar (distancias de dispersión de semillas, tasa de establecimiento, tolerancia a la sombra,

tasa de crecimiento) de las especies que dominan el estado piróforo y de la capacidad de persistir de las especies que dominan el estado pirófilo ante una baja frecuencia de fuego.

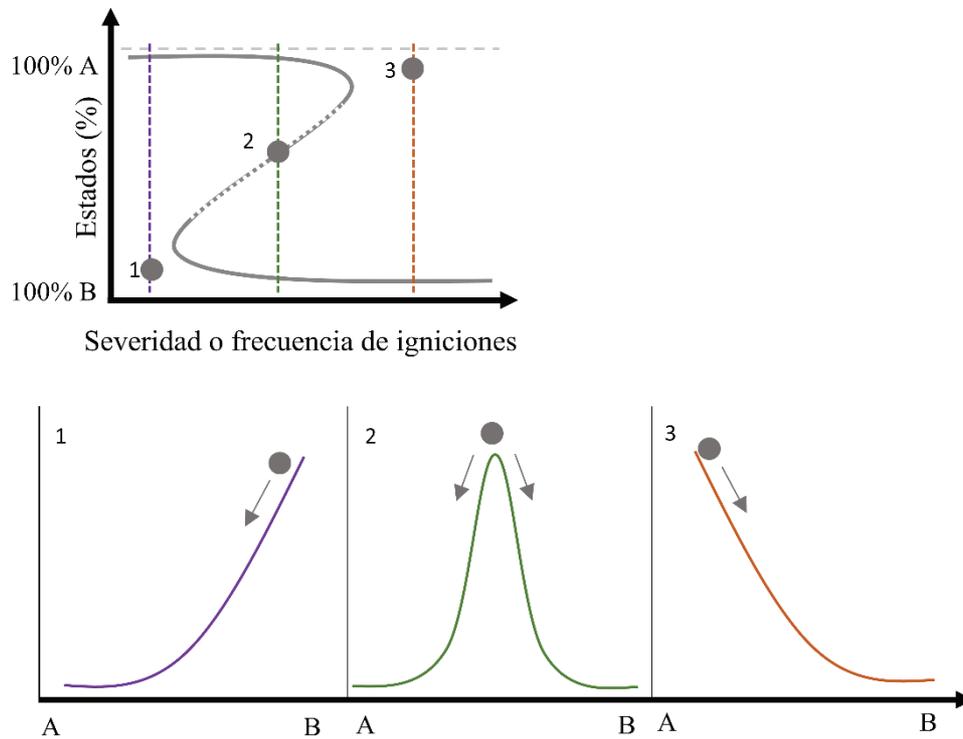


Fig. 1.3 Resiliencia de sistemas con retroalimentaciones positivas para mantener la proporción de vegetación pirófoba (A) y pirófila (B) ante cambios de frecuencia y severidad del fuego. Los valles indican equilibrios estables y las crestas equilibrios inestables. Los distintos colores ejemplifican escenarios y frecuencia de igniciones distintas y los círculos grises condiciones iniciales de estado A y B diferentes.

1.2 Características del régimen de incendios y la vegetación en el NO de la Patagonia

El fuego en el NO de la Patagonia cumple un rol fundamental en la estructura y dinámica de la vegetación. En esta región la temporada de incendios ocurre en primavera-verano (Kitzberger & Veblen 2003). A pesar de que las igniciones por rayo son poco frecuentes, a veces pueden generar incendios de varias hectáreas (Mermoz, Kitzberger & Veblen 2005) y están en general asociados a veranos secos (Kitzberger, Veblen & Villalba 1997). Además, los grandes incendios tienden a concentrarse en los meses de verano y se asocian a primaveras particularmente secas (Kitzberger & Veblen 2003). Aunque una cierta proporción de los incendios son provocados por rayos (asociados al ingreso de masas de aire tropicales verano (Kitzberger & Veblen 2003)), las poblaciones humanas locales han generado incendios con fines de manejo o de manera accidental desde la presencia humana en la región (Kitzberger *et al.* 1997, 2005a; Veblen, Kitzberger & Raffaele 2009; Whitlock *et al.* 2015). Por ejemplo, los pueblos originarios utilizaban el fuego para cazar guanacos y choiques (Smith 1855; Moreno 1897) y los colonos europeos usaron el fuego para cultivar y crear pastizales para el ganado

(Moreno 1897; Willis 1914; Rothkugel 1916). A partir de la década del '30, con la creación de Parques Nacionales y una creciente percepción negativa de los incendios forestales, la frecuencia de incendios se redujo drásticamente (Veblen & Lorenz 1988; Kitzberger *et al.* 1997). Así, como los paisajes patagónicos están fuertemente limitados por igniciones naturales (tienen pocas igniciones para la cantidad de combustible que hay), son el resultado de legados de este régimen de incendios donde el efecto de los humanos sobre las fuentes de ignición interactúa con el efecto del clima sobre los combustibles.

En esta región hay evidencias de la existencia de estados estables alternativos (Paritsis *et al.* 2015; Kitzberger *et al.* 2016; Blackhall *et al.* 2017). El estado pirófilo está compuesto por matorrales dominados por arbustos y árboles pequeños rebrotantes y el estado pirófobo está compuesto por bosques méxicos dominados por árboles altos del género *Nothofagus* y por la conífera *Austrocedrus chilensis* con sotobosques de especies rebrotantes. Los matorrales están compuestos por especies más inflamables que los bosques (Blackhall *et al.* 2012; Bianchi & Defosse 2015) y los incendios en estas comunidades son más grandes en las mismas condiciones de topografía y humedad (Mermoz *et al.* 2005). A su vez la probabilidad de propagación de fuego en matorrales es mayor que en bosques (Morales *et al.* 2015) y los fuegos tienden a frenarse cuando alcanzan bosques altos de *Nothofagus*, que parecen actuar como corta fuegos (Mermoz *et al.* 2005). Estos bosques méxicos, después de un incendio — al menos durante los primeros años — son dominados por especies arbustivas rebrotantes ya que la regeneración por semillas de las especies arbóreas es difícil, debido a la baja viabilidad de sus semillas y sus cortas distancias de dispersión (Donoso 2006; Landesmann & Morales 2018). A pesar de todo este conocimiento sobre la inflamabilidad de bosques y matorrales, especialmente a escalas de plantas y plantas completas (Raffaele *et al.* 2011; Blackhall *et al.* 2012, 2015, Bianchi & Defosse 2014, 2015), la manera en que estas comunidades cambian su inflamabilidad con el tiempo e interactúan espacial y temporalmente para producir el régimen de incendios aún se desconoce.

1.3 Estructura de la tesis

Esta tesis busca estudiar cómo cambia con el tiempo desde el incendio la inflamabilidad en bosques y matorrales del NO de la Patagonia a escala de rodales y paisajes para determinar qué tipo de retroalimentación existe entre el fuego y esos tipos de vegetación. Además, busca entender cómo la inflamabilidad estos tipos de vegetación interactúan espacial y temporalmente para producir el régimen de incendios, y cómo esa interacción se modifica ante cambios en el régimen. Aquí propongo que estas comunidades cambian su inflamabilidad con el tiempo desde

el incendio de manera contrastante debido a cambios sucesionales asociados a las estrategias de regeneración de sus especies dominantes y a las interacciones que ocurren entre las especies a lo largo de esa sucesión (ej. competencia por luz). Así, esta tesis aborda cuatro objetivos particulares que responden de manera complementaria a este objetivo general en los capítulos que se describen a continuación:

Capítulo 2

El objetivo de este capítulo es describir la sucesión de rasgos de vida y patrones de composición post-incendio de matorrales dominados por *Nothofagus antarctica* y bosques dominados por *Nothofagus dombeyi*. Particularmente lo que busco es clasificar las especies presentes en estas comunidades en base a su tolerancia a la sombra, estrategia de regeneración y forma de vida para agruparlas en grupos funcionales y detectar especies claves. Además, analicé cambios en la composición y abundancia de especies a lo largo de la sucesión, y cambios en la frecuencia de individuos con distintas estrategias de regeneración, tolerancia a la sombra y forma de vida. Esto lo realicé a partir de una cronosecuencia de sitios de distinta edad post-incendio.

Capítulo 3

El objetivo de este capítulo es describir cómo cambia la inflamabilidad con el tiempo desde el incendio en las mismas comunidades del capítulo anterior, matorrales dominados por *Nothofagus antarctica* y bosques dominados por *Nothofagus dombeyi*. Aquí busco entender cómo cambia la inflamabilidad con el tiempo a partir de un conjunto de variables asociadas a estructura y disponibilidad de combustibles finos.

Hipótesis 3.1 Los matorrales, al estar dominados por arbustos heliófilos rebrotantes que compiten entre ellos por espacio y luz incrementando rápidamente su biomasa, aumentan su inflamabilidad con el tiempo desde el incendio.

Predicción 3.1.1 En matorrales la cantidad y la densidad de los combustibles aumentará a lo largo de la sucesión post-incendio.

Predicción 3.1.2 En matorrales la cantidad de combustibles secos aumentará a lo largo de la sucesión post-incendio debido a la competencia por luz (autopoda).

Hipótesis 3.2 Los bosques aumentan su inflamabilidad los primeros años después del incendio (cuando las especies del sotobosque rebrotantes dominan) y una vez que las especies arbóreas superan a las especies del sotobosque y las sombrean disminuyen su inflamabilidad.

Predicción 3.1.1 En bosques la cantidad y la densidad de los combustibles aumentará los primeros años de la sucesión post-incendio y disminuirá una vez que los árboles cierren sus copas.

Capítulo 4

Para complementar lo encontrado en el *Capítulo 3* y porque hacer análisis de ignitabilidad a campo a esta escala no es posible, el objetivo de este capítulo es inferir la forma de las curvas de inflamabilidad con el tiempo desde el incendio a partir de datos de intervalos de fuego documentados en distintos paisajes. Para ello ajusté cuatro distribuciones alternativas de intervalos de fuego en base a estudios de caso de incendios documentados y derivé curvas de edad-inflamabilidad para bosques y matorrales. Estos análisis permiten entender cómo cambia la inflamabilidad en el tiempo a escala de paisaje. Además, como los paisajes del NO de la Patagonia no son homogéneos, es decir no están compuestos solo por bosques o solo por matorrales, utilicé paisajes dominados mayormente por matorral y los comparé con las curvas ajustadas a paisajes dominados mayormente por bosques. Para entender cuán sensibles son las distribuciones de intervalos de fuego para detectar la inflamabilidad a escala de paisaje en paisajes compuestos por mezclas de comunidades de matorrales y bosques, ajusté estas distribuciones a historias de fuego simuladas en paisajes con proporciones de bosques y matorrales variables. Esto me permitió ganar intuición sobre la sensibilidad de los análisis e interpretar mejor los resultados obtenidos con los datos reales.

Hipótesis 4.1 Como los matorrales incrementan su cantidad y densidad de combustibles con el tiempo desde el incendio, la probabilidad de que se queme un parche de vegetación de matorral si hay una fuente de ignición también aumenta. En cambio en bosques los estadios sucesionales tardíos tienen una humedad relativa mayor, dada por el cierre de las copas de los árboles que impiden la incidencia de la luz solar, y la cantidad de combustible disminuye haciendo que la probabilidad de que un parche de vegetación se queme si hay una fuente de ignición disminuya con el tiempo.

Predicción 4.1.1 Las historias de fuego de paisajes dominados por matorrales ajustarán a distribuciones donde la inflamabilidad aumente con el tiempo mientras que las historias de fuego de paisajes dominados por bosques ajustarán a distribuciones donde la inflamabilidad primero aumente y luego disminuya con el tiempo.

Capítulo 5

En este capítulo realizo una síntesis de los principales resultados encontrados y propongo los mecanismos por los cuales los matorrales y bosques patagónicos coexisten como estados estables alternativos, cómo se mantienen ante distintos regímenes de fuegos y cómo pueden cambiar de un estado a otro. Además discuto cómo alteraciones en el régimen de incendios dadas por el cambio climático, el uso de la tierra y las invasiones biológicas pueden acelerar o retrasar las transiciones entre estados alternativos.

Capítulo 2 – Cambios en la composición y abundancia de especies, y sus rasgos de vida a lo largo de la sucesión post-incendio de bosques y matorrales de NO de la Patagonia

2.1 Introducción

El fuego tiene un rol importante en controlar la estructura y composición de muchos ecosistemas del mundo (Bond & Van Wilgen 1996). En el corto plazo, el fuego libera recursos que favorecen el crecimiento de los individuos que sobreviven o de los nuevos individuos que colonizan el ambiente post-incendio — libera espacio, incrementa la radiación solar y la temperatura, disminuye la humedad del suelo y el ambiente, y dependiendo de su severidad puede liberar también nutrientes (Turner *et al.* 1998; Lloret 2004). A medida que pasa el tiempo desde el incendio, se establecen nuevas relaciones entre las plantas que sobreviven o que colonizan el ambiente post-incendio. Así, estos cambios en los recursos y las condiciones micro-climáticas influyen en la composición de especies y sus interacciones, y como consecuencia en los patrones de recuperación y la dinámica de recolonización de la comunidad (Lloret 2004). La recolonización o recuperación de la comunidad muchas veces se mide en términos de la resiliencia (capacidad de **recuperar** una estructura, composición y función similar a la que tenía antes del incendio) y la resistencia (capacidad de **mantener** su estructura, composición y función luego del incendio).

La capacidad que tienen las comunidades de recuperarse después de un incendio depende de las estrategias de las especies que la componen. Es decir, que la respuesta de las especies individuales influye fuertemente en la composición y estructura de las comunidades futuras. Así, la dinámica de recolonización (sucesión) de los ecosistemas puede ser explicada a partir de los rasgos de historia de vida de las especies que caracterizan cada estadio (Egler 1954). Las especies tempranas son en general de crecimiento rápido, tienen baja tolerancia a la sombra y a veces son tolerantes a bajas concentraciones de nutrientes en el suelo. Las especies tardías en general son de crecimiento más lento y tolerantes a la sombra (Drury & Nisbet 1973; Huston & Smith 1987; Smith & Huston 1989). Pero esto no necesariamente significa que hay especies que llegan “primero” facilitando el establecimiento de especies que llegan “después” hasta alcanzar un clímax como propone el modelo de Clements (Clements 1916) o luego el modelo de relevo florístico (Egler 1954). Las especies pueden estar presentes desde etapas tempranas pero por sus diferentes tasas de crecimiento relativas hay especies que dominan estadios tempranos y especies que dominan estadios tardíos, como propone el modelo de composición florística inicial (Egler 1954). En la sucesión post-incendio los rasgos de vida asociados a las

estrategias de regeneración tienen un rol muy importante en la resiliencia de las comunidades (Pausas 1999a).

Las estrategias de regeneración determinan no solo la capacidad que tienen las especies de recolonizar el ambiente post-incendio, sino también el tiempo que tardan en hacerlo. Históricamente los procesos sucesionales se han estudiado desde el punto de vista del establecimiento de semillas, en términos de producción, viabilidad y tasa de germinación, pero en muchos sistemas del mundo la capacidad de rebrotar luego de los disturbios es una característica muy importante (Vesk & Westoby 2004; Dietze & Clark 2008; Minor, Falk & Barron-Gafford 2017). Las especies *rebrotantes* tienen la capacidad de regenerar rápidamente y de manera casi inmediata (Clarke *et al.* 2013; Pausas & Keeley 2014). No dependen de la producción de semillas y los primeros años después del fuego crecen a una tasa más rápida que las especies que se desarrollan a partir de semillas. Pero como muchas veces alcanzan alturas más bajas que las especies que se reproducen obligadamente por semillas, y suelen acumular más cantidad de biomasa seca son más vulnerables a quemarse, y en ausencia de fuego si no son tolerantes a la sombra pueden ser eliminadas por especies que crecen más altas, por lo que su persistencia depende de disturbios recurrentes (Tabla 2.1) (Rego, Bunting & da Silva 1991; Pausas *et al.* 2004; Minor *et al.* 2017). Las especies *semilleras* (especies que tienen bancos de semillas persistentes o germinación inducida por el fuego) son también buenas colonizadoras post-incendio, siempre y cuando el intervalo entre incendios permita la producción de semillas (Pausas & Keeley 2014). Si los incendios son más frecuentes que el tiempo que tardan estas especies en producir semillas, su regeneración luego del incendio se puede ver retardada o impedida. En general la regeneración de una especie no-rebrotante depende de 1) la capacidad de producir semillas durante los periodos entre fuegos, 2) la supervivencia de la semilla al fuego 3) el grado en el que el reclutamiento es aumentado o reducido por el fuego (de Pausas *et al.* 2004). Es por eso que las especies *colonizadoras* (especies que no tienen bancos persistentes de semillas o germinación inducida por el fuego) si no tienen mecanismos para resistir al fuego (cortezas gruesas y copas altas) se encuentran desventaja, ya que como sus semillas no sobreviven al fuego y el reclutamiento no es aumentado por el fuego requieren de la llegada de semillas desde sitios no disturbados (Cabezudo, Perez Latorre & Nieto 1995; Lloret & Vilà 2003; Landesmann & Morales 2018). En este sentido, su llegada al sitio depende de parches no quemados que estén lo suficientemente cerca como para que el viento o los animales lleven las semillas. Estas especies son sensibles a incendios muy severos que no dejen parches de remanentes, a incendios de gran tamaño donde los bordes están lejos y a incendios que ocurran

con más frecuencia que el tiempo que tardan en madurar y producir semillas (Bowman *et al.* 2016). Además, si son especies intolerantes a la sombra deberán establecerse antes que las especies rebrotantes alcancen portes que sombreen las plántulas e impidan su establecimiento (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Descripción de tipos funcionales asociados a regeneración post-incendio y tolerancia a la sombra.

		Tolerancia a la sombra		
		Tolerante	Semitolerante	Intolerante
Estrategia de regeneración	Rebrotante	Regeneración inmediata después del fuego. Un pool de regeneración. Persiste a largos TDI incluso en sotobosques oscuros. Rápida acumulación de biomasa.	Regeneración inmediata después de fuego. Un pool de regeneración. Rápida acumulación de biomasa. En sotobosques cerrados puede disminuir su biomasa a largos TDI	Regeneración inmediata después de fuego. Un pool de regeneración. Rápida acumulación de biomasa. No persiste a largos TDI en sotobosques cerrados o disminuye su biomasa.
	Mixta o facultativa (Rebrotante y colonizadora o rebrotante y semillera)	Regeneración inmediata después del fuego. Un pool inicial de regeneración por rebrote y regeneración luego por semilla. Persiste y se establece a largos TDI incluso en sotobosques oscuros. Rápida acumulación de biomasa.	Regeneración inmediata después de fuego. Un pool inicial de regeneración por rebrote y regeneración luego por semilla. Rápida acumulación de biomasa. En sotobosques cerrados puede disminuir su tasa de establecimiento y biomasa a largos TDI.	Regeneración inmediata después del fuego. Un pool inicial de regeneración por rebrote y regeneración luego por semilla siempre que no sea sombreada. Rápida acumulación de biomasa. No persiste a largos TDI en sotobosques cerrados o disminuye su biomasa.
	No - rebrotante (Semillera / colonizadora)	Regeneración depende de bancos de semilla persistentes o de distancias de dispersión en especies que son colonizadoras. Pueden establecer ese incluso a largos TDI. Acumulación de biomasa más lenta los primeros años.	Regeneración depende de bancos de semilla persistentes o de distancias de dispersión en especies que son colonizadoras. Ventanas de regeneración cortas que dependen de la tasa de crecimiento de sus especies competidoras. Acumulación de biomasa más lenta los primeros años.	Regeneración depende de bancos de semilla persistentes o de distancias de dispersión en especies que son colonizadoras. Ventanas de regeneración cortas que dependen de la tasa de crecimiento de sus especies competidoras. Dependen de pequeños disturbios que incrementen la disponibilidad de luz. Acumulación de biomasa más lenta porque la tasa de crecimiento es más lenta.

NOTA: TDI: tiempo desde el último incendio

En este contexto, para poder comprender las trayectorias sucesionales que puede seguir una comunidad luego de un incendio, su resistencia y resiliencia, es necesario analizar un conjunto de rasgos de historias de vida (Huston & Smith 1987; Smith *et al.* 1993). Esto permite clasificar las especies en tipos funcionales, que son grupos de especies que comparten algunos rasgos de adaptación para una función específica, y constituyen un marco ecológico importante para describir los mecanismos que subyacen a la regeneración de la vegetación (Tabla 2.1) (Pausas 1999a). De esta manera se pueden identificar grupos de especies que compartan rasgos de vida y funciones similares. Estos grupos representan estrategias ecológicas que determinan cómo las plantas responden a factores ambientales y modifican el ecosistema. En general los rasgos de historia de vida tienen un alto grado de correlación entre ellos, y con rasgos asociados a la inflamabilidad, por lo que en general una comunidad está compuesta por un conjunto pequeño de grupos funcionales posibles restringiendo las posibles trayectorias sucesionales (Huston & Smith 1987; Smith & Huston 1989). A su vez, en una dada comunidad si un grupo funcional clave para su estructura y funcionamiento está representado por muchas especies esa comunidad es más resiliente a seguir una trayectoria sucesional (en términos de estructura y función) similar a la pre-incendio, ya que si luego del disturbio una especie se pierde, o disminuye su abundancia, hay otras especies que pueden cumplir su función (Lloret & Vilà 2003). En cambio si ese grupo funcional está compuesto por pocas especies la comunidad post-incendio es más susceptible a seguir una trayectoria sucesional diferente. La persistencia de los grupos funcionales que componen una comunidad contribuye al desempeño del ecosistema, y la pérdida conduce a alternaciones en su funcionamiento (Folke *et al.* 2004).

En el NO de la Patagonia los matorrales dominados por arbustos rebrotantes y los bosques dominados por árboles altos se consideran estados estables alternativos mantenidos por el fuego (Mermoz *et al.* 2005; Paritsis *et al.* 2015; Kitzberger *et al.* 2016). Los estados alternativos mantenidos por el fuego se generan en el paisaje porque una comunidad post-incendio puede seguir dos, o a veces más, trayectorias sucesionales alternativas ante cambios en el régimen de incendios, y se debe cumplir la premisa de que uno de los estados promueve el fuego y es más resiliente que el otro (Mutch 1970; Wilson & Agnew 1992). En general las biotas dominadas por especies de angiospermas, como las del NO de la Patagonia, pueden desarrollarse en uno de dos tipos de comunidades contrastantes asociados a regímenes de incendios distintos (*sensu* Bond & Midgley 2012). Por un lado, comunidades pirófilas dominadas por vegetación heliófila, con una estructura y composición inflamable, de relativamente baja estatura, alta productividad y crecimiento rápido, con una rápida acumulación de combustible y por ende intervalos entre

fuegos cortos. Por otro lado, comunidades piróforas dominadas por árboles que crecen altos como para que sus copas estén desconectadas del sotobosque y produzcan suficiente sombra para suprimir a las especies que viven en el sotobosque y crear microclimas más cálidos. Estas comunidades tienen en general intervalos entre fuegos de copas largos.

La transición entre un tipo de comunidad y otra ocurre ante cambios en el régimen de incendios (Wilson & Agnew 1992; Pausas 2015), y es altamente dependiente por un lado, de los rasgos de historia de vida que dominan cada uno de los estados y las interacciones que ocurren entre ellas (ej. competencia o facilitación), y por otro de la cantidad de especies que componen los grupos funcionales claves, los que le dan a la comunidad su estructura y función (Folke *et al.* 2004). En este sentido estudiar los cambios en la composición y abundancia de especies, así como la sucesión de rasgos de historia de vida a lo largo de la sucesión post-incendio de estas comunidades contrastantes del NO de la Patagonia, resulta clave para saber cuán susceptibles son a seguir una trayectoria sucesional alternativa ante cambios en el régimen de incendios. Así, el objetivo general de este capítulo es describir como es la sucesión post-incendio en términos de cambios en la composición y abundancia de especies, y que formas de vida, estrategias de regeneración y tolerancia a la sombra dominan cada estadio en dos comunidades contrastantes del NO de la Patagonia: matorrales dominados por el arbusto rebrotante *Nothofagus antarctica* y bosques dominado el árbol colonizador *Nothofagus dombeyi*. Esto permitirá ordenar a las especies en grupos funcionales y entender cuán resilientes o resistentes son estas comunidades ante cambios en la frecuencia, severidad y tamaño de los incendios, es decir cuál es su capacidad de seguir una trayectoria sucesional de estructura y función similar a la que tenían antes del incendio

Objetivos particulares

- Clasificar las especies presentes en matorrales y bosques en grupos funcionales asociados con su forma de vida, estrategia de regeneración post-incendio y tolerancia a la sombra.
- Ordenar los bosques y matorrales en base a su composición y abundancia de especies.
- Detectar cambios sucesionales en composición y abundancia de especies.
- Describir cambios sucesionales en la frecuencia de rasgos asociados a la regeneración post-incendio y tolerancia a la sombra.

2.2 Metodología

2.2.1 Área de estudio

Los sitios de estudio están situados entre los 39° y 43° de latitud Sur (Tabla 2.2, Mapa 2.1), donde la vegetación varía a lo largo de un marcado gradiente de precipitación (de oeste a este aprox. 3000 a 400 mm por año), y menos marcadamente a lo largo de un gradiente de temperatura asociado con la elevación y la orientación de las laderas. En altitudes medias (\approx 800-1100 m s.n.m.) los bosques están dominados por *Nothofagus dombeyi*, un árbol colonizador de hoja perenne (Veblen *et al.* 2003b). Este árbol tiene una corteza fina, no tiene un banco de semillas persistente y no puede rebrotar después de un incendio. Su regeneración post-incendio depende de que los parches vecinos proporcionen semillas (Donoso 2006). El reclutamiento post-incendio de esta especie normalmente se limita a los primeros 60 metros desde los límites del incendio (Donoso 2006). Este árbol genera bosques de dosel cerrado con sotobosques húmedos y oscuros. En sitios relativamente más secos hay matorrales dominados por *Nothofagus antarctica*, un arbusto deciduo que crece con múltiples fustes y a veces como un árbol pequeño (Veblen *et al.* 2003b). Esta especie crea matorrales densos junto con otros arbustos menos dominantes que rebrotan, y la bambúcea *Chusquea culeou*. Elegí matorrales dominados por *N. antarctica* como ejemplo de una comunidad dominada por arbustos rebrotantes (en adelante "matorrales") y bosques dominados por *N. dombeyi* como ejemplo de una comunidad dominada por un árbol colonizador (en adelante "bosque").

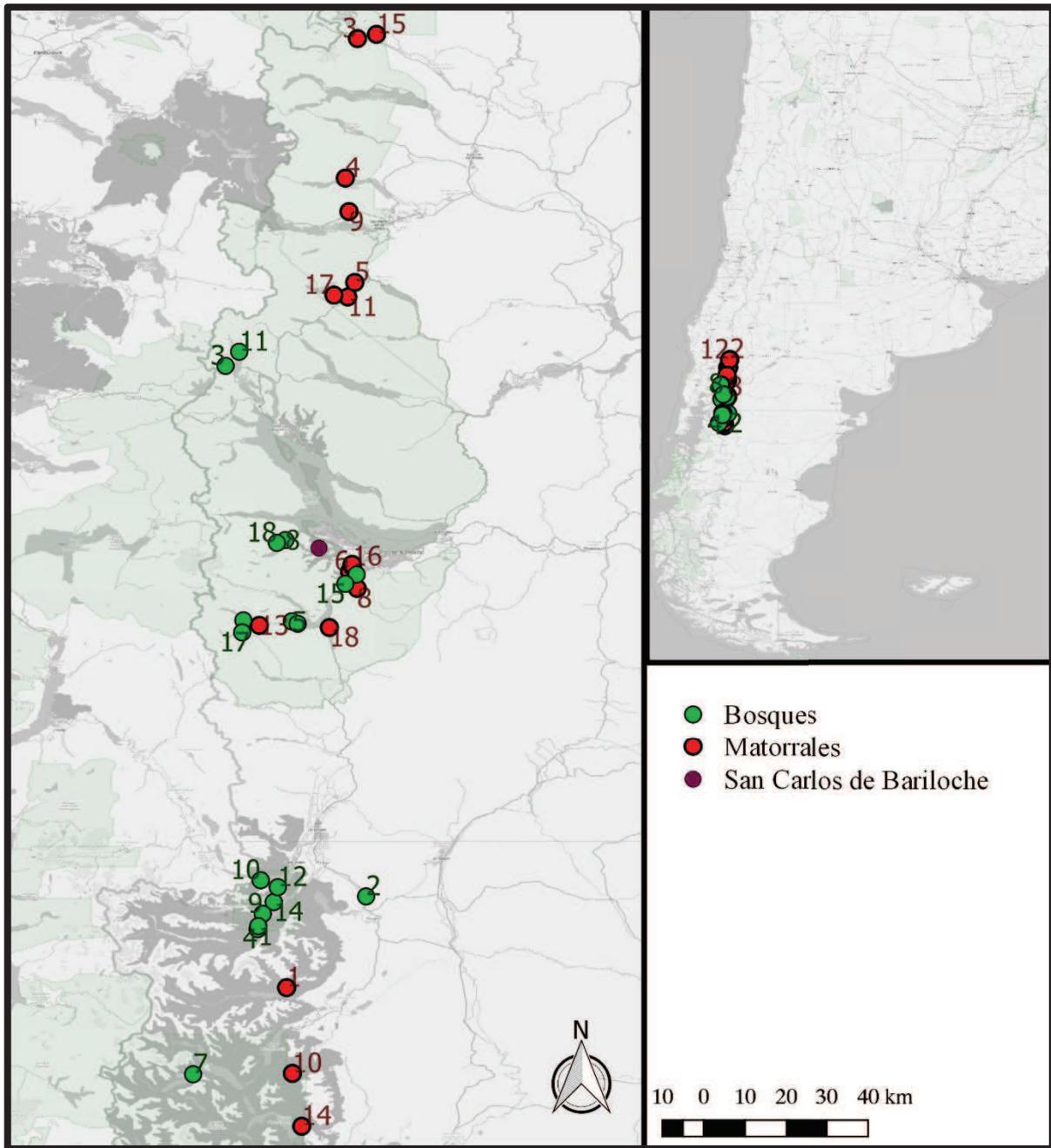


Fig. 2.1 Mapa de los sitios de muestreo, los números indican sitios diferentes según la Tabla 2.2.

Tabla 2.2: Características de los sitios de estudio

Nº	Sitio	Año	TDI	Vegetación	Latitud	Longitud	Altitud (m s.n.m)
1	L° Cholila	2015	1	<i>Matorral</i>	-42.44	-71.63	755
2	L° Ñorquinco	2014	2	<i>Matorral</i>	-39.14	-71.30	1061
3	L° Tromen	2009	7	<i>Matorral</i>	-39.60	-71.42	1137
4	L° Lolog	2008	8	<i>Matorral</i>	-40.02	-71.45	1005
5	L° Machonico	1999	17	<i>Matorral</i>	-40.33	-71.42	1051
6	C° Catedral	1999	17	<i>Matorral</i>	-41.19	-71.44	1174
7	C° Catedral	1996	20	<i>Matorral</i>	-41.17	-71.43	1105
8	Felley	1992	24	<i>Matorral</i>	-41.24	-71.42	1210
9	A° Quilahuintos	1991	25	<i>Matorral</i>	-40.12	-71.44	992
10	L° Froilan	1990	26	<i>Matorral</i>	-42.69	-71.61	913
11	L° Hermoso	1987	29	<i>Matorral</i>	-40.37	-71.45	1224
12	L° Ñorquinco	1987	29	<i>Matorral</i>	-39.16	-71.31	1237
13	Corte del Azul	1985	31	<i>Matorral</i>	-41.35	-71.71	788
14	C° La Torta	1984	32	<i>Matorral</i>	-42.85	-71.58	880
15	L° Tromen	1961	55	<i>Matorral</i>	-39.59	-71.36	1060
16	C° Catedral	1951	65	<i>Matorral</i>	-41.18	-71.43	1074
17	L° Hermoso	1940	76	<i>Matorral</i>	-40.37	-71.49	1066
18	L° Guillermo	1900	116	<i>Matorral</i>	-41.36	-71.50	924
1	Sec. R° Turbio	2008	8	<i>Bosque</i>	-42.25	-71.71	306
2	Spadone	2006	10	<i>Bosque</i>	-42.16	-71.39	496
3	L° Espejo	2002	14	<i>Bosque</i>	-40.58	-71.81	970
4	Sec. R° Turbio	2001	15	<i>Bosque</i>	-42.26	-71.71	338
5	Falso Granito	1999	17	<i>Bosque</i>	-41.34	-71.61	962
6	L° Gutiérrez	1999	17	<i>Bosque</i>	-41.20	-71.42	915
7	L° Menendez	1987	29	<i>Bosque</i>	-42.69	-71.90	590
8	Brazo Tristeza	1987	29	<i>Bosque</i>	-41.10	-71.63	779
9	Sec. R° Turbio	1963	53	<i>Bosque</i>	-42.22	-71.70	271
10	A° Melo	1962	54	<i>Bosque</i>	-42.12	-71.70	245
11	L° Espejo	1950	66	<i>Bosque</i>	-40.54	-71.77	789
12	L° Puelo	1944	72	<i>Bosque</i>	-42.14	-71.65	267
13	L° Fonck	1943	73	<i>Bosque</i>	-41.34	-71.75	794
14	L° Puelo	1943	73	<i>Bosque</i>	-42.18	-71.66	243
15	L° Gutiérrez	1938	78	<i>Bosque</i>	-41.23	-71.45	803
16	L° Los Moscos	1879	137	<i>Bosque</i>	-41.35	-71.59	809
17	L° Roca	1827	189	<i>Bosque</i>	-41.37	-71.76	837
18	Brazo Tristeza	1800	216	<i>Bosque</i>	-41.11	-71.66	847

NOTA: Año: año en que ocurrió el incendio; TDI: Refiere al tiempo desde el último incendio (2016 – año, en base al año de muestreo).

Para describir cómo cambia la composición y abundancia de especies a lo largo de la sucesión post-incendio, y para describir cómo es la sucesión de formas de vida, estrategias de regeneración y tolerancia a la sombra utilicé un enfoque de cronosecuencia (Walker *et al.* 2010). Elegí 18 matorrales post-incendio (entre 1 y 115 años desde el incendio) y 18 bosques post-incendio (entre 7 y 216 años desde el incendio) (Tabla 2.2, Mapa 2.1). Obtuve el tiempo desde

el incendio (TDI) de cada sitio a partir de incendios documentados por la Administración de Parques Nacionales que a su vez estaban mapeados a partir imágenes Landsat y fotografías aéreas, y además a partir de incendios documentados por estudios dendroecológicos (Kitzberger 1994; Mermoz *et al.* 2005). Con el fin de minimizar los impactos potenciales de actividades humanas pasadas busqué sitios donde no hubiera señales de recolección de madera y leña (es decir, tocones de árboles), donde no hubiera ganado o se encontrara en cargas bajas (no había señales de ramoneo) y donde no hubiera señales de incendios de baja intensidad recurrentes (cicatrices de incendios). Aunque la Patagonia Norte está sujeta a ganadería extensiva, elegí sitios donde es poco probable que haya ganado, ya sea porque se encuentran dentro de las áreas más protegidas de los Parques Nacionales o porque las condiciones topográficas impiden que el ganado llegue a los sitios (por ejemplo, laderas escarpadas, ríos o lagos).

Durante los veranos de 2015 y 2016 en cada sitio establecí dos transectas paralelas de 60 m, separadas por lo menos 20 m entre sí. En cada transecta, y a intervalos de 2 m localicé estaciones de muestreo (31 por transecta y 62 por sitio). En cada estación de muestreo registré todas las especies que tocaban una vara de 25 mm de diámetro y 4 m de altura al menos una vez, como indicador de su abundancia relativa en cada sitio. Por encima de los 4 m anoté todas las especies que potencialmente interceptaban una proyección de la vara. A cada especie la categoricé según su forma de vida (hierba, enredadera, arbusto, árbol), según su estrategia de regeneración (rebrotante, semillera, colonizadora, mixta (colonizadora y rebrotante) o facultativa (semillera y rebrotante)) y su tolerancia a la sombra (tolerante, semitolerante, intolerante), características que obtuve realizando una revisión bibliográfica (Tabla 2.3).

Con estos datos armé una matriz de presencia-ausencia de especies por sitio y de abundancias de especies por sitio para evaluar cambios en la composición y abundancia de especies a lo largo de la sucesión. Además, calculé para cada sitio el número de individuos (frecuencia) en cada categoría de estrategia de regeneración, y tolerancia a la sombra para analizar cómo la abundancia de individuos por cada tipo de estrategia cambiaba con el TDI.

Tabla 2.3. Rasgos de historia de vida de las especies dominantes de cada tipo de comunidad.

Comunidad	Especie	Forma de vida	Tolerancia a la sombra	Estrategia de regeneración	Dispersión de semillas	Frecuencia relativa
Matorral	<i>Nothofagus antarctica</i>	Árbol/Arbusto	Intolerante	Rebrotante	Anemócora	1
Matorral	<i>Schinus patagonicus</i>	Árbol/Arbusto	Intolerante	Mixta	Endozoócora	0.722
Matorral	<i>Maytenus boaria</i>	Árbol/Arbusto	Intolerante	Mixta	Endozoócora	0.222
Matorral	<i>Berberis buxifolia</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.833
Matorral	<i>Gaultheria mucronata</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.333
Matorral	<i>Maytenus chubutensis</i>	Arbusto	Tolerante	Mixta	Endozoócora	0.333
Matorral	<i>Discaria chacaye</i>	Arbusto	Intolerante	Rebrotante	Barócora	0.278
Matorral	<i>Ribes cucullatum</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.278
Matorral	<i>Ribes magellanicum</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.278
Matorral	<i>Chusquea culeou</i>	Caña	Semitolerante	Rebrotante	Anemócora	0.833
Matorral	<i>Mutisia spinosa</i>	Enredadera	Intolerante	Mixta	Anemócora	0.444
Matorral	<i>Vicia nigricans</i>	Enredadera	Semitolerante	Mixta	Mecánica	0.389
Matorral	<i>Fragaria chiloensis</i>	Herbácea	NA	NA	Endozoócora	0.278
Matorral	<i>Gramineas</i>	Herbácea	Intolerante	NA	Anemócora	0.833
Matorral	<i>Acaena pinnatifida</i>	Herbácea	Intolerante	Mixta	Epizoócora	0.389
Matorral	<i>Rumex acetosella</i>	Herbácea	Intolerante	Semillera	Barócora	0.389
Matorral	<i>Alstroemeria aurea</i>	Herbácea	Semitolerante	Mixta	Mecánica	0.222
Bosque	<i>Nothofagus dombeyi</i>	Árbol	Intolerante	Colonizadora	Anemócora	1
Bosque	<i>Austrocedrus chilensis</i>	Árbol	Tolerante	Colonizadora	Anemócora	0.444
Bosque	<i>Schinus patagonicus</i>	Árbol/arbusto	Intolerante	Mixta	Endozoócora	0.611
Bosque	<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Árbol/arbusto	Tolerante	Mixta	Endozoócora	0.389
Bosque	<i>Lomatia hirsuta</i>	Árbol/arbusto	Intolerante	Rebrotante	Anemócora	0.389
Bosque	<i>Gevuina avellana</i>	Árbol/arbusto	Intolerante	Mixta	Anemócora	0.222
Bosque	<i>Luma apiculata</i>	Árbol/arbusto	Intolerante	Mixta	Endozoócora	0.222
Bosque	<i>Maytenus boaria</i>	Árbol/arbusto	Intolerante	Mixta	Endozoócora	0.222
Bosque	<i>Aristotelia chilensis</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.667
Bosque	<i>Ribes magellanicum</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.389
Bosque	<i>Gaultheria mucronata</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.333
Bosque	<i>Berberis darwini</i>	Arbusto	Semitolerante	Mixta	Endozoócora	0.278
Bosque	<i>Berberis linearifolia</i>	Arbusto	Tolerante	Mixta	Endozoócora	0.222
Bosque	<i>Raukaua laetevirens</i>	Arbusto	Tolerante	Mixta	Endozoócora	0.222
Bosque	<i>Chusquea culeou</i>	Caña	Semitolerante	Rebrotante	Anemócora	0.722
Bosque	<i>Vicia nigricans</i>	Enredadera	Semitolerante	Mixta	Mecánica	0.444
Bosque	<i>Boquila trifoliata</i>	Enredadera	Tolerante	NA	Endozoócora	0.333
Bosque	<i>Mutisia spinosa</i>	Enredadera	Intolerante	Mixta	Anemócora	0.278
Bosque	<i>Blechnum penna-marina</i>	Helecho	Tolerante	NA	-	0.556
Bosque	<i>Alstroemeria aurea</i>	Herbácea	Semitolerante	Mixta	Balística	0.444
Bosque	<i>Galium sp.</i>	Herbácea	NA	NA	Endozoócora	0.444
Bosque	<i>Osmorhiza chilensis</i>	Herbácea	Tolerante	NA	Epizoócora	0.444
Bosque	<i>Acaena pinnatifida</i>	Herbácea	Intolerante	Mixta	Epizoócora	0.333
Bosque	<i>Gramineas</i>	Herbácea	Intolerante	NA	Anemócora	0.278
Bosque	<i>Geranium magellanicum</i>	Herbácea	Semitolerante	Mixta	Balística	0.222

NOTA: Frecuencia relativa es el número de sitios en los que aparece la especie sobre el número de sitios en total. Los rasgos para cada especie los obtuve de: (Donoso 1989, 2006; Aizen & Basilio 1995; Figueroa & Lusk 2001; Lusk & del Pozo 2002; Lusk 2002; Veblen *et al.* 2003a; Amico & Aizen 2005; McAlpine & Jesson 2007; Franzese & Ghermandi 2011; Cavallero 2012) Las gramíneas no fueron identificadas a nivel de especie, de todas maneras en matorrales la mayoría corresponde al género *Pappostipa*. Estrategia Mixta hace referencia a especies que rebrotan y a su vez reciben semillas de sitios no incendiados (es decir son rebrotantes y colonizadoras).

2.2.2 Análisis de datos

Variaciones en composición y abundancia de especies a lo largo de la sucesión

A partir de las matrices de presencia/ausencia y abundancia de cada especie por sitio hice ordenamientos usando modelos de variables latentes (LVM, *Ordination via latent variable models* (Hui *et al.* 2015; Warton *et al.* 2015; Hui 2016)). A diferencia de los modelos de ordenamiento clásicos basados en algoritmos (ej. análisis de correspondencia, análisis de correspondencia canónicos o nMDS), los LVM permiten modelar la relación entre la media y la varianza de los datos asignándoles una distribución de probabilidad. Además, al ajustar un modelo de manera conjunta para muchas especies y sitios se puede incorporar en un solo modelo el efecto de las variables ambientales de los sitios sobre la ocurrencia y abundancia de las especies. Otra ventaja es que se pueden evaluar los supuestos del modelo de manera directa a partir de un análisis de los residuos y evaluar además el ajuste del modelo a los datos. La idea detrás de estos análisis es modelar de manera conjunta la respuesta de las especies a unos pocos gradientes ambientales que resultan de la combinación de variables observadas (ej. temperatura, humedad, altitud) con variables no observadas que son representadas por un conjunto (normalmente dos) de variables latentes. Esto quiere decir que las variables latentes absorben la variabilidad en la composición/abundancia de especies entre los sitios dada por todas las variables que no pudimos medir. Así, a través de estas variables latentes estos modelos incorporan la correlación entre especies de manera directa y representan los ejes principales de co-variación entre especies, por lo tanto actúan como los ejes de un ordenamiento.

Para ambas comunidades juntas (matorrales y bosques) y para cada comunidad por separado ajusté un modelo sin covariables observadas (LVM puro), donde las variables latentes de tienen el doble propósito de representar los predictores faltantes y de representar los principales ejes de covariación de la abundancia o presencia entre especies, como los ejes de un ordenamiento clásico. Esto lo hice para ver patrones de ordenamiento gráficamente sin asignarles covariables observadas que puedan explicarlos. Además, para asociar los cambios en composición a la posición geográfica de los sitios y a cambios en la sucesión, para las comunidades por separado ajusté además un modelo con covariables (LVM con covariables). En este último las variables latentes representan la correlación residual entre especies, correlación no explicada por las covariables introducidas en el modelo. En este caso las covariables utilizadas fueron la latitud, longitud, altitud y tiempo desde el incendio (TDI). No ajusté modelos con covariables para ambas comunidades en conjunto porque el objetivo de los

modelos con covariables es ver patrones sucesionales en cada comunidad. Los modelos fueron ajustados con el paquete *boral* de R (Hui 2016) usando una distribución de Bernoulli para la matriz de presencias/ausencias y una distribución binomial negativa para la matriz de abundancias, y dos variables latentes.

LVM puro

Aquí lo que se busca es realizar un ordenamiento para visualizar los datos en dos dimensiones y ver potenciales variaciones en la composición de especies entre sitios, y especies que caractericen cada sitio (ej. *unconstrained ordination*).

$$y_{i,j} \sim \text{Binomial Negativa}(\mu_{i,j}, \rho_j)$$

$$\log(\mu_{i,j}) = \beta_{0j} + z_{1,i} \times \theta_{1,j} + z_{2,i} \times \theta_{2,j}$$

En este modelo la respuesta de la especie j en el sitio i es explicada por dos variables latentes z_1 y z_2 donde θ_1 y θ_2 cuantifican como cada especie j se relaciona con esas variables latentes. Con la respuesta de cada especie y las variables latentes se puede construir un biplot que muestra cómo varía la composición de especies entre sitios. β_{0j} controla por diferencias en abundancia entre especies. Esto asegura que el ordenamiento esté estandarizado por esas diferencias en abundancia y que esté en términos de la composición de especies. Finalmente ρ_j es el parámetro de sobredispersión de la distribución binomial negativa. Para el caso de cambios en la composición la matriz de presencia ausencia la estructura del modelo es la misma cambiando solo la distribución binomial negativa por una distribución de Bernoulli y utilizando una función de enlace logit.

LVM con covariables (*Correlated response models*)

Aquí lo que se busca es incorporar variables ambientales que medimos en los sitios y que podrían explicar las diferencias en composición o abundancia entre sitios y la relación entre las especies, además de las variables latentes que explican la relación entre especies y los sitios debido a otras causas. Aquí, las variables latentes son, en vez de un método de ordenamiento de las especies en un gradiente ambiental, una manera de tener en cuenta correlación residual debida a causas que no medimos (*missing predictors* (Warton *et al.* 2015)). Este modelo permite

analizar si las diferencias entre sitios se deben a su localización (latitud y longitud), a la elevación, o si son cambios debido a sucesión post-incendio (TDI).

$$y_{i,j} \sim \text{Binomial Negativa} (\mu_{i,j}, \rho_j)$$

$$\begin{aligned} \log(\mu_{i,j}) = & \beta_{0j} + \text{Longitud}_i \times \beta_{1,j} + \text{Latitud}_i \times \beta_{2,j} + \text{Altitud}_i \times \beta_{3,j} + \text{TDI}_i \times \beta_{4,j} \\ & + z_{1,i} \times \theta_{1,j} + z_{2,i} \times \theta_{2,j} \end{aligned}$$

A diferencia del LVM puro este modelo incluye parámetros (β_{1-5}) que explican si la abundancia de cada especie j en cada sitio i se debe a alguna de esas covariables. En este modelo θ_1 y θ_2 explican la variación residual.

Para cada parámetro y variable latente calculé la mediana de la distribución posterior como estimador puntual, el intervalo de credibilidad (IC) del 95% como medida de incertidumbre y un valor f que representa la proporción de la distribución posterior que es del mismo signo que la mediana. El IC es el intervalo mínimo dentro del dominio de la distribución posterior que acumula el 95% de densidad de probabilidad (del inglés *Highest posterior density interval*). Por ejemplo, si la mediana es positiva y el valor f es mayor a 0.95 podemos tener confianza de que la respuesta de la especie a la variable es positiva, de igual manera si la mediana negativa y $f > 0.95$ podemos tener confianza que la respuesta de la especie a la variable es negativo.

Variaciones en rasgos de historia de vida a lo largo de la sucesión

Para evaluar si el número de individuos en cada categoría de estrategia de regeneración y tolerancia a la sombra variaba con el TDI ajusté modelos alternativos de la siguiente manera:

$$y_i \sim \text{Poisson} (\lambda_i)$$

Donde y es alguna de las variables respuesta (número de individuos tolerantes a la sombra, semitolerantes, intolerantes, rebrotantes, colonizadores o mixtos) en cada sitio i que se distribuye con una distribución de Poisson con media λ_i . Esa respuesta promedio a su vez la modelé con tres modelos alternativos:

Exponencial

$$\lambda_i = e^{a+b \times \text{TDI}_i} + c$$

Aquí se asume que el número de individuos promedio puede aumentar ($b > 0$), disminuir ($b < 0$) o permanecer constante ($b = 0$) con el TDI. El número de individuos cuando $TDI = 0$ es $e^a + c$.

Sigmoide

$$\lambda_i = \frac{k}{1 + e^{a-b TDI_i}}$$

Aquí se asume que el número de individuos aumenta desde 0 con el TDI hasta alcanzar una asíntota (k). El parámetro b es la tasa de crecimiento y a permite un retraso en el crecimiento.

Monomolecular modificada

$$\lambda_i = a \times (1 - e^{-b \times TDI_i}) \times (c - e^{-d \times TDI_i})$$

Aquí también se asume que el número de individuos aumenta hasta alcanzar un máximo y luego decrece, pero esta función no es asíntótica en 0 sino que es asíntótica en $a \times c$. Esta función crece a una tasa b , alcanza un máximo (a), y luego decrece hasta la asíntota a una tasa d .

Los modelos alternativos fueron ajustados utilizando el paquete *bbmle* de R (Bolker 2016) y comparados mediante el criterio de información AIC (del inglés *Akaike information criterion*) luego de comprobar que cumplieran con los supuestos (Burnham & Anderson 2002).

2.3 Resultados

La especie leñosas más frecuentes en los matorrales son *Nothofagus antactica*, *Chusquea culeou*, *Berberis buxifolia* y *Schinus patagonicus*. Todas tienen la capacidad de rebrotar y son intolerantes o semitolerantes a la sombra (Tabla 2.3 y 2.4). En los bosques la especie leñosa más frecuente es *Nothofagus dombeyi*, que es el único árbol colonizador e intolerante a la sombra (Tabla 2.3 y 2.4). Le siguen en frecuencia *Chusquea culeou* y *Schinus patagonicus* como en los matorrales, y *Aristotelia chilensis* (Tabla 2.3 y 2.4). En ambos sistemas muchas especies tienen estrategias mixtas, rebrotan y además son dispersadas por animales (Tabla 2.3). En ambos sitios en general las especies tolerantes la sombra son poco frecuentes y tienen estrategias mixtas para regenerar después del fuego, salvo *Austrocedrus chilensis* que es un árbol colonizador que se encuentra en algunos sitios de bosque.

Tabla 2.4: Especies clasificadas según grupos de estrategia de regeneración y tolerancia a la sombra.

		Tolerancia a la sombra		
		Tolerante	Semitolerante	Intolerante
Estrategia de regeneración	Rebrotante		<i>Chusquea culeou</i> (MB)	<i>Nothofagus antarctica</i> (M) <i>Discaria chacaye</i> (M) <i>Lomatia hirsuta</i> (B)
	Mixta (Rebrotante y colonizadora)	<i>Maytenus chubutensis</i> (M) <i>Dasyphyllum diacanthoides</i> (B) <i>Raukaua laetevirens</i> (B) <i>Berberis linearifolia</i> (B)	<i>Berberis buxifolia</i> (M) <i>Ribes cucullatum</i> (M) <i>Alstroemeria aurea</i> (MB) <i>Gaultheria mucronata</i> (MB) <i>Ribes magellanicum</i> (MB) <i>Vicia nigricans</i> (MB) <i>Geranium magellanicum</i> (BM) <i>Aristotelia chilensis</i> (B) <i>Berberis darwinii</i> (B)	<i>Acaena pinnatifida</i> (MB) <i>Maytenus boaria</i> (MB) <i>Schinus patagonicus</i> (MB) <i>Mutisia spinosa</i> (MB) <i>Gevuina avellana</i> (B) <i>Luma apiculata</i> (B)
	No - rebrotante (colonizadora)	<i>Austrocedrus chilensis</i> (B)		<i>Nothofagus dombeyi</i> (B)

Nota: M: Matorrales; B: Bosques, MB: Matorrales y bosques. Los colores indican distinta forma de vida *Arbusto*, *Arbolito/Arbusto*, *Árbol*, *Hierba*, *Enredadera*, *Caña*.

Variaciones en composición y abundancia de especies a lo largo de la sucesión

Analizando las comunidades en conjunto en base a su composición (presencia/ausencia de especies), los sitios parecen agruparse según el tipo de comunidad (Fig. 2.2), sin embargo hay bastante incertidumbre respecto a cómo las especies responden a los gradientes latentes ($\theta_1 f < 0.95$ Tabla 2.1.1 Apéndice 2.1). Analizando ahora en base a la abundancia, hay especies que son más abundantes en matorrales (asociados a valores positivos de la variable latente 1) y especies que son más abundantes en bosques (asociados a valores negativos de la variable latente 1) (Fig. 2.3). Las especies que son más abundantes en matorrales son a *Acaena pinnatifida*, *Berberis buxifolia*, *Discaria chacaye*, *Ribes cucullatum*, *Nothofagus antarctica* y *Rumex acetosella*, y las especies que son más abundantes en bosques son *Luma apiculata*, *Dasyphyllum diacanthoides*, *Boquila trifoliata*, *Austrocedrus chilensis*, *Nothofagus dombeyi* y *Raukaua laetevirens* (Fig. 2.3, $\theta_1 f > 0.95$, Tabla 2.1.6 Apéndice 2.1).

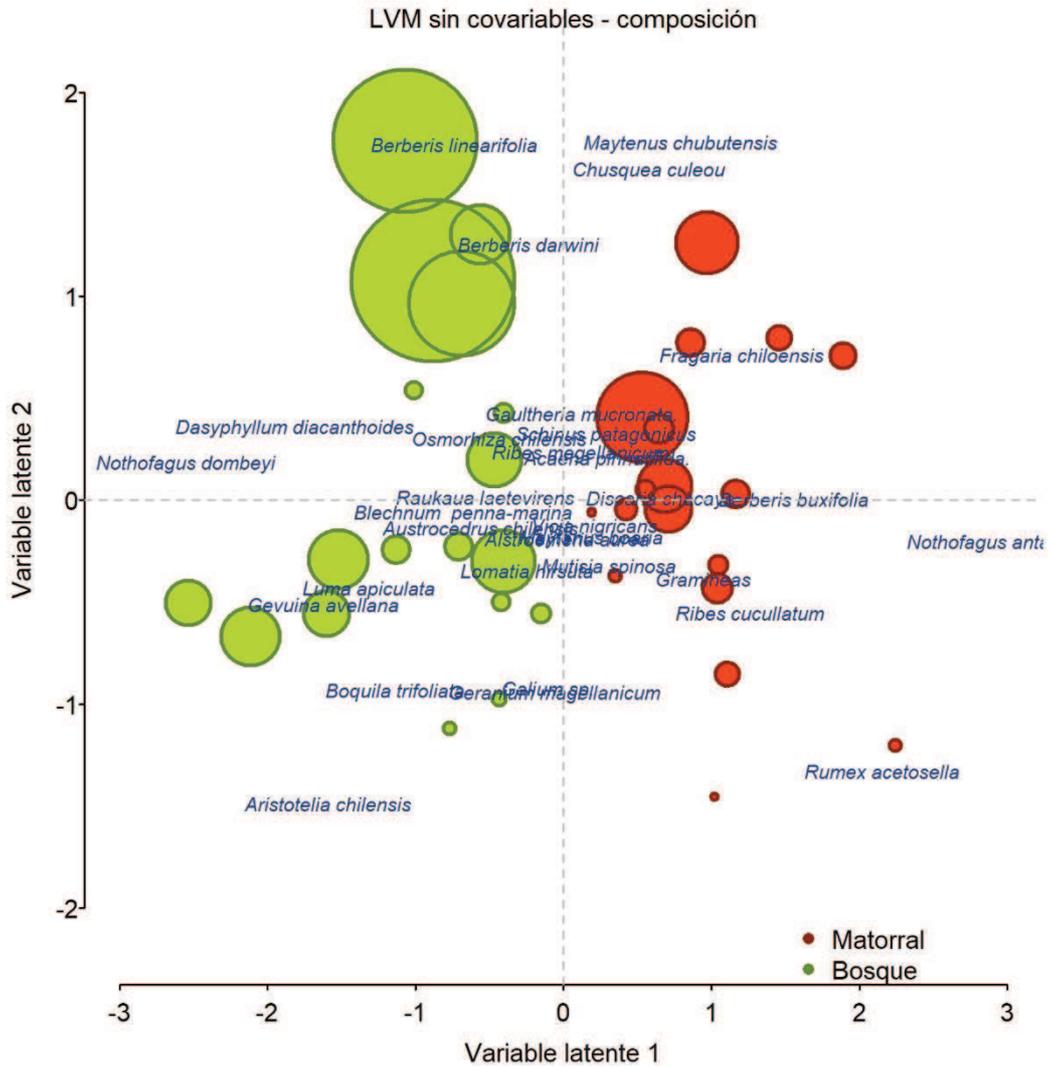


Fig. 2.2 Biplot basado en los LVM puros ajustados a partir de la matriz de presencia/ausencia para matorrales y bosques (del inglés *unconstrained ordination*). Los sitios de matorral están representados por círculos de color naranja y los de bosque de color verde. El tamaño de los círculos indica TDI. Las especies se muestran en color azul. Las especies y sitios que se encuentran en la misma dirección y lejos del centro están correlacionadas.

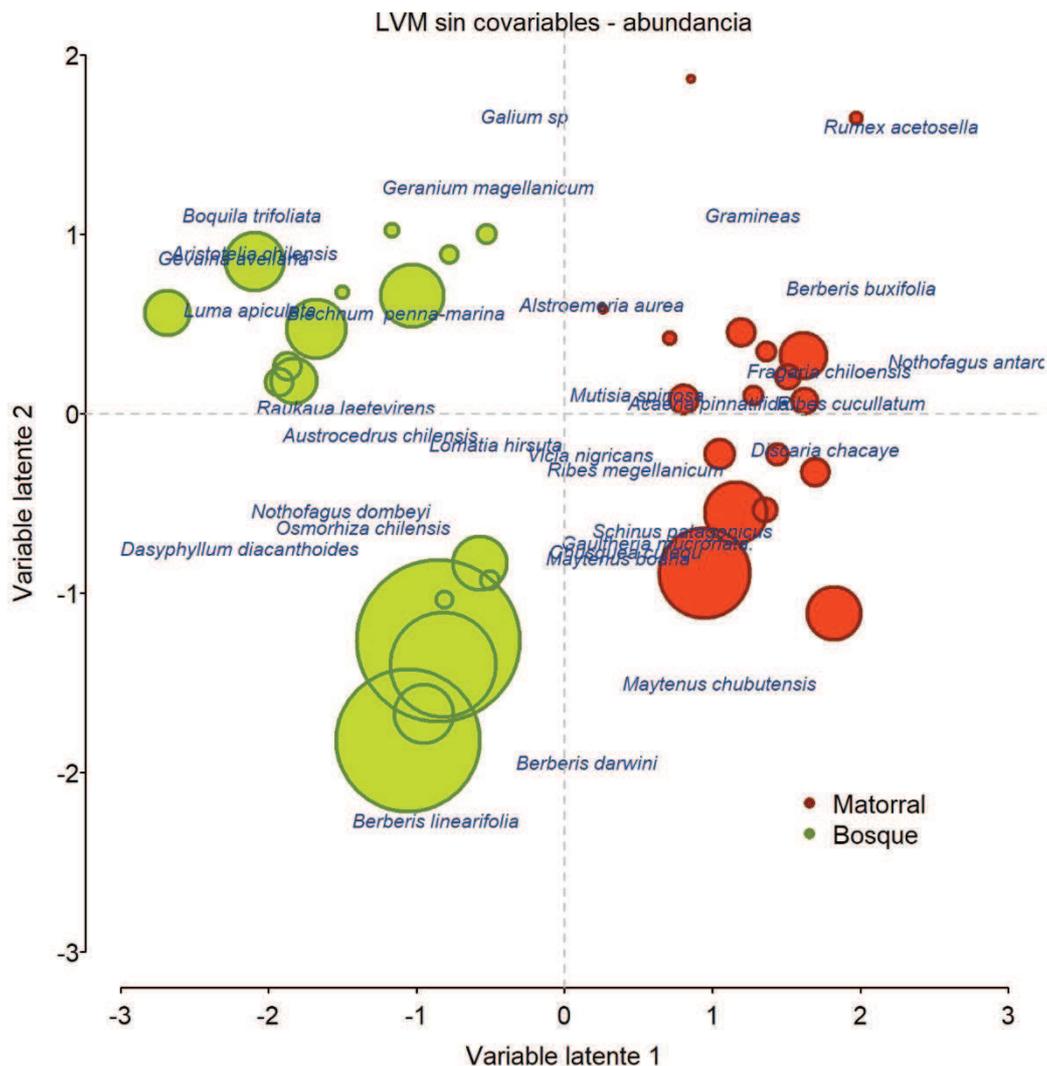


Fig. 2.3 Biplot basado en los LVM puros ajustados a partir de la matriz de abundancias para matorrales y bosques juntos (del inglés *unconstrained ordination*). Los sitios de matorral están representados por círculos de color naranja y los de bosque de color verde, el tamaño de los círculos indica TDI. Las especies se muestran en color azul. Las especies y sitios que se encuentran en la misma dirección y lejos del centro están correlacionadas.

Matorrales

En matorrales no hay un patrón claro de agrupamiento de sitios en base a su composición de especies (Fig. 2.4), además hay mucha incertidumbre respecto a la respuesta de las especies a las variables latentes ($\theta f < 0.95$ Tabla 2.1.2 Apéndice 2.1). En el modelo ajustado con covariables hay algunas especies que varían en su presencia en base alguna de las covariables. *Fragaria chiloensis* y *Vicia nigricans* tienden a estar presentes en sitios hacia el oeste mientras que *Mutisia spinosa* tiende a estar más en sitios hacia el este (Tabla 2.5). *Acaena pinnatifida*, *Schinus patagonicus* y *Maytenus boaria* tienden a estar más en sitios hacia el sur del área de estudio mientras que los sitios al norte están más asociados a la presencia de gramíneas (Tabla

2.5). *Alstroemeria aurea*, *Berberis buxifolia*, *Schinus patagonicus* están asociados a sitios de mayor altitud mientras que las gramíneas están asociados a sitios de menor altitud (Tabla 2.5). En cuanto a cambios en la presencia de especies con el TDI, *Schinus patagonicus* tiende a estar presente en sitios más viejos mientras que *Alstroemeria aurea* y *Rumex acetosella* tienden a estar presentes en sitios más jóvenes (Tabla 2.5). Detalles sobre la distribución posterior de estos parámetros se puede encontrar en la Tabla 2.1.3 del Apéndice 2.1.

Tabla 2.5: Mediana de la distribución posterior de los efectos de las covariables en la presencia y abundancia de cada especie en matorrales dominados por *Nothofagus antactica*.

	Especie	Longitud	Latitud	Altitud	TDI
Composición	<i>Acaena pinnatifida</i>	0.284	-2.796	1.198	1.886
	<i>Alstroemeria aurea</i>	0.708	-1.645	2.12	-2.606
	<i>Berberis buxifolia</i>	-1.77	-0.877	3.554	3.265
	<i>Chusquea culeou</i>	1.797	0.372	-1.638	2.366
	<i>Discaria chacaye</i>	0.385	0.148	-0.767	-0.13
	<i>Fragaria chiloensis</i>	-4.38	2.127	0.626	0.28
	<i>Gaultheria mucronata</i>	-1.922	2.169	0.771	0.766
	<i>Graminea</i>	-1.676	3.513	-2.837	-0.576
	<i>Maitenus boaria</i>	1.383	-3.53	1.156	3.043
	<i>Maitenus chubutensis</i>	-1.495	1.55	-0.804	1.572
	<i>Mutisia spinosa</i>	3.206	-1.675	-1.454	0.253
	<i>Nothofagus antarctica</i>	-2.364	-0.953	1.389	1.398
	<i>Ribes cucullatum</i>	-0.006	0.21	-0.147	0.509
	<i>Ribes magellanicum</i>	0.164	0.626	-0.123	-0.044
	<i>Rumex acetosella</i>	-1.716	-1.316	1.672	-1.613
	<i>Schinus patagonicus</i>	-1.691	-3.244	3.947	1.387
<i>Vicia nigricans</i>	-4.355	1.538	1.656	1.886	
Abundancia	<i>Acaena pinnatifida</i>	-1.314	-0.48	0.802	1.11
	<i>Alstroemeria aurea</i>	0.18	-0.439	2.498	-1.463
	<i>Berberis buxifolia</i>	-0.972	0.144	0.751	0.281
	<i>Chusquea culeou</i>	-0.378	0.429	0.183	0.506
	<i>Discaria chacaye</i>	-0.744	-0.217	-0.612	0.356
	<i>Fragaria chiloensis</i>	-1.832	1.016	0.143	0.625
	<i>Gaultheria mucronata</i>	-1.793	1.491	0.715	0.838
	<i>Graminea</i>	-0.715	1.144	-0.216	0.111
	<i>Maitenus boaria</i>	0.621	-2.625	1.311	1.771
	<i>Maitenus chubutensis</i>	-2.057	1.109	0.378	1.373
	<i>Mutisia spinosa</i>	1.83	-1.391	-0.642	-0.155
	<i>Nothofagus antarctica</i>	-0.28	-0.2	0.539	0.445
	<i>Ribes cucullatum</i>	0.426	-0.609	0.267	0.731
	<i>Ribes magellanicum</i>	0.016	1.079	-0.185	0.39
	<i>Rumex acetosella</i>	-0.955	-0.593	0.906	-2.641
	<i>Schinus patagonicus</i>	-0.859	-1.237	1.079	1.14
<i>Vicia nigricans</i>	-2.286	0.351	1.015	1.093	

NOTA: en **Negrita** valores de $f > 0.95$

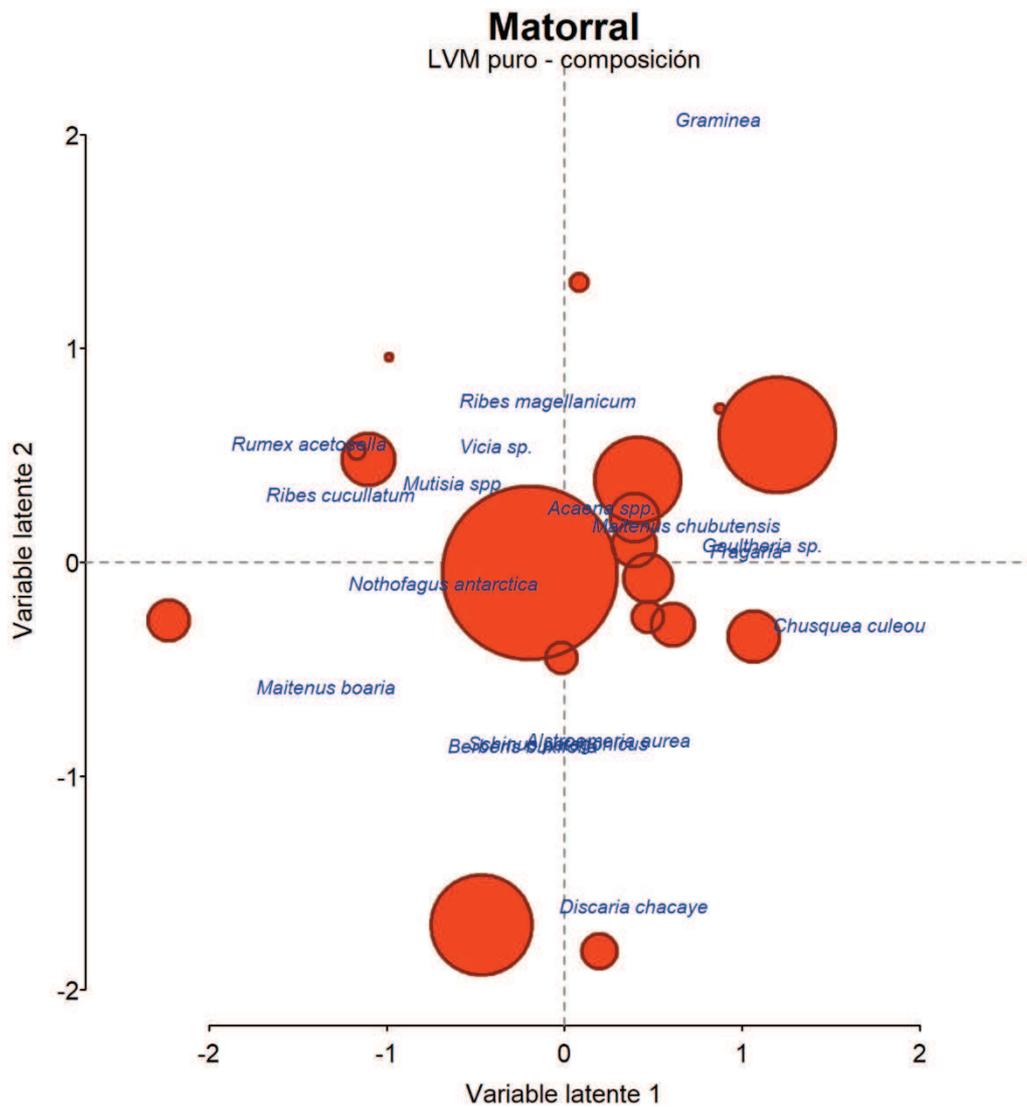


Fig 2.4 Biplot basado en los LVM puros ajustados a partir de la matriz de presencia/ausencia para matorrales (del inglés *unconstrained ordination*). Los sitios se muestran en círculos de color rojo y el tamaño de los círculos indica TDI. Las especies se muestran en color azul. Las especies y sitios que se encuentran en la misma dirección y lejos del centro están correlacionadas.

Tampoco hay un patrón claro de agrupamiento de sitios en base a la abundancia de especies (Fig. 2.5), además hay mucha incertidumbre respecto a la respuesta de las especies a las variables latentes ($\theta f < 0.95$ Tabla 2.1.7 Apéndice 2.1). Aquí las gramíneas también son más abundantes en sitios hacia el norte del área de estudio (Tabla 2.5). En cuanto a cambios en la presencia de especies con el TDI, solo *Schinus patagonicus* aumenta su abundancia con el TDI (Tabla 2.5). Detalles sobre la distribución posterior de estos parámetros se puede encontrar en la Tabla 2.1.8 del Apéndice 2.1.

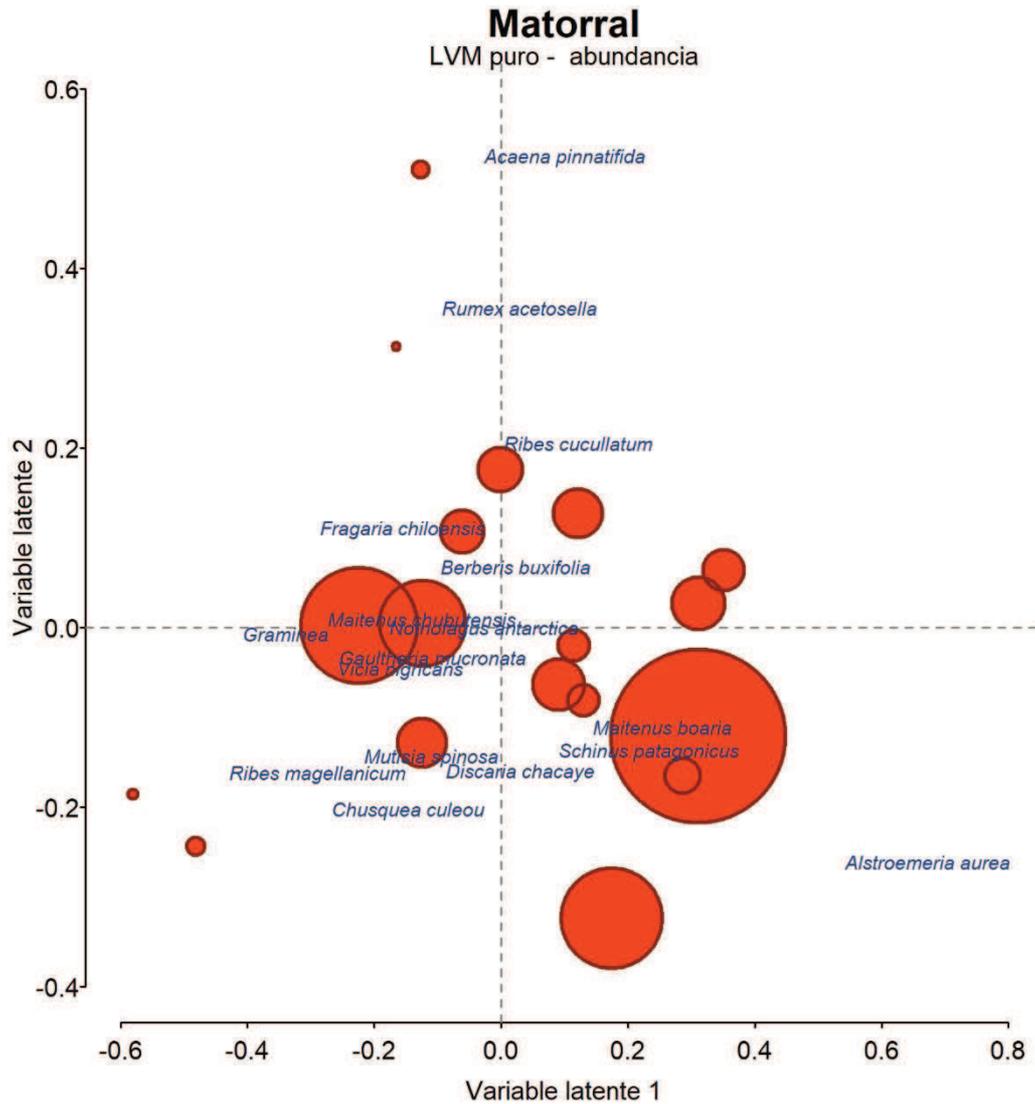


Fig 2.5. Biplot basado en los LVM puros ajustados a partir de la matriz de abundancia para matorrales (Del inglés *unconstrained ordination*). Los sitios se muestran en círculos de color rojo y el tamaño de los círculos indica TDI. Las especies se muestran en color azul. Las especies y sitios que se encuentran en la misma dirección y lejos del centro están correlacionadas.

Bosques

En bosques, si bien hay mucha incertidumbre respecto a las respuestas de las especies a las variables latentes ($\theta f < 0.95$, Tabla 2.1.4 Apéndice 2.1), los sitios parecen ordenarse a lo largo de la variable latente 1 de mayor TDI a menor TDI (Fig. 2.6). Además, los sitios parecen ordenarse según área geográfica, sitios maduros (~ 70 años) que se encuentran en el Parque Nacional Lago Puelo (PNLP) se asocian a especies valdivianas como en árbol *Gevuina avellana* y la trepadora *Boquila trifolata* mientras que sitios maduros que se encuentran en el Parque Nacional Nahuel Huapi (PNNH) se asocia a *Chusquea culeou*, *Berberis linearifolia* y *B. darwinii* (2.6).

Tabla 2.6: Mediana de la distribución posterior de los efectos de las covariables en la presencia y abundancia de cada especie en bosques dominados por *Nothofagus dombeyi*.

	Especie	Longitud	Latitud	Altitud	TDI
Composición	<i>Acaena pinnatifida</i>	-0.525	-0.111	0.247	-2.41
	<i>Alstroemeria aurea</i>	5.092	-1.367	-0.159	-1.457
	<i>Aristotelia chilensis</i>	1.28	-0.39	-2.673	-3.452
	<i>Austrocedrus chilensis</i>	2.408	-1.849	-1.956	-1.368
	<i>Berberis darwinii</i>	-1.859	0.765	3.255	0.254
	<i>Berberis linearifolia</i>	-1.566	-0.347	1.796	5.041
	<i>Blechnum penna-marina</i>	-0.065	-4.735	-2.996	1.509
	<i>Boquila trifoliata</i>	-0.812	0.295	-5.886	-0.179
	<i>Chusquea culeou</i>	-1.537	0.921	2.899	2.937
	<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	-4.201	-0.716	-1.857	0.701
	<i>Galium sp</i>	2.876	-4.531	0.371	-0.686
	<i>Gaultheria mucronata</i>	-2.696	3.371	-3.089	1.255
	<i>Geranium magellanicum</i>	2.207	-1.063	-1.242	-3.854
	<i>Gevuina avellana</i>	-0.009	0.201	-4.652	0.995
	<i>Gramineas</i>	3.436	-0.951	-1.054	-2.017
	<i>Lomatia hirsuta</i>	-0.855	2.993	-4.927	-1.999
	<i>Luma apiculata</i>	-1.919	-2.679	-1.089	-0.264
	<i>Maytenus boaria</i>	3.417	-0.216	-0.298	0.014
	<i>Mutisia spinosa</i>	1.587	-2.111	1.069	-2.972
	<i>Nothofagus dombeyi</i>	-0.32	-0.142	0.406	-0.006
<i>Osmorhiza chilensis</i>	-0.711	-0.262	-2.203	1.731	
<i>Raukaua laetevirens</i>	-1.288	-0.667	1.221	-1.653	
<i>Ribes magellanicum</i>	-0.859	-2.334	3.96	-1.093	
<i>Schinus patagonicus</i>	2.623	0.781	0.926	0.093	
<i>Vicia nigricans</i>	0.424	-3.728	3.264	-2.955	
Abundancia	<i>Acaena pinnatifida</i>	0.046	-0.807	0.623	-0.898
	<i>Alstroemeria aurea</i>	1.908	-1.393	-0.028	-0.952
	<i>Aristotelia chilensis</i>	0.498	-0.836	-0.628	-1.261
	<i>Austrocedrus chilensis</i>	0.816	-0.835	-1.153	-0.294
	<i>Berberis darwinii</i>	-1.056	0.596	2.629	0.49
	<i>Berberis linearifolia</i>	-1.424	0.317	1.241	2.088
	<i>Blechnum penna-marina</i>	0.532	-2.792	-1.149	0.965
	<i>Boquila trifoliata</i>	-0.193	-0.339	-4.166	0.363
	<i>Chusquea culeou</i>	-0.671	0.101	1.338	0.356
	<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	-3.166	0.294	-1.712	0.787
	<i>Galium sp</i>	1.695	-1.649	0.073	-0.763
	<i>Gaultheria mucronata</i>	-2.062	2.089	-1.432	0.395
	<i>Geranium magellanicum</i>	1.441	-0.482	-0.482	-2.386
	<i>Gevuina avellana</i>	0.01	-0.496	-4.152	1.115
	<i>Gramineas</i>	2.351	-0.74	-0.419	-2.256
	<i>Lomatia hirsuta</i>	-1.084	2.427	-3.889	-1.687
	<i>Luma apiculata</i>	-1.112	-1.765	-1.921	0.196
	<i>Maytenus boaria</i>	2.095	-0.367	-0.252	0.851
	<i>Mutisia spinosa</i>	0.74	-0.994	0.407	-2.22
	<i>Nothofagus dombeyi</i>	-0.231	-0.793	0.653	-0.05
<i>Osmorhiza chilensis</i>	0.797	-0.285	-0.663	1.388	
<i>Raukaua laetevirens</i>	-1.287	0.015	-0.528	-1.109	
<i>Ribes magellanicum</i>	-0.624	-1.073	2.663	-1.473	
<i>Schinus patagonicus</i>	0.55	0.28	0.252	0.143	
<i>Vicia nigricans</i>	0.694	-2.16	2.278	-2.024	

NOTA: en **Negrita** valores de $f > 0.95$

En el modelo ajustado con covariables hay algunas especies que varían en su presencia en base a alguna de las covariables. *Alstroemeria aurea*, *Austrocedrus chilensis*, *Galium sp.*, *Geranium magellanicum*, *Schinus patagonicus* y *Maytenus boaria* son representativos de sitios que están más hacia el este (Tabla 2.6), mientras que *Dasyphyllum diacanthoides* y *Gaultheria mucronata* están más presentes en sitios hacia el oeste del área de estudio (Tabla 2.6). *Gaultheria mucronata* y *Lomatia hirsuta* están más presentes en sitios hacia el norte, mientras que *Galium sp.*, *Blechnum penna-marina.*, *Ribes magellanicum* y *Vicia nigricans* están más presentes en sitios hacia el sur del área de estudio (Tabla 2.6). *Gevuina avellana*, *Boquila trifoliata*, *Gaultheria mucronata* y *Lomatia hirsuta* están asociados a sitios de menor altitud mientras que *Chusquea culeou*, *Ribes magellanicum* y *Vicia nigricans* están asociados a sitios de mayor altitud (Tabla 2.6). Esto refleja lo visto en el análisis anterior, donde especies valdivianas como *Gevuina avellana* y *Boquila trifoliata* se encuentran en sitios hacia el SO y de menor altitud (PN Lago Puelo). En cuanto a cambios sucesionales, los arbustos tolerantes a la sombra *Gaultheria mucronata* y *Berberis linearifolia* y la caña semitolerante *Chusquea culeou* tienden a aumentar su presencia con el TDI, mientras que las hierbas *Acaena pinnatifida*, *Geranium magellanicum* y las enredaderas *Mutisia spinosa* y *Vicia nigricans* ambas semitolerantes a la sombra y los arbustos semitolerantes *Aristotelia chilensis* y *Lomatia hirsuta* tienden a disminuir su presencia con el TDI (Tabla 2.6). Detalles sobre la distribución posterior de estos parámetros se puede encontrar en la Tabla 2.1.5 del Apéndice 2.1.

En el ordenamiento realizado en base a la matriz de abundancia nuevamente los sitios aparentan ordenarse en base a características geográficas más que sucesionales. Sitios hacia el sur del paralelo 42 (Parque Nacional Lago Puelo y Parque Nacional los Alerces) están más asociados a valores positivos de la variable latente 1 mientras que sitios hacia el norte (Parque Nacional Nahuel Huapi) a valores negativos (Fig. 2.7). De todas maneras éstas son solo tendencias ya que hay mucha incertidumbre respecto a la respuesta de las especies a las variables latentes ($\theta f < 0.95$ Tabla 2.1.9 Apéndice 2.1). Otra vez, en el modelo ajustado con covariables alguna de estas tendencias se ven reflejadas en el efecto de algunas de las covariables con tendencias similares a las del modelo ajustado a partir de la matriz de presencia/ausencia. *Alstroemeria aurea* y *Galium sp.* son más abundantes en sitios que se encuentran hacia el este del área de estudio, mientras que *Dasyphyllum diacanthoides* es más abundante hacia el oeste (Tabla 2.6). *Blechnum penna-marina* y *Vicia nigricans* son más abundantes hacia el sur mientras que *Lomatia hirsuta* es más abundante en sitios que se encuentran al norte (Tabla 2.6). *Gevuina avellana*, *Boquila trifoliata* y *Lomatia hirsuta* son más

abundantes en sitios de menor altitud mientras que *Ribes magellanicum* y *Vicia nigricans* en sitios de mayor altitud dentro del área de estudio (Tabla 2.6). Finalmente en cuanto a cambios sucesionales, *Aristotelia chilensis* y *Vicia nigricans*, ambas semitolerantes, tienden a disminuir su abundancia con aumentos de TDI (Tabla 2.6). Detalles sobre la distribución posterior de estos parámetros se puede encontrar en la Tabla 2.1.10 del Apéndice 2.1.

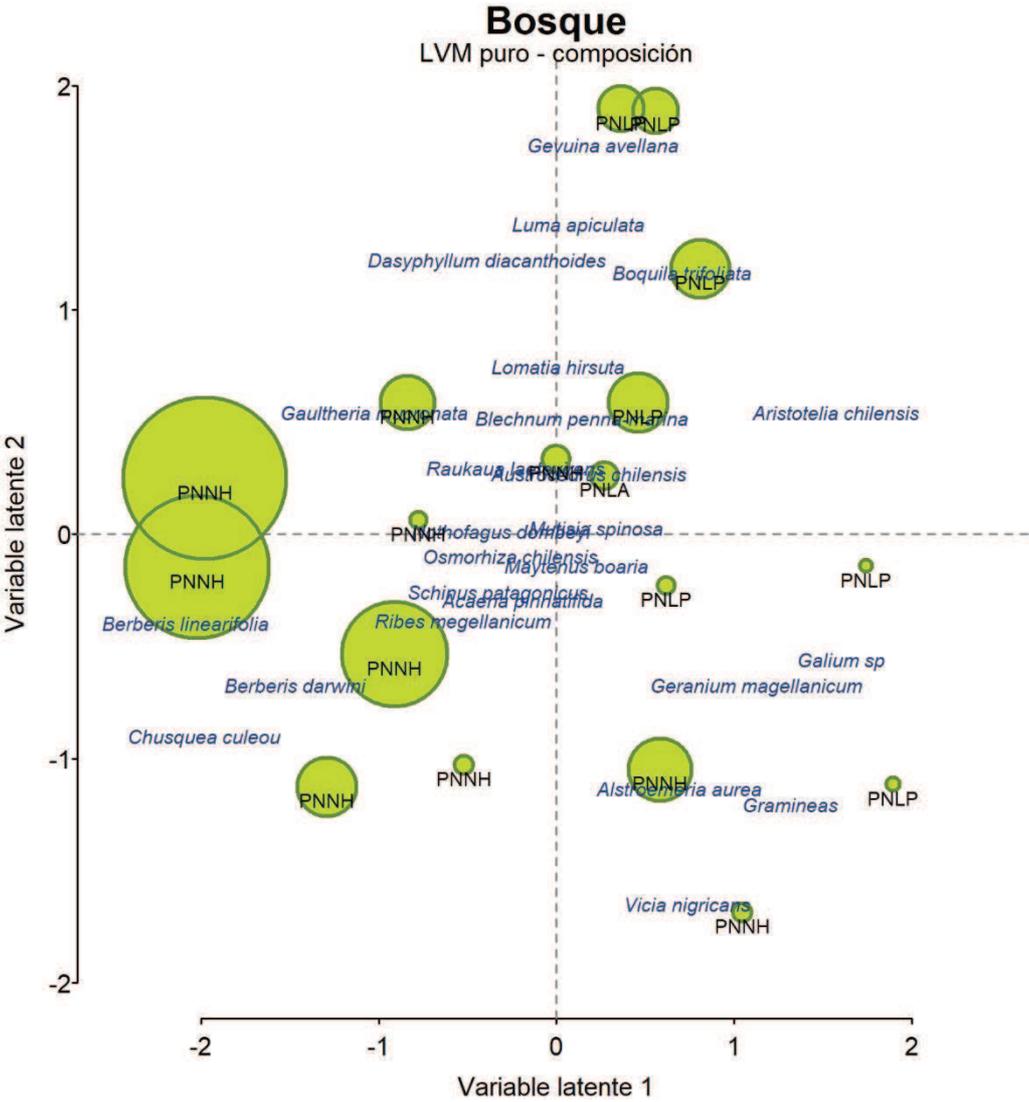


Fig 2.6 Biplot basado en los LVM puros ajustados a partir de la matriz de presencia/ausencia para bosques (del inglés *unconstrained ordination*). Los sitios se muestran en círculos de color verde y el tamaño de los círculos indica TDI. PNNH refiere a sitios en el Parque Nacional Nahuel Huapi, PNL P a Parque Nacional Lago Puelo y PNLA al Parque Nacional Los Alerces. Las especies se muestran en color azul. Las especies y sitios que se encuentran en la misma dirección y lejos del centro están correlacionadas.

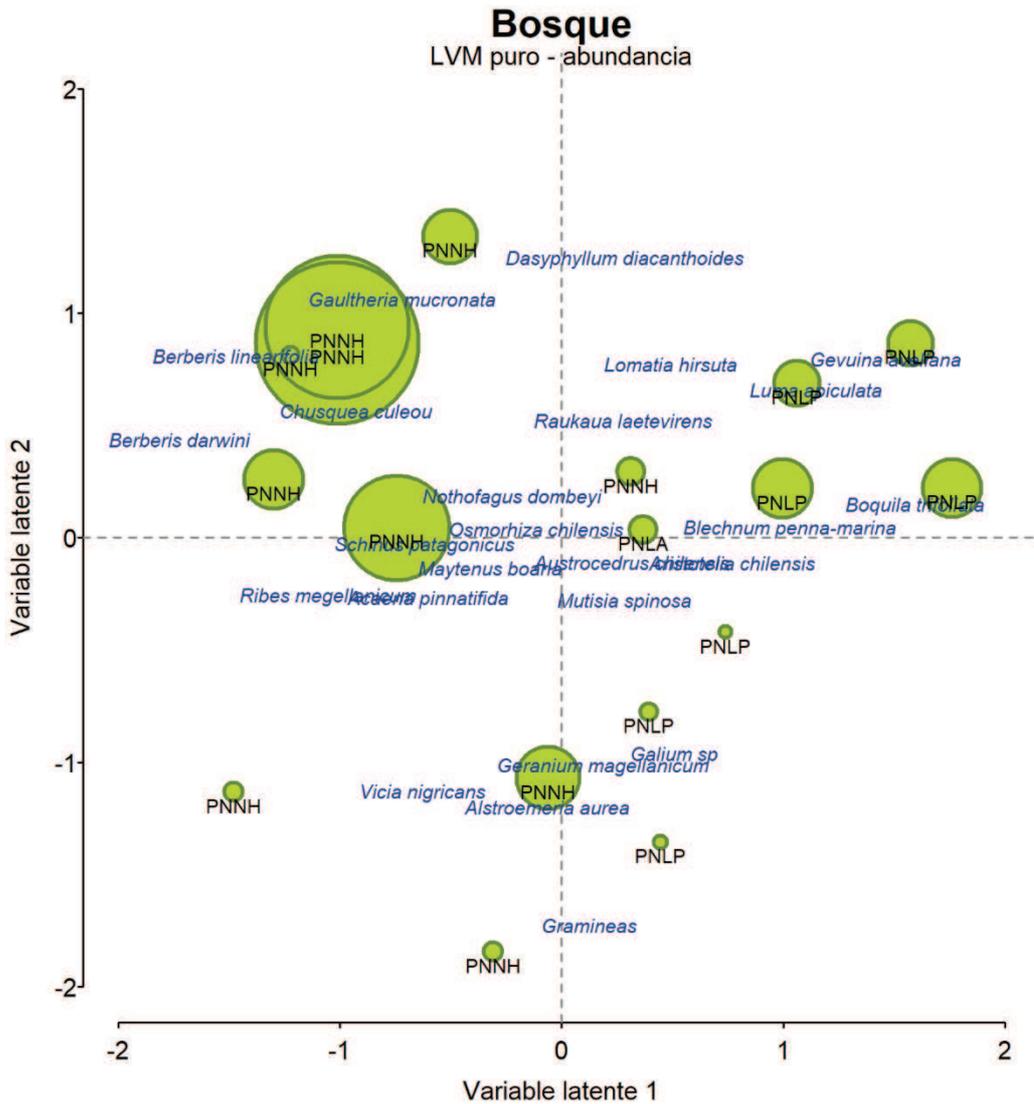


Fig 2.7 Biplot basado en los LVM puros ajustados a partir de la matriz de abundancias para bosques (del inglés *unconstrained ordination*). Los sitios se muestran en círculos de color verde y el tamaño de los círculos indica TDI. PNNH refiere a sitios en el Parque Nacional Nahuel Huapi, PNLP a Parque Nacional Lago Puelo y PNLA al Parque Nacional Los Alerces. Las especies se muestran en color azul. Las especies y sitios que se encuentran en la misma dirección y lejos del centro están correlacionadas.

Variaciones en rasgos de historia de vida a lo largo de la sucesión

En matorrales tanto en las estrategias de regeneración como en la tolerancia a la sombra el modelo sigmoide fue el que mejor ajustó (ΔAIC Apéndice 2.2, Tabla 2.2.1). Las especies rebrotantes son más abundantes a lo largo de la sucesión (asíntota $K = 82.959$ (IC: 78.164; 87.755) mientras que las que tienen estrategias mixtas (asíntota $K=37.584$ (IC: 31.966; 43.401)) son menos abundantes (Fig. 2.8 a). En estos sitios no hay especies que se reproduzcan únicamente por semillas, al menos no hay especies que sean leñosas (árboles y arbustos), o enredaderas y rastreras que se reproduzcan únicamente por semillas (Tabla 2.3). En estos sitios,

la abundancia de especies intolerantes a la sombra (asíntota $K=66.802$ (IC: 61.737; 71.867)) es mayor que la de especies semitolerantes (asíntota $K=48.583$ (IC: 39.834; 57.331)) o tolerantes (asíntota $K=9.731$ (6.656; 12.806), Tabla 2.2.2) a lo largo de toda la sucesión (Fig. 2.8 c).

En bosques hay tanto especies rebrotantes y con estrategias mixtas como especies colonizadoras (Fig. 2.8 b, Tabla 2.3). La abundancia de especies con estrategias mixtas aumenta los primeros años después del fuego y luego disminuye (monomolecular modificada, ΔAIC Tabla 2.2.1 Apéndice 2.2). En cambio la abundancia de rebrotantes se mantiene más o menos constante a lo largo de la sucesión (asíntota $K=26.267$ (IC: 23.673; 28.86)) ya que el parámetro de tasa de crecimiento no es significativamente distinto de cero ($b=1.667$ (IC: -6.922; 10.257)). La abundancia de colonizadoras aumentan con el TDI hasta alcanzar una asíntota tornado a esta estrategia la dominante en etapas tardías de la sucesión (asíntota $K=62.735$ (IC: 56.77; 68.7)). En cuanto a las estrategias asociadas a la tolerancia a la sombra, tanto las especies semitolerantes como las intolerantes aumentan los primeros años pero las especies semitolerantes disminuyen en etapas tardías de la sucesión (monomolecular modificada, ΔAIC Tabla 2.2.1 Apéndice 2.2) (Fig. 2.8 d). Las especies intolerantes en cambio siguen aumentando hasta alcanzar una asíntota (asíntota $K=64.266$ (IC: 58.566; 69.967)). Las especies tolerantes aumentan su abundancia con el tiempo siguiendo una función sigmoidea pero son siempre menos abundantes que las semitolerantes o las intolerantes (asíntota $K=18.023$ (IC: 15.045; 21.000)) (Fig. 2.8 d). Para más detalle en la selección de modelos y los parámetros estimados para cada modelo ver el Apéndice 2.2.

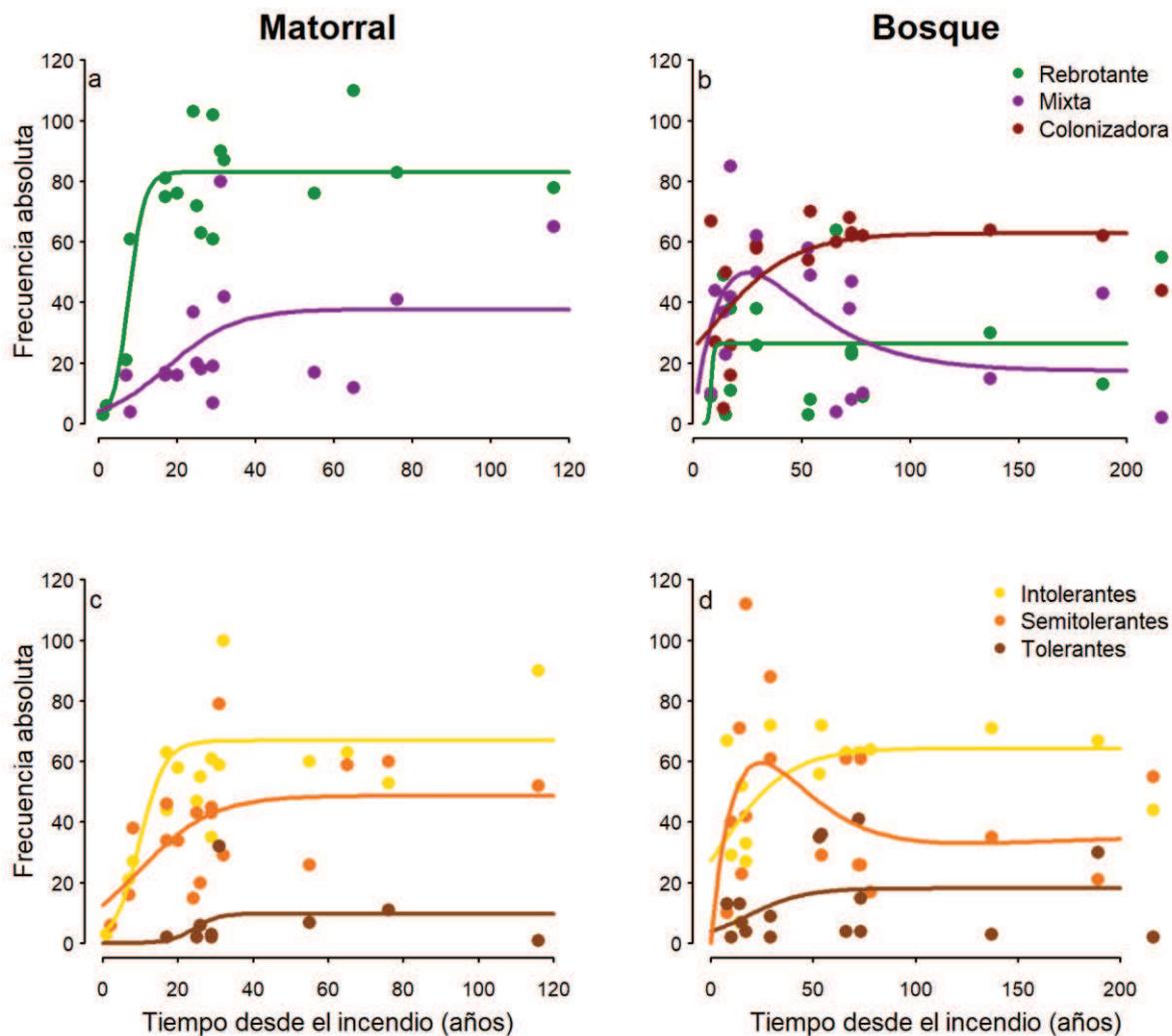


Figura 2.8: Cambios en la frecuencia absoluta de individuos con distintas estrategias de regeneración en matorrales (a) y bosques (b), y tolerancia a la sombra en matorrales (c) y bosques (d) a lo largo de la sucesión post-incendio. Los puntos representan el número de individuos censados en 62 puntos de muestreo por sitio.

2.4 Discusión

Entender cómo es la dinámica de la vegetación luego de los disturbios es un herramienta importante para predecir las consecuencias de cambios en el régimen de disturbios, el clima o el uso de la tierra (Pausas 1999b), y entender las posibles transiciones que pueden ocurrir en consecuencia (Walker *et al.* 2004; Folke *et al.* 2004). La resiliencia y resistencia de la vegetación a un disturbio tiene una fuerte influencia sobre la dinámica de la vegetación, determina la composición, estructura, y trayectoria de recuperación de la comunidad. A su vez, la trayectoria que siga la comunidad va a tener una fuerte influencia sobre la vulnerabilidad de la comunidad al disturbio — la ocurrencia y propagación del disturbio por el paisaje (Pausas 1999b; a). En el NO de la Patagonia, las especies que componen los bosques y matorrales no son especialmente resistentes al fuego, en general no tienen adaptaciones para sobrevivir a los

incendios (ej. cortezas gruesas). En cambio, sí son resilientes, ya que la mayoría tiene la capacidad de rebrotar incluso ante altas severidades de fuego (Tabla 2.4) (Kitzberger & Grosfeld 2016). Estas comunidades no son muy diferentes en composición de especies, tienen muchas especies compartidas, y como la mayoría de las especies son heliófilas o semitolerantes, y rebrotantes hace que estén presentes desde el inicio de la sucesión (Tabla 2.4). Esta característica hace que las trayectorias sucesionales de bosques y matorrales en términos de estructura y función sean muy parecidas los primeros años luego del fuego.

En general las comunidades están compuestas por un conjunto pequeño de grupos funcionales bien característicos compuestos por rasgos altamente correlacionados (Huston & Smith 1987; Smith & Huston 1989). Los bosques y matorrales del NO de la Patagonia están compuestos por especies rebrotantes que son además árboles pequeños o arbustos “multi-fuste” y en su mayoría son semitolerantes o intolerantes a la sombra. Los matorrales están compuestos casi exclusivamente de este grupo funcional. Las especies rebrotantes hacen a las comunidades altamente vulnerables al fuego, ya que acumulan mucha biomasa rápidamente, tienen una alta continuidad vertical, y al ser heliófilas compiten por luz entre ellas generando estructuras continuas con gran cantidad de combustibles secos (Minor *et al.* 2017). La estructura “multi-fuste” hace que tengan mucho material fino y que mantengan mucho material muerto por debajo. A su vez la mayoría son perennes, y las especies perennes suelen tener rasgos más inflamables a nivel de hoja (Cornelissen *et al.* 2003). El segundo grupo funcional característico de esta región son los árboles altos, intolerantes a la sombra que recolonizan el área exclusivamente por semillas que llegan de parches no quemados de vegetación. Este grupo funcional exclusivo de los bosques, es un grupo clave para su estructura y función, y es menos resiliente ya que está compuesto por una única especie (Lloret & Vilà 2003).

Además de los efectos de los grupos funcionales sobre la resiliencia y resistencia de las comunidades, y sobre la vulnerabilidad a los disturbios, es importante el rol que tienen las especies individuales. La caña colihue (*Chusquea culeou*) es una especie frecuente en ambas comunidades (Tabla 2.3) y persiste a lo largo de toda la sucesión. Esta especie acumula gran cantidad de material fino y es altamente inflamable (Bianchi & Defosse 2015) volviendo las comunidades vulnerables a los incendios. Pero a su vez es una especie resiliente, ya que rebrota aun en altas severidades, y es semitolerante a la sombra por lo que persiste a altos TDI incluso en doseles cerrados. Además, produce floraciones masivas cada aproximadamente 60 años luego de las cuales todos los individuos de la población mueren generando grandes cantidades de biomasa seca por varios años (Veblen 1982; Holz & Palma 2012). En el NO de la Patagonia

grandes incendios forestales están asociados con años secos y floraciones de esta especie (Veblen *et al.* 2003b). Como es una especie presente en todas las comunidades cuando genera floraciones masivas “homogeniza” las condiciones de combustibles para la propagación del fuego haciendo que propague por microambientes que tal vez no son tan favorables (doseses cerrados y húmedos).

En Patagonia los aumentos en temperatura y las disminuciones en las precipitaciones de los últimos años están generando un aumento en la frecuencia de igniciones y en las condiciones climáticas para la propagación de incendios más grandes y severos (Holz & Veblen 2011). En este contexto las características que otorgan a las comunidades resiliencia y vulnerabilidad a los incendios, y el momento de la sucesión en la que ocurren los disturbios cobran una gran importancia. En los matorrales dominan las especies heliófilas y rebrotantes a lo largo de toda la sucesión, estas son las especies que le dan su estructura y función. El estar dominados por especies rebrotantes y heliófilas, o tener estrategias mixtas para la recolonización, los hacen por un lado resilientes a cambios en el régimen de igniciones y, a aumentos en el tamaño y en la severidad de los incendios, y por otro lado los hacen dependientes de disturbios para su persistencia en el ecosistema. Estos matorrales, si pasa suficiente tiempo sin fuego (centenas de años), pueden ser invadidos por el árbol tolerante a la sombra *Austrocedrus chilensis* y en menor medida por árboles altos de *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus pumilio* (Gowda, Kitzberger & Premoli 2012; Landesmann *et al.* 2016). Esto convierte a los matorrales en comunidades pirófilas dominadas por vegetación heliófila, y de crecimiento rápido, con posiblemente una rápida acumulación de combustible y por ende intervalos entre fuegos cortos.

Los bosques, en cambio tienen una relación diferente con el fuego y se asemejen más a una comunidad pirófoba, dominada por árboles que crecen altos como para que sus copas estén desconectados del sotobosque y produzcan suficiente sombra para suprimir a las especies que viven en el sotobosque y crear microclimas húmedos. En estos sistemas, el momento de la sucesión en que ocurren los incendios, su tamaño y severidad, son factores clave para el mantenimiento de su estructura y función. La especie que le confiere características de bosque (doseses cerrados, dos estratos bien definidos y, condiciones húmedas y oscuras en el sotobosque) es la única especie en su grupo funcional. Esta especie, *Nothofagus dombeyi*, es una especie fundacional en estos bosques sin la cual el sistema deja de ser un bosque (Ellison *et al.* 2005). Dado que las especies rebrotantes y de estrategias mixtas persisten en el sotobosque a largos TDI, y que muchas de ellas son las mismas que viven en los matorrales, si luego del incendio *N. dombeyi* no llega a colonizar la comunidad seguirá una trayectoria sucesional

diferente más parecida a la trayectoria de los matorrales. Además, esta especie es heliófila, con lo cual debe llegar al sitio antes de que las especies rebrotantes alcancen portes como para sombrearla e impedir su establecimiento. Esto se asemeja a lo que (Connell & Slatyer 1977) llamaron “vía de inhibición” (*inhibition pathway*), donde las especies que son *dominantes en estadios sucesionales tardíos* no pueden desarrollarse en presencia de las especies *dominantes en estadios sucesionales tempranos* a menos que se establezcan al mismo tiempo. En este sentido, si el tamaño de los incendios supera las distancias de dispersión de semillas, los árboles no podrán colonizar el centro del incendio, si la severidad es tal que no deja parches remanentes de bosque también dificultará la regeneración, y si la frecuencia es mayor que el tiempo que tienen los árboles de superar al sotobosque tendrán menos chances de escapar del fuego y la comunidad seguirá una trayectoria sucesional más parecida a la de los matorrales pirófilos.

Así, los matorrales de especies rebrotantes y los bosques altos se comportan como estados estables alternativos mantenidos por el fuego a escala de paisaje (Paritsis *et al.* 2015; Kitzberger *et al.* 2016). Uno de los mecanismos por los cuales estos bosques altos pueden hacer una transición a matorrales de especies rebrotantes es entonces la interacción entre los dos grupos funcionales dominantes en esa región del mundo. Por un lado, la capacidad de persistir de las especies rebrotantes en los sotobosques, y por otro la vulnerabilidad de la especie colonizadora a cambios en el régimen de incendios y el clima. A escala mundial hay evidencias de muchos sistemas que están sufriendo pérdidas de coberturas forestales producto del cambio global (Odion *et al.* 2010; Alencar *et al.* 2015; Bowman *et al.* 2016; Tepley *et al.* 2016). Estos cambios muchas veces son irreversibles o su restauración es económicamente inviable. Conocer los mecanismos por los cuales estos cambios ocurren es una herramienta clave para prever y mitigar sus efectos.

Capítulo 3 – Cambios en la estructura de la vegetación y cantidad de combustibles finos

3.1 Introducción

A medida que la vegetación se recupera luego de un incendio, los cambios que ocurren en la estructura y la composición de la comunidad modifican la cantidad y estado de los combustibles. Estos cambios se traducen en cambios en su capacidad de iniciar, propagar y sostener un nuevo incendio, es decir en su inflamabilidad (White & Zipperer 2010). Dependiendo de cómo evolucione la inflamabilidad a lo largo de la sucesión post-incendio se pueden producir diferentes retroalimentaciones entre el fuego y la vegetación. La naturaleza de esa retroalimentación tiene importantes consecuencias para la dinámica del paisaje como por ejemplo auto-organización, estados estables alternativos, cambios en el régimen de incendios y vulnerabilidad cambios en las igniciones y el clima (Kitzberger *et al.* 2012).

La inflamabilidad puede estimarse a diferentes escalas — partes de plantas, plantas enteras y comunidades — y se define a través de cuatro componentes — ignitabilidad, sostenibilidad, consumibilidad y combustibilidad (Anderson 1970; White & Zipperer 2010). A nivel de comunidad, la inflamabilidad depende no sólo de las especies de plantas presentes, sino también de su disposición espacial y de las condiciones ambientales (White & Zipperer 2010). A esta escala más amplia, la ignitabilidad puede estimarse a partir de la profundidad de la cama de combustibles, la humedad y temperatura ambiente y, el contenido de humedad del combustible vivo, la sostenibilidad con la densidad y, la continuidad vertical y horizontal del combustible, la consumibilidad a partir de la cantidad de combustible fino vivo y muerto (es decir, hojas y ramitas de < 6 mm de diámetro) y, finalmente, la combustibilidad con la intensidad del fuego y la altura de la llama (Behm *et al.* 2004; White & Zipperer 2010; Blackhall *et al.* 2017). Los cambios en estas variables con el tiempo desde el incendio pueden ser modulados por la interacción entre diferentes estrategias de regeneración (rebrotantes, semilleras y colonizadoras (Pausas & Keeley 2014)), formas de vida (árboles altos, arbustos, hierbas), y sus interacciones (competencia o facilitación) a lo largo de la sucesión. Las estrategias de regeneración dominantes determinan no sólo la capacidad de la vegetación para recolonizar o persistir, sino también el tiempo necesario para acumular suficiente combustible para sostener un nuevo incendio. Las especies rebrotantes o semilleras (por ejemplo, especies serótinas) generalmente dominan la comunidad post-incendio temprana, contribuyendo rápidamente a la biomasa y a la acumulación de combustible (Pausas & Keeley 2014). Por el contrario, las especies colonizadoras (especies que no rebrotan, que no tienen banco de semillas

persistente después del incendio, ni germinación inducida por el fuego) pueden necesitar más tiempo para dispersarse a partir de parches no quemados, establecerse e interactuar con la vegetación que se estableció primero (Pausas & Keeley 2014; Bowman *et al.* 2016). Por lo tanto, evaluar cómo las plantas con diferentes estrategias de regeneración y formas de vida interactúan y dominan diferentes etapas sucesionales, es crucial para entender los cambios en la inflamabilidad con el tiempo.

Durante décadas, los investigadores han asumido y enfatizado que las comunidades aumentan su inflamabilidad con el tiempo desde el incendio (retroalimentación negativa). Sin embargo, muchos ecosistemas alrededor del mundo muestran retroalimentaciones positivas entre el fuego y la inflamabilidad de la vegetación, y estados estables alternativos a escala de paisaje (ej. sabanas (Hoffmann *et al.* 2002; Beckage *et al.* 2009; Staver *et al.* 2011), bosques templados (Wood & Bowman 2012; Paritsis *et al.* 2015; Tepley *et al.* 2016; Blackhall *et al.* 2017), bosques tropicales (Cochrane *et al.* 1999)). En particular, los bosques templados del sur de Sudamérica y Oceanía son un buen ejemplo de esta nueva concepción sobre el efecto del fuego en las trayectorias de la vegetación (Kitzberger *et al.* 2016). A pesar de las importantes consecuencias que tienen las retroalimentaciones entre el fuego y la vegetación sobre la resiliencia del paisaje, la relación entre la edad post-incendio y la inflamabilidad de las comunidades ha sido solo inferida a través de trabajos realizados con teledetección (Odion *et al.* 2010; Taylor, McCarthy & Lindenmayer 2014; Bowman *et al.* 2016), modelos de simulación (Perry & Enright 2002; Kitzberger *et al.* 2012; Perry *et al.* 2012) u observaciones de los efectos del fuego en algunos pocos estadios sucesionales (Pausas *et al.* 2012; Paritsis *et al.* 2015; Tepley *et al.* 2016; Blackhall *et al.* 2017). Trabajos a campo que evalúen estos cambios en la inflamabilidad con el tiempo son bastante escasos en la literatura (i.e. Schimmel & Granström 1997; Haslem *et al.* 2011; Baeza *et al.* 2011; Gosper *et al.* 2013; Gosper *et al.* 2014).

En el noroeste de la Patagonia, los arbustos rebrotantes y los árboles colonizadores constituyen las principales estrategias de regeneración y formas de vida. Los arbustos y otras plantas rebrotantes como los bambúes (*Chusquea culeou*) generan matorrales densos con un dosel superior abierto bajo el cual las temperaturas son altas y la humedad relativa es baja (Raffaele *et al.* 2011; Paritsis *et al.* 2015; Blackhall *et al.* 2017). Los árboles colonizadores forman bosques de dosel cerrado, con sotobosques sombríos y méricos dominados por arbustos y bambúes. Estudios previos sobre este sistema han encontrado que el fuego se propaga más fácilmente (Morales *et al.* 2015) y los incendios son más extensos en los matorrales que en los bosques en las mismas condiciones de precipitación y topografía (Mermoz *et al.* 2005), y que

los matorrales presentan combustibles más finos y rasgos vegetales más inflamables (Paritsis *et al.* 2013, 2015; Blackhall *et al.* 2017). El objetivo de este capítulo es caracterizar cambios en la estructura de la vegetación (altura máxima, diferenciación de estratos, diámetros de copa) y las características de los combustibles (cantidad y densidad) con el tiempo desde el incendio en una comunidad dominada por arbustos rebrotantes y una dominada por árboles colonizadores. Espero que los patrones de estructura de la vegetación y acumulación de combustible fino a lo largo del tiempo desde el incendio muestren que las comunidades dominadas por arbustos rebrotantes aumentan su inflamabilidad con la edad post-incendio, y que las comunidades dominadas por árboles colonizadores muestren un aumento inicial seguido de una disminución de la inflamabilidad a largo del tiempo desde el incendio.

Hipótesis 3.1 Los matorrales, al estar dominados por arbustos heliófilos rebrotantes que compiten entre ellos por espacio y luz incrementando rápidamente su biomasa, aumentan su inflamabilidad con el tiempo desde el incendio.

Predicción 3.1.1 En los matorrales la cantidad y la densidad de los combustibles aumentará a lo largo de la sucesión post-incendio.

Predicción 3.1.2 En los matorrales la cantidad de combustibles secos aumentará a lo largo de la sucesión post-incendio debido a la competencia por luz.

Hipótesis 3.2 Los bosques aumentan su inflamabilidad los primeros años después del incendio (cuando las especies rebrotantes del sotobosque dominan) y una vez que las especies arbóreas superan en altura a las especies del sotobosque y las sombrean disminuyen su inflamabilidad.

Predicción 3.2.1 En bosques la cantidad y la densidad de los combustibles aumentará los primeros años de la sucesión post-incendio y disminuirá una vez que los árboles cierran sus copas.

3.2 Metodología

3.2.1 Mediciones de la estructura de la vegetación y del combustible fino

En los mismo sitios del Capítulo 2 (ver sección 2.2.1 *Área de estudio*) durante los veranos de 2015 y 2016 medí en cada sitio la estructura de la vegetación y caractericé los combustibles finos. En cada sitio establecí dos transectas paralelas de 60 m, separadas por lo menos 20 m entre sí. En cada transecta, cada 2 m localicé una estación de muestreo (31 por transecta y 62 por sitio). En cada estación de muestreo medí la altura máxima de vegetación en matorrales y, en bosques, la altura máxima del sotobosque (altura máxima alcanzada por plantas que no son

N. dombeyi) y la distancia vertical a la base del dosel de *N. dombeyi* con un medidor de distancia láser. Además, en los bosques cada 3 estaciones de muestreo (11 por transecta) elegí el árbol más cercano para medir el diámetro de su copa. Para estimar variables asociadas a inflamabilidad cuantifiqué la proporción y densidad de combustibles superficiales y de escalera de combustibles. Los combustibles superficiales son aquellos que se encuentran desde el suelo hasta una altura de 1.80 m y son los que conducen los fuegos de superficie (Merrill & Alexander 1987; Dentoni & Muñoz 2013). Los combustibles de escalera son aquellos que conectan los combustibles superficiales con los de copa, y son los responsables la propagación de fuegos de superficie a fuegos de copa intermitentes y activos (Merrill & Alexander 1987; Dentoni & Muñoz 2013). Por razones prácticas medí la escalera de combustibles hasta los 4 m, y luego con la altura máxima del sotobosque y la distancia vertical a la base del dosel estimé la conectividad entre los combustibles de copa y la escalera de combustibles. Así, con una vara de 25 mm de diámetro y 4 m de altura dividida en 16 intervalos de 25 cm, registré interceptaciones entre la vara y la vegetación (ramitas y hojas), sólo dentro de la categoría "combustible fino" (< 6 mm de diámetro) según la clasificación del National Fire Danger Rating System (NFDRS 2006). Además, registré si la intercepción estaba viva o muerta y medí la profundidad de la hojarasca depositada en el suelo. Con todos estos datos calculé variables relacionadas con la estructura de la vegetación con el objetivo de describir sus cambios a lo largo de la sucesión y variables relacionadas con la inflamabilidad de la comunidad con el fin de probar mis predicciones sobre cómo cambia la inflamabilidad con el tiempo desde el incendio.

Variables relacionadas con la estructura de la vegetación

1) *Máxima altura de la vegetación rebrotante (MAVR (m))*: altura máxima alcanzada por la vegetación en los matorrales, y por el sotobosque en los bosques, en cada estación de muestreo, 2) *Distancia entre estratos (m)*: medida como la diferencia entre la altura máxima alcanzada por las especies de sotobosque y la altura de la base del dosel en los bosques. Esta variable tiene valores negativos cuando los arbustos (sotobosque) son más altos que la altura de la base del dosel, es decir cuando hay superposición entre estratos. 3) *Diámetro de copa (m)*: medida como la distancia máxima de borde a borde a lo largo del eje más largo a través del centro de la copa en los árboles dominantes del bosque.

VARIABLES RELACIONADAS CON LA INFLAMABILIDAD

Consideré proxies de inflamabilidad, consumibilidad y sostenibilidad (ver Martin *et al.* 1994; Behm *et al.* 2004; White & Zipperer 2010 y Blackhall *et al.* 2017).

Proxis de ignitabilidad (la facilidad con que se enciende un combustible)

1) *Profundidad de hojarasca (Hojarasca cm)* medida como la profundidad de las hojas y ramitas secas en el suelo. 2) *Contenido de humedad ponderado (CHP)* estimado a partir del contenido de humedad de las hojas vivas al final de la estación seca (H) de las especies más frecuentes en matorrales y bosques (Blackhall *et al.* 2017, Kitzberger *et al.* datos no publicados) ponderado por su abundancia relativa (AR) en cada transecta ($CHP = \sum_s H_s * AR_s$ donde s es cada especie). Esta variable no toma en cuenta las condiciones microambientales que desecan los combustibles en las diferentes comunidades, sino que indica la humedad esperada de los combustibles vivos, dado el contenido intrínseco de humedad de cada especie y sus abundancias relativas en cada comunidad.

Proxis de consumibilidad (considera la cantidad de combustible que se quemará):

Proporción de combustible fino (Proporción) medido como el número de intervalos con al menos una intercepción dividido por el número total de intervalos (16). Esto se calculó para todas las intercepciones juntas, y por separado para las intercepciones muertas (*muertas*) y vivas (*vivas*). Para los sitios de bosque, también calculamos por separado la proporción de combustible fino de las especies rebrotantes y colonizadoras.

Proxis de sostenibilidad (considera la capacidad de un combustible para seguir quemándose):

1) *Discontinuidad vertical del combustible (Discontinuidad m)* es la distancia máxima medida en metros entre dos intercepciones consecutivas de vegetación en cada estación de muestreo. 2) *Densidad de combustible (Densidad)* es el número de intervalos con al menos una intercepción sobre el número de intervalos que constituye (o representa) la altura máxima de la vegetación. A diferencia de la proporción de combustible fino, esta variable considera la altura máxima de la vegetación que determina cuán compacta (o densa) es la disposición vertical de los combustibles. Por ejemplo, si la altura máxima de la vegetación es de 2 m, el número de intervalos que representan la altura máxima de la vegetación será de $2 \text{ m} / 0,25 \text{ m}$, lo que equivale a 8 intervalos. Por lo tanto, dos puntos pueden tener la misma proporción de combustible fino, digamos $2/16$, pero diferente densidad de combustible fino, digamos $2/8$ (altura máxima de la vegetación 2 m) y $2/10$ (altura máxima de la vegetación 2.5 m).

3.2.3 Análisis de datos

Para explorar cómo las variables asociadas a la estructura de la vegetación (MAVR) e inflamabilidad (hojarasca, CHP, discontinuidad, proporción, densidad, vivo, muerto) variaron entre los distintos tipos de vegetación realicé un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés en adelante). Para evaluar las principales fuentes de variación en la estructura y la inflamabilidad, evalué la asociación entre los dos primeros componentes del PCA (PC1 y PC2) y el tiempo desde el incendio (TDI) mediante una correlación de Pearson (R Core Team 2016).

Para describir cambios en la estructura de la vegetación a lo largo de la sucesión evalué la relación entre MAVR, distancia entre estratos y diámetro de copa con el TDI ajustando modelos jerárquicos. A su vez, para probar las predicciones sobre los cambios en la inflamabilidad con el tiempo desde el incendio también evalué la relación entre variables de combustible (proporción y densidad) con el TDI. Los modelos jerárquicos permitieron tener en cuenta la falta de independencia entre las estaciones de muestreo en cada sitio (Gelman & Hill 2007). Los detalles sobre las estructuras, jerarquías y distribuciones previas de los modelos se encuentran en el Apéndice 3.1. Para todos los parámetros calculé la media de la distribución posterior como estimador puntual y el intervalo de credibilidad del 95% (IC) como medida de incertidumbre en torno a estas estimaciones (Gelman & Hill 2007). Para seleccionar entre modelos alternativos utilicé el criterio de información DIC (del inglés *deviance information criterion*) y realicé un chequeo de la distribución posterior predictivo (Apéndice 3.2). Estos chequeos permiten evaluar el ajuste del modelo a los datos y consisten de predecir datos a partir del modelo (generando una distribución posterior predictiva) y compararlos con los datos reales mediante alguna característica de interés como puede ser la media y la varianza. De esta manera uno puede saber si el modelo predice bien la media y varianza de los datos. El tamaño efectivo de la muestra de cada cadena de Monte Carlo se puede encontrar en el Apéndice 3.3.

Modelos para variables asociadas a estructura de vegetación

Para describir cómo cambia la MAVR en los matorrales y el diámetro de copas de los árboles en bosques con el TDI ajusté una función de crecimiento exponencial saturante (monomolecular), y para la distancia entre estratos en bosques utilicé una función sigmoidea (Bolker 2011) (Apéndice 3.1).

Modelos para variables asociadas a inflamabilidad

Para testear las predicciones sobre cómo puede cambiar la inflamabilidad con TDI, comparé dos modelos alternativos. Por un lado una función sigmoide en la que la proporción de combustible fino (total, vivo y muerto) puede aumentar con el TDI hasta alcanzar una asíntota, y por otro una función en forma de joroba que es una sustracción de dos sigmoides (modelo resta de sigmoides). Por último, para la densidad de combustible fino ajusté una función exponencial asumiendo que podría permanecer constante, aumentar o disminuir exponencialmente debido a la disposición espacial de la vegetación.

3.3 Resultados

3.3.1 Análisis de componentes principales

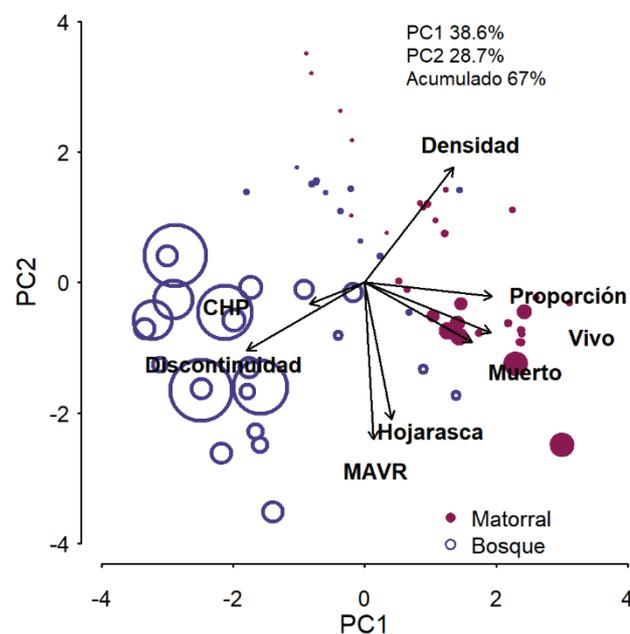


Fig 3.1 Los bosques y matorrales difieren en su asociación con las variables de estructura de vegetación (MAVR) e inflamabilidad (hojarasca, CHP, discontinuidad, proporción, densidad, viva, muerta) y están inversamente correlacionados con el TDI (tiempo desde el incendio). MAVR (m): altura máxima alcanzada por la vegetación en matorrales y por el sotobosque en bosques. Discontinuidad (m): distancia máxima entre dos intercepciones consecutivas de vegetación. Proporción: proporción de combustible fino. Muerto: proporción de combustible fino muerto. Vivo: proporción de combustible fino vivo. Densidad: el número de intervalos con al menos una intercepción sobre la cantidad de intervalos que constituyen la altura máxima de la vegetación. Hojarasca (cm): profundidad de las hojas y ramitas secas en el suelo. CHP: contenido de humedad del combustible vivo de las especies dominantes. Los círculos cerrados corresponden a transectas de matorral (n=36) y los círculos abiertos a transectas de bosque (n=36). El tamaño de los círculos corresponde a distintos TDI.

Los primeros dos componentes del PCA explicaron 38.6 % y 28.7 % de la variación total en las variables de estructura y combustibles. El PC1 se correlacionó positivamente con la

proporción de combustibles finos (muertos, vivos y totales) y negativamente con la discontinuidad del combustible (Fig. 3.1). Considerando las comunidades por separado, el PC1 mostró una correlación positiva con el TDI en matorrales (0.52, $t= 3.57$, $p < 0.05$) y negativo en bosques (-0.59, $t= -4.24$, $p < 0.05$). Así, el PC1 separó a los bosques de los matorrales más viejos (alto TDI), siendo que los bosques y matorrales jóvenes fueron más parecidos (agrupados cerca del 0). Los matorrales más viejos (y en algunos casos jóvenes) estuvieron asociados con proporciones altas de combustibles finos (tanto muertos como vivos) mientras que los bosques se asociaron más con combustibles discontinuos. El PC2 se correlacionó positivamente con la densidad de combustibles finos y negativamente con la profundidad de hojarasca, MARV y CHP (Fig. 3.1). El PC2 se correlacionó negativamente con el TDI tanto en matorrales (-0.71, $t= -5.89$, $p < 0.05$) como en bosques (-0.37, $t= -2.39$, $p < 0.05$). Así, el PC2 separó estadios jóvenes de ambas comunidades, que se asociaron con mayores densidades de combustible, de estadios intermedios y viejos que tuvieron mayores profundidades de hojarasca y alturas.

3.3.2 Modelos de regresión

Variables de estructura de vegetación

La altura máxima de la vegetación en matorrales aumentó asintóticamente con el TDI hasta los 90 años después del incendio, en ese momento la altura se estabilizó a alrededor de 6 m (Fig. 3.2 a). Los bosques presentaron un solo estrato durante los primeros 35 años después del incendio. Luego de eso comenzaron a separarse en dos estratos hasta alcanzar una diferencia de alrededor de 16 m a los 60 años después del incendio (Fig. 3.2 b). El diámetro de las copas de los árboles aumentó asintóticamente con el TDI hasta alcanzar 8.5 m a los 150 años post-incendio (Fig. 3.2 c). La varianza aumentó con el TDI para las tres variables. En el apéndice 3.3 se encuentran las medias de las posteriores y sus IC para los parámetros de estos modelos.

Variables relacionadas con la inflamabilidad

No hubo diferencias en el DIC y el chequeo de la distribución posterior predictivo entre los dos modelos propuestos para la proporción de combustible fino de matorrales (total, muerto y vivo). Según la función sigmoide, la proporción de combustible fino aumentó casi inmediatamente después del incendio ($a_1 = 1.325$ años) a una tasa constante durante los primeros 35 años después del incendio ($b_1=0.170$, IC: 0.079; 0.268) estabilizándose a 0.4 (Fig. 3.3a, asíntota: 0.398 (IC: 0.318, 0.487)). En los bosques, la resta de sigmoides tuvo un menor DIC y el chequeo de la distribución posterior predictivo mostró un buen ajuste del modelo a los datos para la proporción de combustible fino (total, muerto y vivo) (ver Apéndice 3.2 para

detalles en la selección de modelos). La proporción de combustible fino aumentó más rápido en bosques que en matorrales los primeros 20 años ($b_1 = 0.374$, IC: 0.129; 0.816) estabilizándose en 0.33 por 20 años. Luego de esto, la proporción de combustibles finos comienza a decaer hasta alcanzar una proporción de 0.2 a los 50 años post-incendio (Fig. 3.3b).

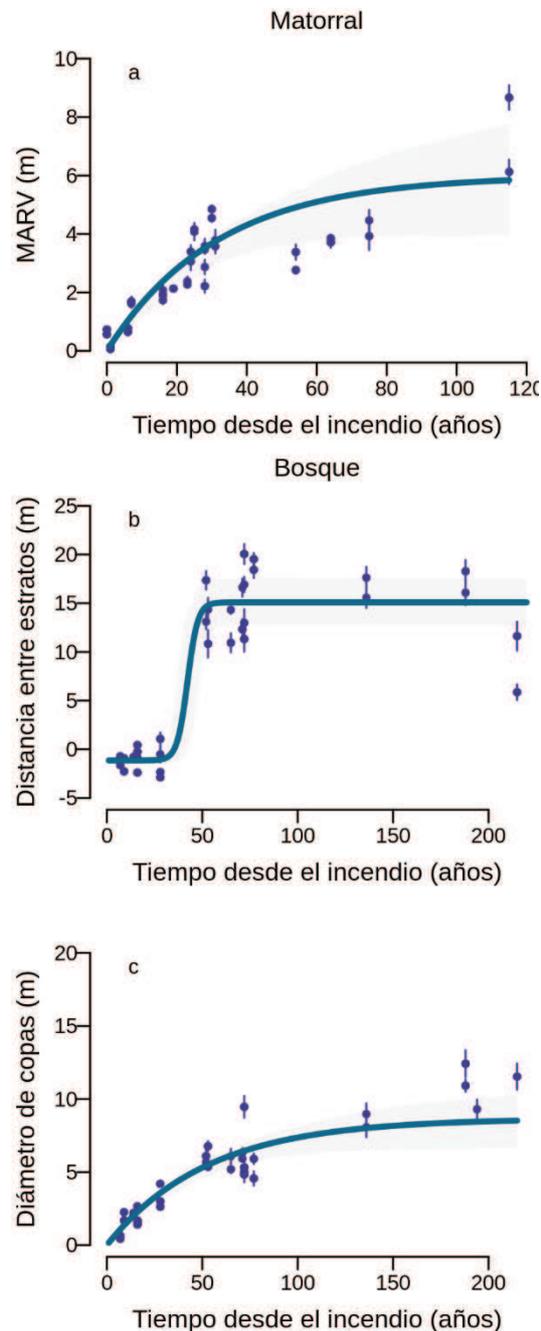


Fig. 3.2 Variables asociadas a estructura de vegetación a lo largo de la sucesión post fuego. a) Aumento en la altura máxima de la vegetación (MAVR) en matorrales, b) Aumento de la discontinuidad vertical entre el sotobosque y la parte inferior del dosel en los bosques c) Aumento del diámetro de las copas en los bosques. Los puntos corresponden a valores promedios y las barras al error estándar. Las líneas azules corresponden a la tendencia global de la regresión jerárquica y las sombras grises representan el IC.

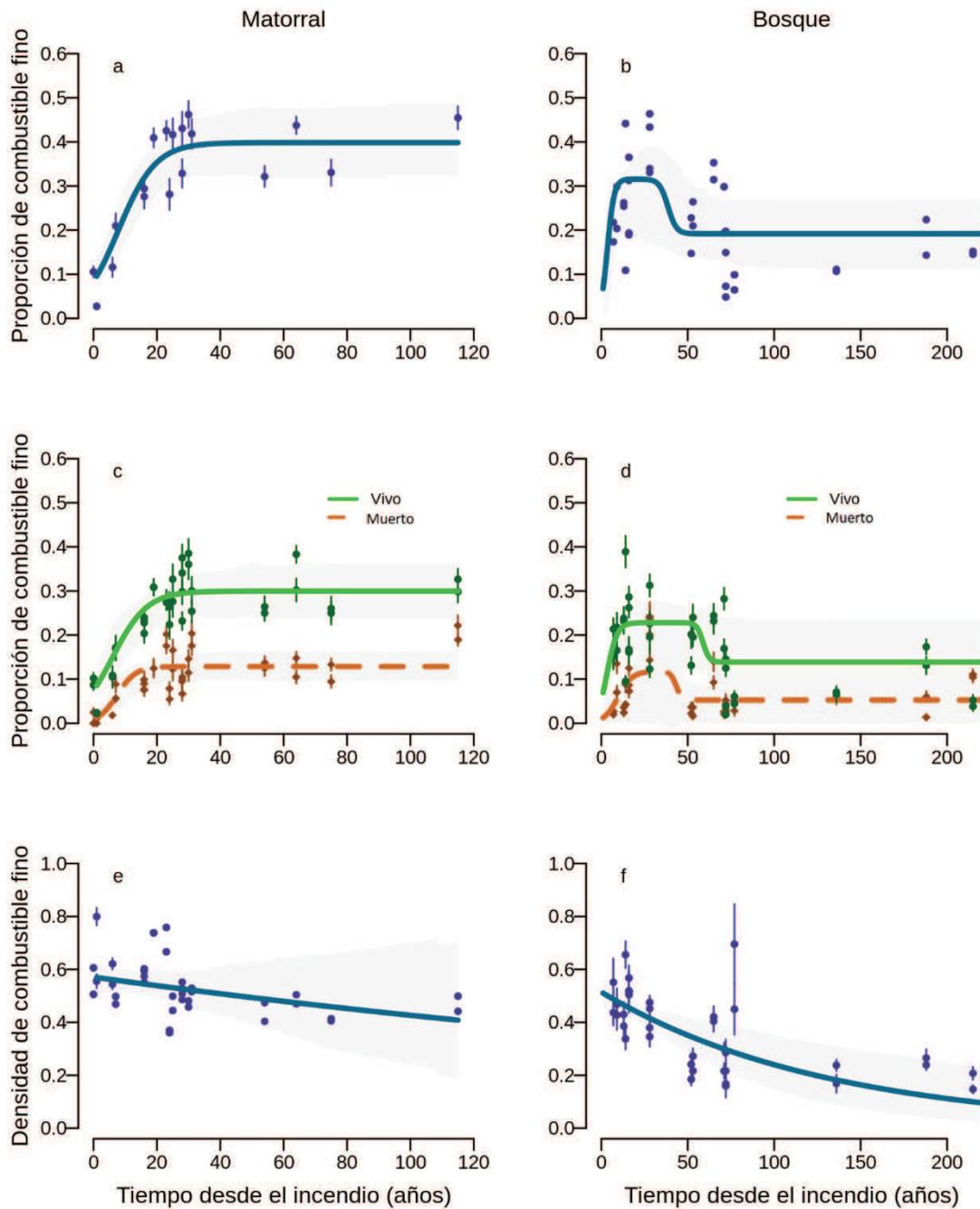


Fig. 3.3 Patrones de cambio en la cantidad, calidad y densidad de combustible fino a lo largo de la sucesión post-incendio. Los matorrales aumentan en la cantidad total de combustible fino (a) y tienen una densidad de combustible constante (e), mientras que la cantidad total de combustible fino del bosque sigue un patrón en forma de joroba (b) y la densidad de combustible disminuye (f). La cantidad de combustible muerto y vivo sigue el mismo patrón que la cantidad total de combustible fino en ambos tipos de vegetación, pero los combustibles vivos son siempre más abundantes (c-d). Los puntos corresponden a valores promedios y las barras al error estándar. Las líneas corresponden a la tendencia global de la regresión jerárquica y las sombras grises representan el IC.

Los combustibles vivos y muertos siguieron patrones similares a los de los combustibles finos totales en ambos tipos de vegetación, pero los combustibles vivos siempre fueron más abundantes que los combustibles muertos. (Fig. 3.3c-d). En matorrales la densidad de combustible fino no varió con el TDI ya que la tasa de decaimiento no fue distinta de cero (Fig. 3.3 e: -0.003 IC: $-0.009, 0.003$). En cambio, en bosques la densidad de combustible decreció exponencialmente con el TDI (Fig. 3.3 f, -0.008 IC: $-0.012, -0.003$). Finalmente, la contribución de la especie colonizadora *Nothofagus dombeyi* a la proporción de combustibles finos en los bosques disminuyó exponencialmente con el tiempo (Fig. 3.4, -0.029 IC: $-0.049, -0.010$) mientras que la contribución de las especies rebrotantes del sotobosque siguió una curva en forma de joroba (Fig. 3.4). Ver el apéndice 3.3 para las medias de las distribuciones posteriores de los parámetros y su IC.

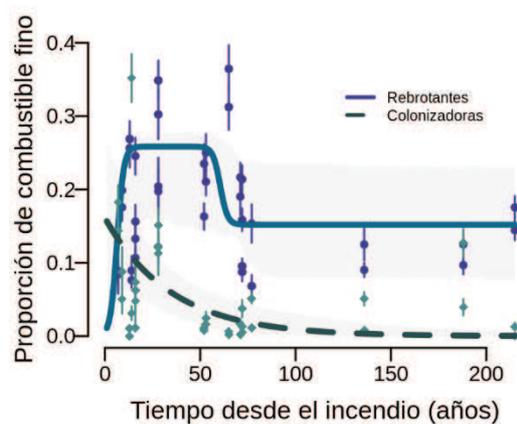


Fig. 3.4 En los sitios de bosque la proporción de combustible fino de las especies colonizadoras disminuye con el tiempo, mientras que la proporción de combustible fino de las especies rebrotadoras sigue un patrón en forma de joroba. Los puntos corresponden a valores promedios y las barras al error estándar. Las líneas corresponden a la tendencia global de la regresión jerárquica y las sombras grises representan el IC.

3.4 Discusión

Durante el curso de la sucesión, las interacciones entre especies con diferentes estrategias de regeneración y formas de vida, junto con eventos estocásticos de dispersión y reclutamiento, modulan los cambios en la estructura y composición de la vegetación que a su vez determinan el tipo de retroalimentación entre el fuego y la vegetación. Aquí encontré que en las comunidades dominadas por especies rebrotantes, la inflamabilidad post-incendio aumentó muy rápidamente con el tiempo hasta alcanzar un valor relativamente constante, lo que sugiere una retroalimentación neutral entre el fuego y la vegetación, ya que el fuego no aumenta ni disminuye la inflamabilidad del sistema. En cambio, en sitios donde los árboles fueron capaces de colonizar temprano después del fuego, la inflamabilidad primero aumentó hasta alcanzar un

máximo y luego disminuyó a un nivel intermedio, sugiriendo la existencia de una retroalimentación positiva entre el fuego y la inflamabilidad de la vegetación. Así, tanto estadios sucesionales tempranos de bosques como los matorrales son de tipo pirófilo, con una rápida acumulación de combustible, y los bosques en estadios intermedios y maduros son de tipo pirófobo, con árboles que crecen lo suficientemente altos como para dar sombra y producir, en condiciones climáticas normales, comunidades de dosel cerrado resistentes al fuego (Bond & Midgley 2012).

Durante las primeras etapas de la sucesión post-incendio, ambos tipos de comunidades (matorrales y bosques) mostraron un rápido aumento de combustibles finos, una alta densidad y un único estrato continuo (mayor consumibilidad y sostenibilidad). Por lo tanto, los bosques jóvenes (< 30 años) tienen un parecido considerable con los matorrales jóvenes, ya que ambos presentaron una sola capa de vegetación de rápido desarrollo. En estas primeras etapas de la sucesión, los bosques estaban dominados por arbustos multi-fuste rebrotantes que persistieron en el sotobosque pre-incendio, con árboles jóvenes de *Nothofagus dombeyi* creciendo dentro de la densa matriz dominada por arbustos (Fig. 3.5, b.1). Esto sugiere que, independientemente de si la comunidad se convertirá eventualmente en un bosque o en un matorral, la consumibilidad aumenta durante los primeros 10 a 20 años después del incendio, principalmente debido a la presencia de arbustos multi-fuste rebrotantes.

Alrededor de 30 años después del incendio, los cambios en la estructura y composición de especies provocaron que las trayectorias de inflamabilidad divergieran. En los matorrales, la cantidad y densidad de combustibles finos permaneció alta, lo que sugiere la persistencia de un estado pirófilo. En cambio, en los bosques donde los árboles *Nothofagus dombeyi* lograron establecerse dentro de la matriz de especies arbustivas rebrotantes, y crecieron lo suficientemente altos como para crear dos estratos bien diferenciados (sotobosque y dosel), cubriendo y sombreando a los arbustos, la cantidad y la densidad de los combustibles finos se redujo, lo que implica una menor consumibilidad y sostenibilidad (ej. Haslem et al. 2011; Gosper et al. 2013; Gosper et al. 2014; Paritsis et al. 2015; Tepley et al. 2016) (Fig. 3.5, c.1). Además, la separación de los combustibles del sotobosque y de los combustibles del dosel impide la propagación del fuego hacia el dosel, y a su vez el cierre del dosel cambia las condiciones de luz reduciendo la amplitud térmica y aumentando la humedad relativa del sotobosque, lo que aumenta la diferencia de inflamabilidad entre los rodales jóvenes y viejos. (ej. Blackhall et al., 2017; Paritsis et al., 2015; Tepley et al., 2016). Esta dinámica de estados estables alternativos se espera en sistemas en los que las especies que potencialmente confieren

características de estado pirófilo (alta inflamabilidad intrínseca) persisten en el estado pirófobo (Fig.3.5, a) y las especies que confieren características pirófobas (árboles de copas altas, combustibles más húmedos) son capaces de colonizar y dominar el estado pirófilo (Fig. 3.5, b.2).

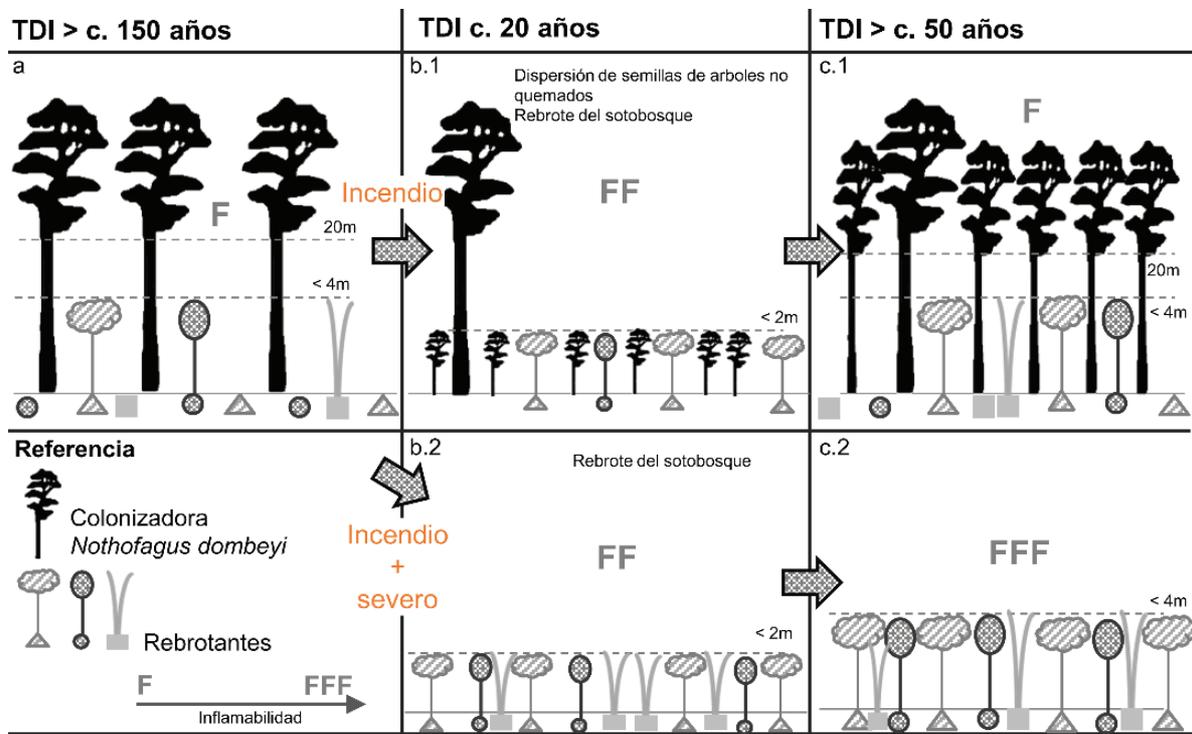


Fig. 3.5 Modelo de dinámica de vegetación post-incendio para un bosque dominado por especies colonizadoras (a). La fila superior (b.1 y c.1) representa un rodal que se desarrolla después de un incendio en condiciones normales de clima y frecuencia de incendios. La regeneración de árboles colonizadores altos depende de que sean dispersadas semillas desde parches no quemados y se establezcan en la matriz de rebrotantes. La fila inferior (b.2 y c.2) representa un rodal que se desarrolla después de incendios recurrentes severos. La regeneración de árboles colonizadores altos es difícil dada la ausencia de parches no quemados y la comunidad está ahora dominada por especies rebrotantes previamente presentes en el sotobosque.

Dados estos cambios en la inflamabilidad con el tiempo desde el incendio, el momento en que se producen nuevos incendios podría afectar severamente la trayectoria de regeneración de la comunidad. Los matorrales, a pesar de ser más inflamables, son más resilientes que los bosques debido a la capacidad de rebrotar de sus especies dominantes. No importa cuándo ocurra el incendio, podrían regenerarse en una comunidad similar, siempre y cuando los intervalos de incendio no sean demasiado cortos. (i.e. Paula & Ojeda 2006; Enright *et al.* 2011) y en ausencia de otros disturbios como el ramoneo (Raffaele *et al.* 2011; Blackhall *et al.* 2017). Por lo tanto, estos matorrales rebrotantes no parecen tener una retroalimentación negativa o positiva con el fuego, sino neutra.

Por el contrario, en los bosques donde los árboles dominantes son colonizadores, si el fuego ocurre antes de la diferenciación de estratos, o antes de que los árboles puedan producir semillas para la recolonización (Fig. 3.5, b.1), volver a un estado de bosque va a ser más difícil y es probable que el sistema cambie a un matorral (i.e. histéresis, Scheffer et al. 2001) (Fig. 3.5 b.2). En las primeras etapas de la sucesión, las copas de los árboles contribuyen a la cantidad de combustible en el sotobosque y tienen troncos más delgados, haciéndolos más vulnerables a quemarse junto con los arbustos del sotobosque y morir. En este momento, la probabilidad de cambiar a un matorral después de un evento de incendio es alta. Si los intervalos entre incendios son lo suficientemente cortos, estos bosques no podrán escapar del fuego y grandes porciones del paisaje permanecerán como matorrales (Fig. 3.5, b.2-c.2). Por ejemplo, los bosques se convirtieron en extensos matorrales dominados por caña colihue en el norte de la Patagonia durante el período de asentamientos euro-argentinos, cuando los colonos utilizaron el fuego como herramienta prendiendo múltiples fuegos para crear pastos para el ganado (1890-1920, Veblen & Lorenz 1988). Alternativamente, cuando los intervalos entre incendios son más largos (intervalos de más de 150 años), las condiciones ambientales locales generales del sotobosque probablemente facilitarán la ocurrencia de incendios menos extensos y severos con distancias más cortas a los fragmentos de bosque, lo que permitirá una rápida recolonización (i.e. Mermoz *et al.* 2005). Además, cuando los incendios son de baja intensidad y severidad, árboles de diámetros grandes y maduros de *Nothofagus dombeyi* suelen sobrevivir (Kitzberger *et al.* 2016), haciendo posible la colonización de nuevos árboles y desarrollo hacia un bosque más piróforo (Fig. 3.5, b.1). Sin embargo, la recuperación del bosque puede retrasarse o limitarse si el cierre de las copas de los arbustos es rápido debido a que los árboles *Nothofagus dombeyi* son intolerantes a la sombra y no pueden establecerse bajo un dosel muy cerrado de arbustos. Además, su producción de semillas se limita a los años masting y la viabilidad de las semillas es baja (Burschel *et al.* 1976; Veblen *et al.* 1981). En resumen, estos bosques pueden mostrar retroalimentaciones positivas debido a factores intrínsecos que cambian la estructura de la comunidad y las condiciones ambientales después de un incendio, y los hacen más vulnerables a quemarse de nuevo (Lindenmayer *et al.* 2011).

Estas retroalimentaciones positivas pueden exacerbarse ante los actuales escenarios de cambio global (Enright *et al.* 2015; Bowman *et al.* 2016). Por un lado, el cambio global afecta el régimen de incendios ya que las condiciones climáticas más cálidas y secas pronosticadas para los bosques y matorrales del NO de la Patagonia (CONAMA 2006) generan condiciones para que los incendios sean más grandes y severos (Veblen *et al.* 2008). Por otro lado, el

aumento de las igniciones por rayos debido a la incursión más frecuente de las masas de aire subtropicales del noreste aumentará la frecuencia de igniciones (Villalba *et al.* 2005). Además, el cambio global afecta la demografía de plantas al aumentar la mortalidad por sequía de los árboles de *Nothofagus* (Suárez, Ghermandi & Kitzberger 2004), reducir el establecimiento de semillas, y su tasa de crecimiento (Tercero-Bucardo *et al.* 2007). En el norte de la Patagonia, durante los años de sequía extrema, el tamaño de los incendios tiende a ser mayor que en años normales, ya que los controles bióticos (es decir, los bosques que actúan como cortafuegos) y los abióticos del fuego se atenúan (ver Veblen & Lorenz 1988; Mermoz *et al.* 2005). Si las extensiones de los incendios son mayores que las distancias de dispersión de las especies colonizadoras, la recolonización será poco probable en el centro del incendio. Las tasas de crecimiento de los árboles de *Nothofagus* son más bajas durante los años secos, lo que podría retrasar la diferenciación de estratos y el inicio del estado piróforo (Suárez *et al.* 2004; Suárez & Kitzberger 2008). Así, las retroalimentaciones entre el fuego y la vegetación pueden ser exacerbadas por el clima al afectar la severidad, el tamaño y la frecuencia de los incendios, y la demografía de las plantas (Enright *et al.*, 2015).

Este trabajo, junto con otros, muestra la existencia de retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación en comunidades dominadas por taxa que no evolucionaron con una alta frecuencia de fuego (McWethy *et al.* 2010; Perry *et al.* 2012). En este contexto de cambio global y aumento en las tasas de ignición antropogénicas, estos sistemas son sensibles a sufrir rápidas transformaciones en el paisaje (Veblen & Lorenz 1988; Miller *et al.* 2005; Marlon *et al.* 2009; Bowman *et al.* 2011; McWethy *et al.* 2013, Kitzberger *et al.* 2016). Subestimar la capacidad que tienen los humanos para acelerar los procesos de retroalimentación positiva puede traer resultados irreversibles en el régimen de incendios y los paisajes. Es necesario comprender mejor la dinámica de las comunidades para inferir los mecanismos de retroalimentación, identificar los umbrales del sistema y determinar los factores bióticos y abióticos que afectan la resiliencia de los ecosistemas. De esta manera, los trabajos que describen cambios en la inflamabilidad con el tiempo y los posibles mecanismos que gobiernan las retroalimentaciones positivas sirven para predecir y prevenir las futuras transformaciones en los paisajes.

Capítulo 4 – Análisis de distribuciones de intervalos de fuego en paisajes heterogéneos

4.1 Introducción

La relación entre la inflamabilidad y el tiempo desde el último incendio (TDI) modula mecanismos de retroalimentación entre el fuego y la inflamabilidad de la vegetación. La naturaleza de esta retroalimentación da a los ecosistemas distinta resiliencia ante cambios en el régimen de incendios, ya sea producto de cambios en el uso de la tierra o el clima. La idea clásica de que la inflamabilidad aumenta con el tiempo, (i.e. Heinselman 1973; Johnson and Van Wagner 1985; Covington and Moore 1994) generando paisajes relativamente resilientes a cambios en el régimen de igniciones (Kitzberger *et al.* 2012) está siendo re-evaluada para muchos ecosistemas del mundo (Cochrane 1999; Johnson, Miyanishi & Bridge 2001; Moritz *et al.* 2004; Beckage, Platt & Gross 2009; Odion *et al.* 2010). De hecho, en ciertos ecosistemas, los cambios estructurales y composicionales de las comunidades a lo largo de la sucesión post-incendio pueden dar lugar a un aumento inicial de la inflamabilidad seguido de un declive (*ver* Gosper *et al.* 2013, 2014; Paritsis *et al.* 2015; Tepley *et al.* 2016). En estos ecosistemas, comunidades pirófilas (proclives al fuego) pueden ser sucesionalmente reemplazadas, en ausencia de fuego, por comunidades pirófobas (relativamente libres de fuego). Además, como ésta relación inflamabilidad-TDI genera retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación, estas comunidades pueden coexistir en el paisaje como estados alternativos (Lindenmayer *et al.* 2011; Pausas 2015). Evidencia de estudios paleoecológicos (McWethy *et al.* 2010, 2013), de campo (Paritsis *et al.* 2015; Tepley *et al.* 2016), y de simulación (Kitzberger *et al.* 2012; Perry *et al.* 2012) sugieren que los ecosistemas que tienen retroalimentaciones positivas son altamente vulnerables a cambios en la tasa de igniciones (antropogénicas o naturales) y a cambios en el clima. Por lo tanto, es importante evaluar cómo cambia la inflamabilidad en relación con el TDI en estos paisajes constituidos por un mosaico de bosques y matorrales.

Probar empíricamente cómo cambia la inflamabilidad de la vegetación a escala de paisaje en relación con la edad del rodal sólo es factible desde un punto de vista práctico mediante el análisis de la ocurrencia de incendios en el pasado (ej. mapas de TDI, distribuciones de intervalos de fuego). En ese sentido, los análisis de supervivencia (Heinselman 1973; Johnson & Wagner 1985; Johnson & Gutsell 1994; Moritz *et al.* 2009) proveen un marco para evaluar la inflamabilidad a escala de paisaje y cómo esta cambia con el TDI. Aquí, inflamabilidad se define como la probabilidad de que un incendio propague por el paisaje — dado que hubo una fuente de ignición — combinada con la tasa de ignición (*sensu* McCarthy *et al.* 2001). En estos

análisis, los intervalos entre incendios representan *tiempos de supervivencia* y se utilizan para ajustar distribuciones de intervalos de fuego. De estas distribuciones se puede derivar una *función de inflamabilidad* (o función de hazard) que describe como la probabilidad relativa de quemarse cambia con el TDI (Johnson & Gutsell 1994; McCarthy *et al.* 2001). Originalmente, las funciones de inflamabilidad se derivaban a partir de la distribución weibull (ej. Heinselman 1973; Johnson and Wagner 1985) siguiendo la idea clásica de que la inflamabilidad crecía exponencialmente con el tiempo o se mantenía constante. Pero un crecimiento exponencial de la inflamabilidad no es la única manera en que la vegetación puede cambiar su inflamabilidad con el TDI. Por este motivo, McCarthy *et al.* (2001) propuso dos modelos donde la inflamabilidad crece asintóticamente hasta alcanzar un máximo: el “modelo logístico”, que permite un retraso en el aumento de la inflamabilidad y, el “modelo olson”, donde la inflamabilidad crece inmediatamente después del incendio. Además, propuso un modelo donde la inflamabilidad crece los primeros años hasta alcanzar un máximo y luego decrece por cambios que ocurren en la estructura de la vegetación, en la cantidad de combustible y en características micro-ambientales, el “modelo moisture” (del inglés *humedad*) (McCarthy, Gill & Lindenmayer 1999; McCarthy *et al.* 2001). Como la inflamabilidad es función de la carga de combustible, estas distintas relaciones entre la inflamabilidad y TDI en definitiva dependen del tipo de comunidad, sus características estructurales, composicionales y micro-ambientales.

Sin embargo, los análisis de supervivencia se han utilizado solo en paisajes homogéneos, es decir paisajes compuestos por un solo tipo de comunidad. Un supuesto importante de estos análisis es que las unidades de muestreo (parches o pixeles de vegetación de la misma edad post-incendio) son parte de la misma población estadística, es decir que el paisaje está compuesto por vegetación que tiene una única trayectoria sucesional y que cambia su inflamabilidad con el tiempo de la misma manera. Otro supuesto importante es que la relación inflamabilidad-TDI no cambia entre periodos de retorno de fuego (Tepley *et al.* 2018). Sin embargo, muchos paisajes no cumplen con estos supuestos, ya que en ellos pueden coexistir comunidades que tienen relaciones inflamabilidad-TDI contrastantes, o distintas trayectorias sucesionales post-incendio. Realizar análisis de supervivencia en esos paisajes sigue siendo un desafío, ya que la función de inflamabilidad derivada del análisis de supervivencia no puede atribuirse a una comunidad determinada, sino que puede o bien representar la función de la comunidad más abundante que domina el régimen de incendios, o tal vez un promedio ponderado por área de ambos. Los paisajes compuestos por diferentes proporciones de estas comunidades presentarán funciones de inflamabilidad que a priori no pueden ser atribuidas a

una de ellas y no pueden ser extrapoladas a otros paisajes con diferentes proporciones de esas comunidades.

La teoría de estados alternativos se utiliza a menudo para describir paisajes donde coexisten comunidades con propiedades de inflamabilidad contrastantes (Lindenmayer *et al.* 2011; Kitzberger *et al.* 2012). En los bosques templados del sur de Sudamérica y Oceanía, varios ejemplos indican la existencia de paisajes que muestran estados estables alternativos, que han sido estudiados a partir de trabajos de campo (Blackhall *et al.* 2012, 2017; Paritsis *et al.* 2015; Tepley *et al.* 2016) o de manera teórica (Perry *et al.* 2012; Schertzer, Staver & Levin 2015). La vegetación de estas regiones tiene características estructurales, de rasgos de historia de vida, y ambientales que permiten la coexistencia de comunidades pirófilas y pirófobas (Kitzberger *et al.* 2016). Las comunidades pirófilas están compuestas por especies heliófilas rebrotantes de crecimiento rápido, que producen una rápida acumulación de combustible dado que muchas veces están compuestas por muchos fustes. Las comunidades pirófobas, en cambio, están dominadas por especies colonizadoras, sensibles al fuego que generan sotobosques húmedos y oscuros a medida que crecen. Particularmente, los paisajes patagónicos, presentan una variedad de ejemplos de estados estables alternativos compuestos por matorrales pirófilos y bosques de dosel cerrado pirófobos (Paritsis *et al.* 2015; Kitzberger *et al.* 2016; Blackhall *et al.* 2017). En el Capítulo 3 (Tiribelli, Kitzberger & Morales 2018), encontré que estas dos comunidades tienen patrones de acumulación de combustibles y cambios estructurales contrastantes con el TDI, que generan condiciones micro-ambientales que hacen que los bosques sean menos propicios para la propagación del fuego que los matorrales (*ver* Morales *et al.* 2015). Añadiendo más complejidad, los bosques pueden cambiar a matorrales después de grandes incendios severos que eliminan las fuentes de semillas de los árboles, haciendo la el restablecimiento de árboles en los matorrales un proceso lento mediado por largos períodos libres de incendios (Kitzberger *et al.* 2016). Así, el objetivo principal de este capítulo es derivar curvas de inflamabilidad a partir de datos de ocurrencia de incendios en paisajes dominados por bosques o matorrales, y comprender qué vegetación domina la relación edad-inflamabilidad cuando coexisten como estados estables alternativos en el paisaje.

Objetivos particulares

- Evaluar si las curvas de inflamabilidad derivadas de datos de intervalos de fuego en cinco paisajes del noroeste de la Patagonia dominados por bosques o matorrales coinciden con las

estimadas a partir de datos de campo para comunidades del NO de la Patagonia (Paritsis, *et al.* 2015, Tiribelli *et al.* 2018).

Hipótesis 4.1 Dado que los matorrales incrementan su cantidad y densidad de combustibles con el tiempo desde el incendio, la probabilidad de que se queme un parche de vegetación de matorral si hay una fuente de ignición también aumenta. En cambio, en bosques los estadios sucesionales tardíos tienen una humedad relativa mayor, dada por el cierre de las copas de los árboles que impiden la incidencia de la luz solar, y la cantidad de combustible disminuye haciendo que la probabilidad de que un parche de vegetación se queme si hay una fuente de ignición disminuya con el tiempo.

Predicción 4.1.1 Las historias de fuego de paisajes dominados por matorrales ajustarán a distribuciones donde la inflamabilidad aumente con el tiempo (modelo logístico o olson) mientras que las historias de fuego de paisajes dominados por bosques ajustarán a distribuciones donde la inflamabilidad primero aumente y luego disminuya con el tiempo (modelo moisture).

- Evaluar que función de inflamabilidad (logístico, olson, weibull o moisture) se ajusta a historias de fuego simuladas en paisajes compuestos por distintas proporciones de bosques y matorrales, y evaluar si esta respuesta depende de la frecuencia de fuego. Los modelos ajustados pueden corresponder al tipo de comunidad más abundante (bosque o matorral) en el paisaje o una de ellas puede dominar el régimen de fuego independientemente de su abundancia.

4.2 Métodos

4.2.1 Área de estudio

El área de estudio se extiende entre los 39° y 43° de latitud sur a lo largo de los Andes patagónicos. En esta área la vegetación varía de oeste a este a lo largo de un escarpado gradiente de precipitación (aprox. 3.000 a 400 mm año⁻¹), y menos marcadamente a lo largo de un gradiente de temperatura asociado con la elevación y la exposición de la ladera (Veblen, Kitzberger & Lara 1992a). Aquí me centré en tres tipos diferentes de comunidades, una pirófoba (*bosques de dosel cerrado* dominados por árboles altos de *Nothofagus spp.* y/o *Austrocedrus chilensis*), y dos pirófilas (*matorrales altos rebrotantes* dominados por arbustos/árboles pequeños que rebrotan, y *bosques de Araucaria araucana - N. antarctica*).

Bosques de dosel cerrado

De oeste a este, en altitudes medias (\approx 800-1100 m s.n.m.) los bosques están dominados por el árbol siempreverde *Nothofagus dombeyi* con sotobosques de caña colihue (*Chusquea culeou*), o co-dominados por la conífera *Austrocedrus chilensis*. A mayor altitud (\approx 1000-1500 m s.n.m.), los bosques están dominados por el árbol deciduo *Nothofagus pumilio*. Estas tres especies de árboles tienen una corteza delgada y mueren fácilmente por el fuego, aunque los árboles grandes pueden sobrevivir a incendios superficiales de baja intensidad (Kitzberger *et al.* 2005a). Estas tres especies de árboles son no-rebrotantes, no tienen un banco de semillas persistente, ni germinación inducida por el fuego, por lo que sólo pueden regenerarse a partir de parches no quemados que proporcionen semillas (a partir de ahora “árboles colonizadores”, *sensu* Pausas and Keeley 2014). Los árboles de *Nothofagus spp.* son heliófilos, tienen una ventana corta de regeneración post-incendio y sus semillas son dispersadas por el viento con distancias cortas de dispersión — típicamente no más de 50 a 100 m. Dadas estas características, después de grandes incendios no logran establecerse y son reemplazados por matorrales de especies rebrotantes que a menudo ya se encontraban en el sotobosque pre-incendio (ver abajo *Matorrales altos rebrotantes*). *A. chilensis* es un árbol tolerante a la sombra capaz de establecerse incluso en matorrales densos (Landesmann *et al.* 2015). Además, es capaz de dispersar semillas a larga distancia teniendo más chances de recolonizar (Landesmann & Morales 2018), pero necesita largos períodos sin fuego antes de sobrepasar y suprimir a los arbustos, puede vivir dentro de la matriz de arbustos rebrotantes durante varias décadas (Landesmann *et al.* 2016).

Matorrales altos rebrotantes

En sitios relativamente más secos o luego de fuegos severos los paisajes están dominados por matorrales de especies de árboles pequeños (ej. *Nothofagus antarctica*, *Lomatia hirsuta*, *Maytenus boaria*), arbustos altos (ej. *Embothrium coccineum*, *Diostea juncea*), y por la caña colihue *C. culeou* (Veblen *et al.* 2003b). Todas estas especies rebrotan vigorosamente luego de los incendios y típicamente dominan las etapas tempranas de la comunidad post-incendio. Estas comunidades pirófilas son altamente propensas a quemarse por la calidad y cantidad de combustibles que tienen, y las condiciones de sitio. Además, como usualmente crecen en fondos de valle o laderas medias son sujeto de frecuentes igniciones antrópicas. Como las especies que dominan estas comunidades tienen múltiples fustes generan una estructura altamente conectada (escalera de combustibles) haciéndolos muy inflamables, y como al rebrotar recuperan

combustible rápidamente pueden retener cortos intervalos entre incendios (Veblen *et al.* 1992a). Muchos de estos matorrales pueden ser etapas tempranas de la sucesión post fuego que eventualmente son colonizadas por árboles que generan bosques de dosel cerrado, o en cambio si son sujetos a repetidos incendios o a presión ganadera pueden mantener su composición (Blackhall, Raffaele & Veblen 2008; Blackhall *et al.* 2017; Paritsis *et al.* 2015).

Bosques abiertos de *Araucaria araucana* - *N. antarctica*

En la región norte del área de estudio *Araucaria araucana* crece en bosques abiertos dentro de una matriz de matorral dominado por *N. antarctica*. Estas comunidades son probablemente el legado de incendios producidos por poblaciones aborígenes antes del c.1900 y por colonos europeos entre c. 1890 y 1920 (Veblen & Lorenz 1988). A diferencia de otros árboles patagónicos, los árboles adultos de *A. araucana* tienen varias adaptaciones para sobrevivir y regenerar luego de incendios. Por ejemplo, tienen una corteza gruesa, yemas epicórmicas basales y yemas terminales protegidas. Además, sus plántulas son capaces de crecer debajo del dosel de *N. antarctica* (Veblen *et al.* 1995). De todas formas, *N. antarctica* al poder rebrotar domina la comunidad post-incendio por varias décadas y los árboles de *A. araucana* necesitan alrededor de 70 años sin fuego para superarlos en altura (Veblen *et al.* 1995). El fuego es un disturbio importante en esta comunidad pirófila por las características que *N. antarctica* le otorga que son similares a las de los *Matorrales altos rebrotantes*.

Historia del fuego en Patagonia

Los paisajes patagónicos modernos son el legado de una rica historia de incendios antrópicos y naturales. Durante el período previo al asentamiento de colonos europeos (antes de la década de 1890), los incendios eran relativamente poco frecuentes provocados por poblaciones nativas o rayos, y daban tiempo a la regeneración del bosque. Luego (1890-1920) los colonos que utilizaban el fuego para abrir tierras para pastos y agricultura generaron grandes incendios (Moreno 1897; Willis 1914; Rothkugel 1916). La frecuente quema de bosques, posiblemente agravada por las sequías de principio de siglo y, la floración y posterior muerte de la caña colihue generó grandes áreas de matorrales pirófilos dominados por arbustos rebrotantes que persisten hasta el presente (Mermoz *et al.* 2005; Gowda *et al.* 2012). A partir de la década del 30, la creación de los Parques Nacionales y una creciente percepción negativa de los incendios forestales, redujo drásticamente la frecuencia de incendios (Kitzberger *et al.* 1997) induciendo la regeneración de muchas masas forestales que datan de los incendios de la época de los asentamientos (Veblen & Lorenz 1987). Después de varios períodos húmedos del

siglo XX, en la década de 1980 inició un periodo seco durante el cual grandes y severos incendios ocurrieron en matorrales pirófilos y también afectaron a grandes porciones de bosques pirófobos. (Mermoz *et al.* 2005; Veblen *et al.* 2008).

4.2.2 Mapas de historia de fuegos

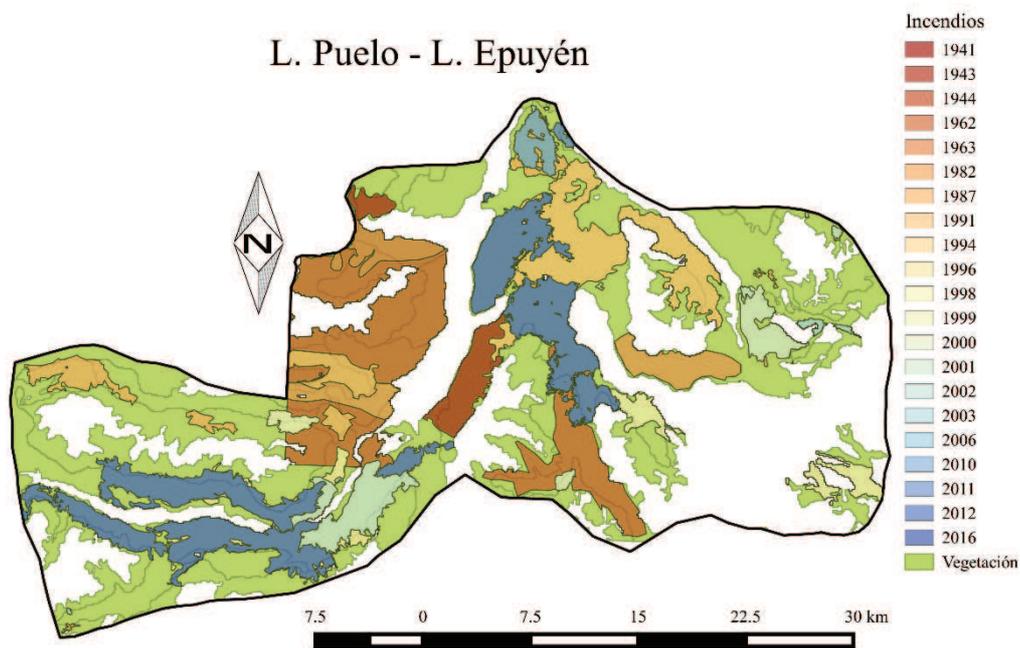
Para ajustar distribuciones de intervalos de fuego y derivar funciones de inflamabilidad en paisajes con distinta proporción de comunidades pirófilas y pirófobas recolecté datos de historia de incendios de la Administración de Parques Nacionales (APN), Parque Nacional Lanín (PNL) y de la Dirección de Bosques de Chubut. A estos datos los dividí en cinco paisajes Lago Puelo-Lago Epuyén, Brazo Tristeza, Cerro Catedral-Lago Gutiérrez, Lago Lolog, y Lago Ñorquinco (a partir de ahora, L. Puelo-L. Epuyén, Brazo Tristeza, C. Catedral-L. Gutiérrez, L. Lolog, L. Ñorquinco; Tabla 4.1, Mapa 4.1). Cada registro consistió en el año del incendio, el área y en algunos casos la causa, y para cada uno de ellos existía un polígono que delimitaba el área afectada por el incendio. Estos polígonos fueron desarrollados por APN, PNL y la Dirección de Bosques de Chubut utilizando imágenes satelitales (Landsat), fotografías aéreas y mapas históricos (Willis 1914; Mermoz *et al.* 2005; Orellana 2013). Los datos de vegetación los obtuve del mapa de vegetación de la ecorregión valdiviana WWF (Lara *et al.* 1999). Este mapa lo re-clasifiqué en una de las tres categorías de vegetación antes desarrolladas: Bosques de dosel cerrado, Matorrales altos rebrotantes y Bosques abiertos de *Araucaria araucana* - *N. antarctica*.



Mapa 4.1 Los cinco paisajes estudiados se encuentran en el NO de la Patagonia Argentina.

Paisaje I. L. Puelo - L. Epuyén

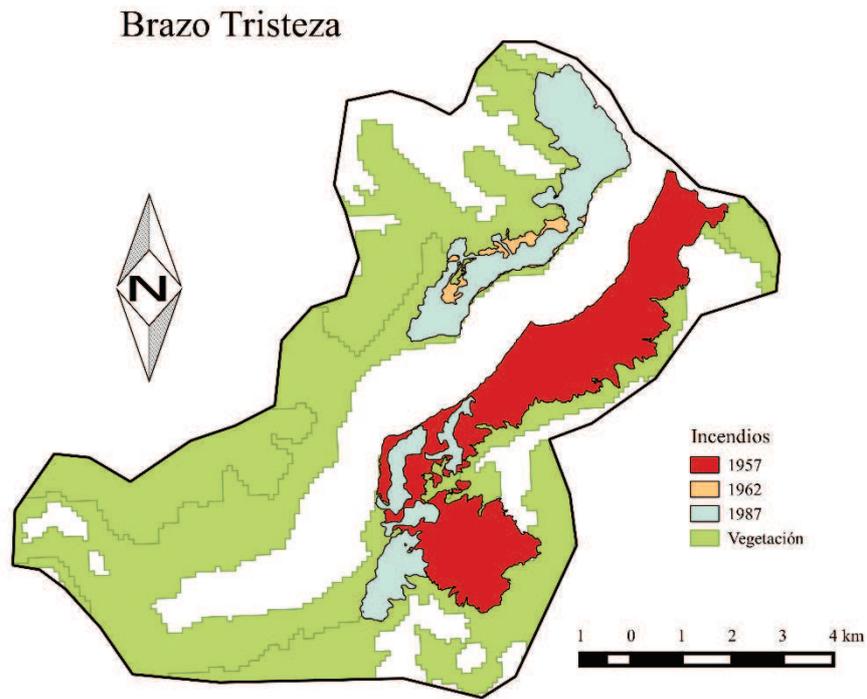
Ubicado alrededor del Parque Nacional Lago Puelo y la Reserva Provincial Lago Epuyén, este sitio está dominado por bosques piróforos de dosel cerrado (90% del área total) y los incendios ocurren principalmente en esta comunidad (92% del área total quemada) (Mapa 4.2). Este sitio cuenta con asentamientos rurales que se dedican a la producción ganadera. El turismo está adquiriendo cada vez más importancia como fuente de ingresos. La mayoría de los incendios que afectan a este paisaje son de origen humano (81% del área quemada), de los cuales el 25% son intencionales.



Mapa 4.2 Mapa de historia de incendios del paisaje L. Puelo – L. Epuyén

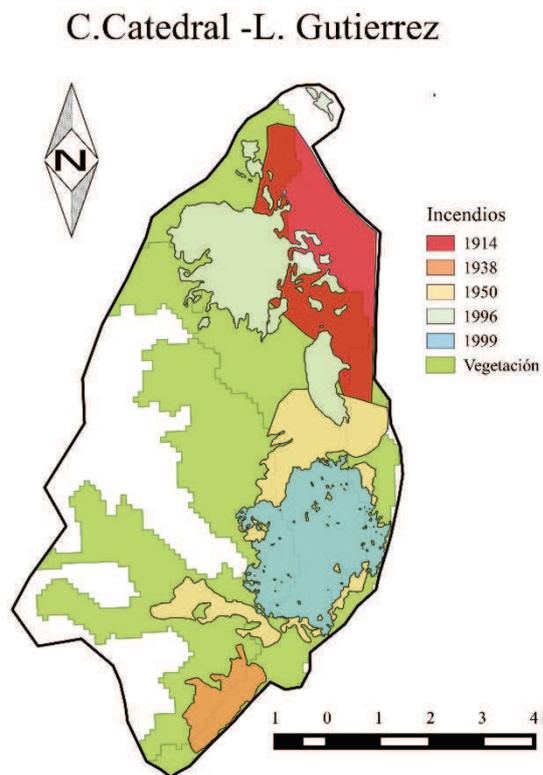
Paisaje II. Brazo Tristeza

El Brazo Tristeza es un brazo sur del Lago Nahuel Huapi (Mapa 4.3). Este paisaje se encuentra dentro de un área restringida del Parque Nacional Nahuel Huapi donde no hay asentamientos y la mayoría de los incendios (75%) fueron causados por rayos. Este sitio está dominado por bosques piróforos de dosel cerrado (90%) y la mayoría de los incendios ocurren en esta comunidad (92% del área quemada).



Mapa 4.3 Mapa de historia de incendios del paisaje Brazo Tristeza

Paisaje III. C. Catedral – L. Gutierrez

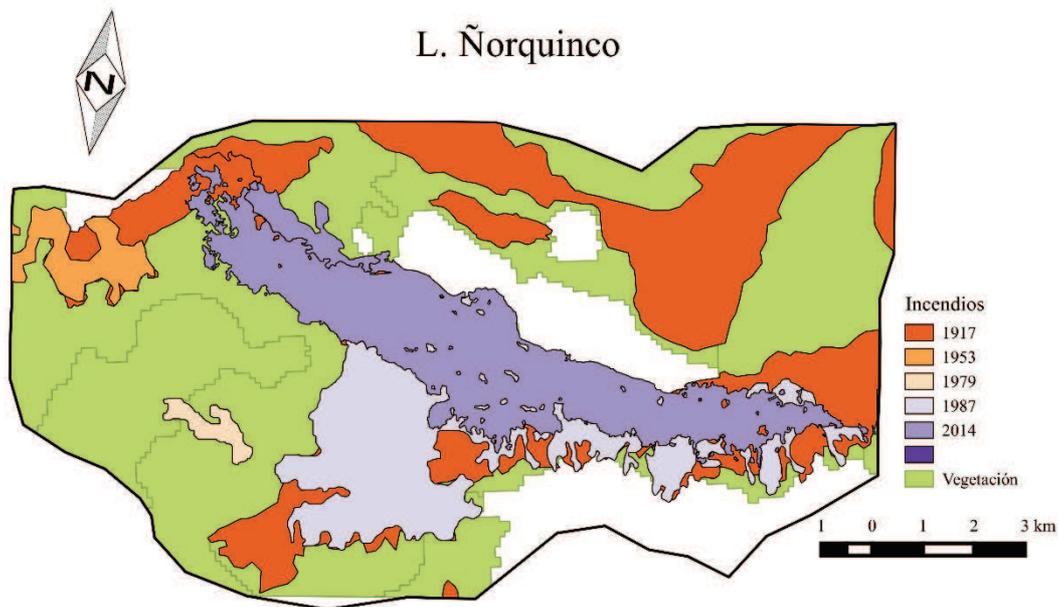


Mapa 4.4 Mapa de historia de incendios del paisaje C. Catedral – L. Gutiérrez

Ubicado en la ladera oriental del Cerro Catedral, y limitado por la orilla occidental del Lago Gutiérrez (Mapa 4.4). Este paisaje está compuesto por matorrales altos rebrotantes (47%) y bosques piróforos de dosel cerrado (53%). Los incendios se producen principalmente en los matorrales (62% del área quemada). En esta zona del Parque Nacional Nahuel Huapi, que recibe miles de visitas cada año, se realizan numerosas actividades recreativas. Aquí todos los incendios registrados fueron causados por el hombre, aunque no intencionalmente.

Paisaje IV. L. Ñorquingo

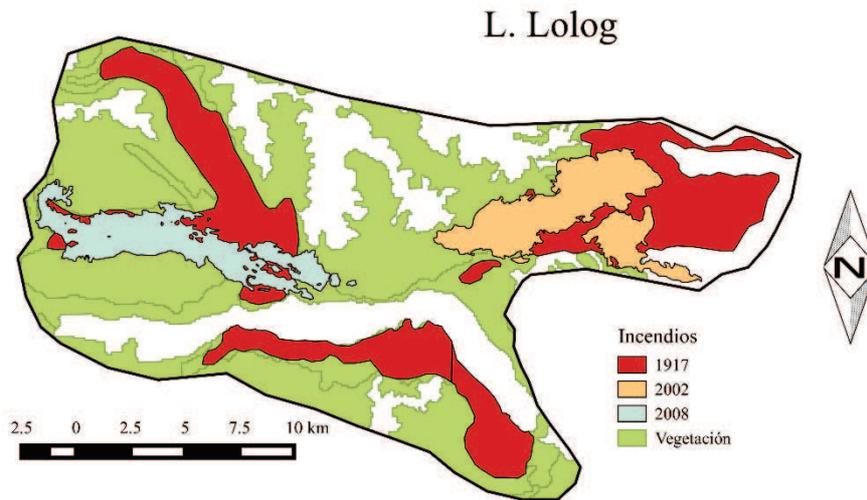
Ubicado en el límite norte del Parque Nacional Lanín, este paisaje está sujeto a numerosas actividades rurales como la ganadería, la extracción de leña y la recolección de semillas de araucaria (Mapa 4.5). La mayoría de los incendios fueron causados por el hombre (75%), de los cuales al menos el 60% fueron intencionales. Este sitio está compuesto por matorrales altos rebrotantes (30%) y bosques abiertos de *A. araucana-N. antarctica* (61%). Los incendios ocurren tanto en bosques abiertos de *A. araucana-N. antarctica* como en los matorrales altos rebrotantes (62% y 37% del área quemada, respectivamente).



Mapa 4.5 Mapa de historia de incendios del paisaje L. Ñorquingo

Paisaje V. L. Lolog

Ubicado en la orilla norte del Lago Lolog en el Parque Nacional Lanín (Mapa 4.6). Este paisaje está compuesto por matorrales (30%) y bosques (70%). Los incendios se producen principalmente en los matorrales (58% del área quemada) aunque también afectan a los bosques adyacentes. La mayoría de los incendios fueron causados por rayos.



Mapa 4.5 Mapa de historia de incendios del paisaje L. Lolog

4.2.3 Historias de fuego simuladas

Para evaluar qué función de inflamabilidad (logística, olson, weibull o moisture) se ajusta a historias de fuego simuladas con distintas frecuencias de ignición en paisajes compuestos por distintas proporciones de bosques y matorrales simulé historias de fuego mediante un modelo espacialmente explícito implementado en SELES (Fall & Fall 2001). El modelo simula igniciones y la propagación del fuego, así como regeneración luego del fuego (sucesión). Este modelo no busca replicar con exactitud el régimen de incendios y la sucesión post-incendio en el NO de la Patagonia sino emular las condiciones del régimen de incendios y la sucesión post-incendio en un paisaje compuesto por estados estables alternativos. Así, las igniciones ocurren aleatoriamente en el paisaje y el fuego se propaga dada una probabilidad de propagación que depende del tiempo transcurrido desde el incendio (TDI) y del tipo de comunidad (Fig. 4.1.1 Apéndice 4.1). La probabilidad de propagación del fuego aumenta con el tiempo desde el incendio, alcanzando una asíntota en matorrales (comunidad pirófila), siguiendo el patrón encontrado en estudios de campo (Capítulo 3). En bosques (comunidad pirófoba) la probabilidad de propagación aumenta y luego disminuye hasta alcanzar una asíntota inferior (función en forma de joroba). Cuando una celda se quema, regenera inmediatamente en un matorral y la sucesión a un bosque ocurre sólo si las semillas llegan a los sitios desde una celda de bosque no quemada (Fig. 4.1.2 Apéndice 4.1). Esto emula los patrones de sucesión observados en el noroeste de la Patagonia (i.e. Paritsis *et al.* 2015; Landesmann *et al.* 2015, 2016; Tiribelli *et al.* 2018).



Fig. 4.1 Paisajes simulados con distinta proporción de matorrales pirófilos (verde claro) y bosques pirófobos (verde oscuro): a) 0% bosque, b) 20% bosque, c) 40% bosque, d) 60% bosque, e) 80% bosque, f) 100% bosque.

Las celdas tienen una resolución de 30x30 m (0,09 ha) y el paisaje es una cuadrícula de 3600 ha (200 x 200 celdas) que varía en la composición de la vegetación y el tiempo desde el incendio. El modelo simula incendios y regeneración en pasos temporales anuales y cada simulación comprende 1000 años (Ver el Apéndice 4.1). Simulé 6 paisajes con distinta proporción de matorral y bosque (Fig. 4.1). Los paisajes los generé utilizando la herramienta “Static Model generator” de SELES. Lo que hace esta herramienta es generar puntos o semillas (del inglés *seeds*) a partir de las cuales inicia un proceso de contagio produciendo así parches aleatorios de distintos tamaños y formas. El proceso de agregación lo inicié con 100 semillas hasta alcanzar 20, 40, 60 y 80% de cobertura. Esta cantidad de semillas genera un buen balance entre los efectos de la dispersión de semillas y la propagación de fuego (ver Gowda *et al.* 2019). Parches muy pequeños de bosque aumentan la propagación del bosque por dispersión de semillas y parches muy grandes la limitan. Además, parches pequeños de bosques son más susceptibles a quemarse si la frecuencia es alta, y a la vez su efecto como corta fuegos naturales aumenta si la frecuencia es baja (Gowda *et al.* 2019). Sobre esos paisajes simulé incendios con tres frecuencias de fuego diferentes, 2 incendios/año, 1 incendio/año, y 0.1 incendios/año (un incendio cada 10 años) siguiendo a (Gowda *et al.* 2019). Corrí 10 repeticiones de 1000 años para cada uno de los 18 escenarios de paisaje y frecuencia. Consideré que una ignición propagaba en un incendio cuando alcanza más de 0,5 ha, es decir propaga a más de la mitad de sus vecinos (al menos 5 vecinos).

4.2.4 Distribuciones de intervalos de fuego

A partir de las historias de fuego reales y simuladas calculé el periodo de retorno (FRP del inglés *Fire return period*) $FRP = (N \times S)/A$. Donde N es el número de años que comprende el periodo de estudio; A es el área quemada total (ha); y S tamaño total de área de estudio (ha) (Oliveira, Pereira & Carreiras 2012). Para poder calcular los intervalos de fuego en los paisajes reales convertí las capas vectoriales a una grilla de 100 m de resolución y las muestreé cada 400 m para reducir la autocorrelación espacial (Quantum GIS Development Team 2012). Solo utilice celdas que pertenecieran a alguna de las categorías de vegetación del mapa de la ecorregión WWF (Lara *et al.* 1999), dejando afuera celdas no inflamables como agua, rocas y vegetación alto andina. Luego calculé tres tipos diferentes de intervalos siguiendo a O'Donnell *et al.* (2011): (1) tiempo hasta el fuego (TTF), (2) tiempo desde el incendio (TSF), y (3) tiempo entre fuegos (BFI). Los primeros dos son intervalos abiertos y son tratados como intervalos de fuego mínimos (ver Polakow and Dunne 1999; Moritz *et al.* 2009; O'Donnell *et al.* 2011; Oliveira *et al.* 2012). A las celdas que no se quemaron nunca durante el periodo de estudio se les asigna un TTF igual al rango de estudio (O'Donnell *et al.* 2011). A veces estos intervalos abiertos se eliminan del análisis, pero en los casos como este en los que el FRP es más grande que el periodo de estudio es apropiado incluirlos (Tabla 4.1) (Oliveira *et al.* 2012). Para los paisajes simulados, solo utilicé los BFI ya que el FRP es más chico que el que el periodo de estudio (1000 años de simulación). Además, utilicé solo los incendios simulados de 5 ha o más para tener una solución de compromiso entre los tamaños de los incendios de las historia de fuego reales (más de 10 ha) y a su vez no perder muchos datos de incendios (ver Fig. 4.4 de la sección de Resultados).

Tabla 4.1: Resumen de las principales características de las historia de fuego de los cinco paisajes reales

Paisaje	Área total (ha)	Área quemada (ha)	Periodo	FRP (Años)
L. Puelo - L. Epuén	161872.56	83903.252	1941 - 2016	145
Brazo Tristeza	10827.052	2496.161	1957 - 2016	256
C. Catedral - L. Gutiérrez	7195.096	3111.641	1914 - 2016	236
L. Ñorquinco	16269.312	10262.376	1917 - 2016	157
L. Lolog	45866.556	16864.3	1917 - 2016	269

Nota: FRP (Periodo de retorno)

Con estos datos ajusté cuatro distribuciones de intervalos de fuego y derivé sus funciones de inflamabilidad. La distribución weibull que permite un aumento exponencial de la inflamabilidad con el tiempo, la logística y la olson donde la inflamabilidad aumenta con el tiempo hasta alcanzar una asíntota, y la moisture donde la inflamabilidad primero aumenta y

luego disminuye a medida que la comunidad envejece. Para obtener información detallada sobre la función acumulada y de densidad de estas distribuciones ver el Apéndice 4.2. Para ajustar estos modelos usé un enfoque Bayesiano implementado en JAGS 3.4.0 (Just another gibbs sampler; Plummer 2003). Las estructuras de los modelos alternativos y distribuciones previas para los parámetros se encuentran en el Apéndice 4.2. Comprobé la convergencia de todos los parámetros del modelo y calculé los valores medios de las distribuciones posteriores como estimaciones puntuales y el intervalo de credibilidad (IC) del 95% como medida de incertidumbre en torno a las estimaciones puntuales (Gelman & Hill 2007). El número efectivo de iteraciones para cada cadena de Monte Carlo Markov (MCMC) se puede encontrar en el Apéndice 4.3. Para seleccionar entre modelos alternativos utilicé WAIC (Watanabe Information Criterion (Watanabe 2012)).

4.3 Resultados

4.3.1 Historias de fuego reales

Los periodos de retorno (FRP) fueron más cortos en los sitios sujetos a frecuentes igniciones antropogénicas (L. Puelo - L. Epuyén y L. Ñorquinco) y más largos cuando la mayoría de los incendios fueron naturales (Brazo Tristeza, C. Catedral L. Gutiérrez, L. Lolog) (Tabla 1). La inflamabilidad en los sitios donde los incendios ocurrieron principalmente en bosques de dosel cerrado siguió un modelo moisture (L. Puelo - L. Epuyén y Brazo Tristeza). Para estos sitios el modelo moisture tuvo el menor WAIC (Tabla 4.3.1). Sin embargo, hubo grandes diferencias en la forma de estas funciones de inflamabilidad. En L. Puelo - L. Epuyén, donde el FRP fue más corto (alta frecuencia de incendios), la inflamabilidad alcanzó valores más altos y disminuyó más rápidamente que en Brazo Tristeza, donde el FRP fue más largo (Fig. 4.2 a y b). En cambio, en sitios donde los incendios quemaron principalmente matorrales, la inflamabilidad siguió un modelo logístico (C. Catedral - L. Gutiérrez, L. Ñorquinco) o un modelo weibull (L. Lolog) (Fig. 4.2 c-d). Una vez más, hubo grandes diferencias en la forma de estas funciones de inflamabilidad. En L. Ñorquinco, donde el FRP fue más corto (mayor frecuencia de incendios) que en C. Catedral - L. Gutiérrez, la inflamabilidad alcanzó valores más altos. Para detalles en la selección de modelos ver el Apéndice 4.3.

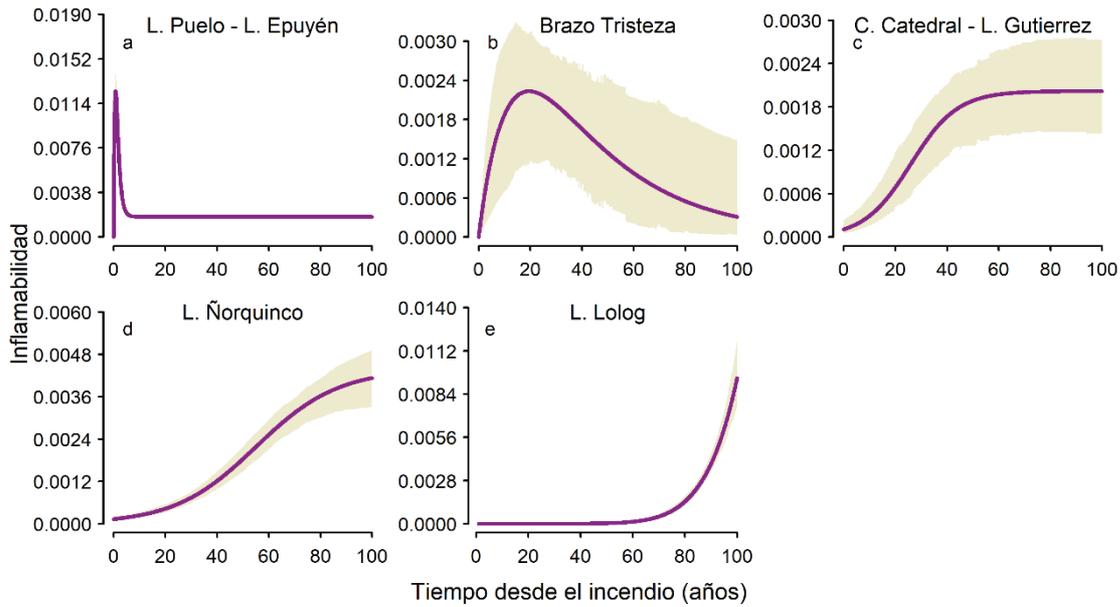


Fig. 4.2: Curvas de inflamabilidad-TDI en sitios dominados por *bosques de dosel cerrado* (modelo moisture (a y b)), en sitios dominados por *matorrales altos rebrotantes* (modelo logístico (c), modelo weibull (e)) y en sitios dominados por *bosques abiertos de A. araucana-N. antarctica* (modelo logístico (d)).

4.3.2 Historias de fuego simuladas

La proporción de igniciones que propagaron y el porcentaje de incendios mayores a 5 ha (Fig. 4.3 (a y c)) disminuyó con la proporción de bosques en el paisaje, pero la frecuencia influyó en estas variables de manera diferente para bosques y matorrales. Cuando los paisajes estuvieron dominados por matorrales (0% bosque) hubo una mayor proporción de igniciones que propagaron y una mayor proporción de incendios mayores a 5 ha cuando la frecuencia de igniciones fue baja (Fig. 4.3 (a y c)). Cuando los paisajes estuvieron dominados por bosques esta relación fue inversa, a mayor número de igniciones más igniciones propagaron y la proporción de incendios de más de 5 ha fue mayor.

La cobertura final de bosques fue mayor a la inicial en todos los escenarios especialmente en aquellos que la frecuencia de igniciones fue baja permitiendo la recolonización (0.1 igniciones/año) (Fig. 4.3 d). De todas maneras la proporción de área quemada fue mayormente de matorral (> 80%) para todos los escenarios menos el escenario de 100% bosque (Fig. 4.3 b). En cuanto a las distribuciones de tamaños de incendios a medida que disminuyó la cobertura de bosque aumentó el tamaño de los incendios. Pero cuando los paisajes estuvieron dominados por matorrales (0% bosque) a menor frecuencia de igniciones los incendios raros (menor logaritmo de frecuencia) son más grandes (mediana de incendios menos frecuentes Fig. 4.4).

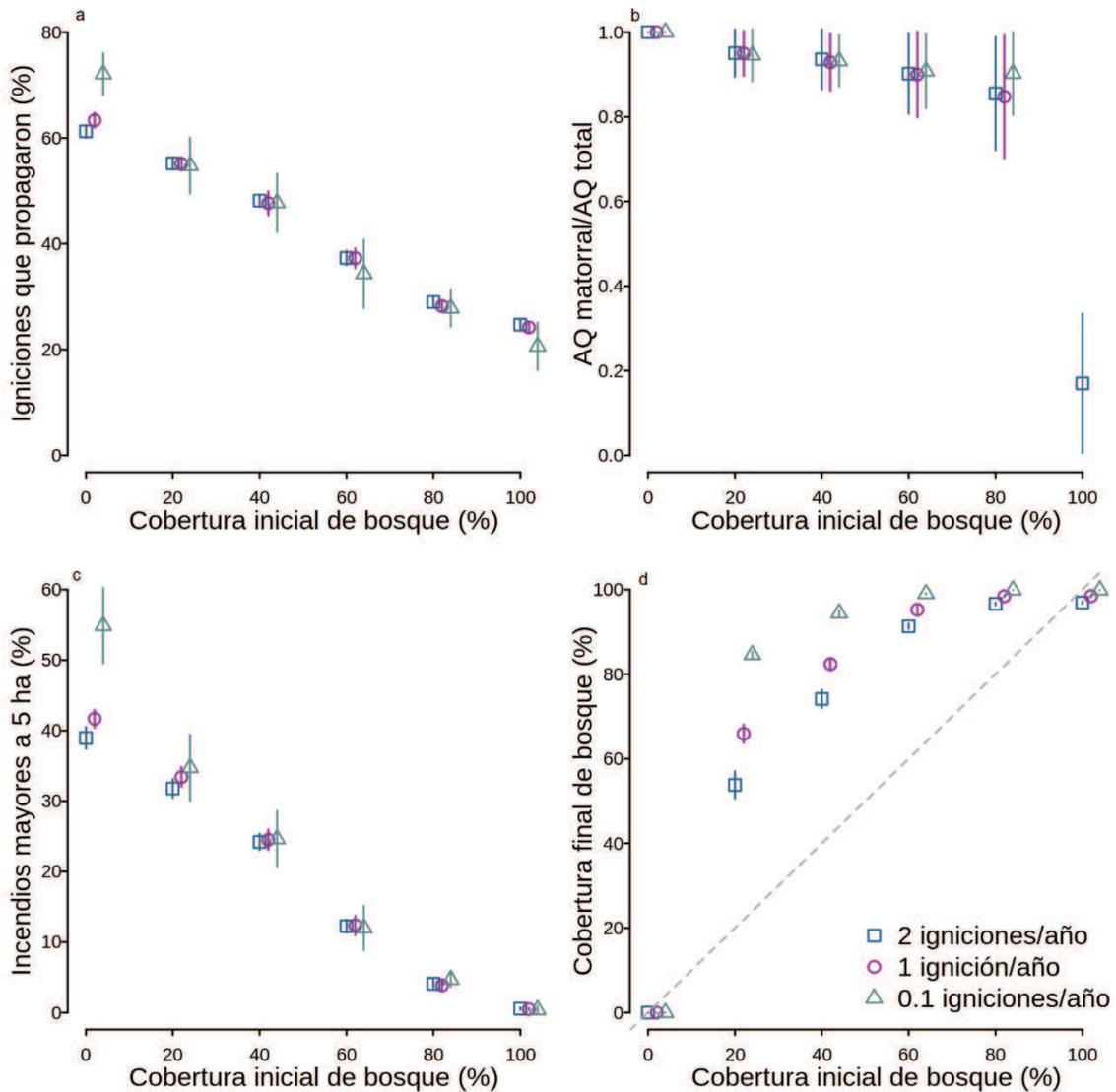


Fig. 4.3 Resumen de variables asociadas al régimen de incendios de las historias de fuego simuladas en cada uno de los escenarios de paisaje (Cobertura inicial de bosque de 0% a 100%). a) Proporción del total de igniciones iniciadas en el paisaje durante los 1000 años de simulación que propagaron. b) Proporción del área quemada (AQ) total que corresponde a matorrales. c) Porcentaje de los incendios totales que fueron mayores a 5 hectáreas. d) Porcentaje de cobertura bosque que hay en el paisaje en el año 1000 de la simulación. Los puntos corresponden al promedio de las 10 simulaciones y las barras al desvío estándar.

Cuando los paisajes estaban inicialmente dominados por bosques (> 80 %) y cuando la frecuencia de ignición era baja (0.1 igniciones/año) no se pudieron ajustar distribuciones de intervalos de fuego ya que el número de incendios mayores a 5 ha (Fig. 4.4) fue escaso y como los paisajes se muestrearon cada 400 m el número de intervalos entre incendios no fue suficiente para informar los modelos (los modelos no convergieron).

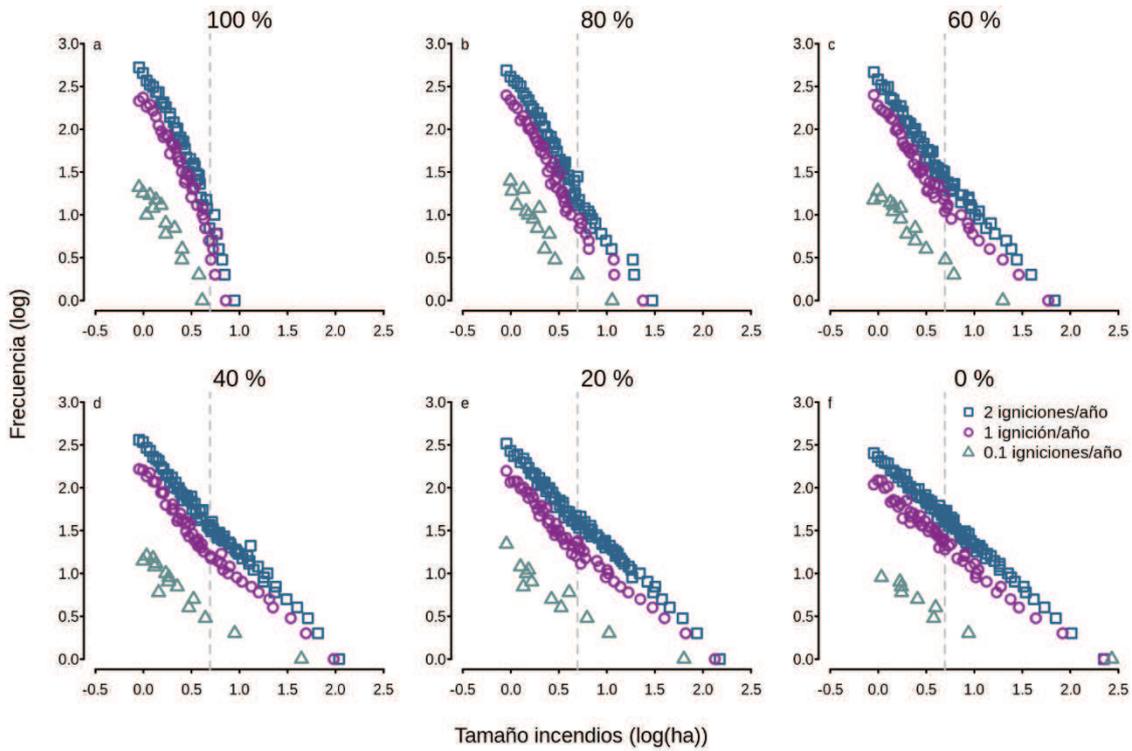


Fig. 4.4 Distribución de tamaños de incendios para cada uno de los escenarios de paisaje (cobertura inicial de bosque de 100% a 0%) y de frecuencia de ignición. Cada punto en el gráfico representa la mediana de tamaños para un logaritmo de frecuencia dado. La línea punteada marca el límite entre incendios mayores y menores a 5 ha.

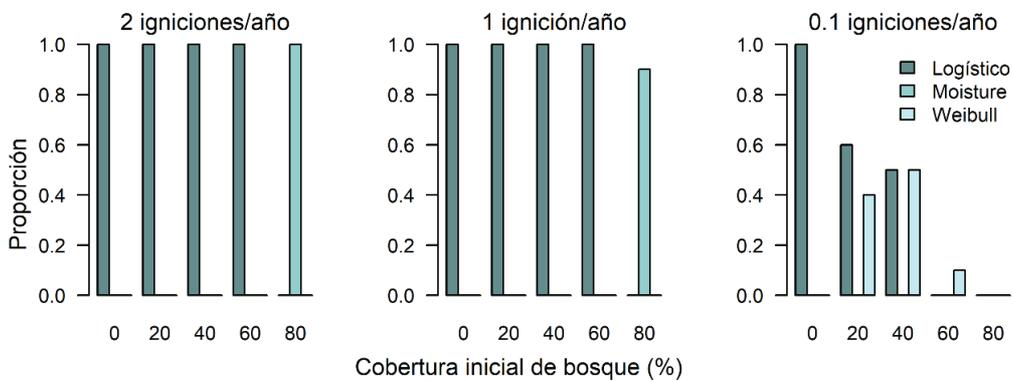


Fig. 4.5 Proporción de simulaciones para cada escenario de paisaje y frecuencia de ignición que ajustó a cada modelo alternativo (logístico, olson, moisture o weibull).

La inflamabilidad de los paisajes dominados por bosque (80%) siguió una forma jorobada (modelo moisture) mientras que los paisajes que tuvieron 60% de bosque o menos siguió una curva logística (modelo logístico) (Fig. 4.5). Cuando la frecuencia de ignición fue baja (0.1 igniciones/año) y cuando la proporción de bosque fue de al menos 20% hubo una discrepancia entre los modelos que mejor ajustaron entre las repeticiones (Fig. 4.5 y 4.6). La inflamabilidad

alcanzó mayores valores al aumentar la frecuencia de igniciones y al disminuir la cobertura de bosque.

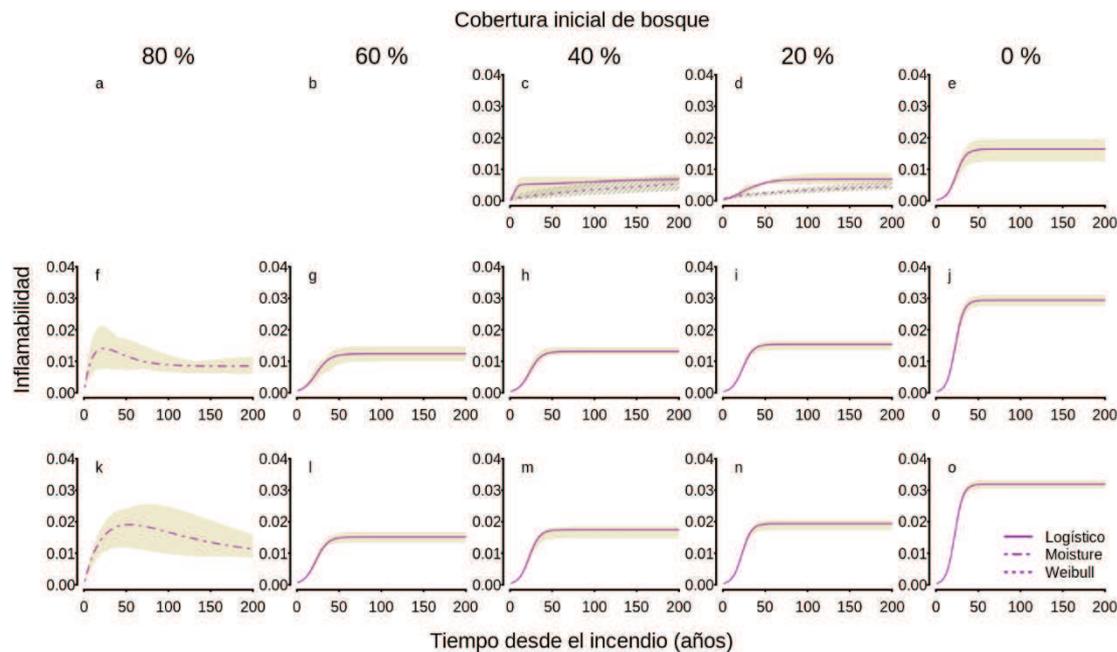


Fig. 4.6 Función de inflamabilidad para cada escenario de cobertura inicial de bosque y frecuencia de ignición. Las líneas representan la función de inflamabilidad promedio de las 10 simulaciones realizadas y las sombras grises los intervalos de credibilidad. Fila superior: baja frecuencia de igniciones (0.1 igniciones/año), para los escenarios de 60 y 80% de cobertura de bosque inicial la cantidad de intervalos registrados no fue suficiente para ajusté los modelos. Fila intermedia: frecuencia de ignición intermedia (1 ignición/año) y fila inferior: alta frecuencia de ignición (2 igniciones/año).

4.4 Discusión

Los resultados muestran que en paisajes heterogéneos la comunidad pirófila tiende a dominar la relación entre la inflamabilidad del paisaje y el tiempo desde el incendio aun siendo menos abundante. Cuando los paisajes estuvieron dominados por especies heliófilas rebrotantes de crecimiento rápido, ya sea en matorrales altos rebrotantes o bosques abiertos de *A. araucana*, la inflamabilidad aumentó con el TDI, mientras que solo cuando los paisajes estuvieron casi exclusivamente dominados por bosques de dosel cerrado la inflamabilidad aumentó los primeros años y luego disminuyó. Esto sugiere que cuando los paisajes son heterogéneos hay un efecto no aditivo entre las inflamabilidades de las distintas comunidades — la vegetación pirófila domina el régimen de incendios independientemente de su abundancia. Así como ocurre a escala de comunidad, donde las especies más inflamables contribuyen de manera desproporcionada a la inflamabilidad de la comunidad en su conjunto (ver van Altena *et al.* 2012; de Magalhães and Schwilk 2012), aquí encontré que en paisajes heterogéneos la comunidad más inflamable influye en el régimen de incendios de manera desproporcionada en relación a su abundancia en el paisaje.

Al parecer, hay una proporción crítica de la comunidad pirófila necesaria coexistiendo con la comunidad pirófoba antes de que los incendios puedan percollar y generar un régimen de incendios del tipo piróforo ($> 20\%$) (Turner *et al.* 1989). Por debajo de este umbral la propagación del fuego es más sensible a la frecuencia de ignición — se necesita más frecuencia de igniciones para que el fuego pueda percollar por el paisaje (Turner *et al.* 1989; Gardner *et al.* 1992). Este puede ser el mecanismo por el cual se establecen retroalimentaciones positivas en los bosques de dosel cerrado. Si dos incendios ocurren lo suficientemente cerca en el tiempo como para que la comunidad post-incendio no pueda desarrollarse en un bosque maduro menos inflamable (ver Paritsis *et al.* 2015; Tiribelli *et al.* 2018), ese segundo incendio va a ser capaz de percollar por el paisaje y producir un incendio de mayor tamaño y aumentar la probabilidad de un tercer incendio aún más grande. Otros mecanismos importantes son el contagio espacial y el efecto de vecindario. Si los incendios tienden a repetirse con frecuencia en parches de matorral, y éstos tienen extensos límites con parches de bosque, los incendios tenderán a quemar porciones de bosque con mayor frecuencia que la capacidad que tienen los árboles de recolonizar (dispersar semillas, establecerse y reclutar y llegar a adultos) y desarrollarse en una comunidad madura y menos inflamable otra vez (Gowda *et al.* 2019). La continua erosión de los bosques eventualmente traspasará un umbral de percolación más allá del cual el régimen de incendios será regulado por las reglas de inflamabilidad de los matorrales (aumento de la inflamabilidad con el tiempo).

Por lo tanto, en los paisajes que muestran retroalimentaciones positivas entre la inflamabilidad de la vegetación y el fuego, la inflamabilidad de las comunidades no puede derivarse fácilmente de la inflamabilidad del paisaje. Especialmente en paisajes que superan los umbrales críticos de composición de las comunidades, los análisis de supervivencia no lograrán captar las propiedades de inflamabilidad de la comunidad pirófoba ni revelar la retroalimentación positiva entre el fuego y la inflamabilidad de la vegetación. Dado que los paisajes que muestran retroalimentación positiva son especialmente sensibles a los cambios en las frecuencias de ignición (Kitzberger *et al.* 2012), conocer las limitaciones que tienen estos análisis para capturar la función de inflamabilidad de estas comunidades cuando coexisten con tipos más inflamables es crucial para mantener estos ecosistemas. Por lo tanto, para tomar decisiones de manejo basados en estos análisis es necesaria una mejor comprensión de los patrones de sucesión de la comunidad a escala de paisaje para poder asignar cada intervalo de fuego a una comunidad dada y ajustar las distribuciones de intervalos de fuego no al paisaje en sí, sino a cada comunidad por separado.

Los paisajes reales y simulados analizados aquí sugieren que los legados biológicos (proporción de vegetación pirófila vs pirófoba) junto con el régimen de igniciones afectan fuertemente las curvas de inflamabilidad a escala de paisaje. Cuando los paisajes estaban inicialmente dominados por bosques y fueron sujetos a igniciones frecuentes (ej. L. Puelo-L. Epuyén y 80% bosque – 2 igniciones/año) las trayectorias edad inflamabilidad mostraron un pico más alto de inflamabilidad sugiriendo una inflamabilidad más alta en estadios jóvenes y una disminución más pronunciada conforme envejece. Contrariamente, en bosques con menor frecuencia de igniciones (ej. Tristeza y 80% bosque – 1 ignición/año) alcanzaron niveles de inflamabilidad menores y disminuyeron su inflamabilidad con el tiempo de manera más suave. Cuando los paisajes estuvieron inicialmente co-dominados por comunidades pirófoba y pirófila a medida que la frecuencia de ignición aumentó las funciones de inflamabilidad cada vez se parecieron más a las del componente pirófilo (i.e. un incremento más rápido en la inflamabilidad y alcanzaron un umbral más alto). Esto sugiere que paisajes limitados por igniciones, como los paisajes patagónicos, cuando son sujetos a frecuentes igniciones antrópicas y el régimen de incendios comienza a estar controlado por los combustibles estos análisis comienzan a reflejar la inflamabilidad intrínseca de los combustibles presentes en el paisaje (i.e. Fig. 4.1.1 vs Fig. 4.6). Así, los análisis de supervivencia captan con mayor precisión las propiedades intrínsecas del paisaje cuando las igniciones no son limitantes.

En la Patagonia Andina, dado que las especies dominantes de los bosques de dosel cerrado que le confieren características pirófobas, tienen una desventaja reproductiva comparado con las especies que confieren características de estado pirófilo, se necesitan varias décadas sin fuego para que el bosque tenga nuevamente su composición y estructura pre-fuego. En cambio, cortos periodos con alta frecuencia de fuego pueden producir fuertes cambios hacia la dominancia del estado pirófobo. A lo largo de la historia, en los periodos en que el hombre utilizó el fuego para manejo quemando con frecuencia ciertas áreas del paisaje (ej. caminos, pueblos (Paritsis *et al.* 2013)) modificó rápidamente el paisaje de un estado pirófobo hacia un estado más inflamable (McWethy *et al.* 2013; Whitlock *et al.* 2015). Buenos ejemplos son las grandes transformaciones de paisaje generados por los colonos euro-argentinos en el NO de la Patagonia, cuando los bosques pirófobos de *Nothofagus* se convirtieron en matorrales densos, producto de las quemadas repetidas que continúan aun como legados en los paisajes modernos (Mermoz *et al.* 2005; Gowda *et al.* 2012). Además, amplificando el rol del impacto antrópico están los periodos climáticos más cálidos y secos que producen condiciones para fuegos más

extensos y severos (Holz & Veblen 2011) y el efecto adicional de los efectos no-aditivos detectados en esta tesis.

En resumen, estos resultados destacan las limitaciones y desafíos de estimar la inflamabilidad a escala de paisaje a través del análisis de supervivencia en sistemas heterogéneos limitados por igniciones, tales como los bosques templados del hemisferio sur. Se necesitan nuevos métodos que tengan en cuenta la falta de aditividad en la inflamabilidad de los diferentes componentes del paisaje y las complejas interacciones entre las trayectorias sucesionales de las comunidades a fin de desentrañar sus trayectorias de inflamabilidad. Nuevos análisis basados en una combinación de la historia de incendios y datos espacialmente explícitos de cambios en la vegetación pueden ayudar a superar el desafío de entender la inflamabilidad en paisajes tan complejos.

Capítulo 5 – Síntesis y discusión general

5.1 Estados estables alternativos en Patagonia

Son numerosos los estudios sobre la coexistencia en el paisaje de sistemas propensos al fuego y sistemas que evitan el fuego (Mutch 1970; Bond & Keeley 2005; Bond *et al.* 2005). Más recientemente, se ha propuesto que estos sistemas se comportan como estados estables alternativos a escala de paisaje (Hoffmann *et al.* 2009; Odion *et al.* 2010; Wood & Bowman 2012; Pausas 2015; Kitzberger *et al.* 2016). La ocurrencia de estos estados estables alternativos puede darse por retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación, donde la comunidad temprana post-incendio genera condiciones más adecuadas para que propague un nuevo fuego (estado pirófilo) (Wilson & Agnew 1992) o, alternativamente la comunidad tardía post-incendio genera condiciones para que el fuego no prospere (estado pirófobo) siendo estos estados autoreforzantes (del inglés *self-reinforcing states*). Estos estados se mantienen estables y coexisten en el paisaje dentro de un rango de condiciones de tasas ignición/severidad. Eventualmente, cuando estas condiciones superan (o disminuyen) ciertos umbrales un estado pirófobo puede revertir repentinamente a un estado pirófilo (o viceversa). Esto significa que desde un estado inicial del paisaje las retroalimentaciones positivas pueden hacer que el desarrollo de la vegetación cambie catastróficamente siguiendo trayectorias diferentes (histéresis *sensu* (Scheffer *et al.* 2001)). Para probar esto es necesario demostrar que cada tipo de vegetación (ej. matorrales y bosques) se comportan como estados alternativos ya sea por promover o limitar la propagación u ocurrencia del fuego. También es necesario demostrar que los estados alternativos no generan sucesiones post-incendio independientes sino que resultan del producto de divergencias sucesionales mediadas por frecuencia y/o severidad de fuego.

En esta tesis encontré distintas evidencias asociadas a la inflamabilidad, composición, y estructura de la vegetación que muestran que los bosques y matorrales patagónicos se mantienen en el paisaje por retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación. Aquí, propongo los mecanismos por los cuales coexisten como estados estables alternativos en el NO de la Patagonia, cómo se mantienen ante distintos regímenes de fuegos y cómo pueden cambiar de un estado a otro (Fig. 5.1).

1) Bosques de dosel cerrado (Fig. 5.1)

El mecanismo principal por el cual los bosques de dosel cerrado persisten en el paisaje es su baja inflamabilidad en estados maduros (Fig. 3.3 Capítulo 3 y Fig. 4.2 Capítulo 4). Esta baja inflamabilidad está dada porque estos bosques están dominados por un grupo funcional

compuesto por árboles altos, heliófilos y colonizadores que generan doseles cerrados (Tabla 2.4 Capítulo 2), y sotobosques húmedos y oscuros. En esos sotobosques crecen especies heliófilas o semitolerantes que persisten en bajas densidades en estadios maduros (Fig. 2.8 Capítulo 2). Esta estructura y composición hace que en el sotobosque haya pocos combustibles finos y en baja densidad haciéndolo, en general, menos propenso a la propagación del fuego (Fig. 3.3 Capítulo 3). Así, este estado persiste en el paisaje ante condiciones de baja frecuencia, donde el tamaño de los incendios es pequeño (Fig. 4.4 Capítulo 4) y la severidad es probablemente baja (Kitzberger *et al.* 2005a). Con este régimen de incendios, los árboles pueden recolonizar el sitio dispersando semillas desde parches no quemados (Landesmann *et al.* 2015) o a partir de árboles que sobrevivieron por la baja severidad del fuego como se observa en el Capítulo 4, donde el escenario de más de 80 % bosque no tuvieron grandes incendios (Fig. 4.4).

2) Transición bosque-matorral (Fig. 5.1)

Hay varios mecanismos por los cuales los bosques pueden verse afectados por el fuego hasta llegar a un punto donde la recolonización es difícil o imposible — punto de no retorno — y hacer una transición a matorrales. a) *Aumento en el tamaño de incendios por aumentos en la frecuencia*: En estos bosques las especies de árboles de *Nothofagus* no suelen sobrevivir a los incendios por sus cortezas delgadas (Kitzberger 1994), por ello las especies rebrotantes que persisten en el sotobosque dominan los primeros años luego del incendio acumulando gran cantidad y densidad de combustibles (Fig. 2.8 Capítulo 2 y Fig. 3.3 Capítulo 3). Como el dosel de los árboles altos tarda varios años en superar a estas especies del sotobosque (≈ 40 años Fig. 3.2 Capítulo 3), las condiciones son menos húmedas y la temperatura es más alta. En este contexto, si la frecuencia de incendios es alta, y varios incendios recurren en un área, estos van a ser cada vez más grandes porque van a propagar por la comunidad dominada por rebrotantes, y por contagio avanzar por el bosque lindante (Fig. 4.4 Capítulo 4, y Mermoz *et al.* 2005). Además, por efectos no aditivos entre a inflamabilidad de bosques y matorrales, si entre un 20 y un 40% del paisaje hace una transición a matorral, los matorrales dominarán la relación inflamabilidad-edad (Fig. 4.6 Capítulo 4). Así, la comunidad dominada por especies aumenta en área posibilitando la propagación de incendios cada vez más grandes hasta que llegado un punto el bosque ya no puede recuperar su estructura y función, y pasa abruptamente a tener una estructura de matorral. b) *Colonización de árboles impedida por el tamaño de los incendios*: Las distancias de dispersión de semillas de estos árboles colonizadores son cortas, es por esto que si el tamaño de los incendios es tal que la distancia del borde al centro del incendio es mayor que la distancias de dispersión, las semillas no llegaran al centro del incendio (Burschel

et al. 1976; Donoso 2006). Además, esto se puede ver agravado si la severidad es tal que quedan pocos árboles remanentes dentro del incendio que provean semillas para la recolonización. c) *Colonización de árboles impedida competencia por luz*: Los árboles colonizadores son heliófilos, por lo que si no logran establecerse antes de que las especies de sotobosque alcancen alturas que sombreen a las plántulas, su establecimiento puede verse impedido (Fig. 3.2 Capítulo 3). d) *Floración masiva de caña colihue*: Esta especie de balbucea está ampliamente distribuida en el paisaje del NO de la Patagonia, habita tanto el sotobosque de los bosques como los matorrales (Tabla 2.3 y 2.4 Capítulo 2). Esta especie genera floraciones y mortandades masivas luego de las cuales muchas veces en la historia han ocurrido grandes incendios forestales (Holz & Palma 2012). El ejemplo más reciente es el incendio ocurrido en los alrededores del lago Cholila en el verano de 2015 donde las severidades de quema más altas estuvieron asociadas a la presencia de caña colihue seca debido a la floración (Kitzberger & Grosfeld 2016). El tamaño y severidad de estos incendios dificulta la regeneración del bosque y favorece la transición a matorrales de especies rebrotantes.

3) Matorrales altos (Fig. 5.1)

Una vez que estos matorrales se instalan en el paisaje, se pueden mantener en un amplio rango de frecuencias y severidades de disturbio. Como rebrotan rápidamente luego del fuego, aun en severidades altas (Kitzberger & Grosfeld 2016), son muy resilientes (Tabla 2.4, Fig. 2.8 Capítulo 2). Es por ello que es mediante el fuego que aseguran su persistencia en el paisaje. Estos matorrales aumentan rápidamente en cantidad y densidad de combustible fino, es decir que cargan combustible rápidamente como para sostener un nuevo incendio (Fig. 3.3 Capítulo 3). Además, debido a efectos no aditivos entre la inflamabilidad de bosques y matorrales a escala paisaje, dominan el régimen de incendios aun siendo menos abundantes (Fig. 4.6 Capítulo 4).

4) Transición matorral-bosque (Fig. 5.1)

Esta transición requiere de muchos años de supresión de fuego (Gowda *et al.* 2012). Es necesaria la combinación de muchos años sin fuego que permitan el reclutamiento de árboles en la matriz de rebrotantes, y de pequeños disturbios que abran las copas de los arbustos permitiendo la entrada de luz para el establecimiento de semillas de los árboles heliófilos (Capítulo 2). Además esta transición es altamente dependiente de la existencia de refugios (parches de vegetación de bosques que son reservorios de semillas) (Landesmann *et al.* 2015) y de la disposición espacial de los mismos en el paisaje (Gowda *et al.* 2019), donde una mayor

interspersión (varios parches pequeños dispersos en el paisaje vs un único gran parche) favorece el reclutamiento en un área más grande. Aquí, juega un rol importante la tolerancia a la sombra de las especies de árboles, por ejemplo *Austrocedrus chilensis*, como es tolerante a la sombra, tiene más posibilidades de colonizar áreas de matorrales aun luego de varios años después del incendio (Landesmann *et al.* 2016) que las especies de *Nothofagus* que son heliófilas (Tabla 2.4 Capítulo 2).

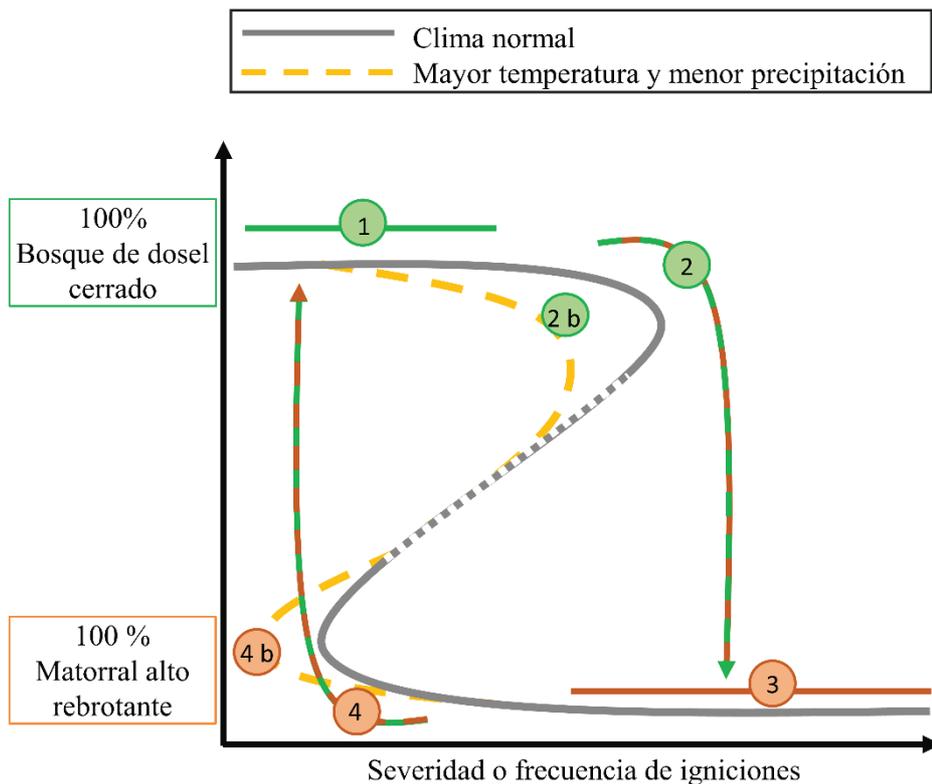


Fig. 5.1 Esquema de un plano del “paisaje de estabilidad” de un sistema con un estado piróforo (Bosque de dosel cerrado) y uno pirófilo (Matorral alto rebrotante) sometido a variaciones en frecuencia o severidad de fuego. La línea sólida gris representa puntos de equilibrio estable (“valles” o dominios de atracción), la línea punteada puntos de equilibrio inestable (“crestas”). 1) Persistencia del Bosque de dosel cerrado. 2) Transición catastrófica (*sensu* Scheffer et al. 2001) de Bosque a Matorral. 3) Persistencia de Matorral alto rebrotante. 4) Transición catastrófica (*sensu* Scheffer et al. 2001) de Matorral a Bosque.

5.2 Consecuencias de cambios en el clima y el régimen de incendios sobre las transiciones entre estados

El aumento de la temperatura y la disminución en las precipitaciones, sumado al aumento en las igniciones por rayos de la última década está generando cambios sin precedentes en los ecosistemas Patagónicos (IPCC 2007; Veblen *et al.* 2011; Holz & Veblen 2011). Los sistemas con retroalimentaciones positivas como los que crecen aquí son especialmente sensibles a estos cambios (Kitzberger *et al.* 2012; Tepley *et al.* 2018). Por un lado las sequías afectan el

establecimiento de árboles que se reproducen obligadamente por semillas (Tercero-Bucardo *et al.* 2007; Suárez & Kitzberger 2008) y sus tasas de crecimiento (Suárez *et al.* 2004; Mundo *et al.* 2010). Esto genera un retardo en la recolonización, aun si llegan semillas a los sitios, impidiendo la transición de matorrales a bosques (Fig. 5.1 4b) o acelerando el proceso de transición de bosque a matorral (Fig. 5.1 2b). Por otro lado, estos cambios en el clima generan cambios en el régimen de incendios aumentando no solo su frecuencia (ej. rayos) sino también su tamaño y severidad (por las condiciones más secas de los combustibles). Las condiciones climáticas que anteceden inmediatamente la temporada de incendios modifican la humedad de los combustibles modulando la inflamabilidad, y por ende la propagación y severidad con la que el incendio interactuará con la vegetación (ej. Pausas & Paula 2012; Resco de Dios *et al.* 2015; Nolan *et al.* 2016). Así, las tendencias climáticas recientes y los cambios proyectados para este siglo de aumento de la temperatura y aumento de variabilidad climática (ej. sequías, olas de calor) generarán un incremento en el riesgo de eventos extremos de fuego (IPCC 2007), ya que las características de los combustibles, por ejemplo los cortafuegos naturales ejercidos por los bosques por su baja inflamabilidad (Fig. 3.3 Capítulo 3 y 4.2 Capítulo 4), dejan de ser un factor limitante para la propagación del fuego en el paisaje (Gedalof, Peterson & Mantua 2005; Mermoz *et al.* 2005). Esto también acelera las transiciones hacia estados más inflamables (Fig. 5.1).

El uso de la tierra para ganado o plantaciones forestales también puede acelerar o en algunos casos retardar estas transiciones. La introducción de ganado exótico puede modificar fuertemente las trayectorias sucesionales de la comunidad post-incendio (Veblen *et al.* 1992b; Kitzberger, Raffaele & Veblen 2005b; Vandvik *et al.* 2005; Tercero-Bucardo *et al.* 2007; Fuhlendorf *et al.* 2009; Perry *et al.* 2015). El ganado influye tanto en las tasas de recuperación de la comunidad (Veblen *et al.* 1992b; Blackhall *et al.* 2008; Raffaele *et al.* 2011) como en la inflamabilidad de la vegetación (Blackhall *et al.* 2012, 2015, 2017), favoreciendo en general la transición de bosque a matorral o la persistencia del matorral en el paisaje. El ganado con el pisoteo y el ramoneo afecta el establecimiento de árboles y su crecimiento, retrasando o impidiendo que los árboles superen las copas de los arbustos (Tercero-Bucardo *et al.* 2007; Blackhall *et al.* 2008) y por lo tanto la reducción en inflamabilidad dada por la exclusión competitiva (Fig. 3.3 Capítulo 3). De todas maneras, en estadios sucesionales tardíos puede favorecer a reducir la cantidad de combustible fino y la potencial severidad y propagación del fuego (Paritsis *et al.* 2015; Blackhall *et al.* 2017). A pesar de todo este conocimiento sobre la interacción ganado-inflamabilidad, aún no es claro qué densidades de ganado, en qué momento

del año y en qué momento de la sucesión post-incendio son óptimas para reducir la inflamabilidad pero a la vez permitir el desarrollo del bosque. Conocer estos umbrales permitiría utilizar el ganado para reducir la inflamabilidad en ciertas áreas del paisaje, como interfaces rurales-boscosas.

Las invasiones biológicas de especies con inflamabilidades o estructuras contrastantes tiene una gran influencia en los regímenes de fuegos (Brooks *et al.* 2004; McWethy *et al.* 2018). Las especies invasoras pueden ser más o menos inflamables que las especies nativas e introducir una nueva estructura a la comunidad con más cantidad de combustible afectando la propagación y severidad del fuego. Además, pueden ser mejores reclutadoras post-incendio y tener tasas de crecimiento más grandes afectando las trayectorias sucesionales, especialmente cuando integran un grupo funcional previamente inexistente. Algunos casos emblemáticos son los de *Bromus tectorum* (Balch *et al.* 2013), *Eucalyptus globulus* en Portugal (Águas *et al.* 2014) y las coníferas exóticas en Chile, Nueva Zelanda y Argentina (Simberloff *et al.* 2010; Raffaele *et al.* 2016; McWethy *et al.* 2018). En Patagonia, las plantaciones y las invasiones con coníferas exóticas modifican fuertemente la estructura e inflamabilidad de los combustibles en la estepa, en los matorrales de *Nothofagus antarctica* y en los bosques de *Araucaria araucana* (Nuñez & Raffaele 2007; Cobar-Carranza *et al.* 2014; Paritsis *et al.* 2018), pero sus efectos sobre la inflamabilidad y estructura de los bosques altos de *Nothofagus* han recibido menor atención. Estas coníferas suelen ser tolerantes a la sombra pudiendo establecerse aun en matorrales altos, y son mejores reclutadoras post-incendio debido a que tienen conos seróticos (Franzese & Raffaele 2017), y en muchos casos son más inflamables que la vegetación nativa, por lo tanto componen un grupo funcional novedoso en esta región donde las especies nativas no tienen adaptaciones para regenerar por semillas luego de los incendios (Tabla 2.3 y 2.4 Capítulo 2). Estas plantaciones y sus consecuentes invasiones, si no son bien manejadas (ej. quemas prescritas o raleos) tienen el potencial de modificar las transiciones, las trayectorias sucesionales, el régimen de incendios y generar un nuevo estado alternativo dominado por coníferas exóticas (Simberloff, Relva & Nuñez 2003; Raffaele, Nuñez & Relva 2015).

5.3 Manejo de incendios en sistemas con estados alternativos

El manejo del fuego es un tema recurrente (Bowman *et al.* 2013), especialmente en relación al cambio global que está generando condiciones para incendios más frecuentes y severos en muchas partes del mundo (Moritz *et al.* 2012; Jolly *et al.* 2015). Históricamente la supresión de fuego fue el manejo más frecuente, ya que los incendios forestales se veían como algo negativo. Esta visión fue cambiando durante las últimas décadas a nivel mundial,

principalmente por que los países pioneros en prácticas de manejo (ej. EEUU, Canadá, Australia) tienen sistemas de retroalimentación negativos fuego-vegetación (aumentan su inflamabilidad en el tiempo) con lo cual una política de supresión lleva a enormes incendios forestales, y además porque muchas veces la supresión de fuego es económicamente y prácticamente inviable (Parsons & DeBenedetti 1979; Romme & Despain 1989; Bowman *et al.* 2013). En estos sistemas una práctica de manejo ampliamente aceptada son las quemas prescritas (igniciones intencionales y quemas controladas bajo condiciones de clima húmedo-templado para reducir la carga de combustible y el riesgo de incendios forestales de alta severidad), y en el centro y norte de Argentina esto comienza a ser una actividad incipiente (ej. Parque Nacional El Palmar (Policelli, Picca & Gómez Villafañe 2018)). Las quemas prescritas no solo disminuyen la posible propagación del fuego sino también en algunos lugares emiten menos gases de efecto invernadero que los incendios forestales (Russell-Smith *et al.* 2009), aunque esto último no se cumple en todos los sistemas (Bradstock *et al.* 2012a; Campbell, Harmon & Mitchell 2012). Pero en sistemas con retroalimentaciones positivas entre fuego y vegetación, y coexistencia de estados alternativos, una política de quemas prescritas puede ser contraproducente, por un lado porque áreas de bosques pueden hacer una transición a matorrales de manera irreversible no solo incrementado el riesgo de incendios sino también reduciendo el almacenamiento de carbono, y por otro porque las sucesivas quemas harían que los incendios cada vez sean más grandes y severos (Fig. 4.4 Capítulo 4).

Aun así, la supresión de fuego en el contexto del cambio global es inviable desde un punto de vista económico y práctico en Argentina, especialmente si el número de igniciones aumentan. En este contexto, es necesario generar prácticas de manejo que permitan reducir el riesgo de propagación de incendios y a su vez mantener los bosques y matorrales en el paisaje, teniendo en cuenta las retroalimentaciones positivas entre el fuego y la vegetación. Estos dos tipos de vegetación con inflamabilidades contrastantes probablemente necesiten prácticas de manejo diferentes. En matorrales, donde las especies son multifuste y rebrotantes, el aprovechamiento leñero en áreas de interfaz urbano-matorral, así como en áreas de interfaz matorral-bosque para reducir la propagación hacia áreas de bosque, podría reducir el riesgo de incendios además de ser una actividad económica para la región (ver Goldenberg *et al.* 2018). La extracción de leña en estos sistemas rebrotantes puede no solo reducir la carga de combustible sino también cambiar las condiciones de humedad al generar individuos de un solo fuste con copas amplias y sotobosques más sombríos. Otra práctica posible es la restauración con especies de baja inflamabilidad que actúen como cortafuegos naturales en algunas

porciones del paisaje. Por ejemplo, *Maytenus boaria* es una especie de árbol pequeño con baja inflamabilidad a lo largo de toda la temporada de incendios (Kitzberger et. al. datos no publicados). Para evaluar la efectividad de estos tratamientos es necesario tener modelos espacialmente explícitos que permitan evaluar la potencial propagación del fuego en el paisaje, las áreas prioritarias para realizar los tratamientos y el porcentaje del paisaje que es necesario tratar (ej. Finney et al. 2007; Bradstock, Cary, et al. 2012).

5.4 Perspectivas

A pesar de todo el conocimiento sobre la ecología del fuego de los bosques y matorrales Patagónicos aún no son claros los mecanismos que regulan las retroalimentaciones positivas y la transición de estados a escala de paisaje, qué factores modulan la persistencia o cambio de un tipo de vegetación sobre otra a esa escala, y cuáles son sus umbrales críticos. En el contexto del cambio global es importante determinar qué áreas son susceptibles a incendios más severos y bajo qué condiciones climáticas para prever estas transiciones hacia estados más inflamables de vegetación que pueden inducir a regímenes de incendios más frecuentes, de mayores tamaños y más severos. Los resultados de esta tesis ayudarán a realizar modelos realistas de dinámica de vegetación post-incendio y de cambios en la inflamabilidad con el tiempo, y a determinar modelos de combustible específicos para Patagonia. El siguiente paso es por un lado testear si los distintos estados sucesionales de bosques y matorrales (quebrantes en las curvas de inflamabilidad-edad) corresponden a comportamientos de fuego diferentes (ej. velocidad de propagación, calor liberado, severidad), y llevar los resultados a mapas y modelos de propagación de incendios y dinámica de vegetación espacialmente explícitos que permitan predecir los efectos de cambios en el régimen de incendios y el clima sobre la vegetación, y las posibles transiciones que pueden ocurrir en futuros incendios. A su vez, estudiar estas transiciones a escala de paisaje servirá para poder hacer propuestas de manejo a escalas razonables y para entender la magnitud de las transiciones a escala de paisaje.

Agradecimientos

A mis directores Pájaro y Thomas por darme la oportunidad de trabajar con total libertad y por la confianza. A Pájaro en particular por guiarme con los métodos, estadística, programación, simulaciones, que me dieron mucha solidez profesional y me abrieron muchas puertas. A Thomas por ser tan abierto y generoso con su conocimiento e ideas, y construir sobre mis ideas y ayudarme a ordenarlas, por las muchas reuniones y charlas en las que aprendí muchísimo.

A Nacho por ayudarme que tenga confianza en mí misma, por las miles revisiones, conversaciones, intercambios de ideas, pensamientos en voz alta.

A Juan Gowda por pelearme y hacerme pensar, y salvarme las papas más de una vez.

A Juan Paritsis, Estela Raffaele y Melisa Blackhall por las charlas y consejos, por el voto de confianza con trabajos, datos y muestreos con los cuales aprendí mucho.

A Mónica Mermoz por toda su ayuda y por siempre ser tan generosa.

A Javier Grosfeld por siempre responder con paciencia a las miles de preguntas y por ayudarme con la identificación de especies.

A Agus, Agus, Agus, Pablo, Tere y Jenn por los consejos, las miles revisiones, lecturas, intercambios, risas, muchas horas de estudio, y la catarsis!!! Especialmente al Equipo Brillantina que me acompaña desde muy temprano en la carrera y me abrió las puertas aun cuando yo no tenía ni idea de la vida!

A Aimé por ser la mejor coequiper en el campo, por mantener el buen humor hasta en los peores momentos de lluvia, calor, enredos, caminatas, y mucho carbón, y por transmitirme mucha tranquilidad.

A Pato y Nico por la ayuda en el campo, el buen humor y el interés.

A la Super Comisión de Seminarios y a todos los miembros del Laboratorio Ecotono, a todos! Con ustedes aprendí muchísimo, de miles de cosas que no todas tienen que ver con la ciencia.

A la Administración de Parques Nacionales por haberme otorgado los permisos de trabajo. A los Parques Nacionales Nahuel Huapi, Lanín, Lago Puelo y Alerces por haberme recibido con mucha calidez, ayudado con la logística de mis muestreos y con muchos datos de incendios. Especialmente de Nahuel Huapi a Marcelo Bari y todos los Guardaparques de Mascardi, de Lanin a Cristian Virgala, Eduardo Jones y Leandro García, de Lago Puelo a Nadia Zermatten y Marcos Ocampo, de Alerces a Luis Schinelli y Martin Izquierdo. Sin la ayuda de todos ellos los muestreos de esta tesis no hubieran sido posibles.

A la Comisión del Doctorado en Biología y a la Universidad Nacional del Comahue, y a CONICET por haberme otorgado la beca. A la fundación Rufford por el subsidio otorgado.

A *Chusquea culeou*, por enseñarme que se sale hasta de los peores enredos.

Bibliografía

- Águas, A., Ferreira, A., Maia, P., Fernandes, P.M., Roxo, L., Keizer, J., Silva, J.S., Rego, F.C. & Moreira, F. (2014) Natural establishment of *Eucalyptus globulus* Labill. in burnt stands in Portugal. *Forest Ecology and Management*, **323**, 47–56.
- Aizen, M.A. & Basilio, A. (1995) Within and among flower sex-phase distribution in *Alstroemeria aurea* (Alstroemeriaceae). *Canadian Journal of Botany*, **73**, 1986–1994.
- Alencar, A.A., Brando, P.M., Asner, G.P. & Putz, F.E. (2015) Landscape fragmentation, severe drought, and the new Amazon forest fire regime. *Ecological Applications*, **25**, 1493–1505.
- van Altena, C., van Logtestijn, Richard S. P. Cornwell, W.K. & Cornelissen, J.H.C. (2012) Species composition and fire: non-additive mixture effects on ground fuel flammability. *Frontiers in Plant Science*, **3**, 1–10.
- Amico, G.C. & Aizen, M.A. (2005) Seed dispersal by birds in a temperate forest of southern South America, Argentina. *Ecologia Austral*, **15**, 89–100.
- Anderson, H.E. (1970) Forest fuel ignitibility. *Fire Technology*, **6**, 312–319.
- Arganaraz, J.P., Landi, M.A., Bravo, S.J., Gavier-Pizarro, G.I., Scavuzzo, C.M. & Bellis, L.M. (2016) Estimation of Live Fuel Moisture Content From MODIS Images for Fire Danger Assessment in Southern Gran Chaco. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, **9**, 5339–5349.
- Baeza, M.J., Santana, V.M., Pausas, J.G. & Vallejo, V.R. (2011) Successional trends in standing dead biomass in Mediterranean basin species. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 467–474.
- Balch, J.K., Bradley, B.A., D'Antonio, C.M. & Gómez-Dans, J. (2013) Introduced annual grass increases regional fire activity across the arid western USA (1980-2009). *Global Change Biology*, **19**, 173–183.
- Beckage, B., Platt, W.J. & Gross, L.J. (2009) Vegetation, fire, and feedbacks: a disturbance? A disturbance-mediated model of savannas. *The American Naturalist*, **174**, 805–818.
- Behm, A.L., Duryea, M.L., Long, A.J. & Zipperer, W.C. (2004) Flammability of native understory species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems and implications for the wildland-urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, **13**, 355.
- Bianchi, L.O. & Defosse, G.E. (2014) Ignition probability of fine dead surface fuels in native Patagonia forests of Argentina. *Forest Systems*, **23**, 129–138.
- Bianchi, L.O. & Defosse, G.E. (2015) Live fuel moisture content and leaf ignition of forest species in Andean Patagonia, Argentina. *International Journal of Wildland Fire*, **24**, 340.
- Blackhall, M., Raffaele, E., Paritsis, J., Tiribelli, F., Morales, J.M., Kitzberger, T., Gowda, J.H. & Veblen, T.T. (2017) Effects of biological legacies and herbivory on fuels and flammability traits: A long-term experimental study of alternative stable states. *Journal of Ecology*, **105**, 1309–1322.
- Blackhall, M., Raffaele, E. & 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.
- Blackhall, M., Raffaele, E. & Veblen, T.T. (2012) Is foliar flammability of woody species related to time since fire and herbivory in northwest Patagonia, Argentina? *Journal of Vegetation Science*, **23**, 931–941.
- Blackhall, M., Veblen, T.T. & Raffaele, E. (2015) Recent fire and cattle herbivory enhance plant-level fuel flammability in shrublands. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 123–133.
- Bolker, B.M. (2011) *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press.

- Bolker, B.M. (2016) *bbmle: Tools for General Maximum Likelihood Estimation*. R package version 1.0.18.
- Bond, W.J. & Keeley, J.E. (2005) Fire as a global “herbivore”: the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 387–394.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2012) Fire and the angiosperm revolutions. *International Journal of Plant Sciences*, **173**, 569–583.
- Bond, W.J. & Van Wilgen, B.W. (1996) *Fire and Plants*. Chapman & Hall, London.
- Bond, W.J., Woodward, F.I. & Midgley, G.F. (2005) The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, **165**, 525–37.
- Bormann, F.H. & Likens, G.E. (1979) Catastrophic disturbance and the steady state in Northern Hardwood Forests: a new look at the role of disturbance in the development of forest ecosystems suggest important implications for land-use policies. *American Scientist*, **67**, 660–669.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P., Bond, W.J., Carlson, J.M., Cochrane, M.A., D’Antonio, C.M., Defries, R., Doyle, J.C., Harrison, S.P., Johnston, F.H., Keeley, J.E., Krawchuk, M.A., Kull, C.A., Marston, J.B., Moritz, M.A., Prentice, I.C., Roos, C.I., Scott, A.C., Swetnam, T.W., van der Werf, G.R. & Pyne, S.J. (2009) Fire in the Earth System. *Science*, **324**, 481–484.
- Bowman, D.M.J.S., Balch, J.K., Artaxo, P., Bond, W.J., Cochrane, M.A., D’Antonio, C.M., Defries, R., Johnston, F.H., Keeley, J.E., Krawchuk, M.A., Kull, C.A., Mack, M., Moritz, M.A., Pyne, S.J., Roos, C.I., Scott, A.C., Sodhi, N.S. & Swetnam, T.W. (2011) The human dimension of fire regimes on Earth. *Journal of Biogeography*, **38**, 2223–2236.
- Bowman, D.M.J.S., Murphy, B., Boer, M.M., Bradstock, R.A., Cary, G.J., Cochrane, M.A., Fensham, R.J., Krawchuk, M.A., Price, O.F. & Williams, R.J. (2013) Forest fire management, climate change, and the risk of catastrophic carbon losses. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **11**, 66–67.
- Bowman, D.M.J.S., Williamson, G.J., Prior, L. & Murphy, B. (2016) The relative importance of intrinsic and extrinsic factors in the decline of obligate seeder forests. *Global Ecology and Biogeography*, **25**, 1166–1172.
- Bradstock, R.A., Boer, M.M., Cary, G.J., Price, O.F., Williams, R.J., Barrett, D., Cook, G., Gill, A.M., Hutley, L.B.W., Keith, H., Maier, S.W., Meyer, M., Roxburgh, S.H. & Russell-Smith, J. (2012a) Modelling the potential for prescribed burning to mitigate carbon emissions from wildfires in fire-prone forests of Australia. *International Journal of Wildland Fire*, **21**, 629.
- Bradstock, R.A., Cary, G.J., Davies, I., Lindenmayer, D.B., Price, O.F. & Williams, R.J. (2012b) Wildfires, fuel treatment and risk mitigation in Australian eucalypt forests: Insights from landscape-scale simulation. *Journal of Environmental Management*, **105**, 66–75.
- Brooks, M.L., Antonio, C.M.D., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.O.N.E., Tomaso, J.M.D.I., Hobbs, R.J., Pellant, M. & Pyke, D. (2004) Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes. *BioScience*, **54**, 677–688.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd editio. Springer-Verlag, New York.
- Burschel, P., Gallegos, C., Martínez, O. & Moll, W. (1976) Composicion y dinamica regenerativa de un bosque virgen mixto de rauli y coigüe. *Bosque*, **1(2)**, 55--74.
- Cabezudo, B., Perez Latorre, A. & Nieto, J.M. (1995) Regeneración de un alcornocal incendiado en el sur de España (Istán, Málaga). *Acta Botanica Malacitana*, **20**, 143–151.
- Campbell, J.L., Harmon, M.E. & Mitchell, S.R. (2012) Can fuel-reduction treatments really increase forest carbon storage in the western US by reducing future fire emissions? *Frontiers in Ecology*

and the Environment, **10**, 83–90.

- Cavallero, L. (2012) *Heterogeneidad Ambiental y Dispersión de Semillas En Comunidades de Distinta Edad Post-Fuego Del Noroeste de Patagonia*. Universidad Nacional del Comahue.
- Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J. & Knox, K.J.E. (2013) Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, **197**, 19–35.
- Clements, F.E. (1916) *Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington, Washington,.
- Cóbar-Carranza, A.J., García, R.A., Pauchard, A. & Peña, E. (2014) Effect of Pinus contorta invasion on forest fuel properties and its potential implications on the fire regime of Araucaria araucana and Nothofagus antarctica forests. *Biological Invasions*, **16**, 2273–2291.
- Cochrane, M.A. (1999) Positive feedbacks in the fire dynamic of closed canopy tropical forests. *Science*, **284**, 1832–1835.
- CONAMA. (2006) Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI. Departamento de Geofísica Facultad de Ciencias. Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile. , 1–71.
- Connell, J.H. & Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *The American Naturalist*, **111**, 1119–1144.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S.A., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. & Poorter, H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335–380.
- Covington, W. & Moore, M. (1994) Southwestern ponderosa forest structure: changes since Euro-American settlement. *Journal of Forestry*, **92**, 39–47.
- Dentoni, M. del C. & Muñoz, M.M. (2013) Glosario de Términos Relacionados con el Manejo del Fuego. *Informe Técnico N°8, Evaluación de peligro de incendios. Informes técnicos.*, 1–38.
- Dietze, M.C. & Clark, J.S. (2008) Changing the cap dynamics paradigm: vegetative refeneration control on forest response to disturbance. *Ecological Monographs*, **78**, 331–347.
- Donoso, C. (1989) Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal siempreverde. *Bosque*, **10**, 37–53.
- Donoso, C. (2006) *Las Especies Arbóreas de Los Bosques Templados de Chile y Argentina*. *Autoecología* (ed C Donoso). María Cuneo Ediciones.
- Doran, J.D., Randall, C.K. & Long, A.J. (2004) Fire in the Wildland-Urban Interface : Selecting and Maintaining Firewise Plants for Landscaping. *University of Florida, Institute of Food and Agricultural Services, Florida Cooperative Extension Service Circular 1445. (Gainesville, FL)*.
- Drury, W.H. & Nisbet, I.C. (1973) Succession. *Journal of the Arnold arboretum*, **54**, 331–368.
- Egler, F.E. (1954) Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Plant Ecology*, **4**, 412–417.
- Ellison, A.M., Bank, M.S., Clinton, B.D., Colburn, E.A., Elliott, K., Ford, C.R., Foster, D.R., Kloeppel, B.D., Knoepp, J.D., Lovett, G.M., Mohan, J., Orwig, D.A., Rodenhouse, N.L., Sobczak, W. V, Stinson, K.A., Stone, J.K., Swan, C.M., Thompson, J., Holle, B. Von & Webster, J.R. (2005) Loss of Foundation Species: Consequences for the Structure and Dynamics of Forested Ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 479.
- Enright, N.J., Fontaine, J.B., Bowman, D.M.J.S., Bradstock, R.A. & Williams, R.J. (2015) Interval

- squeeze: Altered fire regimes and demographic responses interact to threaten woody species persistence as climate changes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **13**, 265–272.
- Enright, N.J., Fontaine, J.B., Westcott, V.C., Lade, J.C. & Miller, B.P. (2011) Fire interval effects on persistence of resprouter species in Mediterranean-type shrublands. *Plant Ecology*, **212**, 2071–2083.
- Falk, D.A., Miller, C., McKenzie, D. & Black, A.E. (2007) Cross-Scale Analysis of Fire Regimes. *Ecosystems*, **10**, 809–823.
- Fall, A. & Fall, J. (2001) A domain-specific language for models of landscape dynamics. *Ecological Modelling*, **141**, 1–18.
- Fernandes, P.M. & Rego, F.C. (1998) A New Method to Estimate Fuel Surface Area-to-Volume Ratio Using Water Immersion. *International Journal of Wildland Fire*, **8**, 59–66.
- Figuerola, J.A. & Lusk, C.H. (2001) Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist*, **152**, 483–489.
- Finney, M.A., Seli, R.C., McHugh, C.W., Ager, A.A., Bahro, B. & Agee, J.K. (2007) Simulation of long-term landscape-level fuel treatment effects on large wildfires. *International Journal of Wildland Fire*, **16**, 712.
- Folke, C., Carpenter, S., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L. & Holling, C.S. (2004) Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 557–581.
- Franzese, J. & Ghermandi, L. (2011) Seed longevity and fire: germination responses of an exotic perennial herb in NW Patagonian grasslands (Argentina). *Plant Biology*, **13**, 865–871.
- Franzese, J. & Raffaele, E. (2017) Fire as a driver of pine invasions in the Southern Hemisphere: a review. *Biological Invasions*, **19**, 2237–2246.
- Fuhlendorf, S.D., Engle, D.M., Kerby, J. & Hamilton, R. (2009) Pyric herbivory: Rewilding landscapes through the recoupling of fire and grazing. *Conservation Biology*, **23**, 588–598.
- Gardner, R.H., Turner, M.G., Dale, V.H. & O'Neill, R. V. (1992) A Percolation Model of Ecological Flows. *Landscape boundaries: consequences for biotic diversity and ecological flows*, pp. 259–269.
- Gedalof, Z., Peterson, D.L. & Mantua, N.J. (2005) Atmospheric, climatic, and ecological controls on extreme wildfire years in the northwestern United States. *Ecological Applications*, **15**, 154–174.
- Gelman, A. & Hill, J. (2007) *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models (Vol. 1)*. New York, NY, USA: Cambridge University Press., Cambridge.
- Gill, A.M. & Allan, G. (2008) Large fires, fire effects and the fire-regime concept. *International Journal of Wildland Fire*, **17**, 688–695.
- Gill, A.M. & Zylstra, P.J. (2005) Flammability of Australian forests. *Australian Forestry*, **68**, 87–93.
- Goldenberg, M.G., Gowda, J.H., Casas, C. & Garibaldi, L.A. (2018) Efecto de la tasa de descuento sobre la priorización de alternativas de manejo del matorral Norpatagónico argentino Discount rate effect on the prioritization of management alternatives in North-Patagonia Argentinian shrubland. *Bosque*, **39**, 217–226.
- Gonzalez, S.L., Ghermandi, L. & Peláez, D. V. (2015) Fire temperature effects on perennial grasses from northwestern Patagonian grasslands. *Ecological Research*, **30**, 67–74.
- Gosper, C.R., Prober, S.M. & Yates, C.J. (2013) Multi-century changes in vegetation structure and fuel availability in fire-sensitive eucalypt woodlands. *Forest Ecology and Management*, **310**,

- Gosper, C.R., Yates, C.J., Prober, S.M. & Wiehl, G. (2014) Application and validation of visual fuel hazard assessments in dry Mediterranean-climate woodlands. *International Journal of Wildland Fire*, **23**, 385.
- Gowda, J.H., Kitzberger, T. & Premoli, A.C. (2012) Landscape responses to a century of land use along the northern Patagonian forest-steppe transition. *Plant Ecology*, **213**, 259–272.
- Gowda, J.H., Tiribelli, F., Mermoz, M., Kitzberger, T. & Morales, J.M. (2019) Fragmentation modulates the response of dichotomous landscapes to fire and seed dispersal. *Ecological Modelling*, **392**, 22–30.
- Haslem, A., Kelly, L.T., Nimmo, D.G., Watson, S.J., Kenny, S.A., Taylor, R.S., Avitabile, S.C., Callister, K.E., Spence-Bailey, L.M., Clarke, M.F. & Bennett, A.F. (2011) Habitat or fuel? Implications of long-term, post-fire dynamics for the development of key resources for fauna and fire. *Journal of Applied Ecology*, **48**, 247–256.
- Heinselman, M.L. (1973) Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, **3**, 329–382.
- Hoffmann, W.A., Adasme, R., Haridasan, M., De Carvalho, M.T., Geiger, E.L., Pereira, M.A.B., Gotsch, S.G. & Franco, A.C. (2009) Tree topkill, not mortality, governs the dynamics of savanna-forest boundaries under frequent fire in central Brazil. *Ecology*, **90**, 1326–1337.
- Holz, A. & Palma, R.E. (2012) Floraciones de bambúes en Chile y Argentina : actual floración masiva del colihue , historia natural y riesgos asociados. *Revista Bosque Nativo*, **50**, 40–46.
- Holz, A. & Veblen, T.T. (2011) Variability in the Southern Annular Mode determines wildfire activity in Patagonia. *Geophysical Research Letters*, **38**.
- Hui, F.K.C. (2016) boral – Bayesian Ordination and Regression Analysis of Multivariate Abundance Data in r. *Methods in Ecology and Evolution*, **7**, 744–750.
- Hui, F.K.C., Taskinen, S., Pledger, S., Foster, S.D. & Warton, D.I. (2015) Model-based approaches to unconstrained ordination. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**, 399–411.
- Huston, M. & Smith, T.B. (1987) Plant Succession: Life History and Competition. *The American Naturalist*, **130**, 168–198.
- IPCC. (2007) *Climate Change 2007: The Physical Science Basis, Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Jackson, W.D. (1968) Fire, air, earth and water - an elemental ecology of Tasmania. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, **3**, 9–16.
- Johansson, M.U. & Granström, A. (2014) Fuel, fire and cattle in African highlands: traditional management maintains a mosaic heathland landscape (ed D Driscoll). *Journal of Applied Ecology*, **51**, 1396–1405.
- Johnson, E.A. & Gutsell, S.L. (1994) Fire frequency models, methods and interpretations. *Advances in Ecological Research*, **25**, 239–287.
- Johnson, E.A., Miyanishi, K. & Bridge, S.R.J. (2001) Wildfire regime in the Boreal Forest and the idea of suppression and fuel buildup. *Conservation Biology*, **15**, 1554–1557.
- Johnson, E. a & Wagner, C.E. Van. (1985) The theory and use of two fire history models. *Canadian Journal of Forest Research*, **15**, 214–220.
- Jolly, W.M., Cochrane, M.A., Freeborn, P.H., Holden, Z.A., Brown, T.J., Williamson, G.J. & Bowman, D.M.J.S. (2015) Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to

2013. *Nature communications*, **6**, 7537.
- Kauf, Z., Fangmeier, A., Rosavec, R. & Španjol, Ž. (2015) Seasonal and Local Differences in Leaf Litter Flammability of Six Mediterranean Tree Species. *Environmental Management*, **55**, 687–701.
- Keeley, J.E. (2009) Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 116.
- Keeley, J.E. & Keeley, S.C. (1981) Post-Fire Regeneration of Southern California Chaparral. *American Journal of Botany*, **68**, 524–530.
- Kitzberger, T. (1994) *Fire Regime Variation along a Northern Patagonian Forest-Steppe Ecotone: Stand and Landscape Response*. PhD Thesis. Dept of Geography. University of Colorado, Boulder.
- Kitzberger, T., Aráoz, E., Gowda, J.H., Mermoz, M. & Morales, J.M. (2012) Decreases in fire spread probability with forest age promotes alternative community states, reduced resilience to climate variability and large fire regime shifts. *Ecosystems*, **15**, 97–112.
- Kitzberger, T. & Grosfeld, J. (2016) *Diagnóstico de La Severidad de Fuego y Propuestas de Restauración y Manejo a Nivel Predial Para Áreas Afectadas Por El Incendio de Cholila de 2015*.
- Kitzberger, T., Perry, G.L.W., Paritsis, J., Gowda, J.H., Tepley, A.J., Holz, A. & Veblen, T.T. (2016) Fire–vegetation feedbacks and alternative states: common mechanisms of temperate forest vulnerability to fire in southern South America and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, **8643**, 1–26.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Heinemann, K. & 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. & Veblen, T.T. (2005b) Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range and Forage Science*, **22**, 85–91.
- Kitzberger, T. & Veblen, T.T. (2003) Influences of climate on fire in northern Patagonia, Argentina. *Fire and Climatic Change in the Temperate Ecosystems of the Western Americas*, pp. 296–321.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T. & 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.
- Landesmann, J.B., Gowda, J.H., Garibaldi, L.A. & Kitzberger, T. (2015) Survival, growth and vulnerability to drought in fire refuges: implications for the persistence of a fire-sensitive conifer in northern Patagonia. *Oecologia*, **179**, 1111–1122.
- Landesmann, J.B., Gowda, J.H., Kitzberger, T. & Michalet, R. (2016) Temporal shifts in the interaction between woody resprouters and an obligate seeder tree during a post-fire succession in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 1198–1208.
- Landesmann, J.B. & Morales, J.M. (2018) The importance of fire refugia in the recolonization of a fire-sensitive conifer in northern Patagonia. *Plant Ecology*.
- Lara, A., Bran, D., Rutherford, P., Pérez, A., Clayton, S., Montoy, C., Ayesa, J.A., Barrios, D., Gross, M. & Iglesias, G. (1999) Vegetación de la ecorregión de los bosques Valdivianos. WWF. Proyecto Binacional Chile-Argentina UACH-INTA-APN-FVSA. 1 mapa, 1:500.000. , 1–27.
- Lindenmayer, D.B., Hobbs, R.J., Likens, G.E., Krebs, C.J. & Banks, S.C. (2011) Newly discovered landscape traps produce regime shifts in wet forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 15887–15891.

- Lloret, F. (2004) Régimen de incendios y regeneración. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. (ed V. F), pp. 101–126. Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.
- Lloret, F. & Vilà, M. (2003) Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 387–398.
- Lusk, C.H. (2002) Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest. *Oecologia*, **132**, 188–196.
- Lusk, C.H. & del Pozo, A. (2002) Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates. *Austral Ecology*, **27**, 173–182.
- de Magalhães, R.M.Q. & Schwilk, D.W. (2012) Leaf traits and litter flammability: evidence for non-additive mixture effects in a temperate forest. *Journal of Ecology*, **100**, 1153–1163.
- Marlon, J.R., Bartlein, P.J., Carcaillet, C., Gavin, D.G., Harrison, S.P., Higuera, P.E., Joos, F., Power, M.J. & Prentice, I.C. (2009) Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia. *Nature Geoscience*, **2**, 307–307.
- Martin, R.E., Gordon, D.A., Gutierrez, M.E., Lee, D.S., Molina, D.M., Schroeder, R.A., Sapsis, D.B., Stephens, S.L. & Chambers, M. (1994) Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation. *Proceedings of the 12th conference on fire and forest meteorology*, pp. 130–137. Jekyll Island, GA.
- McAlpine, K.G. & Jesson, L.K. (2007) Biomass allocation, shade tolerance and seedling survival of the invasive species *Berberis darwinii* (Darwin's barberry). *New Zealand Journal of Ecology*, **31**, 1–12.
- McCarthy, M.A., Gill, A.M. & Bradstock, R.A. (2001) Theoretical fire-interval distributions. *International Journal of Wildland Fire*, **10**, 73–77.
- McCarthy, M.A., Gill, A.M. & Lindenmayer, D.B. (1999) Fire regimes in mountain ash forest: Evidence from forest age structure, extinction models and wildlife habitat. *Forest Ecology and Management*, **124**, 193–203.
- McWethy, D.B., Higuera, P.E., Whitlock, C., Veblen, T.T., Bowman, D.M.J.S., Cary, G.J., Haberle, S.G., Keane, R.E., Maxwell, B.D., McGlone, M.S., Perry, G.L.W., Wilmshurst, J.M., Holz, A. & Tepley, A.J. (2013) A conceptual framework for predicting temperate ecosystem sensitivity to human impacts on fire regimes. *Global Ecology and Biogeography*, **22**, 900–912.
- McWethy, D.B., Pauchard, A., García, R.A., Holz, A., González, M.E., Veblen, T.T., Stahl, J. & Currey, B. (2018) Landscape drivers of recent fire activity (2001–2017) in south-central Chile (ed B Bond-Lamberty). *PLOS ONE*, **13**, e0201195.
- McWethy, D.B., Whitlock, C., Wilmshurst, J.M., McGlone, M.S., Fromont, M., Li, X., Dieffenbacher-Krall, A., Hobbs, W.O., Fritz, S.C. & Cook, E.R. (2010) Rapid landscape transformation in South Island, New Zealand, following initial Polynesian settlement. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **107**, 21343–21348.
- Mermoz, M., Kitzberger, T. & Veblen, T.T. (2005) Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in patagonian forests and shrublands. *Ecology*, **86**, 2705–2715.
- Merrill, D.F. & Alexander, M.E. (1987) *Glossary of Forest Fire Management Terms*, 4th ed. Canadian Committee on Forest Fire Management, National Research Council of Canada, Ottawa, ON. Pub. NRCC No. 26516.
- Miller, G.H., Fogel, M.L., Magee, J.W., Gagan, M.K., Clarke, S.J. & Johnson, B.J. (2005) Ecosystem collapse in pleistocene Australia and a human role in megafaunal extinction. *Science*, **309**, 287–290.

- Minor, J., Falk, D. & Barron-Gafford, G. (2017) Fire Severity and Regeneration Strategy Influence Shrub Patch Size and Structure Following Disturbance. *Forests*, **8**, 221.
- Morales, J.M., Mermoz, M., Gowda, J.H. & Kitzberger, T. (2015) A stochastic fire spread model for north Patagonia based on fire occurrence maps. *Ecological Modelling*, **300**, 73–80.
- Moreno, F. (1897) Reconocimiento de la región andina de la República Argentina. Apuntes preliminares sobre una excursión a los Territorios de Neuquén, Rio Negro, Chubut y Santa Cruz. *Revista del Museo de la Plata*, **8**, 1–180.
- Moritz, M.A., Keeley, J.E., Johnson, E.A. & Schaffner, A.A. (2004) Testing a basic assumption of shrubland fire management: how important is fuel age? *Frontiers in Ecology and the Environment*, **2**, 67–72.
- Moritz, M.A., Moody, T.J., Miles, L.J., Smith, M.M. & de Valpine, P. (2009) The fire frequency analysis branch of the pyrostatistics tree: sampling decisions and censoring in fire interval data. *Environmental and Ecological Statistics*, **16**, 271–289.
- Moritz, M.A., Parisien, M.-A. & Batllori, E. (2012) Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere*.
- Mundo, I.A., El Mujtar, V.A., Perdomo, M.H., Gallo, L.A., Villalba, R. & Barrera, M.D. (2010) *Austrocedrus chilensis* growth decline in relation to drought events in northern Patagonia, Argentina. *Trees*, **24**, 561–570.
- Mutch, R.W. (1970) Wildland Fires and Ecosystems--A Hypothesis. *Ecology*, **51**, 1046–1051.
- National Fire Danger Rating System (NFDRS). (2006) *Van Nostrand's Scientific Encyclopedia*. John Wiley & Sons, Inc.
- Nolan, R.H., Resco de Dios, V., Boer, M.M., Caccamo, G., Goulden, M.L. & Bradstock, R.A. (2016) Predicting dead fine fuel moisture at regional scales using vapour pressure deficit from MODIS and gridded weather data. *Remote Sensing of Environment*, **174**, 100–108.
- Nuñez, M.A. & Raffaele, E. (2007) Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 827.
- O'Donnell, A.J., Boer, M.M., McCaw, W.L. & Grierson, P.F. (2011) Vegetation and landscape connectivity control wildfire intervals in unmanaged semi-arid shrublands and woodlands in Australia. *Journal of Biogeography*, **38**, 112–124.
- Odion, D.C., Moritz, M.A. & DellaSala, D.A. (2010) Alternative community states maintained by fire in the Klamath Mountains, USA. *Journal of Ecology*, **98**, 96–105.
- Oliveira, S.L.J., Pereira, J.M.C. & Carreiras, J.M.B. (2012) Fire frequency analysis in Portugal (1975–2005), using Landsat-based burnt area maps. *International Journal of Wildland Fire*, **21**, 48–60.
- Orellana, I. (2013) *Informe Final: Comunidades Vegetales y Ecosistemas Terrestres Del Parque Nacional Lago Puelo*.
- Paritsis, J., Holz, A., Veblen, T.T. & Kitzberger, T. (2013) Habitat distribution modeling reveals vegetation flammability and land use as drivers of wildfire in SW Patagonia. *Ecosphere*, **4**, 1:20.
- Paritsis, J., Landesmann, J.B., Kitzberger, T., Tiribelli, F., Sasal, Y., Quintero, C., Dimarco, R., Barrios-García, M.N., Iglesias, A., Diez, J., Sarasola, M. & Nuñez, M.A. (2018) Pine Plantations and Invasion Alter Fuel Structure and Potential Fire Behavior in a Patagonian Forest-Steppe Ecotone. *Forests*, **9**, 117.
- Paritsis, J., Veblen, T.T. & Holz, A. (2015) Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*,

26, 89–101.

- Parsons, D.J. & DeBenedetti, S.H. (1979) Impact of fire suppression on a mixed-conifer forest. *Forest Ecology and Management*, **2**, 21–33.
- Paula, S. & Ojeda, F. (2006) Resistance of three co-occurring resprouter *Erica* species to highly frequent disturbance. *Plant Ecology*, **183**, 329–336.
- Pausas, J.G. (1999a) Mediterranean vegetation dynamics: Modelling problems and functional types. *Plant Ecology*, **140**, 27–39.
- Pausas, J.G. (1999b) Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: A simulation approach. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 717–722.
- Pausas, J.G. (2015) Alternative fire-driven vegetation states. *Journal of Vegetation Science*, **26**, 4–6.
- Pausas, J.G., Alessio, G.A., Moreira, B. & Corcobado, G. (2012) Fires enhance flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytologist*, **193**, 18–23.
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D. a, Keeley, J.E. & Network, T.G. (Global C. of T.E.F. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, **85**, 1085–1100.
- Pausas, J.G. & Keeley, J.E. (2009) A Burning Story: The Role of Fire in the History of Life. *BioScience*, **59**, 593–601.
- Pausas, J.G. & Keeley, J.E. (2014) Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, **204**, 55–65.
- Pausas, J.G., Keeley, J.E. & Schwilk, D.W. (2017) Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology*, **105**, 289–297.
- Pausas, J.G. & Paula, S. (2012) Fuel shapes the fire-climate relationship: Evidence from Mediterranean ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **21**, 1074–1082.
- Pellizzaro, G., Duce, P., Ventura, A. & Zara, P. (2007) Seasonal variations of live moisture content and ignitability in shrubs of the Mediterranean Basin. *International Journal of Wildland Fire*, **16**, 633–641.
- Perry, G.L.W. & Enright, N.J. (2002) Humans, fire and landscape pattern: understanding a maquis-forest complex, Mont Do, New Caledonia, using a spatial “state-and-transition” model. *Journal of Biogeography*, **29**, 1143–1158.
- Perry, G.L.W., Wilmschurst, J.M., McGlone, M.S., McWethy, D.B. & Whitlock, C. (2012) Explaining fire-driven landscape transformation during the Initial Burning Period of New Zealand’s prehistory. *Global Change Biology*, **18**, 1609–1621.
- Perry, G.L.W., Wilmschurst, J.M., Ogden, J. & Enright, N.J. (2015) Exotic Mammals and Invasive Plants Alter Fire-Related Thresholds in Southern Temperate Forested Landscapes. *Ecosystems*, **18**, 1290–1305.
- Plummer, M. (2003) JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003)*, 20–22.
- Polakow, D.A. & Dunne, T.T. (1999) Modelling fire-return interval T: Stochasticity and censoring in the two-parameter Weibull model. *Ecological Modelling*, **121**, 79–102.
- Policelli, N., Picca, P. & Gómez Villafaña, I.E. (2018) Is prescribed fire a suitable management tool to reduce shrub encroachment in palm savannas? *Restoration Ecology*.
- Quantum GIS Development Team. (2012) Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.

- R Core Team. (2016) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raffaele, E., Nuñez, M.A., Eneström, J. & Blackhall, M. (2016) Fire as mediator of pine invasion: evidence from Patagonia, Argentina. *Biological Invasions*, **18**, 597–601.
- Raffaele, E., Nuñez, M.A. & Relva, M.A. (2015) Plantaciones de coníferas exóticas en Patagonia: Los riesgos de plantar sin un manejo adecuado. *Ecologia Austral*, **25**, 89–92.
- Raffaele, E., Veblen, T.T., Blackhall, M. & Tercero-Bucardo, N. (2011) Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, **22**, 59–71.
- Rego, F.C., Bunting, S.C. & da Silva, J.M. (1991) Changes in understory vegetation following prescribed fire in maritime pine forests. *Forest Ecology and Management*, **41**, 21–31.
- Resco de Dios, V., Fellows, A.W., Nolan, R.H., Boer, M.M., Bradstock, R.A., Domingo, F. & Goulden, M.L. (2015) A semi-mechanistic model for predicting the moisture content of fine litter. *Agricultural and Forest Meteorology*, **203**, 64–73.
- Romme, W.H. & Despain, D.G. (1989) Historical Perspective on the Yellowstone Fires of 1988. *BioScience*, **39**, 695–699.
- Rothermel, R.C. (1972) *A Mathematical Model for Predicting Fire Spread in Wildland Fuels. Intermountain Forest & Range Experiment Station, Forest Service, US Department of Agriculture.*
- Rothkugel, M. (1916) Los Bosques Patagónicos. Buenos Aires: Ministerio de Agricultura.
- Russell-Smith, J., Murphy, B., Meyer, C.P. (Mick), Cook, G.D., Maier, S., Edwards, A.C., Schatz, J. & Brocklehurst, P. (2009) Improving estimates of savanna burning emissions for greenhouse accounting in northern Australia: limitations, challenges, applications. *International Journal of Wildland Fire*, **18**, 1.
- Scheffer, M. & Carpenter, S.R. (2003) Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *Trends in Ecology & Evolution*, **18**, 648–656.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. & Walker, B. (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, **413**, 591–596.
- Schertzer, E., Staver, A.C. & Levin, S.A. (2015) Implications of the spatial dynamics of fire spread for the bistability of savanna and forest. *Journal of Mathematical Biology*, **70**, 329–341.
- Schimmel, J. & Granström, A. (1997) Fuel succession and fire behavior in the Swedish boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, **27**, 1207–1216.
- Schwilk, D.W. (2013) Flammability Is a Niche Construction Trait : Canopy Architecture Affects Fire Intensity. , **162**, 725–733.
- Schwilk, D.W. (2015) Dimensions of plant flammability. *New Phytologist*, **206**, 486–488.
- Simberloff, D., Nuñez, M.A., Ledgard, N.J., Pauchard, A., Richardson, D.M., Sarasola, M., Van Wilgen, B.W., Zalba, S.M., Zenni, R.D., Bustamante, R., Peña, E. & Ziller, S.R. (2010) Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology*, **35**, 489–504.
- Simberloff, D., Relva, M.A. & Nuñez, M.A. (2003) Introduced species and management of a Nothofagus/Austrocedrus forest. *Environmental Management*, **31**, 263–275.
- Smith, E.R. (1855) *The Araucanians*. New York: Harper.
- Smith, T.B. & Huston, M. (1989) A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities.

Vegetatio, **83**, 49–69.

- Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I. & Burton, P.J. (1993) Plant Functional Types. *Vegetation Dynamics & Global Change*, pp. 272–292. Springer US, Boston, MA.
- Suárez, M.L., Ghermandi, L. & Kitzberger, T. (2004) Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in Nothofagus- site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, **92**, 954–966.
- Suárez, M.L. & Kitzberger, T. (2008) Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **38**, 3002–3010.
- Taylor, C., McCarthy, M.A. & Lindenmayer, D.B. (2014) Nonlinear effects of stand age on fire severity. *Conservation Letters*, **7**, 355–370.
- Tepley, A.J., Thomann, E., Veblen, T.T., Perry, G.L.W., Holz, A., Paritsis, J., Kitzberger, T. & Anderson-Teixeira, K.J. (2018) Influences of fire-vegetation feedbacks and post-fire recovery rates on forest landscape vulnerability to altered fire regimes (ed E Lines). *Journal of Ecology*, 1–16.
- Tepley, A.J., Veblen, T.T., Perry, G.L.W., Stewart, G.H. & Naficy, C.E. (2016) Positive feedbacks to fire-driven deforestation following human colonization of the South Island of New Zealand. *Ecosystems*, **19**, 1325–1344.
- Tercero-Bucardo, N., Kitzberger, T., Veblen, T.T. & 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.
- Tiribelli, F., Kitzberger, T. & Morales, J.M. (2018) Changes in vegetation structure and fuel characteristics along post-fire succession promote alternative stable states and positive fire-vegetation feedbacks. *Journal of Vegetation Science*, 1:11.
- Turner, M.G., Baker, W.L., Peterson, C.J. & Peet, R.K. (1998) Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. *Ecosystems*, **1**, 511–523.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., Dale, V.H. & O'Neill, R. V. (1989) Predicting the Spread of Disturbance across Heterogeneous Landscapes. *Oikos*, **55**, 121.
- Vandvik, V., Heegaard, E., Måren, I.E. & 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. (1982) Growth Patterns of Chusquea Bamboos in the Understory of Chilean Nothofagus forests and Their Influences in Forest Dynamics. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **109**, 474.
- Veblen, T.T., Baker, W.L., Montenegro, G. & Swetnam, T.W. (2003a) *Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas*. Springer-Verlag, New York.
- Veblen, T.T., Burns, B.R., Kitzberger, T., Lara, A. & Villalba, R. (1995) The ecology of the conifers of southern South America. *Ecology of the Southern Conifers* (eds N.J. Enright & R.S. Hill), pp. 120–155. Melbourne University Press, Melbourne University Press.
- Veblen, T.T., Donoso, C., Schlegel, F.M. & Escobar, R.B. (1981) Forest Dynamics in South-Central Chile. *Journal of Biogeography*, **8**, 211–247.
- Veblen, T.T., Holz, A., Paritsis, J., Raffaele, E., Kitzberger, T. & Blackhall, M. (2011) Adapting to global environmental change in Patagonia: What role for disturbance ecology? *Austral Ecology*, **36**, 891–903.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T. & Lara, A. (1992a) Disturbance and forest dynamics along a transect

- from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 507–520.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T. & Raffaele, E. (2009) The historical range of variability of fires in the Andean–Patagonian Nothofagus forest region. *International Journal of Wildland Fire*, **17**, 724–741.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Raffaele, E. & Lorenz, D.C. (2003b) Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. *Fire and Climatic Change in the Temperate Ecosystems of the Western Americas*, pp. 265–295. Springer-Verlag, New York.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Raffaele, E., Mermoz, M., González, M.E., Sibold, J.S. & Holz, A. (2008) The historical range of variability of fires in the Andean–Patagonian Nothofagus forest region. *International Journal of Wildland Fire*, **17**, 724.
- Veblen, T.T. & Lorenz, D.C. (1987) Post-fire stand development of Austrocedrus-Nothofagus forests in northern Patagonia. *Vegetatio*, **71**, 113–126.
- Veblen, T.T. & Lorenz, D.C. (1988) Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of Northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*, **78**, 93–111.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C. & Kitzberger, T. (1992b) Ecological Impacts of Introduced Animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology*, **6**, 71–83.
- Vesk, P.A. & Westoby, M. (2004) Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology*, **92**, 310–320.
- Villalba, R., Masiokas, M., Kitzberger, T. & Boninsegna, J.. (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 U.M. Huber, H.K.M. Bugmann & M.A. Reasoner), pp. 157–168. Springer-Verlag, Dordrecht.
- Walker, B., Holling, C.S., Carpenter, S.R. & Kinzig, A. (2004) Resilience, Adaptability and Transformability in Social– ecological Systems Brian. *Ecology and Society* 9(2): 5, **9**, 5.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D. & Clarkson, B.D. (2010) The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, **98**, 725–736.
- Warton, D.I., Blanchet, F.G., O’Hara, R.B., Ovaskainen, O., Taskinen, S., Walker, S.C. & Hui, F.K.C. (2015) So Many Variables: Joint Modeling in Community Ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, **30**, 766–779.
- Watanabe, S. (2012) A Widely Applicable Bayesian Information Criterion. , **14**, 867–897.
- White, R. & Zipperer, W.C. (2010) Testing and classification of individual plants for fire behaviour: plant selection for the wildland–urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, **19**, 213–227.
- Whitlock, C., McWethy, D.B., Tepley, A.J., Veblen, T.T., Holz, A., McGlone, M.S., Perry, G.L.W., Wilmshurst, J.M. & Wood, S.W. (2015) Past and present vulnerability of closed-canopy temperate forests to altered fire regimes: a comparison of the Pacific Northwest, New Zealand, and Patagonia. *BioScience*, **65**, 151–163.
- Willis, B. (1914) El Norte de la Patagonia. Dirección de Parques Nacionales, Buenos Aires.
- Wilson, J.B. & Agnew, A.D.Q. (1992) Positive feedback switches in plant communities. *Advances in Ecological Research*, **23**, 263–336.
- Wood, S.W. & Bowman, D.M.J.S. (2012) Alternative stable states and the role of fire–vegetation–soil feedbacks in the temperate wilderness of southwest Tasmania. *Landscape Ecology*, **27**, 13–28.
- Wyse, S. V., Perry, G.L.W. & Curran, T.J. (2017) Shoot-Level Flammability of Species Mixtures is

Driven by the Most Flammable Species: Implications for Vegetation-Fire Feedbacks Favouring Invasive Species. *Ecosystems*, 1–15.

Apéndice 2.1 – Resumen de las distribuciones posteriores de los parámetros y variables latentes.

Modelos ajustados a partir de la matriz de presencia/ausencia de cada especie por sitio.

Matorrales y bosques juntos

Tabla 2.1.1 Resumen de la distribución posterior de los parámetros por especie presente en sitios de matorral y bosque para el modelo ajustado a partir de la presencia/ausencia de las especies por sitio sin co-variables. θ_1 y θ_2 cuantifican como cada especie j se relaciona con esas variables latentes, y β_0 controla por diferencias en abundancia entre especies.

Especie	Parámetros	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	β_0	0.194	-0.765 ; 1.124	0.656
<i>Alstroemeria aurea</i>	β_0	0.185	-0.754 ; 1.133	0.649
<i>Luma apiculata</i>	β_0	-3.396	-6.362 ; -0.983	1
<i>Gevuina avellana</i>	β_0	-3.947	-7.075 ; -1.334	1
<i>Berberis linearifolia</i>	β_0	-3.377	-6.548 ; -0.93	0.999
<i>Boquila trifoliata</i>	β_0	-2.442	-4.862 ; -0.347	0.997
<i>Berberis buxifolia</i>	β_0	0.032	-1.495 ; 1.493	0.518
<i>Chusquea culeou</i>	β_0	3.009	1.161 ; 5.514	1
<i>Gaultheria mucronata</i>	β_0	0.08	-0.886 ; 1.142	0.561
<i>Austrocedrus chilensis</i>	β_0	-0.539	-1.736 ; 0.565	0.825
<i>Nothofagus dombeyi</i>	β_0	1.274	-0.941 ; 3.737	0.88
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	β_0	-2.702	-5.406 ; -0.445	0.997
<i>Discaria chacaye</i>	β_0	-1.3	-2.873 ; 0.064	0.979
<i>Fragaria chiloensis</i>	β_0	-2.782	-5.564 ; -0.618	0.999
<i>Galium sp.</i>	β_0	-0.16	-1.559 ; 1.103	0.598
<i>Geranium magellanicum</i>	β_0	-1.689	-3.875 ; -0.07	0.99
<i>Gramineas</i>	β_0	0.694	-0.524 ; 1.874	0.867
<i>Blechnum penna-marina</i>	β_0	-0.263	-1.425 ; 0.902	0.679
<i>Schinus patagonicus</i>	β_0	1.379	0.372 ; 2.384	0.997
<i>Maytenus boaria</i>	β_0	-0.272	-1.266 ; 0.725	0.709
<i>Aristotelia chilensis</i>	β_0	-0.49	-2.67 ; 1.546	0.694
<i>Maytenus chubutensis</i>	β_0	-1.858	-4.52 ; 0.143	0.976
<i>Berberis darwinii</i>	β_0	-1.333	-3.329 ; 0.268	0.959
<i>Mutisia spinosa</i>	β_0	0.195	-0.806 ; 1.205	0.651
<i>Nothofagus antarctica</i>	β_0	-0.691	-3.189 ; 1.593	0.734
<i>Osmorhiza chilensis</i>	β_0	-0.428	-1.578 ; 0.636	0.782
<i>Lomatia hirsuta</i>	β_0	-0.256	-1.316 ; 0.822	0.692
<i>Ribes cucullatum</i>	β_0	-2.232	-4.371 ; -0.388	0.997
<i>Ribes magellanicum</i>	β_0	0.125	-0.833 ; 1.076	0.599
<i>Rumex acetosella</i>	β_0	-3.43	-6.221 ; -0.879	0.999
<i>Raukaua laetevirens</i>	β_0	-1.506	-3.18 ; -0.075	0.99
<i>Vicia nigricans</i>	β_1	0.485	-0.434 ; 1.447	0.841
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_1	0.537	0 ; 1.573	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_1	-0.129	-1.496 ; 1.635	0.57
<i>Luma apiculata</i>	θ_1	-0.673	-5.728 ; 5.158	0.575
<i>Gevuina avellana</i>	θ_1	-0.824	-6.015 ; 5.823	0.584
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_1	2.962	-4.062 ; 7.765	0.817
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_1	-1.476	-5.769 ; 5.068	0.669

<i>Berberis buxifolia</i>	θ_1	0.344	-3.836 ; 4.405	0.553
<i>Chusquea culeou</i>	θ_1	2.886	-4.425 ; 7.249	0.811
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_1	0.887	-0.955 ; 2.604	0.851
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_1	-0.101	-2.242 ; 2.711	0.526
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_1	0.215	-7.241 ; 8.341	0.52
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_1	0.573	-5.282 ; 6.1	0.568
<i>Discaria chacaye</i>	θ_1	0.25	-2.145 ; 2.554	0.585
<i>Fragaria chiloensis</i>	θ_1	1.456	-3.749 ; 5.66	0.7
<i>Galium sp.</i>	θ_1	-1.356	-4.261 ; 3.291	0.772
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_1	-1.382	-4.849 ; 3.525	0.768
<i>Gramineas</i>	θ_1	-0.356	-2.882 ; 2.444	0.59
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_1	0.004	-2.503 ; 2.864	0.502
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_1	0.733	-0.91 ; 2.269	0.814
<i>Maytenus boaria</i>	θ_1	-0.114	-1.627 ; 1.454	0.561
<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_1	-2.421	-7.661 ; 6.986	0.706
<i>Maytenus chubutensis</i>	θ_1	3.12	-4.45 ; 7.748	0.802
<i>Berberis darwinii</i>	θ_1	2.214	-2.652 ; 5.674	0.831
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_1	-0.332	-2.06 ; 1.533	0.646
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_1	0.135	-7.304 ; 7.725	0.512
<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_1	0.629	-1.457 ; 2.493	0.725
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_1	-0.411	-2.323 ; 2.187	0.623
<i>Ribes cucullatum</i>	θ_1	-0.597	-3.808 ; 3.128	0.621
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_1	0.564	-0.677 ; 1.833	0.829
<i>Rumex acetosella</i>	θ_1	-1.781	-7.203 ; 4.672	0.693
<i>Raukava laetevirens</i>	θ_1	0.149	-2.34 ; 2.881	0.539
<i>Vicia nigricans</i>	θ_1	-0.015	-1.334 ; 1.388	0.51
<hr/>				
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_2	0	0 ; 0	0
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_2	0.412	0 ; 1.317	1
<i>Luma apiculata</i>	θ_2	2.652	-3.728 ; 6.597	0.803
<i>Gevuina avellana</i>	θ_2	3.161	-4.401 ; 7.224	0.808
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_2	1.962	-6.047 ; 7.184	0.689
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_2	2.285	-3.054 ; 6.464	0.796
<i>Berberis buxifolia</i>	θ_2	-2.161	-5.091 ; 3.298	0.802
<i>Chusquea culeou</i>	θ_2	-0.29	-5.184 ; 4.81	0.548
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_2	0.323	-1.43 ; 1.917	0.649
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_2	1.414	-1.798 ; 3.023	0.828
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_2	4.836	-6.568 ; 9.985	0.818
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_2	3.607	-4.948 ; 7.979	0.811
<i>Discaria chacaye</i>	θ_2	-0.632	-2.668 ; 1.909	0.729
<i>Fragaria chiloensis</i>	θ_2	-1.468	-4.975 ; 2.918	0.773
<i>Galium sp.</i>	θ_2	0.537	-2.477 ; 3.342	0.653
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_2	0.452	-2.964 ; 3.76	0.615
<i>Gramineas</i>	θ_2	-1.206	-3.165 ; 2.717	0.757
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_2	1.618	-2.035 ; 3.501	0.826
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_2	0.034	-1.21 ; 1.457	0.524
<i>Maytenus boaria</i>	θ_2	0.135	-1.305 ; 1.411	0.587
<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_2	2.977	-4.061 ; 8.635	0.803
<i>Maytenus chubutensis</i>	θ_2	-0.629	-5.511 ; 4.473	0.601
<i>Berberis darwini</i>	θ_2	1.016	-3.775 ; 4.705	0.661

<i>Mutisia spinosa</i>	θ_2	-0.083	-1.742 ; 1.724	0.541
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_2	-4.571	-9.427 ; 6.875	0.808
<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_2	1.256	-1.853 ; 2.799	0.807
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_2	0.851	-1.285 ; 2.36	0.785
<i>Ribes cucullatum</i>	θ_2	-1.732	-4.573 ; 3.591	0.769
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_2	0.317	-0.944 ; 1.461	0.709
<i>Rumex acetosella</i>	θ_2	-3.353	-7.917 ; 6.696	0.763
<i>Raukava laetevirens</i>	θ_2	1.381	-2.259 ; 3.488	0.81
<i>Vicia nigricans</i>	θ_2	0.109	-1.002 ; 1.223	0.587

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En **negrita** valores de $f > 0.95$.

Matorral

Tabla 2.1.2 Resumen de la distribución posterior de los parámetros por especie presente en sitios de matorral para el modelo ajustado a partir de la presencia/ausencia de las especies por sitio sin co-variables. θ_1 y θ_2 cuantifican como cada especie j se relaciona con esas variables latentes, y β_0 controla por diferencias en abundancia entre especies.

Especie	Parámetro	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	β_0	-0.827	-2.179 ; 0.652	0.878
<i>Alstroemeria aurea</i>	β_0	-2.028	-4.185 ; -0.086	0.99
<i>Berberis buxifolia</i>	β_0	2.923	0.565 ; 5.991	0.998
<i>Chusquea culeou</i>	β_0	3.553	0.856 ; 6.673	0.997
<i>Gaultheria mucronata</i>	β_0	-1.59	-3.932 ; 0.43	0.955
<i>Discaria chacaye</i>	β_0	-2.28	-5.054 ; 0.095	0.975
<i>Fragaria chiloensis</i>	β_0	-1.926	-4.218 ; 0.015	0.981
<i>Graminea</i>	β_0	3.29	0.332 ; 6.638	0.988
<i>Schinus patagonicus</i>	β_0	1.46	-0.697 ; 3.872	0.932
<i>Maitenus boaria</i>	β_0	-2.03	-4.693 ; 0.369	0.968
<i>Maitenus chubutensis</i>	β_0	-1.383	-3.338 ; 0.369	0.951
<i>Mutisia spinosa</i>	β_0	-0.335	-1.865 ; 1.293	0.669
<i>Nothofagus antarctica</i>	β_0	4.308	1.704 ; 7.459	1
<i>Ribes cucullatum</i>	β_0	-1.179	-3.162 ; 0.745	0.891
<i>Ribes magellanicum</i>	β_0	-1.408	-3.29 ; 0.281	0.959
<i>Rumex acetosella</i>	β_0	-0.598	-2.84 ; 1.354	0.731
<i>Vicia nigricans</i>	β_0	-0.713	-2.232 ; 0.871	0.823
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_1	0.761	0 ; 2.307	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_1	-0.067	-4.071 ; 4.167	0.512
<i>Berberis buxifolia</i>	θ_1	-0.809	-5.214 ; 3.973	0.657
<i>Chusquea culeou</i>	θ_1	2.415	-3.091 ; 7.113	0.814
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_1	1.982	-1.926 ; 6.139	0.866
<i>Discaria chacaye</i>	θ_1	-0.486	-6.42 ; 6.269	0.551
<i>Fragaria chiloensis</i>	θ_1	1.827	-1.736 ; 5.781	0.856
<i>Graminea</i>	θ_1	3.236	-4.371 ; 8.458	0.812
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_1	-0.508	-5.033 ; 4.09	0.596
<i>Maitenus boaria</i>	θ_1	-2.261	-7.009 ; 2.679	0.852
<i>Maitenus chubutensis</i>	θ_1	1.415	-1.746 ; 5.021	0.833
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_1	-0.421	-2.862 ; 2.542	0.626
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_1	-0.872	-4.653 ; 2.472	0.702

<i>Ribes cucullatum</i>	θ_1	-1.4	-5.041 ; 2.862	0.768
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_1	0.706	-2.83 ; 4.183	0.659
<i>Rumex acetosella</i>	θ_1	-1.477	-5.809 ; 3.855	0.716
<i>Vicia nigricans</i>	θ_1	0.098	-2.573 ; 3.084	0.531
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_2	0	0 ; 0	0
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_2	1.657	0 ; 4.442	1
<i>Berberis buxifolia</i>	θ_2	1.323	-2.445 ; 5.569	0.776
<i>Chusquea culeou</i>	θ_2	1.918	-4.545 ; 6.67	0.726
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_2	0.974	-3.656 ; 5.806	0.668
<i>Discaria chacaye</i>	θ_2	2.956	-1.764 ; 7.71	0.905
<i>Fragaria chiloensis</i>	θ_2	0.945	-3.794 ; 4.99	0.675
<i>Graminea</i>	θ_2	-2.231	-7.735 ; 4.387	0.73
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_2	1.472	-1.745 ; 5.739	0.835
<i>Maitenus boaria</i>	θ_2	0.042	-5.704 ; 6.045	0.505
<i>Maitenus chubutensis</i>	θ_2	0.484	-3.372 ; 4.093	0.612
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_2	-0.829	-3.263 ; 2.107	0.728
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_2	-0.16	-4.122 ; 3.938	0.536
<i>Ribes cucullatum</i>	θ_2	-1.249	-5.261 ; 3.585	0.689
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_2	-0.986	-4.103 ; 2.006	0.777
<i>Rumex acetosella</i>	θ_2	-1.752	-5.92 ; 4.3	0.742
<i>Vicia nigricans</i>	θ_2	-0.896	-3.252 ; 1.505	0.788

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Tabla 2.1.3 Resumen de la distribución posterior de las variables latentes por sitio de matorral para el modelo ajustado a partir de la presencia/ausencia de las especies por sitio con co-variables.

Especie	Covariable	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	Longitud	0.284	-3.302 ; 3.819	0.565
<i>Alstroemeria aurea</i>	Longitud	0.708	-2.565 ; 4.453	0.663
<i>Berberis buxifolia</i>	Longitud	-1.77	-5.392 ; 1.539	0.852
<i>Chusquea culeou</i>	Longitud	1.797	-2.03 ; 6.04	0.819
<i>Gaultheria mucronata</i>	Longitud	-1.922	-5.686 ; 1.589	0.867
<i>Discaria chacaye</i>	Longitud	0.385	-2.288 ; 3.587	0.627
<i>Fragaria chiloensis</i>	Longitud	-4.38	-8.418 ; 0.058	0.982
<i>Graminea</i>	Longitud	-1.676	-5.738 ; 2.902	0.782
<i>Schinus patagonicus</i>	Longitud	-1.691	-5.731 ; 2.082	0.813
<i>Maitenus boaria</i>	Longitud	1.383	-3.204 ; 5.867	0.727
<i>Maitenus chubutensis</i>	Longitud	-1.495	-5.091 ; 2.253	0.793
<i>Mutisia spinosa</i>	Longitud	3.206	-0.505 ; 7.267	0.952
<i>Nothofagus antarctica</i>	Longitud	-2.364	-6.897 ; 1.497	0.873
<i>Ribes cucullatum</i>	Longitud	-0.006	-3.491 ; 3.69	0.502
<i>Ribes magellanicum</i>	Longitud	0.164	-2.897 ; 3.045	0.55
<i>Rumex acetosella</i>	Longitud	-1.716	-5.323 ; 1.18	0.874
<i>Vicia nigricans</i>	Longitud	-4.355	-7.997 ; -0.996	0.996
<i>Acaena pinnatifida</i>	Latitud	-2.796	-6.346 ; 0.142	0.977
<i>Alstroemeria aurea</i>	Latitud	-1.645	-4.534 ; 0.698	0.915
<i>Berberis buxifolia</i>	Latitud	-0.877	-3.928 ; 2.17	0.718
<i>Chusquea culeou</i>	Latitud	0.372	-3.214 ; 3.899	0.584

<i>Gaultheria mucronata</i>	Latitud	2.169	-0.834 ; 5.232	0.945
<i>Discaria chacaye</i>	Latitud	0.148	-2.102 ; 2.605	0.562
<i>Fragaria chiloensis</i>	Latitud	2.127	-1.238 ; 5.425	0.892
Graminea	Latitud	3.513	0.234 ; 7.057	0.98
Schinus patagonicus	Latitud	-3.244	-7.02 ; -0.107	0.98
Maitenus boaria	Latitud	-3.53	-7.166 ; -0.108	0.979
<i>Maitenus chubutensis</i>	Latitud	1.55	-1.243 ; 4.901	0.883
<i>Mutisia spinosa</i>	Latitud	-1.675	-4.884 ; 1.632	0.858
<i>Nothofagus antarctica</i>	Latitud	-0.953	-5.021 ; 2.678	0.686
<i>Ribes cucullatum</i>	Latitud	0.21	-2.491 ; 3.551	0.56
<i>Ribes magellanicum</i>	Latitud	0.626	-1.748 ; 3.448	0.729
<i>Rumex acetosella</i>	Latitud	-1.316	-4.277 ; 0.955	0.891
<i>Vicia nigricans</i>	Latitud	1.538	-1.182 ; 4.289	0.887
<hr/>				
<i>Acaena pinnatifida</i>	Altitud	1.198	-1.683 ; 4.512	0.787
Alstroemeria aurea	Altitud	2.12	-0.213 ; 4.826	0.977
Berberis buxifolia	Altitud	3.554	0.175 ; 7.21	0.985
<i>Chusquea culeou</i>	Altitud	-1.638	-5.209 ; 2.238	0.814
<i>Gaultheria mucronata</i>	Altitud	0.771	-2.348 ; 3.916	0.697
<i>Discaria chacaye</i>	Altitud	-0.767	-3.637 ; 1.146	0.793
<i>Fragaria chiloensis</i>	Altitud	0.626	-2.664 ; 3.491	0.651
Graminea	Altitud	-2.837	-6.293 ; 0.145	0.976
Schinus patagonicus	Altitud	3.947	0.643 ; 7.391	0.993
<i>Maitenus boaria</i>	Altitud	1.156	-2.22 ; 4.799	0.745
<i>Maitenus chubutensis</i>	Altitud	-0.804	-3.984 ; 1.652	0.737
<i>Mutisia spinosa</i>	Altitud	-1.454	-4.564 ; 1.528	0.855
<i>Nothofagus antarctica</i>	Altitud	1.389	-2.201 ; 4.853	0.793
<i>Ribes cucullatum</i>	Altitud	-0.147	-2.944 ; 2.52	0.55
<i>Ribes magellanicum</i>	Altitud	-0.123	-2.459 ; 2.026	0.558
<i>Rumex acetosella</i>	Altitud	1.672	-0.752 ; 4.422	0.927
<i>Vicia nigricans</i>	Altitud	1.656	-1.066 ; 4.476	0.903
<hr/>				
<i>Acaena pinnatifida</i>	TDI	1.886	-0.499 ; 5.317	0.946
Alstroemeria aurea	TDI	-2.606	-6.134 ; 0.277	0.972
Berberis buxifolia	TDI	3.265	0.142 ; 7.212	0.984
<i>Chusquea culeou</i>	TDI	2.366	-1.152 ; 6.317	0.914
<i>Gaultheria mucronata</i>	TDI	0.766	-1.269 ; 3.386	0.79
<i>Discaria chacaye</i>	TDI	-0.13	-1.845 ; 1.377	0.593
<i>Fragaria chiloensis</i>	TDI	0.28	-2.115 ; 2.875	0.598
<i>Graminea</i>	TDI	-0.576	-3.223 ; 1.843	0.7
<i>Schinus patagonicus</i>	TDI	1.387	-0.963 ; 3.997	0.888
Maitenus boaria	TDI	3.043	0.408 ; 6.12	0.994
Maitenus chubutensis	TDI	1.572	-0.3 ; 4.406	0.964
<i>Mutisia spinosa</i>	TDI	0.253	-2.194 ; 2.899	0.595
<i>Nothofagus antarctica</i>	TDI	1.398	-1.787 ; 5.357	0.802
<i>Ribes cucullatum</i>	TDI	0.509	-1.603 ; 2.899	0.731
<i>Ribes magellanicum</i>	TDI	-0.044	-1.604 ; 1.625	0.531
Rumex acetosella	TDI	-1.613	-4.213 ; 0.421	0.956

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Bosque

Tabla 2.1.4 Resumen de la distribución posterior de los parámetros por especie presente en sitios de bosque para el modelo ajustado a partir de la presencia/ausencia de las especies por sitio sin co-variables. θ_1 y θ_2 cuantifican como cada especie j se relaciona con esas variables latentes, y β_0 controla por diferencias en abundancia entre especies.

Especie	Parámetro	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	β_0	-0.42	-1.74 ; 0.809	0.745
<i>Alstroemeria aurea</i>	β_0	-0.04	-2.018 ; 1.946	0.516
<i>Luma apiculata</i>	β_0	-1.62	-3.853 ; 0.473	0.948
<i>Gevuina avellana</i>	β_0	-1.988	-4.712 ; 0.428	0.961
<i>Berberis linearifolia</i>	β_0	-2.676	-5.997 ; -0.083	0.983
<i>Boquila trifoliata</i>	β_0	-0.941	-3.418 ; 1.113	0.822
<i>Chusquea culeou</i>	β_0	2.36	-0.175 ; 5.352	0.973
<i>Gaultheria mucronata</i>	β_0	-0.663	-2.669 ; 1.031	0.778
<i>Austrocedrus chilensis</i>	β_0	0.068	-1.222 ; 1.405	0.54
<i>Nothofagus dombeyi</i>	β_0	5.353	2.235 ; 9.099	1
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	β_0	-0.33	-2.248 ; 1.472	0.647
<i>Galium sp</i>	β_0	-0.087	-2.379 ; 2.147	0.532
<i>Geranium magellanicum</i>	β_0	-2.078	-4.702 ; 0.147	0.978
<i>Gramineas</i>	β_0	-1.722	-4.513 ; 0.6	0.934
<i>Blechnum penna-marina</i>	β_0	0.622	-0.816 ; 2.122	0.811
<i>Schinus patagonicus</i>	β_0	0.652	-0.63 ; 1.984	0.839
<i>Maytenus boaria</i>	β_0	-0.896	-2.213 ; 0.419	0.911
<i>Aristotelia chilensis</i>	β_0	2.052	-0.224 ; 4.895	0.967
<i>Berberis darwinii</i>	β_0	-1.461	-3.984 ; 0.737	0.921
<i>Mutisia spinosa</i>	β_0	-0.669	-2.079 ; 0.627	0.846
<i>Osmorhiza chilensis</i>	β_0	0.109	-1.095 ; 1.335	0.568
<i>Lomatia hirsuta</i>	β_0	-0.203	-1.903 ; 1.274	0.604
<i>Ribes magellanicum</i>	β_0	-0.263	-1.689 ; 1.198	0.641
<i>Raukava laetevirens</i>	β_0	-0.812	-2.307 ; 0.462	0.892
<i>Vicia nigricans</i>	β_0	-0.138	-2.51 ; 2.258	0.554
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_1	0.813	0 ; 2.263	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_1	1.545	-4.339 ; 6.234	0.709
<i>Luma apiculata</i>	θ_1	-2.475	-6.855 ; 2.799	0.865
<i>Gevuina avellana</i>	θ_1	-3.246	-8.504 ; 2.848	0.879
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_1	2.618	-3.407 ; 7.724	0.797
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_1	-2.59	-7.093 ; 2.025	0.903
<i>Chusquea culeou</i>	θ_1	3.446	-1.654 ; 8.362	0.906
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_1	0.011	-4.383 ; 4.351	0.502
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_1	-0.543	-2.627 ; 1.536	0.724
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_1	0.364	-3.498 ; 4.187	0.583
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_1	-1.743	-5.974 ; 3.753	0.774
<i>Galium sp</i>	θ_1	-0.262	-6.564 ; 5.694	0.533
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_1	0.359	-5.599 ; 5.393	0.548
<i>Gramineas</i>	θ_1	1.124	-6.41 ; 6.96	0.611
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_1	-0.935	-3.448 ; 1.672	0.808
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_1	0.868	-0.84 ; 2.774	0.847
<i>Maytenus boaria</i>	θ_1	0.275	-1.687 ; 2.069	0.622

<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_1	-2.232	-6.927 ; 2.649	0.832
<i>Berberis darwinii</i>	θ_1	2.569	-1.233 ; 6.595	0.903
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_1	-0.124	-2.134 ; 1.86	0.55
<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_1	0.505	-1.097 ; 2.008	0.744
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_1	-1.252	-4.893 ; 2.049	0.81
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_1	1.264	-0.697 ; 3.486	0.902
<i>Raukava laetevirens</i>	θ_1	-0.232	-2.475 ; 2.099	0.589
<i>Vicia nigricans</i>	θ_1	2.45	-5.247 ; 7.968	0.745
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_2	0	0 ; 0	0
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_2	2.258	0 ; 5.656	1
<i>Luma apiculata</i>	θ_2	-0.892	-5.946 ; 4.236	0.63
<i>Gevuina avellana</i>	θ_2	-0.958	-6.904 ; 5.217	0.607
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_2	-3.245	-8.005 ; 4.5	0.819
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_2	0.319	-5.746 ; 5.723	0.539
<i>Chusquea culeou</i>	θ_2	-2.625	-8.009 ; 5.35	0.749
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_2	-2.191	-5.708 ; 0.977	0.925
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_2	0.163	-2.256 ; 2.428	0.556
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_2	-0.475	-4.025 ; 3.283	0.613
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_2	-1.66	-5.928 ; 2.316	0.808
<i>Galium sp</i>	θ_2	3.37	-1.937 ; 8.535	0.907
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_2	2.633	-1.738 ; 7.113	0.91
<i>Gramineas</i>	θ_2	3.438	-1.38 ; 7.994	0.938
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_2	-0.117	-3.078 ; 2.715	0.531
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_2	-0.28	-1.984 ; 1.731	0.63
<i>Maytenus boaria</i>	θ_2	0.4	-1.227 ; 2.034	0.697
<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_2	2.365	-4.889 ; 7.341	0.75
<i>Berberis darwinii</i>	θ_2	-1.899	-5.923 ; 3.969	0.76
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_2	0.449	-1.647 ; 2.525	0.679
<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_2	-0.299	-1.781 ; 1.069	0.675
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_2	-0.554	-4.129 ; 2.882	0.632
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_2	-0.512	-2.571 ; 1.941	0.68
<i>Raukava laetevirens</i>	θ_2	-0.584	-2.719 ; 1.41	0.732
<i>Vicia nigricans</i>	θ_2	2.785	-1.259 ; 7.823	0.918

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Tabla 2.1.5. Efecto de las co-variables en la presencia/ausencia de las especies presentes en sitios de bosque.

Especie	Covariable	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	Longitud	-0.525	-2.862 ; 1.527	0.72
<i>Alstroemeria aurea</i>	Longitud	5.092	1.566 ; 9.233	0.998
<i>Luma apiculata</i>	Longitud	-1.919	-5.671 ; 1.335	0.89
<i>Gevuina avellana</i>	Longitud	-0.009	-2.976 ; 2.731	0.503
<i>Berberis linearifolia</i>	Longitud	-1.566	-4.799 ; 0.999	0.885
<i>Boquila trifoliata</i>	Longitud	-0.812	-3.547 ; 1.521	0.757
<i>Chusquea culeou</i>	Longitud	-1.537	-4.349 ; 0.886	0.909
<i>Gaultheria mucronata</i>	Longitud	-2.696	-5.57 ; -0.361	0.995
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Longitud	2.408	-0.417 ; 5.621	0.958
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Longitud	-0.32	-3.482 ; 3.178	0.578

<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Longitud	-4.201	-7.976 ; -0.912	0.996
<i>Galium sp</i>	Longitud	2.876	0.072 ; 5.705	0.987
<i>Geranium magellanicum</i>	Longitud	2.207	-0.147 ; 5.129	0.968
Gramineas	Longitud	3.436	0.332 ; 7.05	0.992
<i>Blechnum penna-marina</i>	Longitud	-0.065	-3.098 ; 2.876	0.518
<i>Schinus patagonicus</i>	Longitud	2.623	-0.207 ; 5.999	0.972
<i>Maytenus boaria</i>	Longitud	3.417	0.893 ; 6.723	0.999
<i>Aristotelia chilensis</i>	Longitud	1.28	-1.163 ; 3.953	0.882
<i>Berberis darwinii</i>	Longitud	-1.859	-5.213 ; 1.104	0.908
<i>Mutisia spinosa</i>	Longitud	1.587	-0.446 ; 4.225	0.94
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Longitud	-0.711	-3.402 ; 1.906	0.726
<i>Lomatia hirsuta</i>	Longitud	-0.855	-3.01 ; 1.034	0.836
<i>Ribes magellanicum</i>	Longitud	-0.859	-2.352 ; 0.487	0.918
<i>Raukaua laetevirens</i>	Longitud	-1.288	-4.117 ; 1.312	0.864
<i>Vicia nigricans</i>	Longitud	0.424	-2.112 ; 2.999	0.641
<i>Acaena pinnatifida</i>	Latitud	-0.111	-3.206 ; 3.254	0.529
<i>Alstroemeria aurea</i>	Latitud	-1.367	-5.861 ; 3.149	0.721
<i>Luma apiculata</i>	Latitud	-2.679	-6.96 ; 0.994	0.918
<i>Gevuina avellana</i>	Latitud	0.201	-3.824 ; 4.004	0.542
<i>Berberis linearifolia</i>	Latitud	-0.347	-3.575 ; 2.887	0.589
<i>Boquila trifoliata</i>	Latitud	0.295	-3.504 ; 3.678	0.569
<i>Chusquea culeou</i>	Latitud	0.921	-2.818 ; 4.7	0.692
<i>Gaultheria mucronata</i>	Latitud	3.371	0.723 ; 6.404	0.999
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Latitud	-1.849	-5.995 ; 1.973	0.838
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Latitud	-0.142	-4.235 ; 3.933	0.528
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Latitud	-0.716	-4.776 ; 2.561	0.655
<i>Galium sp</i>	Latitud	-4.531	-8.535 ; -1.092	0.996
<i>Geranium magellanicum</i>	Latitud	-1.063	-5.447 ; 2.749	0.705
<i>Gramineas</i>	Latitud	-0.951	-5.576 ; 3.304	0.667
<i>Blechnum penna-marina</i>	Latitud	-4.735	-9.45 ; -0.574	0.99
<i>Schinus patagonicus</i>	Latitud	0.781	-3.034 ; 4.765	0.656
<i>Maytenus boaria</i>	Latitud	-0.216	-4.473 ; 3.891	0.538
<i>Aristotelia chilensis</i>	Latitud	-0.39	-3.841 ; 2.018	0.615
<i>Berberis darwinii</i>	Latitud	0.765	-2.649 ; 4.885	0.664
<i>Mutisia spinosa</i>	Latitud	-2.111	-5.579 ; 0.813	0.924
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Latitud	-0.262	-4.176 ; 3.198	0.559
<i>Lomatia hirsuta</i>	Latitud	2.993	0.51 ; 5.885	0.993
<i>Ribes magellanicum</i>	Latitud	-2.334	-5.166 ; -0.009	0.978
<i>Raukaua laetevirens</i>	Latitud	-0.667	-4.084 ; 2.391	0.677
<i>Vicia nigricans</i>	Latitud	-3.728	-7.274 ; -0.586	0.992
<i>Acaena pinnatifida</i>	Altitud	0.247	-2.939 ; 3.27	0.569
<i>Alstroemeria aurea</i>	Altitud	-0.159	-3.807 ; 3.386	0.536
<i>Luma apiculata</i>	Altitud	-1.089	-4.92 ; 2.565	0.721
<i>Gevuina avellana</i>	Altitud	-4.652	-8.449 ; -1.2	0.997
<i>Berberis linearifolia</i>	Altitud	1.796	-1.741 ; 5.65	0.846
<i>Boquila trifoliata</i>	Altitud	-5.886	-9.86 ; -2.235	1
<i>Chusquea culeou</i>	Altitud	2.899	-0.06 ; 6.225	0.976
<i>Gaultheria mucronata</i>	Altitud	-3.089	-5.818 ; -0.459	0.997
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Altitud	-1.956	-5.883 ; 1.407	0.869

<i>Nothofagus dombeyi</i>	Altitud	0.406	-4.034 ; 4.529	0.574
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Altitud	-1.857	-5.739 ; 1.591	0.854
<i>Galium sp</i>	Altitud	0.371	-2.967 ; 3.051	0.605
<i>Geranium magellanicum</i>	Altitud	-1.242	-4.765 ; 1.915	0.779
<i>Gramineas</i>	Altitud	-1.054	-4.701 ; 2.546	0.726
<i>Blechnum penna-marina</i>	Altitud	-2.996	-7.782 ; 1.04	0.919
<i>Schinus patagonicus</i>	Altitud	0.926	-2.715 ; 4.557	0.696
<i>Maytenus boaria</i>	Altitud	-0.298	-3.789 ; 3.126	0.572
<i>Aristolelia chilensis</i>	Altitud	-2.673	-6.652 ; 0.803	0.937
<i>Berberis darwinii</i>	Altitud	3.255	-0.72 ; 7.485	0.948
<i>Mutisia spinosa</i>	Altitud	1.069	-1.834 ; 4.298	0.774
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Altitud	-2.203	-5.826 ; 0.985	0.917
<i>Lomatia hirsuta</i>	Altitud	-4.927	-8.098 ; -2.074	1
<i>Ribes magellanicum</i>	Altitud	3.96	1.197 ; 7.248	0.999
<i>Raukaua laetevirens</i>	Altitud	1.221	-1.977 ; 4.584	0.794
<i>Vicia nigricans</i>	Altitud	3.264	0.089 ; 6.911	0.978
<i>Acaena pinnatifida</i>	TDI	-2.41	-5.465 ; 0.013	0.987
<i>Alstroemeria aurea</i>	TDI	-1.457	-4.782 ; 1.214	0.859
<i>Luma apiculata</i>	TDI	-0.264	-3.8 ; 2.952	0.564
<i>Gevuina avellana</i>	TDI	0.995	-2.306 ; 4.088	0.739
<i>Berberis linearifolia</i>	TDI	5.041	1.769 ; 8.88	1
<i>Boquila trifoliata</i>	TDI	-0.179	-3.789 ; 3.173	0.539
<i>Chusquea culeou</i>	TDI	2.937	-0.583 ; 6.646	0.96
<i>Gaultheria mucronata</i>	TDI	1.255	-0.12 ; 3.08	0.975
<i>Austrocedrus chilensis</i>	TDI	-1.368	-4.532 ; 1.231	0.852
<i>Nothofagus dombeyi</i>	TDI	-0.006	-3.234 ; 3.549	0.499
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	TDI	0.701	-1.957 ; 3.465	0.714
<i>Galium sp</i>	TDI	-0.686	-3.574 ; 1.752	0.715
<i>Geranium magellanicum</i>	TDI	-3.854	-7.646 ; -0.355	0.987
<i>Gramineas</i>	TDI	-2.017	-5.764 ; 1.274	0.885
<i>Blechnum penna-marina</i>	TDI	1.509	-1.312 ; 4.452	0.87
<i>Schinus patagonicus</i>	TDI	0.093	-2.961 ; 3.035	0.526
<i>Maytenus boaria</i>	TDI	0.014	-2.565 ; 2.233	0.494
<i>Aristolelia chilensis</i>	TDI	-3.452	-7.253 ; -0.649	0.999
<i>Berberis darwini</i>	TDI	0.254	-3.24 ; 3.565	0.563
<i>Mutisia spinosa</i>	TDI	-2.972	-6.702 ; 0.207	0.979
<i>Osmorhiza chilensis</i>	TDI	1.731	-1.006 ; 4.957	0.904
<i>Lomatia hirsuta</i>	TDI	-1.999	-5.131 ; 0.473	0.955
<i>Ribes magellanicum</i>	TDI	-1.093	-3.561 ; 0.646	0.916
<i>Raukaua laetevirens</i>	TDI	-1.653	-4.909 ; 1.216	0.893
<i>Vicia nigricans</i>	TDI	-2.955	-6.462 ; -0.15	0.987

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Modelos ajustados a partir de la matriz de abundancia de cada especie por sitio.

Matorrales y bosques juntos

Tabla 2.1.6 Resumen de la distribución posterior de los parámetros por especie presente en sitios de matorral y bosque para el modelo ajustado a partir de la abundancia de las especies por sitio sin co-variables. θ_1 y θ_2 cuantifican como cada especie j se relaciona con esas variables latentes, y β_0 controla por diferencias en abundancia entre especies.

Especie	Parámetros	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	β_0	0.344	-0.87 ; 1.628	0.72
<i>Alstroemeria aurea</i>	β_0	0.712	-0.581 ; 2.15	0.867
<i>Luma apiculata</i>	β_0	-3.503	-6.902 ; 0.242	0.969
<i>Gevuina avellana</i>	β_0	-2.264	-5.75 ; 1.085	0.909
<i>Berberis linearifolia</i>	β_0	-3.228	-7.026 ; 0.52	0.959
<i>Boquila trifoliata</i>	β_0	-2.408	-5.241 ; 0.344	0.96
<i>Berberis buxifolia</i>	β_0	-0.23	-1.813 ; 1.119	0.626
<i>Chusquea culeou</i>	β_0	3.835	2.584 ; 4.863	1
<i>Gaultheria mucronata</i>	β_0	0.486	-1.127 ; 2.292	0.733
<i>Austrocedrus chilensis</i>	β_0	-0.99	-2.948 ; 0.831	0.867
<i>Nothofagus dombeyi</i>	β_0	0.671	-0.936 ; 2.123	0.8
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	β_0	-1.945	-5.268 ; 0.926	0.898
<i>Discaria chacaye</i>	β_0	-2.269	-5.158 ; 0.336	0.963
<i>Fragaria chiloensis</i>	β_0	-2.855	-5.744 ; -0.465	0.987
<i>Galium sp.</i>	β_0	-1.16	-3.01 ; 0.529	0.914
<i>Geranium magellanicum</i>	β_0	-2.767	-5.352 ; -0.433	0.989
<i>Gramineas</i>	β_0	1.027	-0.528 ; 2.527	0.9
<i>Blechnum penna-marina</i>	β_0	0.067	-1.625 ; 1.695	0.538
<i>Schinus patagonicus</i>	β_0	1.161	-0.075 ; 2.26	0.966
<i>Maytenus boaria</i>	β_0	-0.722	-2.605 ; 1.19	0.783
<i>Aristotelia chilensis</i>	β_0	-1.153	-3.274 ; 0.764	0.882
<i>Maytenus chubutensis</i>	β_0	-0.204	-2.774 ; 1.871	0.582
<i>Berberis darwinii</i>	β_0	-1.291	-4.072 ; 1.272	0.849
<i>Mutisia spinosa</i>	β_0	1.734	0.163 ; 3.335	0.989
<i>Nothofagus antarctica</i>	β_0	0.06	-1.978 ; 1.645	0.528
<i>Osmorhiza chilensis</i>	β_0	-0.424	-2.499 ; 1.541	0.666
<i>Lomatia hirsuta</i>	β_0	0.497	-1.361 ; 2.382	0.722
<i>Ribes cucullatum</i>	β_0	-2.541	-5.628 ; 0.452	0.963
<i>Ribes magellanicum</i>	β_0	1.233	-0.246 ; 2.791	0.96
<i>Rumex acetosella</i>	β_0	-2.831	-5.729 ; -0.195	0.982
<i>Raukaua laetevirens</i>	β_0	-2.628	-5.807 ; 0.375	0.96
<i>Vicia nigricans</i>	β_0	1.187	0.012 ; 2.349	0.98
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_1	1.431	0.06 ; 2.774	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_1	0.333	-1.421 ; 2.324	0.641
<i>Luma apiculata</i>	θ_1	-3.635	-7.015 ; 0.318	0.968
<i>Gevuina avellana</i>	θ_1	-3.755	-7.575 ; 0.307	0.963
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_1	-2.219	-6.255 ; 2.433	0.836
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_1	-3.491	-6.747 ; 0.48	0.958
<i>Berberis buxifolia</i>	θ_1	3.273	1.541 ; 5.025	0.999
<i>Chusquea culeou</i>	θ_1	0.269	-1.399 ; 2.05	0.633

<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_1	0.64	-1.445 ; 3.056	0.729
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_1	-2.333	-4.579 ; -0.114	0.98
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_1	-2.883	-4.772 ; -1.112	0.997
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_1	-4.071	-7.153 ; -1.054	0.995
<i>Discaria chacaye</i>	θ_1	2.645	-0.371 ; 6.162	0.957
<i>Fragaria chiloensis</i>	θ_1	2.795	0.149 ; 5.993	0.978
<i>Galium sp.</i>	θ_1	-0.291	-3.271 ; 2.943	0.576
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_1	-0.795	-4.282 ; 3.06	0.675
Gramineas	θ_1	2.173	-0.06 ; 4.321	0.973
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_1	-1.997	-4.149 ; 0.258	0.95
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_1	0.934	-0.611 ; 2.617	0.868
<i>Maytenus boaria</i>	θ_1	0.176	-2.153 ; 2.469	0.564
<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_1	-3.51	-5.974 ; -0.195	0.978
<i>Maytenus chubutensis</i>	θ_1	1.149	-1.783 ; 4.666	0.782
<i>Berberis darwinii</i>	θ_1	-0.413	-4.004 ; 3.124	0.606
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_1	0.605	-1.474 ; 2.746	0.728
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_1	4.541	2.164 ; 6.433	1
<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_1	-2.651	-5.276 ; -0.328	0.982
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_1	-1.047	-3.591 ; 1.291	0.841
<i>Ribes cucullatum</i>	θ_1	3.001	0.116 ; 6.332	0.979
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_1	0.484	-1.448 ; 2.396	0.701
<i>Rumex acetosella</i>	θ_1	3.939	0.904 ; 7.304	0.988
<i>Raukaua laetevirens</i>	θ_1	-2.689	-6.144 ; 0.536	0.954
<i>Vicia nigricans</i>	θ_1	-0.003	-1.647 ; 1.606	0.501
<hr/>				
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_2	0	0 ; 0	0
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_2	1.078	0.001 ; 2.604	1
<i>Luma apiculata</i>	θ_2	1.647	-3.358 ; 6.061	0.738
<i>Gevuina avellana</i>	θ_2	2.151	-3.257 ; 6.947	0.78
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_2	-3.195	-7.306 ; 1.06	0.921
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_2	2.48	-2.004 ; 6.83	0.859
<i>Berberis buxifolia</i>	θ_2	0.765	-2.007 ; 3.226	0.697
<i>Chusquea culeou</i>	θ_2	-1.166	-2.88 ; 0.532	0.923
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_2	-1.129	-3.907 ; 1.424	0.822
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_2	0.319	-2.959 ; 3.286	0.583
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_2	-0.3	-3.317 ; 2.757	0.578
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_2	-0.455	-4.988 ; 4.121	0.59
<i>Discaria chacaye</i>	θ_2	-0.62	-4.347 ; 3.614	0.625
<i>Fragaria chiloensis</i>	θ_2	0.069	-3.558 ; 3.67	0.516
Galium sp.	θ_2	2.87	0.57 ; 5.38	0.995
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_2	2.309	-1.21 ; 5.936	0.912
<i>Gramineas</i>	θ_2	1.602	-0.331 ; 3.865	0.948
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_2	1.357	-1.72 ; 3.996	0.813
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_2	-1.081	-2.411 ; 0.299	0.928
<i>Maytenus boaria</i>	θ_2	-1.212	-3.457 ; 1.035	0.874
<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_2	2.156	-1.499 ; 5.8	0.859
<i>Maytenus chubutensis</i>	θ_2	-2.502	-5.605 ; 0.545	0.964
<i>Berberis darwinii</i>	θ_2	-2.953	-6.322 ; 0.464	0.959
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_2	0.202	-2.863 ; 3.37	0.551
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_2	-0.118	-3.669 ; 3.252	0.524

<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_2	-0.467	-3.918 ; 3.129	0.61
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_2	0.032	-3.341 ; 3.389	0.508
<i>Ribes cucullatum</i>	θ_2	-0.233	-4.257 ; 3.682	0.548
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_2	-0.457	-2.672 ; 1.731	0.671
<i>Rumex acetosella</i>	θ_2	2.128	-2.325 ; 5.994	0.818
<i>Raukaua laetevirens</i>	θ_2	0.628	-3.44 ; 4.865	0.617
<i>Vicia nigricans</i>	θ_2	-0.246	-1.918 ; 1.504	0.614
<i>Acaena pinnatifida</i>	Dispersión	3.35	0.864 ; 7.706	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	Dispersión	4.798	1.249 ; 11.479	1
<i>Luma apiculata</i>	Dispersión	7.764	0.013 ; 25.287	1
<i>Gevuina avellana</i>	Dispersión	14.671	3.768 ; 29.204	1
<i>Berberis linearifolia</i>	Dispersión	8.325	0.019 ; 26.382	1
<i>Boquila trifoliata</i>	Dispersión	5.766	0.036 ; 19.051	1
<i>Berberis buxifolia</i>	Dispersión	0.225	0 ; 0.965	1
<i>Chusquea culeou</i>	Dispersión	2.361	1.072 ; 4.023	1
<i>Gaultheria mucronata</i>	Dispersión	6.392	1.514 ; 14.372	1
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Dispersión	3.885	0.353 ; 11.336	1
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Dispersión	0.878	0.003 ; 2.22	1
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Dispersión	6.629	0.01 ; 19.829	1
<i>Discaria chacaye</i>	Dispersión	8.576	0.96 ; 25.283	1
<i>Fragaria chiloensis</i>	Dispersión	4.102	0.006 ; 19.544	1
<i>Galium sp.</i>	Dispersión	1.285	0 ; 4.695	1
<i>Geranium magellanicum</i>	Dispersión	4.115	0 ; 21.347	1
<i>Gramineas</i>	Dispersión	1.423	0.017 ; 3.258	1
<i>Blechnum penna-marina</i>	Dispersión	3.62	0.558 ; 9.455	1
<i>Schinus patagonicus</i>	Dispersión	0.915	0.001 ; 2.16	1
<i>Maytenus boaria</i>	Dispersión	5.258	0.031 ; 17.271	1
<i>Aristotelia chilensis</i>	Dispersión	0.824	0 ; 2.891	1
<i>Maytenus chubutensis</i>	Dispersión	8.16	1.19 ; 20.365	1
<i>Berberis darwinii</i>	Dispersión	5.297	0.001 ; 20.717	1
<i>Mutisia spinosa</i>	Dispersión	8.053	3.198 ; 17.08	1
<i>Nothofagus antarctica</i>	Dispersión	0.291	0 ; 1.266	1
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Dispersión	7.101	1.907 ; 17.447	1
<i>Lomatia hirsuta</i>	Dispersión	10.033	2.704 ; 23.254	1
<i>Ribes cucullatum</i>	Dispersión	8.202	0.403 ; 24.807	1
<i>Ribes magellanicum</i>	Dispersión	7.479	2.501 ; 16.283	1
<i>Rumex acetosella</i>	Dispersión	3.902	0.005 ; 15.001	1
<i>Raukaua laetevirens</i>	Dispersión	9.797	0.001 ; 26.092	1
<i>Vicia nigricans</i>	Dispersión	3.834	1.174 ; 8.083	1

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Matorral

Tabla 2.1.7 Resumen de la distribución posterior de los parámetros por especie presente en sitios de matorral para el modelo ajustado a partir de la abundancia de las especies por sitio sin co-variables. θ_1 y θ_2 cuantifican como cada especie j se relaciona con esas variables latentes, y β_0 controla por diferencias en abundancia entre especies.

Especie	Parámetro	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	β_0	0.383	-1.442 ; 2.447	0.657
<i>Alstroemeria aurea</i>	β_0	-0.417	-2.982 ; 2.855	0.625
<i>Berberis buxifolia</i>	β_0	1.39	0.168 ; 2.577	0.985
<i>Chusquea culeou</i>	β_0	2.571	1.046 ; 4.16	0.999
<i>Gaultheria sp.</i>	β_0	-0.683	-2.953 ; 1.951	0.719
<i>Discaria chacaye</i>	β_0	-1.003	-3.501 ; 1.758	0.781
<i>Fragaria chilensis</i>	β_0	-1.717	-3.865 ; 0.936	0.919
<i>Graminea</i>	β_0	1.016	-0.684 ; 2.53	0.882
<i>Schinus patagonicus</i>	β_0	0.62	-1.088 ; 2.305	0.767
<i>Maitenus boaria</i>	β_0	-2.476	-5.945 ; 0.98	0.919
<i>Maitenus chubutensis</i>	β_0	0.028	-2.649 ; 2.542	0.509
<i>Mutisia spinosa</i>	β_0	1.326	-0.84 ; 4.335	0.875
<i>Nothofagus antarctica</i>	β_0	3.094	1.938 ; 4.225	1
<i>Ribes cucullatum</i>	β_0	-1.213	-3.749 ; 1.6	0.828
<i>Ribes magellanicum</i>	β_0	-0.007	-2.789 ; 2.575	0.503
<i>Rumex acetosella</i>	β_0	-0.557	-3.264 ; 2.165	0.661
<i>Vicia nigricans</i>	β_0	0.2	-2.106 ; 2.644	0.57
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_1	1.03	0 ; 3.417	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_1	0.156	-4.672 ; 5.012	0.528
<i>Berberis buxifolia</i>	θ_1	0.253	-1.718 ; 2.134	0.601
<i>Chusquea culeou</i>	θ_1	-0.291	-2.972 ; 2.496	0.569
<i>Gaultheria sp.</i>	θ_1	0.006	-4.422 ; 4.143	0.501
<i>Discaria chacaye</i>	θ_1	-0.107	-4.713 ; 4.616	0.519
<i>Fragaria chilensis</i>	θ_1	0.201	-3.956 ; 4.159	0.537
<i>Graminea</i>	θ_1	-0.105	-3.193 ; 3.316	0.519
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_1	0.062	-3.566 ; 4.136	0.511
<i>Maitenus boaria</i>	θ_1	0.12	-6.188 ; 5.769	0.512
<i>Maitenus chubutensis</i>	θ_1	0.062	-4.103 ; 4.389	0.511
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_1	-0.173	-4.122 ; 3.806	0.536
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_1	0.108	-1.716 ; 1.784	0.547
<i>Ribes cucullatum</i>	θ_1	0.537	-4.405 ; 4.772	0.584
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_1	-0.32	-5.104 ; 4.121	0.558
<i>Rumex acetosella</i>	θ_1	0.716	-4.352 ; 5.204	0.607
<i>Vicia nigricans</i>	θ_1	-0.051	-3.744 ; 3.47	0.51
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_2	0	0 ; 0	0
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_2	1.548	0.001 ; 4.825	1
<i>Berberis buxifolia</i>	θ_2	0.19	-1.776 ; 2.097	0.576
<i>Chusquea culeou</i>	θ_2	0.09	-2.35 ; 2.992	0.529
<i>Gaultheria sp.</i>	θ_2	0.035	-4.066 ; 4.456	0.505
<i>Discaria chacaye</i>	θ_2	0.364	-4.105 ; 4.7	0.569
<i>Fragaria chilensis</i>	θ_2	-0.15	-4.34 ; 3.588	0.535

<i>Graminea</i>	θ_2	-0.385	-3.219 ; 2.929	0.577
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_2	0.7	-3.276 ; 4.013	0.614
<i>Maitenus boaria</i>	θ_2	0.717	-5.587 ; 5.943	0.571
<i>Maitenus chubutensis</i>	θ_2	-0.027	-4.446 ; 3.982	0.506
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_2	0.11	-3.914 ; 4.344	0.52
<i>Nothofagus antarctica</i>	θ_2	0.153	-1.465 ; 1.832	0.576
<i>Ribes cucullatum</i>	θ_2	0.262	-4.488 ; 4.59	0.546
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_2	-0.186	-4.664 ; 4.485	0.529
<i>Rumex acetosella</i>	θ_2	-0.005	-4.548 ; 5.338	0.501
<i>Vicia nigricans</i>	θ_2	-0.044	-3.845 ; 3.862	0.51
<i>Acaena pinnatifida</i>	Dispersion	6.171	1.081 ; 16.568	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	Dispersion	13.911	3.527 ; 28.669	1
<i>Berberis buxifolia</i>	Dispersion	0.2	0 ; 0.867	1
<i>Chusquea culeou</i>	Dispersion	0.86	0.001 ; 2.567	1
<i>Gaultheria sp.</i>	Dispersion	5.498	0.01 ; 17.927	1
<i>Discaria chacaye</i>	Dispersion	7.264	0.09 ; 23.127	1
<i>Fragariachiloensis</i>	Dispersion	3.21	0.002 ; 17.124	1
<i>Graminea</i>	Dispersion	0.537	0.001 ; 2.155	1
<i>Schinus patagonicus</i>	Dispersion	0.605	0 ; 2.399	1
<i>Maitenus boaria</i>	Dispersion	3.87	0.002 ; 22.413	1
<i>Maitenus chubutensis</i>	Dispersion	8.032	0.615 ; 22.241	1
<i>Mutisia spinosa</i>	Dispersion	7.738	1.375 ; 19.664	1
<i>Nothofagus antarctica</i>	Dispersion	0.274	0.001 ; 0.79	1
<i>Ribes cucullatum</i>	Dispersion	5.674	0.003 ; 21.707	1
<i>Ribes magellanicum</i>	Dispersion	11.754	2.099 ; 26.724	1
<i>Rumex acetosella</i>	Dispersion	4.355	0.003 ; 15.658	1
<i>Vicia nigricans</i>	Dispersion	6.43	0.402 ; 19.066	1

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Tabla 2.1.8 Resumen de la distribución posterior de las variables latentes por sitio de matorral para el modelo ajustado a partir de la abundancia de las especies por sitio con co-variables.

Espece	Covariable	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	Longitud	-1.314	-5.762 ; 3.043	0.731
<i>Alstroemeria aurea</i>	Longitud	0.18	-4.647 ; 5.23	0.53
<i>Berberis buxifolia</i>	Longitud	-0.972	-3.075 ; 0.844	0.863
<i>Chusquea culeou</i>	Longitud	-0.378	-2.204 ; 1.671	0.661
<i>Gaultheria sp.</i>	Longitud	-1.793	-5.589 ; 1.895	0.835
<i>Discaria chacaye</i>	Longitud	-0.744	-4.873 ; 3.269	0.647
<i>Fragariachiloensis</i>	Longitud	-1.832	-6.053 ; 2.201	0.814
<i>Graminea</i>	Longitud	-0.715	-2.494 ; 1.005	0.811
<i>Schinus patagonicus</i>	Longitud	-0.859	-3.221 ; 1.661	0.757
<i>Maitenus boaria</i>	Longitud	0.621	-4.425 ; 5.369	0.604
<i>Maitenus chubutensis</i>	Longitud	-2.057	-5.362 ; 1.766	0.855
<i>Mutisia spinosa</i>	Longitud	1.83	-2.94 ; 6.924	0.758
<i>Nothofagus antarctica</i>	Longitud	-0.28	-1.441 ; 1.016	0.679
<i>Ribes cucullatum</i>	Longitud	0.426	-4.655 ; 5.343	0.568
<i>Ribes magellanicum</i>	Longitud	0.016	-5.011 ; 5.004	0.503
<i>Rumex acetosella</i>	Longitud	-0.955	-5.286 ; 3.034	0.681

<i>Vicia nigricans</i>	Longitud	-2.286	-6.125 ; 1.886	0.869
<i>Acaena pinnatifida</i>	Latitud	-0.48	-3.877 ; 2.952	0.616
<i>Alstroemeria aurea</i>	Latitud	-0.439	-4.603 ; 4.21	0.586
<i>Berberis buxifolia</i>	Latitud	0.144	-1.327 ; 1.609	0.584
<i>Chusquea culeou</i>	Latitud	0.429	-1.11 ; 1.84	0.728
<i>Gaultheria sp.</i>	Latitud	1.491	-2.381 ; 5.376	0.784
<i>Discaria chacaye</i>	Latitud	-0.217	-4.684 ; 3.986	0.545
<i>Fragariachiloensis</i>	Latitud	1.016	-3.084 ; 4.862	0.704
Graminea	Latitud	1.144	-0.217 ; 2.456	0.962
<i>Schinus patagonicus</i>	Latitud	-1.237	-3.503 ; 0.84	0.909
<i>Maitenus boaria</i>	Latitud	-2.625	-6.615 ; 1.29	0.91
<i>Maitenus chubutensis</i>	Latitud	1.109	-2.455 ; 4.14	0.746
<i>Mutisia spinosa</i>	Latitud	-1.391	-4.632 ; 2.502	0.8
<i>Nothofagus antarctica</i>	Latitud	-0.2	-1.152 ; 0.702	0.68
<i>Ribes cucullatum</i>	Latitud	-0.609	-4.629 ; 2.892	0.628
<i>Ribes magellanicum</i>	Latitud	1.079	-2.964 ; 5.169	0.694
<i>Rumex acetosella</i>	Latitud	-0.593	-4.065 ; 2.658	0.644
<i>Vicia nigricans</i>	Latitud	0.351	-3.201 ; 3.246	0.595
<i>Acaena pinnatifida</i>	Altitud	0.802	-2.072 ; 3.966	0.727
<i>Alstroemeria aurea</i>	Altitud	2.498	-1.411 ; 6.554	0.901
<i>Berberis buxifolia</i>	Altitud	0.751	-0.692 ; 2.447	0.878
<i>Chusquea culeou</i>	Altitud	0.183	-1.594 ; 1.761	0.593
<i>Gaultheria sp.</i>	Altitud	0.715	-2.894 ; 4.249	0.669
<i>Discaria chacaye</i>	Altitud	-0.612	-4.687 ; 3.787	0.611
<i>Fragariachiloensis</i>	Altitud	0.143	-3.441 ; 3.724	0.534
<i>Graminea</i>	Altitud	-0.216	-1.641 ; 1.008	0.624
<i>Schinus patagonicus</i>	Altitud	1.079	-0.953 ; 3.169	0.868
<i>Maitenus boaria</i>	Altitud	1.311	-2.587 ; 4.877	0.764
<i>Maitenus chubutensis</i>	Altitud	0.378	-3.716 ; 4.021	0.574
<i>Mutisia spinosa</i>	Altitud	-0.642	-3.768 ; 2.591	0.662
<i>Nothofagus antarctica</i>	Altitud	0.539	-0.425 ; 1.458	0.877
<i>Ribes cucullatum</i>	Altitud	0.267	-3.499 ; 4.104	0.558
<i>Ribes magellanicum</i>	Altitud	-0.185	-4.836 ; 4.722	0.531
<i>Rumex acetosella</i>	Altitud	0.906	-2.249 ; 4.088	0.735
<i>Vicia nigricans</i>	Altitud	1.015	-2.096 ; 4.338	0.744
<i>Acaena pinnatifida</i>	TDI	1.11	-1.268 ; 4.042	0.856
<i>Alstroemeria aurea</i>	TDI	-1.463	-6.253 ; 3.036	0.743
<i>Berberis buxifolia</i>	TDI	0.281	-0.697 ; 1.404	0.739
<i>Chusquea culeou</i>	TDI	0.506	-0.443 ; 1.846	0.871
<i>Gaultheria sp.</i>	TDI	0.838	-2.652 ; 4.13	0.692
<i>Discaria chacaye</i>	TDI	0.356	-3.56 ; 3.742	0.585
<i>Fragariachiloensis</i>	TDI	0.625	-2.553 ; 4.278	0.66
<i>Graminea</i>	TDI	0.111	-0.7 ; 0.925	0.612
<i>Schinus patagonicus</i>	TDI	1.14	-0.113 ; 2.81	0.978
<i>Maitenus boaria</i>	TDI	1.771	-0.888 ; 4.748	0.918
<i>Maitenus chubutensis</i>	TDI	1.373	-1.571 ; 4.687	0.852
<i>Mutisia spinosa</i>	TDI	-0.155	-2.249 ; 2.662	0.56
<i>Nothofagus antarctica</i>	TDI	0.445	-0.121 ; 1.123	0.945
<i>Ribes cucullatum</i>	TDI	0.731	-2.095 ; 4.38	0.71

<i>Ribes magellanicum</i>	TDI	0.39	-2.912 ; 3.844	0.597
<i>Rumex acetosella</i>	TDI	-2.641	-6.362 ; 0.719	0.941
<i>Vicia nigricans</i>	TDI	1.093	-1.047 ; 3.406	0.846

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Bosque

Tabla 2.1.9 Resumen de la distribución posterior de los parámetros por especie presente en sitios de bosque para el modelo ajustado a partir de la abundancia de las especies por sitio sin co-variables. θ_1 y θ_2 cuantifican como cada especie j se relaciona con esas variables latentes, $y\beta_0$ controla por diferencias en abundancia entre especies.

Especie	Parámetro	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	β_0	-0.837	-2.584 ; 1.085	0.831
<i>Alstroemeria aurea</i>	β_0	-0.27	-2.359 ; 1.659	0.607
<i>Luma apiculata</i>	β_0	-1.674	-4.733 ; 1.522	0.867
<i>Gevuina avellana</i>	β_0	-0.911	-4.519 ; 2.96	0.692
<i>Berberis linearifolia</i>	β_0	-1.418	-4.979 ; 2.252	0.782
<i>Boquila trifoliata</i>	β_0	-0.779	-3.342 ; 1.585	0.741
<i>Chusquea culeou</i>	β_0	3.053	0.948 ; 5.099	0.997
<i>Gaultheria mucronata</i>	β_0	-0.772	-3.483 ; 2.179	0.715
<i>Austrocedrus chilensis</i>	β_0	0.517	-1.296 ; 2.46	0.723
<i>Nothofagus dombeyi</i>	β_0	2.651	1.62 ; 3.865	1
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	β_0	0.515	-2.397 ; 3.385	0.648
<i>Galium sp</i>	β_0	-0.955	-3.135 ; 1.077	0.835
<i>Geranium magellanicum</i>	β_0	-2.296	-5.438 ; 0.434	0.952
<i>Gramineas</i>	β_0	-1.195	-4.398 ; 1.485	0.814
<i>Blechnum penna-marina</i>	β_0	0.398	-1.326 ; 1.999	0.685
<i>Schinus patagonicus</i>	β_0	0.22	-1.291 ; 1.722	0.613
<i>Maytenus boaria</i>	β_0	-0.587	-3.229 ; 2.503	0.665
<i>Aristotelia chilensis</i>	β_0	1.711	0.112 ; 3.385	0.973
<i>Berberis darwinii</i>	β_0	-1.375	-4.721 ; 1.241	0.844
<i>Mutisia spinosa</i>	β_0	0.233	-2.414 ; 2.98	0.569
<i>Osmorhiza chilensis</i>	β_0	1.591	-0.472 ; 3.881	0.956
<i>Lomatia hirsuta</i>	β_0	-0.004	-2.423 ; 2.409	0.502
<i>Ribes magellanicum</i>	β_0	0.239	-2.072 ; 2.758	0.585
<i>Raukaua laetevirens</i>	β_0	-0.745	-3.159 ; 2.55	0.706
<i>Vicia nigricans</i>	β_0	-0.143	-2.157 ; 1.885	0.571
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_1	1.431	0 ; 3.655	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_1	1.494	-3.415 ; 5.331	0.739
<i>Luma apiculata</i>	θ_1	-2.48	-6.929 ; 1.803	0.876
<i>Gevuina avellana</i>	θ_1	-3.165	-7.63 ; 2.103	0.872
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_1	1.764	-4.025 ; 6.471	0.722
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_1	-2.704	-6.618 ; 1.609	0.887
<i>Chusquea culeou</i>	θ_1	1.116	-2.409 ; 4.457	0.716
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_1	0.236	-4.765 ; 4.605	0.531
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_1	-0.289	-3.079 ; 2.365	0.606
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_1	0.324	-1.118 ; 1.913	0.681
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_1	-1.639	-5.844 ; 3.4	0.782

<i>Galium sp</i>	θ_1	0.286	-4.186 ; 4.317	0.55
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_1	0.881	-4.441 ; 5.245	0.637
<i>Gramineas</i>	θ_1	1.705	-5.009 ; 6.868	0.699
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_1	-1.644	-4.145 ; 1.52	0.858
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_1	1.21	-0.792 ; 3.107	0.889
<i>Maytenus boaria</i>	θ_1	0.825	-3.222 ; 4.822	0.667
<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_1	-1.046	-3.767 ; 1.662	0.776
<i>Berberis darwinii</i>	θ_1	2.56	-2.339 ; 6.723	0.85
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_1	-0.047	-4.376 ; 4.162	0.509
<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_1	0.285	-2.808 ; 3.589	0.592
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_1	-1.507	-5.318 ; 2.349	0.801
<i>Ribes magellanicum</i>	θ_1	2.188	-1.297 ; 5.663	0.903
<i>Raukava laetevirens</i>	θ_1	-0.882	-5.016 ; 3.219	0.687
<i>Vicia nigricans</i>	θ_1	2.377	-2.07 ; 5.625	0.883
<i>Acaena pinnatifida</i>	θ_2	0	0 ; 0	0
<i>Alstroemeria aurea</i>	θ_2	2.048	0 ; 4.555	1
<i>Luma apiculata</i>	θ_2	0.214	-5.45 ; 5.205	0.524
<i>Gevuina avellana</i>	θ_2	0.292	-6.258 ; 6.676	0.533
<i>Berberis linearifolia</i>	θ_2	-2.64	-7.013 ; 3.085	0.831
<i>Boquila trifoliata</i>	θ_2	1.496	-4.25 ; 6.27	0.684
<i>Chusquea culeou</i>	θ_2	-1.685	-4.453 ; 2.142	0.877
<i>Gaultheria mucronata</i>	θ_2	-2.313	-5.95 ; 1.636	0.88
<i>Austrocedrus chilensis</i>	θ_2	0.639	-2.372 ; 3.679	0.667
<i>Nothofagus dombeyi</i>	θ_2	-0.367	-1.775 ; 1.091	0.708
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	θ_2	-1.605	-6.242 ; 2.935	0.75
<i>Galium sp</i>	θ_2	2.24	-1.004 ; 5.499	0.925
<i>Geranium magellanicum</i>	θ_2	2.006	-1.778 ; 5.883	0.869
<i>Gramineas</i>	θ_2	3.114	-1.634 ; 7.142	0.9
<i>Blechnum penna-marina</i>	θ_2	1.1	-2.811 ; 4.497	0.702
<i>Schinus patagonicus</i>	θ_2	-0.411	-2.535 ; 1.712	0.66
<i>Maytenus boaria</i>	θ_2	0.064	-3.884 ; 4.243	0.515
<i>Aristotelia chilensis</i>	θ_2	1.094	-1.926 ; 4.28	0.742
<i>Berberis darwinii</i>	θ_2	-2.269	-6.445 ; 3.695	0.816
<i>Mutisia spinosa</i>	θ_2	0.895	-3 ; 5.31	0.672
<i>Osmorhiza chilensis</i>	θ_2	-0.034	-2.952 ; 3.051	0.508
<i>Lomatia hirsuta</i>	θ_2	-0.632	-4.763 ; 3.705	0.619
<i>Ribes megellanicum</i>	θ_2	-0.468	-4.224 ; 4.042	0.606
<i>Raukava laetevirens</i>	θ_2	-0.436	-4.769 ; 3.593	0.582
<i>Vicia nigricans</i>	θ_2	1.389	-2.199 ; 4.425	0.769
<i>Acaena pinnatifida</i>	Dispersion	2.579	0.002 ; 11.975	1
<i>Alstroemeria aurea</i>	Dispersion	1.945	0.001 ; 6.967	1
<i>Luma apiculata</i>	Dispersion	5.531	0.003 ; 23.178	1
<i>Gevuina avellana</i>	Dispersion	8.871	0.018 ; 25.79	1
<i>Berberis linearifolia</i>	Dispersion	9.099	0.011 ; 25.916	1
<i>Boquila trifoliata</i>	Dispersion	2.53	0 ; 12.079	1
<i>Chusquea culeou</i>	Dispersion	3.116	0.54 ; 7.227	1
<i>Gaultheria mucronata</i>	Dispersion	5.115	0.002 ; 19.174	1
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Dispersion	4.053	0.39 ; 12.508	1
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Dispersion	0.442	0 ; 1.194	1

<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Dispersion	4.962	0.002 ; 16.82	1
<i>Galium sp</i>	Dispersion	1.494	0 ; 5.904	1
<i>Geranium magellanicum</i>	Dispersion	3.233	0.002 ; 19.517	1
<i>Gramineas</i>	Dispersion	4.223	0.001 ; 18.662	1
<i>Blechnum penna-marina</i>	Dispersion	0.827	0 ; 3.514	1
<i>Schinus patagonicus</i>	Dispersion	1.27	0.001 ; 4.293	1
<i>Maytenus boaria</i>	Dispersion	12.202	1.387 ; 27.749	1
<i>Aristotelia chilensis</i>	Dispersion	1.394	0.017 ; 3.908	1
<i>Berberis darwinii</i>	Dispersion	3.392	0.003 ; 17.802	1
<i>Mutisia spinosa</i>	Dispersion	11.046	2.518 ; 27.373	1
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Dispersion	7.991	1.808 ; 18.771	1
<i>Lomatia hirsuta</i>	Dispersion	4.668	0.04 ; 15.663	1
<i>Ribes magellanicum</i>	Dispersion	5.322	0.363 ; 16.961	1
<i>Raukava laetevirens</i>	Dispersion	10.508	0.525 ; 26.975	1
<i>Vicia nigricans</i>	Dispersion	1.561	0.001 ; 6.959	1

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En **negrita** valores de $f > 0.95$.

Tabla 2.1.10. Efecto de las co-variables en la abundancia de las especies presentes en sitios de bosque.

Especie	Covariable	Mediana	IC	f
<i>Acaena pinnatifida</i>	Longitud	0.046	-2.245 ; 2.541	0.514
<i>Alstroemeria aurea</i>	Longitud	1.908	0.038 ; 4.675	0.974
<i>Luma apiculata</i>	Longitud	-1.112	-5.484 ; 2.473	0.735
<i>Gevuina avellana</i>	Longitud	0.01	-3.908 ; 4.082	0.497
<i>Berberis linearifolia</i>	Longitud	-1.424	-5.388 ; 2.361	0.782
<i>Boquila trifoliata</i>	Longitud	-0.193	-3.337 ; 2.352	0.565
<i>Chusquea culeou</i>	Longitud	-0.671	-2.276 ; 0.689	0.846
<i>Gaultheria mucronata</i>	Longitud	-2.062	-5.819 ; 0.777	0.93
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Longitud	0.816	-1.862 ; 3.794	0.741
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Longitud	-0.231	-1.033 ; 0.516	0.738
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Longitud	-3.166	-6.753 ; 0.082	0.975
<i>Galium sp</i>	Longitud	1.695	-0.248 ; 4.148	0.969
<i>Geranium magellanicum</i>	Longitud	1.441	-1.483 ; 5.186	0.844
<i>Gramineas</i>	Longitud	2.351	-0.653 ; 5.668	0.936
<i>Blechnum penna-marina</i>	Longitud	0.532	-0.701 ; 1.928	0.825
<i>Schinus patagonicus</i>	Longitud	0.55	-0.876 ; 2.283	0.801
<i>Maytenus boaria</i>	Longitud	2.095	-1.429 ; 6.018	0.89
<i>Aristotelia chilensis</i>	Longitud	0.498	-0.748 ; 1.746	0.803
<i>Berberis darwinii</i>	Longitud	-1.056	-4.322 ; 2.07	0.783
<i>Mutisia spinosa</i>	Longitud	0.74	-1.923 ; 3.815	0.716
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Longitud	0.797	-1.812 ; 3.297	0.747
<i>Lomatia hirsuta</i>	Longitud	-1.084	-3.741 ; 1.313	0.832
<i>Ribes magellanicum</i>	Longitud	-0.624	-3.031 ; 1.438	0.739
<i>Raukava laetevirens</i>	Longitud	-1.287	-5.153 ; 2.329	0.775
<i>Vicia nigricans</i>	Longitud	0.694	-0.797 ; 2.34	0.851
<i>Acaena pinnatifida</i>	Latitud	-0.807	-4.884 ; 2.636	0.682
<i>Alstroemeria aurea</i>	Latitud	-1.393	-5.067 ; 2.668	0.753
<i>Luma apiculata</i>	Latitud	-1.765	-6.38 ; 2.244	0.814
<i>Gevuina avellana</i>	Latitud	-0.496	-5.299 ; 4.104	0.585

<i>Berberis linearifolia</i>	Latitud	0.317	-4.054 ; 5.459	0.552
<i>Boquila trifoliata</i>	Latitud	-0.339	-4.865 ; 3.301	0.572
<i>Chusquea culeou</i>	Latitud	0.101	-2.117 ; 2.093	0.544
<i>Gaultheria mucronata</i>	Latitud	2.089	-1.287 ; 5.525	0.903
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Latitud	-0.835	-5.17 ; 2.855	0.673
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Latitud	-0.793	-2.003 ; 0.368	0.917
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Latitud	0.294	-3.163 ; 3.784	0.57
<i>Galium sp</i>	Latitud	-1.649	-5.664 ; 1.328	0.858
<i>Geranium magellanicum</i>	Latitud	-0.482	-4.771 ; 4.136	0.582
<i>Gramineas</i>	Latitud	-0.74	-5.21 ; 3.906	0.628
<i>Blechnum penna-marina</i>	Latitud	-2.792	-6.121 ; -0.319	0.989
<i>Schinus patagonicus</i>	Latitud	0.28	-2.351 ; 3.095	0.59
<i>Maytenus boaria</i>	Latitud	-0.367	-5.085 ; 4.563	0.563
<i>Aristotelia chilensis</i>	Latitud	-0.836	-2.685 ; 0.952	0.833
<i>Berberis darwinii</i>	Latitud	0.596	-2.899 ; 4.904	0.63
<i>Mutisia spinosa</i>	Latitud	-0.994	-5.063 ; 2.34	0.712
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Latitud	-0.285	-4.418 ; 4.118	0.558
<i>Lomatia hirsuta</i>	Latitud	2.427	-0.53 ; 5.25	0.951
<i>Ribes magellanicum</i>	Latitud	-1.073	-4.412 ; 2.303	0.765
<i>Raukaua laetevirens</i>	Latitud	0.015	-4.002 ; 3.748	0.497
<i>Vicia nigricans</i>	Latitud	-2.16	-4.871 ; 0.098	0.970
<i>Acaena pinnatifida</i>	Altitud	0.623	-2.807 ; 4.317	0.655
<i>Alstroemeria aurea</i>	Altitud	-0.028	-3.198 ; 3.027	0.507
<i>Luma apiculata</i>	Altitud	-1.921	-5.773 ; 1.98	0.848
<i>Gevuina avellana</i>	Altitud	-4.152	-8.438 ; 0.112	0.969
<i>Berberis linearifolia</i>	Altitud	1.241	-3.516 ; 5.868	0.706
<i>Boquila trifoliata</i>	Altitud	-4.166	-7.985 ; -1.148	0.992
<i>Chusquea culeou</i>	Altitud	1.338	-0.679 ; 3.653	0.909
<i>Gaultheria mucronata</i>	Altitud	-1.432	-4.711 ; 2.392	0.807
<i>Austrocedrus chilensis</i>	Altitud	-1.153	-4.397 ; 2.041	0.781
<i>Nothofagus dombeyi</i>	Altitud	0.653	-0.482 ; 1.924	0.874
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	Altitud	-1.712	-5.376 ; 1.84	0.83
<i>Galium sp</i>	Altitud	0.073	-2.608 ; 2.574	0.521
<i>Geranium magellanicum</i>	Altitud	-0.482	-4.618 ; 3.525	0.593
<i>Gramineas</i>	Altitud	-0.419	-4.866 ; 3.806	0.573
<i>Blechnum penna-marina</i>	Altitud	-1.149	-2.831 ; 0.621	0.903
<i>Schinus patagonicus</i>	Altitud	0.252	-2.343 ; 2.576	0.589
<i>Maytenus boaria</i>	Altitud	-0.252	-4.243 ; 3.789	0.552
<i>Aristotelia chilensis</i>	Altitud	-0.628	-2.502 ; 1.069	0.774
<i>Berberis darwinii</i>	Altitud	2.629	-1.367 ; 6.976	0.897
<i>Mutisia spinosa</i>	Altitud	0.407	-3.227 ; 4.051	0.592
<i>Osmorhiza chilensis</i>	Altitud	-0.663	-4.496 ; 2.958	0.654
<i>Lomatia hirsuta</i>	Altitud	-3.889	-6.886 ; -0.708	0.991
<i>Ribes magellanicum</i>	Altitud	2.663	-0.435 ; 6.416	0.951
<i>Raukaua laetevirens</i>	Altitud	-0.528	-4.673 ; 3.28	0.607
<i>Vicia nigricans</i>	Altitud	2.278	-0.004 ; 4.6	0.983
<i>Acaena pinnatifida</i>	TDI	-0.898	-3.239 ; 1.429	0.807
<i>Alstroemeria aurea</i>	TDI	-0.952	-3.466 ; 1.283	0.811
<i>Luma apiculata</i>	TDI	0.196	-4.374 ; 4.358	0.535

<i>Gevuina avellana</i>	TDI	1.115	-3.412 ; 4.726	0.718
<i>Berberis linearifolia</i>	TDI	2.088	-0.977 ; 5.439	0.929
<i>Boquila trifoliata</i>	TDI	0.363	-2.724 ; 3.496	0.6
<i>Chusquea culeou</i>	TDI	0.356	-1.049 ; 2.023	0.715
<i>Gaultheria mucronata</i>	TDI	0.395	-1.664 ; 2.528	0.683
<i>Austrocedrus chilensis</i>	TDI	-0.294	-2.717 ; 2.472	0.598
<i>Nothofagus dombeyi</i>	TDI	-0.05	-0.86 ; 0.737	0.553
<i>Dasyphyllum diacanthoides</i>	TDI	0.787	-1.726 ; 3.373	0.769
<i>Galium sp</i>	TDI	-0.763	-3.517 ; 1.767	0.756
<i>Geranium magellanicum</i>	TDI	-2.386	-6.806 ; 1.765	0.875
<i>Gramineas</i>	TDI	-2.256	-6.491 ; 1.557	0.884
<i>Blechnum penna-marina</i>	TDI	0.965	-0.731 ; 2.887	0.89
<i>Schinus patagonicus</i>	TDI	0.143	-1.252 ; 1.686	0.592
<i>Maytenus boaria</i>	TDI	0.851	-2.938 ; 4.855	0.683
<i>Aristotelia chilensis</i>	TDI	-1.261	-3.334 ; 0.459	0.951
<i>Berberis darwinii</i>	TDI	0.49	-1.723 ; 3.207	0.681
<i>Mutisia spinosa</i>	TDI	-2.22	-6.466 ; 1.762	0.878
<i>Osmorhiza chilensis</i>	TDI	1.388	-1.714 ; 4.485	0.839
<i>Lomatia hirsuta</i>	TDI	-1.687	-4.826 ; 0.938	0.896
<i>Ribes magellanicum</i>	TDI	-1.473	-3.937 ; 1.085	0.915
<i>Raukaua laetevirens</i>	TDI	-1.109	-6.039 ; 3.141	0.701
<i>Vicia nigricans</i>	TDI	-2.024	-4.552 ; 0.219	0.973

NOTA: IC es el intervalo de credibilidad, f es la proporción de la posterior que es del mismo signo que la mediana. En negrita valores de $f > 0.95$.

Apéndice 2.2 - Selección de modelos y resultados

Tabla 2.2.1: Comparación de modelos alternativos a partir de criterios de información

Comunidad	Rasgo	Estrategia	Modelo	AIC	Δ AIC
Matorral	Regeneración post-incendio	Rebrotante	Exponencial	436.018	280.745
			Sigmoide	155.273	0.000
			Monomolecular modificada	168.968	13.695
		Mixta	Exponencial	249.751	5.031
			Sigmoide	244.720	0.000
			Monomolecular modificada	251.010	6.290
	Tolerancia a la sombra	Intolerante	Exponencial	362.542	158.580
			Sigmoide	203.962	0.000
			Monomolecular modificada	214.498	10.537
		Semitolerante	Exponencial	253.695	64.612
			Sigmoide	189.083	0.000
			Monomolecular modificada	197.246	8.163
Tolerante	Exponencial	111.071	10.211		
	Sigmoide	100.860	0.000		
	Monomolecular modificada	110.716	9.856		
Bosque	Regeneración post-incendio	Rebrotante	Exponencial	303.874	14.531
			Sigmoide	289.343	0.000
			Monomolecular modificada	298.337	8.994
		Mixta	Exponencial	395.673	84.183
			Sigmoide	395.673	84.183
			Monomolecular modificada	311.490	0.000
	Tolerancia a la sombra	Colonizadora	Exponencial	270.872	48.256
			Sigmoide	222.616	0.000
			Monomolecular modificada	242.068	19.452
		Intolerante	Exponencial	236.306	29.020
			Sigmoide	207.286	0.000
			Monomolecular modificada	223.050	15.764
Semitolerante	Exponencial	360.162	64.492		
	Sigmoide	317.176	21.507		
	Monomolecular modificada	295.669	0.000		
Tolerante	Exponencial	259.735	24.411		
	Sigmoide	235.324	0.000		
	Monomolecular modificada	241.719	6.395		

Tabla 2.2.2: Resumen de las estimaciones de los parámetros y los intervalos de confianza (IC) de los modelos seleccionados.

Comunidad	Rasgo	Estrategia	Modelo	Parámetro	Media	IC	p
Matorral	Regeneracion post-incendio	Rebrotante	Sigmoide	a	3.797	2.851 ; 4.742	< 0.05
				b	0.499	0.355 ; 0.642	< 0.05
				K	82.959	78.164 ; 87.755	< 0.05
		Mixta	Sigmoide	a	2.08	1.269 ; 2.891	< 0.05
				b	0.118	0.073 ; 0.163	< 0.05
				K	37.684	31.966 ; 43.401	< 0.05
	Intolerante	Sigmoide	a	2.953	1.981 ; 3.924	< 0.05	
			b	0.3	0.16 ; 0.439	< 0.05	
			K	66.802	61.737 ; 71.867	< 0.05	
	Tolerancia a la sombra	Semitolerante	Sigmoide	a	1.051	0.454 ; 1.647	< 0.05
				b	0.105	0.032 ; 0.177	< 0.05
				K	48.583	39.834 ; 57.331	< 0.05
		Tolerante	Sigmoide	a	7.448	2.56 ; 12.336	< 0.05
				b	0.307	0.128 ; 0.485	< 0.05
				K	9.731	6.656 ; 12.806	< 0.05
Bosque	Regeneracion post-incendio	Rebrotante	Sigmoide	a	13.991	-54.751 ; 82.732	0.69
				b	1.667	-6.922 ; 10.257	0.7036
				K	26.267	23.673 ; 28.86	< 0.05
		Mixta	Monomolecular modificada	a	239.467	239.467 ; 239.467	< 0.05
				b	0.022	0.018 ; 0.026	< 0.05
				c	0.073	0.053 ; 0.092	< 0.05
	Colonizadora	Sigmoide	d	0.035	0.03 ; 0.04	< 0.05	
			a	0.427	-0.073 ; 0.927	0.0945	
			b	0.053	0.027 ; 0.079	< 0.05	
	Intolerante	Sigmoide	K	62.735	56.77 ; 68.7	< 0.05	
			a	0.309	-0.285 ; 0.903	0.3078	
			b	0.06	0.025 ; 0.095	< 0.05	
	Tolerancia a la sombra	Semitolerante	Monomolecular modificada	K	64.266	58.566 ; 69.967	< 0.05
				a	404.047	404.047 ; 404.047	< 0.05
				b	0.016	0.013 ; 0.019	< 0.05
Tolerante		Sigmoide	c	0.088	0.072 ; 0.104	< 0.05	
			d	0.041	0.035 ; 0.047	< 0.05	
			a	1.315	0.489 ; 2.14	< 0.05	
K	Sigmoide	b	0.073	0.039 ; 0.108	< 0.05		
		K	18.023	15.045 ; 21.000	< 0.05		

Apéndice 3.1 – Modelos para variables de estructura de la vegetación y combustibles finos

Modelos para variables asociadas a estructura

Monomolecular

Este modelo asume que la altura máxima de la vegetación en matorrales y el diámetro de la copa en bosques crece asintóticamente hasta alcanzar un máximo. A su vez incorporé un modelo para la varianza, ya que la variabilidad en la altura máxima y el diámetro de copas puede aumentar con el TDI por características propias de la dinámica de bosques (ej. autoraleo)

$$y_{i,j} \sim Normal (\mu_{i,j}, \sigma_i)$$

$$\mu_{i,j} = a_j \times (1 - e^{-b_j * tsf_i})$$

$$\sigma_i = \alpha * e^{(\beta * tsf_i)}$$

$$a_j \sim Normal (\mu^a, \sigma^a)$$

$$b_j \sim Normal (\mu^b, \sigma^b)$$

$$\mu^a \sim Normal (0,1000)[0, \infty]$$

$$\sigma^a \sim Uniform (0,1000)$$

$$\mu^b \sim Normal (0,1)$$

$$\sigma^b \sim Uniform (0,1)$$

$$\alpha \sim Normal (0,1000)[0, \infty]$$

$$\beta \sim Normal (0,1)[0, \infty]$$

Donde y es la variable respuesta (altura máxima o diámetro de copa) en la estación de muestreo en i en el sitio j . a es la asíntota y b la tasa de crecimiento

Sigmoide

Este modelo asume que la diferencia en altura entre la base de las copas de los árboles que conforman (o van a conformar) el estrato más alto del dosel arbóreo va a aumentar con el TDI hasta alcanzar una asíntota. A su vez incorporé un modelo para la varianza, ya que la variabilidad puede aumentar con el TDI por características propias de la dinámica de bosques (ej. autoraleo)

$$y_{i,j} \sim \text{Normal} (\mu_{i,j}, \sigma_i)$$

$$\mu_{i,j} = \frac{k_j}{1 + e^{(a - b \times tsf_i)}} + d$$

$$\sigma_i = \alpha * e^{(\beta * tsf_i)}$$

$$k_j \sim \text{Normal} (\mu^k, \sigma^k)$$

$$\mu^k \sim \text{Normal} (0,1000)[0, \infty]$$

$$\sigma^k \sim \text{Uniform} (0,1000)$$

$$a \sim \text{Normal} (0,1000)[0, \infty]$$

$$b \sim \text{Normal} (0,1)[0, \infty]$$

$$\alpha \sim \text{Normal} (0,1000)[0, \infty]$$

$$\beta \sim \text{Normal} (0,1)[0, \infty]$$

Donde y es la distancia entre estratos en la estación de muestreo en i en el sitio j . k representa la asíntota en la que la diferenciación de estratos deja de aumentar. a representa el tiempo desde el incendio en el que la diferenciación de estratos comienza a aumentar y b la tasa de aumento. Como esta función comienza en 0 y la diferencia entre la parte inferior del dosel y las especies del sotobosque puede ser negativa, re-parametricé la función para que pueda comenzar en valores negativos añadiendo el parámetro d .

Modelos alternativos para variables de combustible

Siguiendo la predicción de que la proporción de combustible fino podía o bien aumentar con el TDI o aumentar y luego disminuir ajusté a los datos de proporción de combustible fino (total, seco, vivo) dos funciones alterativas:

Sigmoide

$$y_{i,j} \sim \text{Binomial} (p_{i,j}, N_i)$$

$$p_{i,j} = \frac{k1_j}{1 + e^{(a1 - b1 \times tsf_i)}}$$

$$k1_j \sim \text{Normal} (\mu^{k1}, \sigma^{k1})$$

$$\mu^{k1} \sim \text{Normal} [0, \infty]$$

$$\sigma^{k1} \sim \text{Uniform} (0,1)$$

$$a1 \sim Normal (0, 1000)[0, \infty]$$

$$b1 \sim Normal (0, 1)[0, \infty]$$

Donde y es el número de intervalos de la vara con al menos una intercepción de vegetación en la estación de muestreo i en el sitio j . Aquí N es igual a 16 (16 intervalos de la vara). $k1$ representa la asíntota en la que la proporción de combustible fino deja de aumentar. $a1$ representa el tiempo desde el incendio en el que la proporción de combustible fino comienza a aumentar y $b1$ la tasa de aumento.

Resta de sigmoides

$$y_{i,j} \sim Binomial (p_{i,j}, N_i)$$

$$p_{i,j} = \frac{k1_j}{1 + e^{(a1 - b1 \times tsfi)}} - \frac{k1_j * k2_j}{1 + e^{((a1 + a2) - b2 \times tsfi)}}$$

$$k1_j \sim Normal (\mu^{k1}, \sigma^{k1})$$

$$k2_j \sim Normal (\mu^{k2}, \sigma^{k2})$$

$$\mu^{k1} \sim Normal (0,1)[0, \infty]$$

$$\mu^{k2} \sim Normal (0,1)[0, \infty]$$

$$\sigma^{k1} \sim Uniform (0,1)$$

$$\sigma^{k2} \sim Uniform (0,1)$$

$$a1 \sim Normal (0, 1000)[0, \infty]$$

$$a2 \sim Normal (0, 1000)[0, \infty]$$

$$b1 \sim Normal (0, 1)[0, \infty]$$

$$b2 \sim Normal (0, 1)[0, \infty]$$

Donde y es el número de intervalos de la vara con al menos una intercepción de vegetación en la estación de muestreo i en el sitio j . Aquí N es igual a 16 (16 intervalos de la vara). $k1$ representa la asíntota en la que la proporción de combustible fino deja de aumentar y $k1 * k2$ la cantidad que disminuye antes de estabilizarse de nuevo. $a1$ representa el tiempo desde el incendio en el que la proporción de combustible fino comienza a aumentar y $a2 + a1$ el tiempo desde el incendio en el que comienza a disminuir. $b1$ la tasa de aumento y $b2$ la tasa de disminución.

Para la proporción de combustible fino que aporta la especie colonizadora *N. dombeyi* también ajusté una función exponencial para ver si también decaía con el TDI:

$$y_{i,j} \sim \text{Binomial}(p_{i,j}, N_i)$$

$$p_{i,j} = a_j \times e^{(-b_j \times tsf_i)}$$

$$a_j \sim \text{Normal}(\mu^a, \sigma^a)$$

$$b_j \sim \text{Normal}(\mu^b, \sigma^b)$$

$$\mu^a \sim \text{Normal}(0, 1000)$$

$$\sigma^a \sim \text{Uniform}(0, 1000)$$

$$\mu^b \sim \text{Normal}(0, 1000)$$

$$\sigma^b \sim \text{Uniform}(0, 1000)$$

$$\mu^b \sim \text{Normal}(0, 1000)[0, \infty]$$

$$\sigma^b \sim \text{Uniform}(0, 1000)$$

Donde y es el número de intervalos de la vara con al menos una intercepción de *N. dombeyi* en la estación de muestreo i en el sitio j . Aquí N es igual a 16 (16 intervalos de la vara). a es la asíntota y b la tasa de crecimiento.

Para estudiar cambios en la densidad de combustible fino en bosques y matorrales ajusté un modelo exponencial que asume que la densidad puede aumentar, ser constante o decaer con el TDI.

$$y_{i,j} \sim \text{Binomial}(p_{i,j}, N_i)$$

$$p_{i,j} = e^{(a_j - b_j \times tsf_i)}$$

$$a_j \sim \text{Normal}(\mu^a, \sigma^a)$$

$$b_j \sim \text{Normal}(\mu^b, \sigma^b)$$

$$\mu^a \sim \text{Normal}(0, 1000)$$

$$\sigma^a \sim \text{Uniform}(0, 1000)$$

$$\mu^b \sim \text{Normal}(0, 1000)$$

$$\sigma^b \sim \text{Uniform}(0,1000)$$

Donde y es el número de intervalos de la vara con al menos una intercepción de vegetación en la estación de muestreo i en el sitio j . Aquí N es igual al número de intervalos de la vara que están dentro de la altura máxima de la vegetación. $\exp(a)$ es la densidad de combustible dino basal y b es la tasa de crecimiento

Apéndice 3.2 – Selección de modelos y chequeo predictivo de la distribución posterior

Para seleccionar entre los distintos modelos utilizamos DIC (del inglés *Deviance information criterion*) y un chequeo predictivo de la distribución posterior. El chequeo predictivo de la distribución posterior consistió en simular 2000 sets de datos tomando muestras de valores de parámetros de sus distribuciones posteriores. De cada set de datos calculé la media de los valores predichos para cada sitio. Así obtuve 2000 medias simuladas por sitio de las cuales calcule el IC (Intervalo de credibilidad). A su vez calculé la media real de los datos de cada sitio y la comparé gráficamente con el IC. Si la media real cae dentro de ese intervalo, entonces el modelo predice bien la media de los datos.

Matorrales

En matorrales no hubo diferencias en DIC entre los modelos alternativos (sigmoide y resta de sigmoides) propuestos para proporción de combustibles finos (total, muerto y vivo) (Tabla 3.2.1). El chequeo predictivo de la distribución posterior mostró que ambos modelos son apropiados para estos datos. Como el modelo de joroba es una resta de dos sigmoides si la segunda sigmoidea da valores iguales a 0 el modelo es equivalente al modelo más simple (Fig. 3.2.1). En este sentido el chequeo posterior predictivo no ve una diferencia entre los dos modelos (Fig. 3.2.2). Como los modelos dan respuestas equivalentes seleccioné el modelo con menos parámetros.

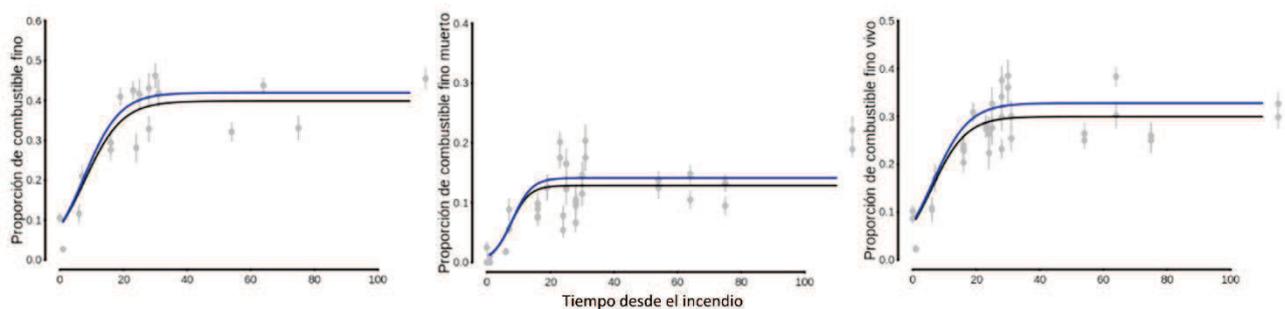


Fig. 3.2.1 El modelo resta de sigmoides (línea azul) da una relación equivalente al modelo sigmoideo (línea negra) con el TDI para la proporción de combustibles totales (izquierda), muertos (centro) y vivos (derecha).

Tabla 3.2.1: Modelos alternativos para matorrales

Modelo	Variable respuesta	Numero de parámetros	DIC	Δ DIC
Sigmoide	Proporción de combustible fino total	23	5252.647	0
Resta de sigmoides	Proporción de combustible fino total	46	5252.688	0.041
Sigmoide	Proporción de combustible fino muerto	23	3629.305	0
Resta de sigmoides	Proporción de combustible fino muerto	46	3629.505	0.200
Sigmoide	Proporción de combustible fino vivo	23	5005.173	0
Resta de sigmoides	Proporción de combustible fino vivo	46	5005.296	0.123
Exponencial	Densidad de combustible fino	40	4208.706	0
Monomolecular	Altura máxima	43	3453.28	0

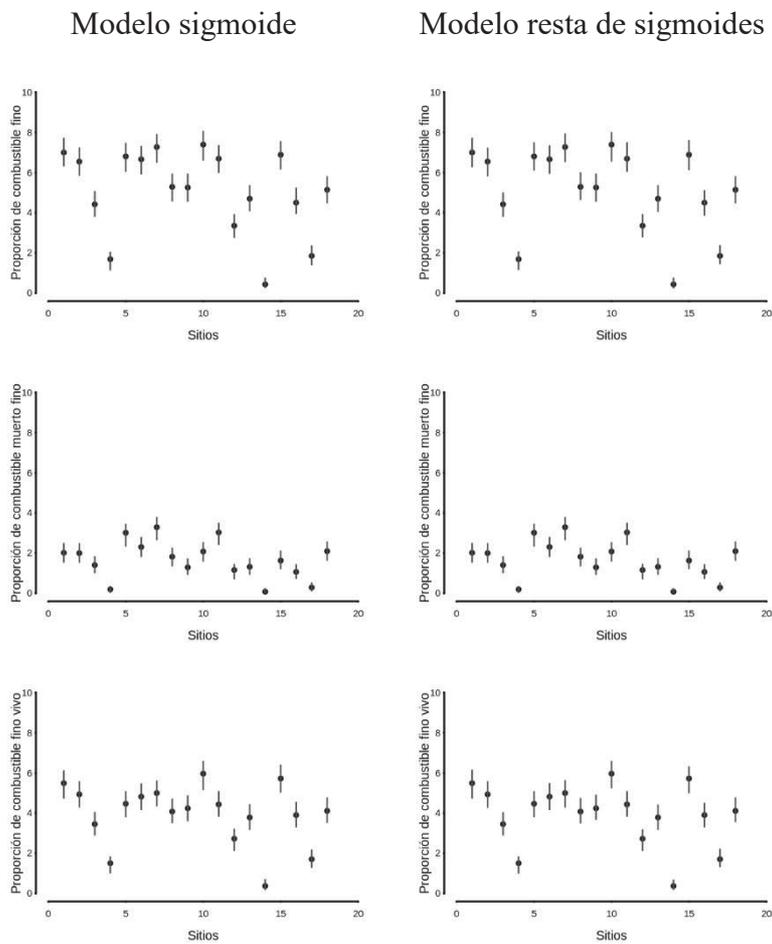


Fig. 3.2.2: No hay diferencias en de cómo ajustan los dos modelos alternativos a los datos. Los círculos negros son la media de los datos reales y las líneas son el HPD de los datos simulados (2000 por sitio)

Bosques

En los bosques el modelo resta de sigmoides presentó valores menores de DIC (Tabla 3.2.2) y el chequeo predictivo mostró un mejor ajuste a los datos. (Fig. 3.2.1).

Tabla 3.2.2: Modelos alternativos para bosques

Modelo	Variable respuesta	Numero de parámetros	DIC	Δ DIC
Sigmoide	Proporción de combustible fino total	46	5169.32	19.09
Resta de sigmoides	Proporción de combustible fino total	23	5150.23	0
Sigmoide	Proporción de combustible fino muerto	46	3234.58	11.06
Resta de sigmoides	Proporción de combustible fino muerto	23	3223.52	0
Sigmoide	Proporción de combustible fino vivo	46	4854.10	15.85
Resta de sigmoides	Proporción de combustible fino vivo	23	4838.25	0
Sigmoide	Proporción de combustible fino de rebrotantes	46	3819.35	8.78
Resta de sigmoides	Proporción de combustible fino de rebrotantes	23	3810.57	0
Exponencial	Proporción de combustible fino de colonizadora	40	2356.95	0
Exponencial	Densidad de combustible fino	40	4543.56	0
Sigmoide	Distancia entre estratos	26	5152.48	0
Monomolecular	Diámetro de copas	43	1542.02	0

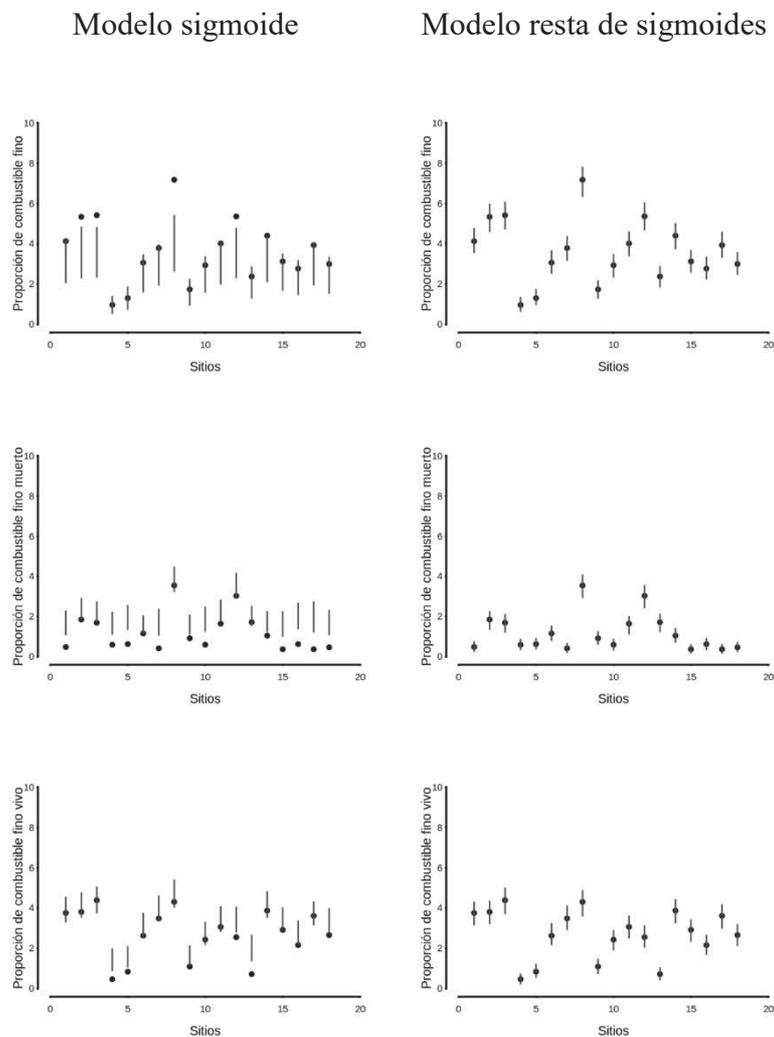


Fig. 3.2.3: El modelo que es una resta de sigmoides representa mejor el proporción de combustible fino promedio de los bosques que el modelo sigmoide. Los círculos negros son la media de los datos reales y las líneas son el HPD de los datos simulados (2000 por sitio)

Apéndice 3.3 – Parámetros estimados para los modelos seleccionados
Modelos para las variables asociadas a estructura de vegetación

Tabla 3.3.1: Modelo monomolecular para MAVR

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Monomolecular	b[1]	0.03	0.007 ; 0.056	1.003	534397
	b[2]	0.03	0.011 ; 0.053	1.001	55918
	b[3]	0.03	0.011 ; 0.052	1.005	27376
	b[4]	0.032	0.008 ; 0.058	1.003	52915
	b[5]	0.03	0.010 ; 0.053	1.003	25740
	b[6]	0.036	0.013 ; 0.061	1.006	8552
	b[7]	0.033	0.010 ; 0.058	1.003	21953
	b[8]	0.03	0.007 ; 0.056	1.003	108204
	b[9]	0.029	0.009 ; 0.053	1.003	15296
	b[10]	0.036	0.013 ; 0.062	1.006	15151
	b[11]	0.033	0.012 ; 0.057	1.009	100632
	b[12]	0.037	0.016 ; 0.061	1.005	30132
	b[13]	0.031	0.011 ; 0.053	1.002	30172
	b[14]	0.03	0.008 ; 0.054	1.002	22164
	b[15]	0.033	0.012 ; 0.057	1.003	321029
	b[16]	0.033	0.012 ; 0.057	1.004	16936
	b[17]	0.029	0.010 ; 0.051	1.003	36404
	b[18]	0.029	0.006 ; 0.054	1.003	106920
	a[1]	4.997	3.497 ; 7.685	1.003	2822
	a[2]	5.489	2.812 ; 8.838	1.002	4484
	a[3]	5.454	2.694 ; 8.853	1.002	3699
	a[4]	6.011	1.964 ; 10.231	1.001	5492
	a[5]	5.318	2.788 ; 8.536	1.004	2813
	a[6]	7.497	4.603 ; 11.006	1.002	3589
	a[7]	7.637	6.366 ; 9.09	1.006	5791
	a[8]	5.177	3.781 ; 7.623	1.004	2905
	a[9]	5.153	2.818 ; 8.312	1.003	2393
	a[10]	7.623	4.962 ; 10.927	1.002	2940
	a[11]	6.300	3.944 ; 9.321	1.002	1805
	a[12]	7.687	3.921 ; 12.219	1.002	3464
	a[13]	5.711	2.844 ; 9.097	1.002	2869
	a[14]	5.677	1.738 ; 9.764	1.001	5648
	a[15]	6.404	3.913 ; 9.52	1.001	3049
	a[16]	6.452	3.746 ; 9.757	1.002	3501
	a[17]	5.250	2.12 ; 8.901	1.002	3932
	a[18]	4.550	2.875 ; 7.614	1.002	3227
	mu.a	5.998	3.677 ; 8.861	1.003	2810
	sd.a	1.480	0.464 ; 2.772	1.001	4895
	mu.b	0.032	0.012 ; 0.053	1.004	31158
	sd.b	0.006	0.000 ; 0.015	1.005	4931
	alpha	0.801	0.749 ; 0.856	1	355852
	beta	0.012	0.010 ; 0.013	1	490443

Tabla 3.3.2: Modelo sigmoide para la diferencia entre estratos

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Sigmoide	k[1]	16.206	8.558 ; 23.841	1	113693
	k[2]	13.961	12.653 ; 15.26	1.005	3846
	k[3]	16.214	8.596 ; 23.881	1	150000
	k[4]	19.499	18.179 ; 20.811	1.002	6271
	k[5]	19.953	18.619 ; 21.295	1	8164
	k[6]	16.234	8.602 ; 23.907	1	97319
	k[7]	14.777	12.623 ; 17.701	1.035	676
	k[8]	15.734	7.800 ; 23.522	1.001	16223
	k[9]	17.555	15.741 ; 19.341	1	34075
	k[10]	17.926	15.519 ; 20.354	1	111091
	k[11]	16.21	8.543 ; 23.749	1	150000
	k[12]	16.302	8.561 ; 23.779	1	150000
	k[13]	12.016	8.809 ; 15.167	1	78289
	k[14]	16.23	8.617 ; 23.841	1	71997
	k[15]	16.219	8.382 ; 23.699	1	150000
	k[16]	13.441	12.132 ; 14.753	1	20196
	k[17]	15.643	14.351 ; 16.947	1.001	5765
	k[18]	17.939	15.142 ; 22.121	1.028	697
	a	15.472	10.219 ; 20.000	1.008	389
	b	0.366	0.232 ; 0.500	1.007	421
d	-1.14	-1.596 ; -0.693	1	7114	
mu.k	16.222	13.762 ; 18.695	1.001	17630	
sd.k	3.412	1.652 ; 5.680	1.006	2703	
alpha	3.288	2.978 ; 3.608	1	28045	
beta	0.006	0.004 ; 0.007	1	29731	

Tabla 3.3.3: Modelo para diámetro de copas

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Monomolecular	b[1]	0.019	0.01 ; 0.029	1	11974
	b[2]	0.016	0.008 ; 0.025	1	19948
	b[3]	0.021	0.011 ; 0.033	1.001	5685
	b[4]	0.017	0.008 ; 0.028	1	30809
	b[5]	0.019	0.011 ; 0.028	1	10179
	b[6]	0.021	0.011 ; 0.032	1.001	7088
	b[7]	0.019	0.011 ; 0.029	1	10365
	b[8]	0.02	0.009 ; 0.032	1	7406
	b[9]	0.02	0.01 ; 0.032	1.001	11276
	b[10]	0.023	0.013 ; 0.034	1.001	2985
	b[11]	0.017	0.009 ; 0.026	1	23515
	b[12]	0.02	0.009 ; 0.032	1.001	7300
	b[13]	0.017	0.008 ; 0.028	1	48222
	b[14]	0.019	0.01 ; 0.03	1.001	10248
	b[15]	0.021	0.011 ; 0.031	1.001	6485
	b[16]	0.02	0.012 ; 0.029	1.001	5157
	b[17]	0.016	0.006 ; 0.026	1	8940
	a[1]	8.481	6.098 ; 10.873	1.001	4883
	a[2]	7.856	4.447 ; 11.064	1	20082
	a[3]	9.394	7.247 ; 11.76	1.001	2559
	a[4]	7.914	5.457 ; 10.493	1	8910
	a[5]	8.59	5.486 ; 11.623	1.001	4856
	a[6]	9.273	6.842 ; 11.885	1.001	2735
	a[7]	8.838	6.017 ; 11.797	1.001	4666
	a[8]	9.076	7.079 ; 11.198	1.001	3507
	a[9]	9.751	7.109 ; 12.556	1.001	3892
	a[10]	9.763	6.637 ; 13.466	1.001	2525
	a[11]	8.059	4.99 ; 10.985	1	12006
	a[12]	9.344	6.817 ; 12.052	1.001	4253
	a[13]	7.922	5.413 ; 10.507	1	9857
	a[14]	8.645	6.433 ; 11.018	1.001	4706
	a[15]	9.174	6.743 ; 11.811	1.001	2517
	a[16]	8.95	5.927 ; 12.166	1.001	3042
	a[17]	7.83	3.918 ; 11.196	1	15981
mu.a	8.671	6.531 ; 10.915	1.001	3167	
sd.a	1.14	0.001 ; 2.237	1	13198	
mu.b	0.019	0.011 ; 0.028	1.001	9783	
sd.b	0.004	0 ; 0.008	1.003	1893	
alpha	0.952	0.808 ; 1.1	1	43491	
beta	0.011	0.009 ; 0.013	1	27046	

Variables asociadas a combustible

Matorral

Tabla 3.3.4: Modelo para la proporción de combustible fino total en matorrales

Modelo	Parámetros	Media	HPD	Rhat	n.eff
Sigmoide	k1[1]	0.437	0.406 ; 0.468	1	50935
	k1[2]	0.496	0.390 ; 0.637	1.002	1841
	k1[3]	0.369	0.266 ; 0.493	1.002	1172
	k1[4]	0.496	0.296 ; 0.707	1	7123
	k1[5]	0.477	0.399 ; 0.584	1.002	2487
	k1[6]	0.456	0.389 ; 0.546	1.002	2433
	k1[7]	0.453	0.423 ; 0.484	1	107540
	k1[8]	0.332	0.304 ; 0.361	1	43757
	k1[9]	0.352	0.303 ; 0.412	1.001	4297
	k1[10]	0.484	0.430 ; 0.552	1.002	4099
	k1[11]	0.437	0.386 ; 0.494	1.002	4991
	k1[12]	0.467	0.278 ; 0.664	1.005	556
	k1[13]	0.392	0.283 ; 0.524	1.002	1222
	k1[14]	0.135	0.064 ; 0.212	1.001	2543
	k1[15]	0.458	0.399 ; 0.531	1.001	4232
	k1[16]	0.315	0.260 ; 0.385	1.002	2250
	k1[17]	0.293	0.169 ; 0.424	1.005	598
	k1[18]	0.325	0.295 ; 0.354	1	77236
	a1	1.325	0.709 ; 1.883	1.002	3597
	b1	0.170	0.079 ; 0.268	1.088	185
	mu.k1	0.398	0.318 ; 0.487	1.002	1606
	sd.k1	0.110	0.068 ; 0.163	1.001	6129

Tabla 3.3.5: Modelo para la proporción de combustible fino muerto en matorrales

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Sigmoide	k1[1]	0.127	0.107 ; 0.147	1	35306
	k1[2]	0.138	0.104 ; 0.181	1.031	3952
	k1[3]	0.106	0.073 ; 0.153	1.014	9399
	k1[4]	0.152	0.063 ; 0.244	1	13573
	k1[5]	0.194	0.159 ; 0.233	1.062	1668
	k1[6]	0.149	0.121 ; 0.176	1.052	1638
	k1[7]	0.201	0.177 ; 0.225	1	12379
	k1[8]	0.115	0.096 ; 0.135	1	12043
	k1[9]	0.085	0.066 ; 0.104	1.02	3293
	k1[10]	0.133	0.109 ; 0.155	1.03	2396
	k1[11]	0.189	0.161 ; 0.215	1.05	1460
	k1[12]	0.177	0.068 ; 0.279	1	5272
	k1[13]	0.1	0.067 ; 0.146	1.014	14682
	k1[14]	0.077	0.015 ; 0.146	1.001	2179
	k1[15]	0.106	0.085 ; 0.127	1.028	1339
	k1[16]	0.072	0.053 ; 0.091	1.026	2990
	k1[17]	0.065	0.016 ; 0.114	1	11202
	k1[18]	0.132	0.111 ; 0.153	1.001	5376
	a1	2.535	1.590 ; 3.404	1.001	9307
b1	0.339	0.086 ; 0.640	1.038	677	
mu.k1	0.129	0.098 ; 0.163	1.007	3068	
sd.k1	0.052	0.031 ; 0.075	1.007	6188	

Tabla 3.3.6: Modelo para la proporción de combustible fino vivo en matorrales

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Sigmoide	k1[1]	0.342	0.313 ; 0.372	1	116681
	k1[2]	0.361	0.286 ; 0.465	1.005	37122
	k1[3]	0.276	0.201 ; 0.369	1.004	26856
	k1[4]	0.37	0.225 ; 0.519	1	136851
	k1[5]	0.309	0.255 ; 0.380	1.005	10024
	k1[6]	0.326	0.276 ; 0.394	1.005	9216
	k1[7]	0.312	0.284 ; 0.340	1	150000
	k1[8]	0.257	0.230 ; 0.284	1	92278
	k1[9]	0.282	0.240 ; 0.331	1.005	4612
	k1[10]	0.386	0.340 ; 0.443	1.006	3383
	k1[11]	0.289	0.251 ; 0.331	1.004	3887
	k1[12]	0.336	0.183 ; 0.476	1.007	1254
	k1[13]	0.301	0.221 ; 0.403	1.004	32200
	k1[14]	0.101	0.044 ; 0.161	1.001	2899
	k1[15]	0.376	0.326 ; 0.437	1.007	4826
	k1[16]	0.269	0.221 ; 0.328	1.005	7047
	k1[17]	0.237	0.124 ; 0.345	1.007	1101
	k1[18]	0.26	0.233 ; 0.288	1	90749
	a1	1.100	0.446 ; 1.668	1	66630
b1	0.180	0.064 ; 0.323	1.08	151	
mu.k1	0.299	0.241 ; 0.365	1.003	31187	
sd.k1	0.079	0.048 ; 0.116	1.002	1332	

Tabla 3.3.7: Modelo para la densidad de combustible fino total en matorrales

Modelo	Parámetro	Mean	HPD	Rhat	n.eff
Exponencial	a[1]	-0.558	-0.736 ; -0.391	1	11918
	a[2]	-0.493	-0.664 ; -0.294	1.001	6539
	a[3]	-0.545	-0.691 ; -0.393	1.003	1904
	a[4]	-0.572	-0.672 ; -0.467	1	8750
	a[5]	-0.512	-0.680 ; -0.310	1	7195
	a[6]	-0.578	-0.745 ; -0.432	1.002	1144
	a[7]	-0.558	-0.735 ; -0.385	1.001	4712
	a[8]	-0.566	-0.742 ; -0.393	1.001	1650
	a[9]	-0.564	-0.729 ; -0.399	1	6845
	a[10]	-0.573	-0.738 ; -0.403	1.004	895
	a[11]	-0.561	-0.720 ; -0.397	1.002	3320
	a[12]	-0.622	-0.740 ; -0.48	1.002	1055
	a[13]	-0.547	-0.693 ; -0.394	1.001	3831
	a[14]	-0.539	-0.687 ; -0.390	1.001	7958
	a[15]	-0.565	-0.732 ; -0.400	1.001	13381
	a[16]	-0.617	-0.811 ; -0.454	1.002	1356
	a[17]	-0.55	-0.667 ; -0.434	1.001	5642
	a[18]	-0.567	-0.744 ; -0.396	1.004	1453
	b[1]	-0.003	-0.005 ; 0.000	1	12787
	b[2]	0.009	-0.001 ; 0.019	1.001	5751
	b[3]	0	-0.01 ; 0.010	1.002	1982
	b[4]	-0.003	-0.019 ; 0.014	1	21718
	b[5]	0.007	-0.002 ; 0.015	1.001	6286
	b[6]	-0.007	-0.013 ; 0.000	1.002	1174
	b[7]	-0.002	-0.003 ; 0.000	1.001	5172
	b[8]	-0.004	-0.007 ; -0.002	1.001	1963
	b[9]	-0.004	-0.010 ; 0.003	1	6796
	b[10]	-0.006	-0.012 ; 0.000	1.003	1025
	b[11]	-0.003	-0.008 ; 0.003	1.002	3707
	b[12]	-0.01	-0.027 ; 0.005	1.001	2083
	b[13]	-0.001	-0.010 ; 0.010	1.001	4418
	b[14]	-0.003	-0.019 ; 0.014	1	30000
	b[15]	-0.003	-0.010 ; 0.003	1.001	14985
	b[16]	-0.015	-0.023 ; -0.006	1.002	1614
	b[17]	-0.002	-0.017 ; 0.013	1	30000
	b[18]	-0.005	-0.008 ; -0.001	1.003	1932
mu.a	-0.560	-0.666 ; -0.456	1.001	2958	
sd.a	0.060	0.008 ; 0.100	1.008	325	
mu.b	-0.003	-0.009 ; 0.003	1	4582	
sd.b	0.007	0.003 ; 0.012	1.002	23205	

Tabla 3.3.8: Modelo para la proporción de combustible fino total en bosques

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff	
Resta de sigmoides	k1[1]	0.318	0.225 ; 0.500	1.01	646	
	k1[2]	0.419	0.219 ; 0.670	1.005	1118	
	k1[3]	0.387	0.263 ; 0.596	1.011	597	
	k1[4]	0.232	0.047 ; 0.472	1.003	1242	
	k1[5]	0.255	0.067 ; 0.480	1.003	971	
	k1[6]	0.231	0.164 ; 0.356	1.002	1746	
	k1[7]	0.334	0.191 ; 0.568	1.008	1399	
	k1[8]	0.463	0.255 ; 0.626	1.006	930	
	k1[9]	0.282	0.094 ; 0.496	1.003	1273	
	k1[10]	0.336	0.150 ; 0.552	1.004	1107	
	k1[11]	0.356	0.224 ; 0.578	1.009	624	
	k1[12]	0.357	0.244 ; 0.498	1.003	1924	
	k1[13]	0.312	0.128 ; 0.522	1.004	1103	
	k1[14]	0.331	0.239 ; 0.514	1.011	630	
	k1[15]	0.325	0.177 ; 0.531	1.004	1092	
	k1[16]	0.32	0.146 ; 0.536	1.007	792	
	k1[17]	0.369	0.187 ; 0.599	1.007	702	
	k1[18]	0.292	0.157 ; 0.517	1.008	1561	
		a1	1.590	0.000 ; 4.017	1.002	1628
		b1	0.374	0.029 ; 0.916	1.002	880
		k2[1]	0.429	-0.287 ; 1.072	1	8617
		k2[2]	0.216	-0.385 ; 0.727	1.001	2934
		k2[3]	0.396	-0.425 ; 1.056	1.001	3546
		k2[4]	0.671	0.076 ; 1.057	1.001	5565
		k2[5]	0.614	0.127 ; 0.910	1.001	7294
		k2[6]	0.45	-0.232 ; 1.088	1	20704
		k2[7]	0.385	-0.190 ; 0.911	1	12217
		k2[8]	0.345	-0.645 ; 1.015	1.001	2005
		k2[9]	0.547	0.157 ; 0.842	1.001	5806
		k2[10]	0.401	0.011 ; 0.736	1.001	4168
		k2[11]	0.427	-0.306 ; 1.075	1	8511
		k2[12]	0.387	-0.383 ; 1.013	1.001	2541
		k2[13]	0.466	0.087 ; 0.779	1.001	3308
		k2[14]	0.422	-0.312 ; 1.059	1.001	8336
		k2[15]	0.432	-0.289 ; 1.082	1	13706
		k2[16]	0.44	-0.002 ; 0.801	1.001	9042
	k2[17]	0.321	-0.162 ; 0.728	1.001	4886	
	k2[18]	0.451	-0.112 ; 0.993	1.001	16484	
	a2	14.768	1.053 ; 28.169	1.022	99	
	b2	0.384	0.047 ; 0.785	1.012	442	
	mu.k1	0.329	0.205 ; 0.504	1.009	668	
	mu.k2	0.430	0.069 ; 0.725	1.001	2209	
	sd.k1	0.094	0.018 ; 0.171	1.001	2221	
	sd.k2	0.251	0.000 ; 0.546	1.001	3205	

Tabla 3.3.9: Modelo para la proporción de combustible fino muerto en bosques

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Resta de sigmoides	k1[1]	0.069	0.020 ; 0.178	1.008	721
	k1[2]	0.301	0.093 ; 0.719	1.004	1311
	k1[3]	0.191	0.084 ; 0.449	1.018	480
	k1[4]	0.136	0.026 ; 0.338	1.002	2101
	k1[5]	0.141	0.027 ; 0.346	1.002	2507
	k1[6]	0.133	0.055 ; 0.315	1.018	494
	k1[7]	0.112	0.015 ; 0.332	1.001	3748
	k1[8]	0.289	0.186 ; 0.517	1.097	324
	k1[9]	0.181	0.044 ; 0.425	1.002	1802
	k1[10]	0.135	0.027 ; 0.326	1.004	2191
	k1[11]	0.323	0.086 ; 0.818	1.002	1384
	k1[12]	0.249	0.158 ; 0.446	1.094	319
	k1[13]	0.281	0.089 ; 0.642	1.003	1526
	k1[14]	0.136	0.049 ; 0.335	1.01	619
	k1[15]	0.105	0.016 ; 0.271	1.001	3904
	k1[16]	0.141	0.027 ; 0.351	1.002	2109
	k1[17]	0.099	0.014 ; 0.264	1.002	4776
	k1[18]	0.12	0.017 ; 0.357	1.001	3569
	a1	2.374	0.000 ; 4.398	1.001	10212
	b1	0.244	0.062 ; 0.494	1.002	960
	k2[1]	0.604	0.015 ; 0.961	1	4949
	k2[2]	0.523	0.044 ; 0.883	1.001	1725
	k2[3]	0.601	0.015 ; 0.956	1.001	6299
	k2[4]	0.613	0.11 ; 0.938	1.001	4554
	k2[5]	0.609	0.112 ; 0.937	1.001	3399
	k2[6]	0.602	0.012 ; 0.956	1	6448
	k2[7]	0.627	0.088 ; 0.951	1	5550
	k2[8]	0.591	0.011 ; 0.948	1	8977
	k2[9]	0.581	0.105 ; 0.922	1.001	2513
	k2[10]	0.61	0.131 ; 0.94	1.001	3212
	k2[11]	0.601	0.012 ; 0.956	1	5233
	k2[12]	0.594	0.014 ; 0.951	1.001	4817
	k2[13]	0.519	0.059 ; 0.884	1.002	1897
	k2[14]	0.603	0.014 ; 0.957	1	5520
	k2[15]	0.603	0.013 ; 0.957	1.001	4807
	k2[16]	0.609	0.108 ; 0.937	1.001	4832
k2[17]	0.634	0.120 ; 0.958	1	7959	
k2[18]	0.622	0.085 ; 0.950	1	9066	
a2	23.639	0.000 ; 44.784	1.003	11756	
b2	0.601	0.149 ; 1.000	1.004	700	
mu.k1	0.118	0.000 ; 0.311	1.002	1754	
mu.k2	0.553	0.071 ; 0.902	1.001	2939	
sd.k1	0.149	0.043 ; 0.343	1.009	935	
sd.k2	0.182	0.000 ; 0.561	1.001	4002	

Tabla 3.3.10: Modelo para la proporción de combustible fino vivo en bosques

Modelo	Parámetros	Media	HPD	Rhat	n.eff
Resta de sigmoides	k1[1]	0.254	0.207 ; 0.314	1.027	772
	k1[2]	0.271	0.209 ; 0.363	1.011	595
	k1[3]	0.285	0.238 ; 0.337	1.042	676
	k1[4]	0.182	0.022 ; 0.311	1.001	2839
	k1[5]	0.197	0.044 ; 0.316	1.001	2298
	k1[6]	0.181	0.138 ; 0.248	1.013	1305
	k1[7]	0.242	0.187 ; 0.335	1.01	571
	k1[8]	0.276	0.232 ; 0.328	1.032	668
	k1[9]	0.208	0.066 ; 0.322	1.001	2951
	k1[10]	0.241	0.143 ; 0.352	1.003	3473
	k1[11]	0.233	0.175 ; 0.311	1.01	962
	k1[12]	0.178	0.134 ; 0.276	1.008	1045
	k1[13]	0.201	0.045 ; 0.319	1.001	4036
	k1[14]	0.258	0.211 ; 0.315	1.029	821
	k1[15]	0.25	0.174 ; 0.352	1.004	1508
	k1[16]	0.225	0.122 ; 0.332	1.003	1687
	k1[17]	0.275	0.202 ; 0.375	1.012	1488
	k1[18]	0.199	0.141 ; 0.311	1.006	556
	a1	1.177	0.00 ; 2.603	1	14548
	b1	0.35	0.155 ; 0.500	1.004	862
	k2[1]	0.589	0.000 ; 1.348	1	50941
	k2[2]	0.396	0.000 ; 1.125	1.004	743
	k2[3]	0.58	0.000 ; 1.361	1	9453
	k2[4]	0.938	0.086 ; 1.716	1	20403
	k2[5]	0.722	0.185 ; 1.044	1.001	3710
	k2[6]	0.606	0.000 ; 1.379	1	14340
	k2[7]	0.508	0.000 ; 1.284	1.001	1803
	k2[8]	0.554	0.000 ; 1.332	1	5199
	k2[9]	0.628	0.265 ; 0.845	1	30410
	k2[10]	0.341	0.022 ; 0.592	1	19444
	k2[11]	0.595	0.000 ; 1.36	1	20984
	k2[12]	0.599	0.00 ; 1.376	1	17122
	k2[13]	0.726	0.368 ; 0.906	1	51124
	k2[14]	0.585	0.000 ; 1.341	1	12171
	k2[15]	0.592	0.000 ; 1.355	1	18889
k2[16]	0.474	0.000 ; 0.89	1	35502	
k2[17]	0.262	0.000 ; 0.691	1.001	4999	
k2[18]	0.562	0.000 ; 1.322	1	9972	
a2	31.867	0.459 ; 61.855	1.029	800	
b2	0.562	0.137 ; 1.000	1.016	733	
mu.k1	0.228	0.156 ; 0.309	1.009	676	
mu.k2	0.392	0.000 ; 0.773	1	5582	
sd.k1	0.061	0.016 ; 0.129	1.003	12222	
sd.k2	0.467	0.099 ; 0.928	1	78659	

Tabla 3.3.11: Modelo para la proporción de combustible fino de especies rebrotantes en bosques

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Resta de sigmoides	k1[1]	0.326	0.213 ; 0.599	1.059	193
	k1[2]	0.385	0.197 ; 0.665	1.068	220
	k1[3]	0.251	0.163 ; 0.494	1.052	190
	k1[4]	0.166	0.065 ; 0.359	1.019	305
	k1[5]	0.198	0.078 ; 0.394	1.017	385
	k1[6]	0.165	0.086 ; 0.373	1.04	198
	k1[7]	0.278	0.171 ; 0.528	1.052	203
	k1[8]	0.368	0.217 ; 0.646	1.073	204
	k1[9]	0.216	0.080 ; 0.403	1.012	702
	k1[10]	0.221	0.085 ; 0.408	1.015	560
	k1[11]	0.294	0.159 ; 0.522	1.032	281
	k1[12]	0.244	0.161 ; 0.480	1.056	184
	k1[13]	0.273	0.114 ; 0.478	1.018	605
	k1[14]	0.126	0.061 ; 0.319	1.031	230
	k1[15]	0.216	0.072 ; 0.411	1.011	668
	k1[16]	0.265	0.138 ; 0.493	1.034	265
	k1[17]	0.28	0.149 ; 0.516	1.037	252
	k1[18]	0.248	0.155 ; 0.487	1.045	203
	a1	3.693	0.000 ; 7.171	1.003	720
	b1	0.576	0.122 ; 1.000	1.004	645
	k2[1]	0.393	-0.371 ; 1.098	1	26330
	k2[2]	0.324	-0.522 ; 1.022	1.001	3495
	k2[3]	0.406	-0.334 ; 1.096	1	23695
	k2[4]	0.479	-0.212 ; 1.127	1	12751
	k2[5]	0.457	-0.197 ; 1.028	1	10319
	k2[6]	0.429	-0.326 ; 1.107	1	21032
	k2[7]	0.39	-0.352 ; 1.076	1.001	15271
	k2[8]	0.375	-0.432 ; 1.076	1.002	2503
	k2[9]	0.453	-0.09 ; 0.898	1.001	4723
	k2[10]	0.446	-0.053 ; 0.87	1.002	2014
	k2[11]	0.405	-0.353 ; 1.106	1	43340
	k2[12]	0.406	-0.331 ; 1.099	1	124186
	k2[13]	0.375	-0.143 ; 0.829	1.003	2456
	k2[14]	0.437	-0.319 ; 1.122	1.001	3813
k2[15]	0.422	-0.336 ; 1.117	1	61985	
k2[16]	0.399	-0.264 ; 1.034	1.001	19372	
k2[17]	0.385	-0.307 ; 1.039	1	349060	
k2[18]	0.401	-0.316 ; 1.091	1.001	38129	
a2	28.096	0.000 ; 61.017	1.013	173	
b2	0.526	0.087 ; 1.000	1.003	891	
mu.k1	0.259	0.200 ; 0.449	1.045	215	
mu.k2	0.412	0.000 ; 0.743	1	65906	
sd.k1	0.092	0.021 ; 0.181	1.05	350	
sd.k2	0.222	0.000 ; 0.678	1.001	5511	

Tabla 3.3.12: Modelo para la proporción de combustible fino de *N. dombeyi* en bosques

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Exponencial	a[1]	0.011	0.002 ; 0.024	1.001	21531
	a[2]	0.131	0.001 ; 0.326	1	6002
	a[3]	0.09	0.031 ; 0.175	1	59377
	a[4]	0.181	0.012 ; 0.391	1.001	3064
	a[5]	0.183	0.012 ; 0.394	1.001	4842
	a[6]	0.114	0.037 ; 0.212	1.001	12100
	a[7]	0.16	0.012 ; 0.355	1.001	3798
	a[8]	0.228	0.064 ; 0.428	1.001	2349
	a[9]	0.195	0.011 ; 0.416	1	6775
	a[10]	0.196	0.008 ; 0.416	1	5584
	a[11]	0.102	0.054 ; 0.157	1.001	6676
	a[12]	0.219	0.060 ; 0.420	1.002	1603
	a[13]	0.186	0.003 ; 0.403	1.001	1741
	a[14]	0.275	0.116 ; 0.443	1.003	903
	a[15]	0.2	0.128 ; 0.279	1.001	2122
	a[16]	0.146	0.001 ; 0.346	1	7165
	a[17]	0.157	0.004 ; 0.361	1	7682
	a[18]	0.13	0.003 ; 0.318	1	12272
	b[1]	0.037	-0.013 ; 0.091	1	10068
	b[2]	0.047	0.015 ; 0.075	1	7307
	b[3]	0.04	-0.005 ; 0.091	1	55733
	b[4]	0.028	0.007 ; 0.046	1.001	3095
	b[5]	0.026	0.008 ; 0.044	1	5478
	b[6]	0.039	-0.006 ; 0.087	1	16001
	b[7]	0.035	0.009 ; 0.059	1	4862
	b[8]	0.016	-0.014 ; 0.047	1.002	1839
	b[9]	0.012	0.002 ; 0.022	1.001	4107
	b[10]	0.004	-0.004 ; 0.010	1	11866
	b[11]	0.036	-0.012 ; 0.087	1	6462
	b[12]	0.019	-0.012 ; 0.051	1.001	2058
	b[13]	0.015	0.007 ; 0.022	1.001	1819
	b[14]	0.01	-0.035 ; 0.054	1.002	925
	b[15]	0.026	-0.024 ; 0.077	1.001	1997
	b[16]	0.043	0.015 ; 0.067	1	7612
	b[17]	0.038	0.014 ; 0.06	1	40142
	b[18]	0.045	0.011 ; 0.074	1	28971
mu.a	0.161	0.067 ; 0.279	1.001	2048	
mu.b	0.029	0.010 ; 0.049	1.001	1869	
sd.a	0.099	0.036 ; 0.185	1.001	2014	
sd.b	0.021	0.008 ; 0.036	1	10939	

Tabla 3.3.13: Modelo para la densidad de combustible fino total en bosques

Modelo	Parámetro	Media	HPD	Rhat	n.eff
Exponencial	a[1]	-0.703	-0.848 ; -0.562	1.001	4689
	a[2]	-0.658	-0.830 ; -0.478	1.001	2007
	a[3]	-0.628	-0.776 ; -0.472	1.001	3458
	a[4]	-0.672	-0.846 ; -0.497	1.001	5714
	a[5]	-0.653	-0.818 ; -0.466	1.001	3510
	a[6]	-0.637	-0.782 ; -0.482	1.001	1749
	a[7]	-0.678	-0.853 ; -0.505	1.001	3361
	a[8]	-0.653	-0.813 ; -0.480	1.001	2756
	a[9]	-0.664	-0.837 ; -0.489	1.001	2252
	a[10]	-0.663	-0.835 ; -0.485	1.001	2658
	a[11]	-0.696	-0.819 ; -0.569	1.001	4858
	a[12]	-0.681	-0.843 ; -0.515	1	6272
	a[13]	-0.664	-0.838 ; -0.485	1.001	4582
	a[14]	-0.618	-0.763 ; -0.458	1.001	2156
	a[15]	-0.672	-0.785 ; -0.553	1.001	2623
	a[16]	-0.675	-0.855 ; -0.502	1	6734
	a[17]	-0.669	-0.844 ; -0.493	1.001	5451
	a[18]	-0.685	-0.865 ; -0.513	1.001	13364
	b[1]	-0.013	-0.024 ; -0.002	1	7170
	b[2]	-0.004	-0.007 ; -0.001	1.001	2332
	b[3]	-0.001	-0.011 ; 0.008	1	4836
	b[4]	-0.012	-0.016 ; -0.008	1	12442
	b[5]	0.000	-0.003 ; 0.003	1.001	3805
	b[6]	-0.003	-0.013 ; 0.007	1.001	1998
	b[7]	-0.014	-0.017 ; -0.010	1.001	5396
	b[8]	-0.004	-0.011 ; 0.002	1.001	2847
	b[9]	-0.007	-0.009 ; -0.005	1.001	3718
	b[10]	-0.004	-0.005 ; -0.003	1.001	3114
	b[11]	-0.011	-0.024 ; 0.002	1.001	5243
	b[12]	-0.012	-0.018 ; -0.005	1	12026
	b[13]	-0.005	-0.006 ; -0.004	1	8213
	b[14]	0.000	-0.011 ; 0.011	1.001	2158
	b[15]	-0.008	-0.022 ; 0.005	1.001	3831
	b[16]	-0.013	-0.016 ; -0.01	1	9366
	b[17]	-0.010	-0.012 ; -0.007	1	6661
	b[18]	-0.016	-0.02 ; -0.012	1	24639
mu.a	-0.665	-0.779 ; -0.547	1.001	2050	
sd.a	0.056	0.006 ; 0.100	1	4981	
mu.b	-0.008	-0.012 ; -0.003	1.001	3035	
sd.b	0.006	0.004 ; 0.010	1	10284	

Apéndice 4.1 – Modelo de simulación

Para explorar cómo las distribuciones de intervalos de fuego (análisis de supervivencia) responden a variaciones en la composición de la vegetación en el paisaje y a la frecuencia de ignición simulé historias de fuego mediante un modelo estocástico espacialmente explícito implementado en SELES (*Spatially Explicit Landscape Event Simulator*; Fall and Fall 2001) en paisajes con distinta proporción de matorrales y bosques con tres frecuencias de ignición diferentes (2 incendios/año, 1 incendio/año y 0.1 incendios/año (un incendio cada 10 años)). El modelo comprende dos niveles jerárquicos: Celdas y Paisaje. Hay dos procesos que tienen lugar: el fuego y la sucesión. Las celdas tienen una resolución de 30x30 m (0,09 ha) y el paisaje es una cuadrícula de 3600 ha (200 x 200 celdas) que varía en la composición de la vegetación y el tiempo desde el incendio. El modelo simula incendios y regeneración en pasos temporales anuales. Las igniciones ocurren aleatoriamente en el paisaje y el fuego se propaga con una probabilidad de propagación que depende del tiempo transcurrido desde el incendio (TDI) y del tipo de comunidad (Fig. 4.1.1). La probabilidad de propagación del fuego aumenta con el tiempo desde el incendio, alcanzando una asíntota en matorrales (comunidad pirófila), siguiendo el patrón encontrado en estudios de campo. En bosques (comunidad pirófoba) la probabilidad de propagación aumenta y luego disminuye hasta alcanzar una asíntota inferior a la de matorrales (función en forma de joroba) (Fig. 4.1.1). Cuando una celda se quema, se regenera inmediatamente en un matorral y la sucesión a un bosque ocurre sólo si las semillas llegan a los sitios desde una celda de bosque no quemada (Fig. 4.1.2). Esto emula los patrones de sucesión observados en el noroeste de la Patagonia (Paritsis et al. 2015; Landesmann et al. 2015, 2016; Tiribelli et al. 2018).

Variables a escala de paisaje

Factor de desecación del combustible (w): Cada año se muestrea un valor de w de una distribución normal truncada (media =1, sd = 0,08). Valores iguales a 1 equivalen a años normales, mientras que los números inferiores a 1 equivalen a años más secos y los valores superiores a 1 años más húmedos. Este factor modula la propagación del fuego y la dispersión de semillas (de Kitzberger et al. 2012).

Variables a escala de celda

Tipo de combustible: cada celda del paisaje puede tener uno de dos tipos de combustible, pirófilo (matorrales de especies rebrotantes) o pirófobo (bosques dominados por especies colonizadoras)

Tiempo desde el incendio (TDI): Es el tiempo que ocurrió desde la última vez que se quemó la celda. Luego de que una celda se quema su TDI se convierte en 0 y aumenta un año por cada vez que no se vuelve a quemar.

Tiempo desde la regeneración (TDR): Es el tiempo transcurrido desde la llegada de semillas a una celda. Esta variable modula la transición de bosque a matorral. Luego de que una celda se quema TDR se vuelve 0. Una vez que ocurre la dispersión de semillas y semillas llegan a la celda TDR se convierte en 1 y va aumentando por cada año que no se quema la celda.

Formulación del modelo

Cada año un valor único de w se sortea de una distribución normal. Luego los módulos de fuego y sucesión ocurren.

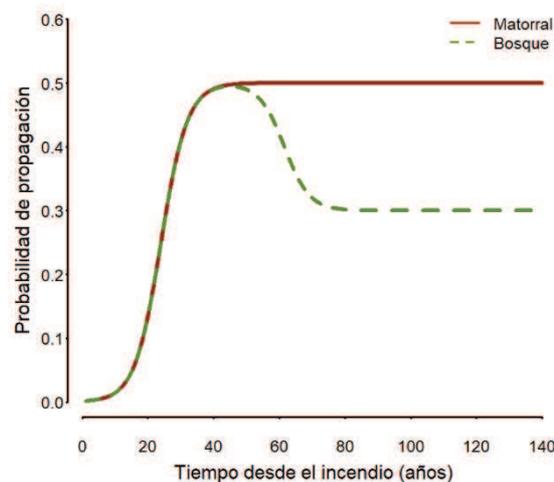


Fig. 4.1.1. Probabilidad de propagación de fuego para matorrales y bosques.

Módulo de fuego

Este módulo comprende dos procesos estocásticos, ignición y propagación. Las igniciones ocurren aleatoriamente en el paisaje. Luego de ocurrida una ignición en una celda el fuego

propaga a sus ocho celdas vecinas dada una probabilidad de propagación (P_{base}) que depende del TDI de la celda (Fig 4.1.1). Esa probabilidad de propagación puede ser incrementada o disminuida por w (Kitzberger *et al.* 2012.). Luego de que el fuego propaga la vegetación regenera en matorral a menos que una semilla llegue. Una celda no se puede quemar dos veces el mismo año.

Módulo de sucesión

Las celdas de bosque producen y dispersan semillas todos los años a sus celdas vecinas siguiendo una curva exponencial (Fig. 4.1.2). La distancia que pueden alcanzar las semillas depende de w . En años normales o secos la dispersión ocurre solo en celdas vecinas (30 m), en años húmedos ($w > 1$) la distancia de dispersión se incrementa a dos celdas (60m). Esto lo realizamos por que el establecimiento de la semillas ocurre siempre que una semilla alcance un sitio, es decir el establecimiento es del 100%. Eso no es realista y por este motivo años “secos” la distancia de dispersión es menor, para emular el menor establecimiento que hay esos años (Tercero-Bucardo *et al.* 2007). Si una semilla alcanza una celda su TDR se vuelve 1 año y cuando la celda alcanza 80 años se convierte en bosque y puede dispersar semillas.

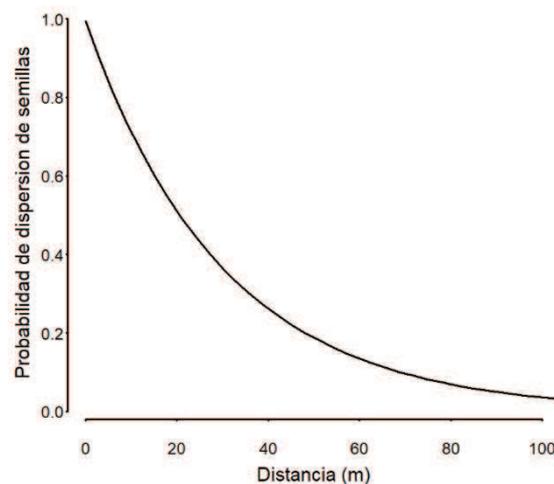


Fig. 4.1.2. Probabilidad de dispersión de semillas a parches remanentes.

Apéndice 4.2 – Modelos alternativos y previas

A cada intervalo TTF, BFI o TSF le di un número indicador de abierto o cerrado: 1 si correspondía a un intervalo abierto y 0 si correspondía a un intervalo cerrado (Moritz *et al.* 2009). Para ajustar las distribuciones de intervalos de fuego muestree el paisaje cada 400 m para evitar auto-correlación espacial. Con estos datos ajusté cuatro distribuciones de intervalos de fuego alternativas donde la función de verosimilitud (L) se define así:

$$L_i \begin{cases} f(t_i) & \text{if } \delta_i = 0 \\ A(t_i) & \text{if } \delta_i = 1 \end{cases}$$

Donde L_i es la verosimilitud de tener un intervalo como t_i y δ_i identifica si el intervalos es abierto o cerrado ($\delta_i = 1$ o $\delta_i = 0$). Si el intervalo es abierto la función de verosimilitud es la forma acumulada de la distribución ($A(t)$ es la probabilidad de que una celda dada no se quemara/sobreviva hasta el tiempo t). Si el intervalo es cerrado la función de verosimilitud es la función de densidad de probabilidad ($f(t)$ la probabilidad de quemarse en el tiempo t).

Abajo se detallan las formas acumuladas y la densidad de probabilidad de cada una de las distribuciones ajustadas.

Función de densidad de probabilidad

$$f(t_i) = h(t_i) \times e^{-H(t_i)}$$

Función acumulada – curva de supervivencia

$$A(t_i) = e^{-H(t_i)}$$

donde $h(t_i)$ es la función de inflamabilidad o función de riesgo (hazard), $H(t_i)$ es la integral de la función de inflamabilidad y t es el intervalo de fuego.

Modelo weibull

$$h(t_i) = \frac{c \times t_i^{c-1}}{b^c}$$
$$H(t_i) = \left(\frac{t_i}{b}\right)^c$$

Aquí b es el parámetro de escala y además es el percentil 63.2 de la distribución y c es el parámetro de forma. Si $c = 0$ la inflamabilidad no cambia con el tiempo desde el incendio, si $c > 0$ la inflamabilidad aumenta exponencialmente y finalmente si $c < 0$ la inflamabilidad disminuye con el tiempo. Utilicé previas débilmente informativas para estos parámetros, distribuciones normales truncada en 0 (media = 0, desvío estándar= 1000).

Modelo logístico

$$h(t_i) = \frac{h}{1 + (c \times e^{-r \times t_i})}$$
$$H(t_i) = \frac{h \times \ln\left(\frac{e^{r \times t_i} + c}{1 + c}\right)}{r}$$

Aquí la inflamabilidad aumenta a una tasa r hasta alcanzar una asíntota h y $h/(c+1)$ es la inflamabilidad cuando $t=0$. Utilicé previas débilmente informativas para todos los parámetros, una distribución beta ($\text{shape1} = 1$, $\text{shape2}=1$) para h y r y una normal truncada ($\text{media} = 0$, $\text{desviación estándar} = 1000$) para c .

Modelo olson

$$h(t_i) = h(1 - e^{-k \times t_i})$$
$$H(t_i) = h \times \left(t_i + \frac{e^{-k \times t_i}}{k} - \frac{1}{k} \right)$$

Aquí la inflamabilidad aumenta a una tasa igual a k hasta alcanzar una asíntota h . Utilicé previas débilmente informativas para todos los parámetros, una distribución beta ($\text{shape1} = 1$, $\text{shape2}=1$).

Modelo moisture

$$h(t_i) = h(1 - e^{-k \times t_i}) \times (r + e^{-m \times t_i})$$
$$H(t_i) = h \times \left(r \times t_i + \frac{r \times e^{-k \times t_i}}{k} - \frac{e^{-m \times t_i}}{m} + \frac{e^{-(m+k) \times t_i}}{m+k} - \frac{r}{k} + \frac{1}{m} - \frac{1}{m+k} \right)$$

Este modelo es una variación del modelo Olson donde la inflamabilidad eventualmente disminuye a un nivel igual a $r \times h$ a una tasa igual a m . Utilicé previas débilmente informativas para todos los parámetro, una distribución beta ($\text{shape1} = 1$, $\text{shape2}=1$).

Apéndice 4.3 – Parámetros estimados y selección de modelos

Para seleccionar entre los diferentes modelos propuestos utilicé el criterio de información de Watanabe (WAIC). Además calculé los *weights* que estiman la probabilidad de que el modelo va a ser la mejor predicción para un nuevo set de datos comparado con los modelos propuestos. El modelo moisture mostró el menor WAIC y por tanto el mayor *weight* para los paisajes L. Puelo – L. Epuyén y Brazo Tristeza, el modelo logístico para C. Catedral – L. Gutierrez y L. Ñorquinco, y el modelo Weibull para L. Lolog (Tabla 4.3.1).

Tabla 4.3.1: Detalles de la selección de modelos para cada paisaje real

Paisaje	Modelo	WAIC	Δ WAIC	weight
L° Puelo - L° Epuyén	Weibull	14333.255	66.229	0
	Logístico	14694.129	427.103	0
	Olson	14860.819	593.793	0
	Moisture	14267.026	0.000	1
Brazo Tristeza (L° NH)	Weibull	271.110	9.122	0.009
	Logístico	266.191	4.203	0.103
	Olson	267.875	5.887	0.044
	Moisture	261.988	0.000	0.844
C° Catedral - L° Gutierrez	Weibull	645.375	12.627	0.002
	Logístico	632.748	0.000	0.985
	Olson	641.425	8.677	0.013
	Moisture	674.953	42.205	0
L° Ñorquinco	Weibull	2317.433	2.379	0.233
	Logístico	2315.054	0.000	0.767
	Olson	2343.858	28.804	0
	Moisture	2515.480	200.426	0
L° Lolog	Weibull	2175.092	0.000	1
	Logístico	2339.248	164.156	0
	Olson	2433.921	258.829	0
	Moisture	2689.287	514.195	0

Tabla 4.3.2: Resumen de estimaciones de los modelos seleccionados para cada uno de los paisajes reales.

Paisaje	Modelo	Parámetro	Media	IC	Rhat	n.eff
L° Puelo L° Epuyén	Moisture	h	0.05	0.04;0.05	1.00	2533
		k	0.99	0.96;1	1.00	42282
		m	0.97	0.94;1	1.00	180000
		r	0.04	0.03;0.04	1.00	3022
Brazo Tristeza (PN NH)	Moisture	h	0.01	0;0.01	1.00	4321316
		k	0.04	0.01;0.07	1.00	1405089
		m	0.03	0.01;0.06	1.00	1200000
		r	0.01	0;0.01	1.00	11917417
C° Catedral L° Gutierrez	Logístico	h	0.002	0.001;0.003	1.00	120000
		c	17.792	5.43;30.389	1.00	11138
		r	0.111	0.068;0.158	1.01	69668
L° Ñorquinco	Logístico	h	0.004	0.003;0.006	1.00	73870
		c	32.618	20.713;45.142	1.00	16871
		r	0.063	0.051;0.076	1.00	13175
L° Lolog	Weibull	c	9.43	8.02;10.84	1.00	2083
		b	127.65	122.39;133.16	1.00	1924

Note: Media: Media de la distribución posterior, HPD: intervalo de credibilidad, Rhat: la convergencia es exitosa si $Rhat \leq 1.1$, n.eff: número efectivo de muestras de la posterior

Tabla 4.3.3 Detalles de la selección de modelos para cada una de las simulaciones de cada paisaje simulado.

Bosque (%)	Frecuencia	$\Delta WAIC$			
		Moisture	Weibull	Olson	Logístico
0	0.5	730.185	941.458	941.458	0
0	0.5	725.093	990.745	990.745	0
0	0.5	787.666	1042.819	1042.819	0
0	0.5	718.901	941.494	941.494	0
0	0.5	713.016	980.526	980.526	0
0	0.5	620.967	824.308	824.308	0
0	0.5	664.41	892.202	892.202	0
0	0.5	754.04	1005.614	1005.614	0
0	0.5	696.582	907.899	907.899	0
0	0.5	806.253	1054.512	1054.512	0
0	10	167.711	253.792	253.792	0
0	10	339.953	605.22	605.22	0
0	10	215.767	370.882	370.882	0
0	10	252.298	421.532	421.532	0
0	10	322.473	482.924	482.924	0
0	10	283.72	427.656	427.656	0
0	10	302.979	475.26	475.26	0
0	10	204.579	352.773	352.773	0
0	10	173.426	306.837	306.837	0
0	10	320.062	539.783	539.783	0
0	1	722.973	969.048	969.048	0
0	1	801.603	1090.725	1090.725	0

0	1	669.331	908.942	908.942	0
0	1	645.4	863.657	863.657	0
0	1	628.581	916.554	916.554	0
0	1	734.336	968.828	968.828	0
0	1	585.238	803.262	803.262	0
0	1	558.115	755.375	755.375	0
0	1	722.136	974.092	974.092	0
0	1	612.665	904.709	904.709	0
<hr/>					
20	0.5	221.059	408.21	408.21	0
20	0.5	180.574	353.74	353.74	0
20	0.5	159.388	347.376	347.376	0
20	0.5	226.66	475.425	475.425	0
20	0.5	200.132	400.506	400.506	0
20	0.5	196.379	335.509	335.509	0
20	0.5	201.995	384.632	384.632	0
20	0.5	202.778	401.968	401.968	0
20	0.5	263.63	501.214	501.214	0
20	0.5	252.279	492.288	492.288	0
<hr/>					
20	10	0.866	0	0	2.873
20	10	0	4.695	4.695	1.192
20	10	10.245	20.463	20.463	0
20	10	1.808	7.645	7.645	0
20	10	0	0.752	0.752	1.498
20	10	1.201	0	0	1.783
20	10	4.184	0	0	2.084
20	10	8.859	22.47	22.47	0
20	10	3.47	8.934	8.934	0
20	10	5.607	12.833	12.833	0
<hr/>					
20	1	99.667	217.086	217.086	0
20	1	93.683	171.956	171.956	0
20	1	119.041	242.581	242.581	0
20	1	133.36	296.428	296.428	0
20	1	81.585	174.81	174.81	0
20	1	114.06	217.683	217.683	0
20	1	98.883	214.261	214.261	0
20	1	119.002	225.491	225.491	0
20	1	117.503	234.987	234.987	0
20	1	96.338	209.403	209.403	0
<hr/>					
40	0.5	106.31	238.616	238.616	0
40	0.5	72.827	164.993	164.993	0
40	0.5	121.407	258.527	258.527	0
40	0.5	84.624	156.142	156.142	0
40	0.5	129.413	256.438	256.438	0
40	0.5	94.682	212.413	212.413	0
40	0.5	127.731	272.287	272.287	0
40	0.5	101.399	212.634	212.634	0
40	0.5	118.158	272.164	272.164	0
40	0.5	125.11	277.499	277.499	0

40	10	0.864	1.558	1.558	0
40	10	0	1.614	1.614	3.089
40	10	0.55	0	0	4.953
40	10	1.82	3.298	3.298	0
40	10	2.063	1.516	1.516	0
40	10	1.608	0	0	2.991
40	10	1.995	2.856	2.856	0
40	10	0.623	2.067	2.067	0
40	10	0.395	0	0	6.206
40	10	1.499	0	0	5.839
40	1	58.284	127.148	127.148	0
40	1	38.335	87.443	87.443	0
40	1	44.593	110.905	110.905	0
40	1	42.595	87.563	87.563	0
40	1	63.567	124.252	124.252	0
40	1	45.107	89.973	89.973	0
40	1	37.122	72.764	72.764	0
40	1	24.259	55.953	55.953	0
40	1	41.892	94.974	94.974	0
40	1	47.322	95.156	95.156	0
60	0.5	24.848	52.384	52.384	0
60	0.5	20.272	41.016	41.016	0
60	0.5	29.747	75.767	75.767	0
60	0.5	30.229	68.173	68.173	0
60	0.5	22.447	46.612	46.612	0
60	0.5	18.743	40.446	40.446	0
60	0.5	25.468	63.745	63.745	0
60	0.5	16.9	62.315	62.315	0
60	0.5	30.426	69.916	69.916	0
60	0.5	15.918	28.854	28.854	0
60	10	0.77	0	1.082	1.974
60	1	5.759	13.008	13.008	0
60	1	19.719	40.396	40.396	0
60	1	4.76	14.502	14.502	0
60	1	14.67	36.124	36.124	0
60	1	7.706	14.71	14.71	0
60	1	11.928	25.081	25.081	0
60	1	9.618	20.859	20.859	0
60	1	8.592	22.204	22.204	0
60	1	9.071	18.509	18.509	0
60	1	18.215	41.065	41.065	0
80	0.5	0	8.318	8.318	2.295
80	0.5	0	7.662	7.662	10.205
80	0.5	0	4.809	4.809	3.241
80	0.5	0	8.419	8.419	4.752
80	0.5	0	4.512	4.512	1.826
80	0.5	0	25.594	25.594	7.508
80	0.5	0	7.197	7.197	5.416

80	0.5	0	12.792	12.792	7.023
80	0.5	0	12.226	12.226	2.606
80	0.5	0	2.443	2.443	4.218
<hr/>					
80	1	0	4.407	4.407	3.692
80	1	0	3.746	3.746	3.465
80	1	0	7.194	7.194	4.097
80	1	0	6.473	6.473	5.232
80	1	0	8.156	8.156	4.674
80	1	0	5.843	5.843	4.948
80	1	0	6.341	6.341	7.754
80	1	0	4.787	4.787	9.172
80	1	0	4.438	4.438	3.008
<hr/>					

Artículo de respaldo

Tiribelli, F., Kitzberger, T. & Morales, J.M. (2018) Changes in vegetation structure and fuel characteristics along post-fire succession promote alternative stable states and positive fire-vegetation feedbacks. *Journal of Vegetation Science*, 1:11.

Changes in vegetation structure and fuel characteristics along post-fire succession promote alternative stable states and positive fire–vegetation feedbacks

Florencia Tiribelli  | Thomas Kitzberger | Juan Manuel Morales

Laboratorio Ecotono, INIBIOMA-
Universidad Nacional del Comahue,
CONICET, Bariloche, Argentina

Correspondence

Florencia Tiribelli, Laboratorio Ecotono,
INIBIOMA-Universidad Nacional del
Comahue, CONICET, Bariloche, Argentina.
Email: flopitiribelli@gmail.com

Funding information

CONICET, Grant/Award Number: PIP
11220110100058; Rufford Small Grant
Foundation

Co-ordinating Editor: Beverly Collins

Abstract

Aims: Structural and compositional changes along post-fire succession modify plant community proneness to burn (flammability). The dominant regeneration strategies and life forms, and their interactions along post-fire succession, modulate these changes by affecting density, amount and connectivity of fuels. Depending on how flammability evolves during post-fire succession it may feed back negatively, neutrally or positively into fire probability and behaviour. Negative fire–vegetation feedbacks arise when communities increase flammability as stands age, while positive feedbacks occur where early stages have higher flammability than later stages. We characterized changes in vegetation structure and fuel characteristics with time since fire in sites where either resprouters maintained dominance (shrublands), or where colonizer trees reached the sites and dominate later post-fire stages (forests).

Location: Northwestern Patagonia, Argentina.

Methods: We measured vegetation structure and characterized fine fuels with the intercept pole method in stands of different post-fire age in 18 shrublands (range 1–115 years) and 18 forests (range 7–216 years).

Results: In shrublands fuel amount quickly recovered after fire to a relatively constant value and fine fuel density remained high. Conversely, in forests, fuel amount rapidly increased during early post-fire stages (when resprouting shrubs dominate the community), peaked at c. 30–50 years (related to the co-existence of resprouters and young trees) and decreased to a relatively constant value (when tall trees dominate the community and suppress resprouters). Moreover, forest fuel density decreased with time. These changes in fuel characteristics were largely linked to changes in vegetation structure, which in turn were modulated by the dominant regeneration strategies and life forms.

Conclusions: Our results provide evidence of a positive fire–vegetation feedback for the community dominated by colonizer trees, while the community dominated by resprouter shrubs showed a neutral feedback. Given the co-existence of flammable shrublands bordering fire-sensitive forests and their low tree regeneration rates, we argue that forest communities are especially sensitive to changes in fire frequency and severity driven by global change. Anthropogenic or climate-driven changes in ignitions are threatening these landscapes, which may undergo potentially rapid transformations, as seen in other temperate ecosystems.

KEYWORDS

fine fuels, flammability, *Nothofagus*, post-fire colonizer, post-fire resprouter, pyrophobic forests, pyrophytic shrublands, time since fire

1 | INTRODUCTION

As a site develops after a fire event, changes in community structure, composition and abiotic factors affect the amount and condition of fuels, and thus its flammability or ability to burn (White & Zipperer, 2010). Depending on how flammability evolves along post-fire succession, a variety of fire–vegetation feedbacks can be produced. The nature of these feedbacks has important consequences for landscape dynamics, such as self-organization, maintenance of alternative stable states, fire regime shifts and vulnerability to changes in ignitions and climate (Kitzberger, Aráoz, Gowda, Mermoz, & Morales, 2012).

Negative fire–vegetation feedbacks occur in communities where flammability gradually increases with time since fire. Classic examples are SW North American pine-dominated communities, where flammability steadily increases with stand age due to increasing fuel loads, tree densification and vertical connectivity via “fuel ladders” (see Covington & Moore, 1994). During normal climatic conditions (when fuels control fire behaviour), these communities generate relatively resilient shifting steady-state mosaics, where young stands protect old stands from burning (Bormann & Likens, 1979; Heinselman, 1973; Johnson & Van Wagner, 1985). Conversely, positive fire–vegetation feedbacks occur in communities where flammability increases rapidly after fire and then decreases as the stand ages. Classic examples are wet sclerophyllous forests of SE Australia. There, young post-fire communities are co-dominated by shade-intolerant *Eucalyptus* and shade-tolerant rain forest species with abundant fine fuels. As these communities mature, the rain forest species gradually gain dominance and produce moister understories with coarser fuels, decreasing flammability (Jackson, 1968). Older stands may also become less flammable in communities where longer-lived trees overtop and shade the understorey species, making fuels horizontally sparser and disconnected from the canopy (Gosper, Prober, & Yates, 2013; Gosper, Yates, Prober, & Wiehl, 2014; Odion, Moritz, & DellaSala, 2010; Paritsis, Veblen, & Holz, 2015). In these communities, the relationships between vegetation and fire can produce pyrophytic (fire-promoting) and pyrophobic (fire-avoiding) alternative stable states that co-exist in the landscape (Kitzberger et al., 2012; Lindenmayer, Hobbs, Likens, Krebs, & Banks, 2011; Pausas, 2015). With high fire frequency or high fire severity, these communities may remain in a flammable state, unable to mature into a less flammable community (Kitzberger et al., 2012). Despite the important consequences of fire–vegetation feedbacks on landscape resilience, flammability trajectories of communities have been commonly inferred from remote sensing (Bowman, Williamson, Prior, & Murphy, 2016; Odion et al., 2010; Taylor, McCarthy, & Lindenmayer, 2014), simulation models (Kitzberger et al., 2012; Perry & Enright, 2002; Perry, Wilmshurst, McGlone, McWethy, & Whitlock, 2012) or

observations of the effects of fire on different developmental stages (Blackhall et al., 2017; Paritsis et al., 2015; Pausas, Alessio, Moreira, & Corcobado, 2012; Tepley, Veblen, Perry, Stewart, & Naficy, 2016). Field-based assessments of how flammability changes with time are rather scarce in the literature (i.e. Baeza, Santana, Pausas, & Vallejo, 2011; Gosper et al., 2013, 2014; Haslem et al., 2011; Schimmel & Granström, 1997).

Flammability can be estimated at different levels – plant parts, whole plants and communities – and is defined by four components: ignitability, sustainability, consumability and combustibility (Anderson, 1970; White & Zipperer, 2010). At the community level, flammability depends not only on the plant species present but also on their spatial arrangement and the environmental conditions (White & Zipperer, 2010). At this broader scale, components of flammability can be estimated from litter depth, relative humidity, temperature and live fuel moisture content (ignitability), bulk density, vertical and horizontal continuity of fuels (sustainability), amount of live and dead fine fuels (i.e. leaves and twigs <6-mm diameter; consumability), and fire intensity and flame height (combustibility; Behm, Duryea, Long, & Zipperer, 2004; White & Zipperer, 2010; Blackhall et al., 2017). Changes in these variables with time since fire may be modulated by the interplay between different regeneration strategies (resprouting, seeding and colonizing; Pausas & Keeley, 2014), life forms (tall trees, shrubs, herbs) and their interactions (competition or facilitation) along successional stages. Dominant regeneration strategies determine not only the vegetation's ability to recolonize or persist but also the time necessary to accumulate sufficient fuel to sustain a new fire. Resprouters or seeders (e.g. serotinous species) usually dominate the early post-fire community, quickly contributing to biomass and fuel build-up (Pausas & Keeley, 2014). Conversely, colonizers (non-resprouting species with no post-fire persistent seed bank, nor fire-induced germination) may need more time to disperse from unburned patches, establish and interact with pre-established seeding or resprouting vegetation (if present) (Bowman et al., 2016; Pausas & Keeley, 2014). Therefore, assessing how plants with different regeneration strategies and life forms interact and dominate different successional stages becomes crucial to understand changes in flammability with time.

In NW Patagonia, resprouter shrubs and colonizer trees constitute the main regeneration strategies and life forms. Shrubs and other resprouters such as bamboos (*Chusquea culeou*) create dense shrublands with an open upper canopy beneath which temperatures are high and relative humidity is low (Blackhall et al., 2017; Paritsis et al., 2015; Raffaele, Veblen, Blackhall, & Tercero-Bucardo, 2011). Colonizer trees form closed canopy forests with shady, mesic understoreys dominated by resprouting shrubs and bamboos of similar composition (but less vigour and dominance) as shrublands. Previous

studies on this system have found that fire spreads more readily (Morales, Mermoz, Gowda, & Kitzberger, 2015) and wildfires are more extensive in shrublands than in forests under the same conditions of rainfall and topography (Mermoz, Kitzberger, & Veblen, 2005), and that shrublands present more fine fuels and more flammable plant traits (Blackhall et al., 2017; Paritsis, Holz, Veblen, & Kitzberger, 2013; Paritsis et al., 2015). The aim of this study is to characterize changes in vegetation structure and fuel characteristics with time since fire in a community dominated by resprouting shrubs and one dominated by colonizer trees. We expect that patterns of vegetation structure and fuel accumulation along the time since fire gradient will show that communities dominated by resprouter shrubs increase in flammability with post-fire age and that communities dominated by colonizer trees will show an initial increase followed by a decrease in flammability with long time since fire.

2 | METHODS

2.1 | Study sites

The study sites are located between latitudes 39° and 43°S (Table S1, Figure S1 in Appendix S1), where vegetation varies along a steep precipitation gradient (W to E approx. 3,000–400 mm/year), and less markedly along a temperature gradient associated with elevation and aspect. At mid-altitudes (≈800–1,100 m a.s.l.) forests are dominated by the evergreen colonizer tree *Nothofagus dombeyi* (Veblen, Kitzberger, Raffaele, & Lorenz, 2003). This tree has thin bark, does not have a persistent seed bank and cannot resprout after a fire event. Rather, its' post-fire regeneration depends on neighbouring patches providing seeds (Donoso, 2006). Although there are no estimates of dispersal kernels for this species, post-fire recruitment is normally limited to the first 60 m from the fire boundaries. This tree creates closed-canopied forests with dark mesic understoreys composed of resprouting shade-tolerant shrubs and the bamboo *Chusquea culeou*. At relatively drier sites there are shrublands of the deciduous *Nothofagus antarctica* that exists as a multi-stemmed shrub and sometimes a small tree (Veblen et al., 2003). This species creates dense shrublands together with other heliophilous less dominant resprouting shrubs and the bamboo *C. culeou*. We chose *N. antarctica* shrublands as an example of a resprouting community (hereafter "shrubland") and *N. dombeyi* forests as an example of a colonizer community (hereafter "forest").

In order to test whether vegetation structure and fine fuel characteristics change differently with time since fire in shrubland compared to forest, we chose 18 post-fire shrublands (between 1 and 115 years since fire) and 18 post-fire forests (between 7 and 216 years since fire) (Table S1 in Appendix S1). We obtained the time since fire of every site from a mapped fire history developed by the National Park Administration based on Landsat images, aerial photography and tree ring-based fire history databases (Kitzberger, 1994; Mermoz et al., 2005). When selecting sites, we looked for the absence of signals of firewood collection (i.e. tree stumps), non-existent or low livestock impact (browsing signals) and the absence

of recurrent low intensity fires (fire scars) in order to minimize potential impacts of past human activities. Although northern Patagonia is subject to extensive livestock raising, we chose sites where cattle were unlikely to be present, either because they are within the most protected areas of the National Parks or because topographical conditions prevent cattle from reaching the sites (i.e. steep slopes, rivers or lakes).

2.2 | Vegetation structure and fine fuel measurements

During the summers of 2015 and 2016 we measured vegetation structure, and characterized fine fuels. In every post-fire stand we established two 60-m parallel transects at least 20 m apart from each other. In each transect, we located a sampling station every 2 m (31 per transect and 62 per stand). At every sampling station we measured maximum vegetation height in shrublands, and in forests the maximum understorey height (maximum height reached by non-*N. dombeyi* plants) and *N. dombeyi* canopy base height using a laser distance measurer. Moreover, in forests every three sampling stations (11 per transect) we chose the nearest tree and measured its crown diameter. With a 25-mm diameter and 4-m height pole, divided into 16, 25-cm intervals, we recorded intercepts between the pole and vegetation (twigs and leaves), only within the "fine fuel" category (<6-mm diameter) as rated by the National Fire Danger Rating System (NFDRS 2006). For every vegetation intercept we recorded the species and if it was dead or alive. In addition, we measured litter depth. With these data we calculated variables related to vegetation structure with the aim of describing their changes along succession and variables related to community flammability in order to tests our predictions on how flammability changes with time since fire.

2.2.1 | Variables related to vegetation structure

(1) Maximum resprouting vegetation height (*MRVH* in m): maximum height reached by the vegetation in shrublands and by the understorey in forests at every sampling station. (2) *Distance between strata* (m): measured as the difference between the maximum height reached by the understorey species and the canopy base height in the forest. This variable has negative values when shrubs (understorey) are taller than the canopy base height. (3) *Crown diameter* (m): measured as the maximum distance along the longest axis from edge to edge through the crown centre in the forest dominant trees.

2.2.2 | Variables related to flammability

We considered ignitability, consumability and sustainability proxies (see Behm et al., 2004; Blackhall et al., 2017; White & Zipperer, 2010). Ignitability proxies (how easily a fuel ignites) have been associated with litter depth and fuel moisture content:

1. *Litter depth* (*Litter* cm) measured as the depth of dry leaves and twigs on the ground.
- (2) *Community-weighted fuel moisture*

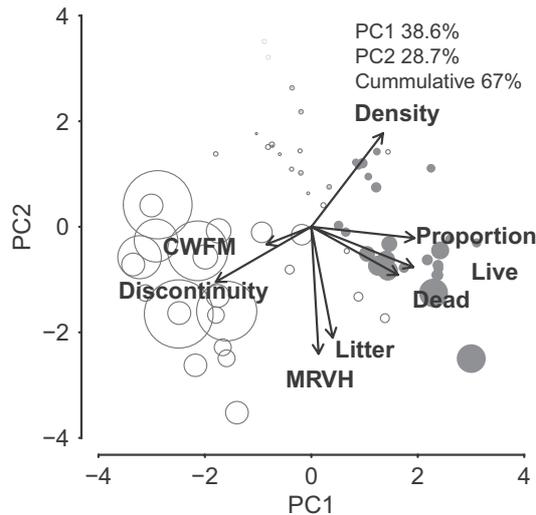


FIGURE 1 Forest and shrublands differ in their association with vegetation structure (MRVH) and fine fuel variables (proportion, density, discontinuity, dead, live, litter, CWFM) and are inversely correlated with time since fire. MRVH (m): maximum height reached by the vegetation in shrublands and by the understorey in forests. Discontinuity (m): maximum distance between two consecutive vegetation intercepts. Proportion: fine fuel proportion. Dead: dead fine fuel proportion. Live: live fine fuel proportion. Density: the number of intervals with at least one intercept over the amount of intervals that constitutes vegetation maximum height. Litter (cm): depth of dry leaves and twigs on the ground. CWFM: live fuel moisture content of the dominant species. Shrubland transects ($n = 36$) ● and forest transects ($n = 36$) ○, circle size represents different time since fire. Relative loadings of the variables on the first (arrow direction; PC1) and second PC (arrow length; PC2)

content (CWFM) estimated from live leaf moisture content at the end of the dry season (H) of the most frequent species in shrublands and forest (Blackhall et al., 2017; Kitzberger unpubl data) along with their relative abundance (RA) at every transect ($CWFM = \sum_s H_s * RA_s$ where s is the species). This variable does not account for micro-environmental conditions that desiccate fuels in different communities, but rather indicates the expected live fuel moisture of the community given the intrinsic moisture contents and relative abundances of the species at each community.

Consumability proxies (consider how much of a fuel would burn):

Fine fuel proportion (Proportion) measured as the number of intervals with at least one intercept divided by the total number of intervals (16). This was calculated for all the intercepts together and separately for dead (*dead*) and live (*live*) intercepts. For forest sites, we also calculated the fine fuel proportion of resprouters and colonizer species separately.

Sustainability proxies (consider the ability of a fuel to continue burning):

1. *Fuel vertical discontinuity (Discontinuity m)* is the maximum distance between two consecutive vegetation intercepts at every sampling station. (2) *Fine fuel density (Density)* was measured as the number of intervals with at least one intercept over the number of intervals that constitute (or represent) vegetation maximum height. In contrast to fine fuel proportion, this variable considers the maximum height of vegetation, which determines how compact (or dense) is the vertical arrangement of fuels. For example, if vegetation maximum height is 2 m, the number of intervals that represent vegetation maximum height will be 2.0 m/0.25 m, which equals eight intervals. Thus, two points may have the same fine fuel proportion, say 2/16, but different fine fuel density, e.g. 2/8 (vegetation maximum height 2 m) and 2/10 (vegetation maximum height 2.5 m).

2.3 | Data analysis

We performed a PCA to explore how vegetation structure (MRVH) and flammability variables (proportion, density, discontinuity, dead, live, litter and CWFM) varied between vegetation types and time since fire. To assess main sources of variation in structure and flammability, we analysed the association between the first two components of the PCA (PC1 and PC2) with time since fire (tsf) using Pearson's product moment correlation coefficient in R (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria).

We fitted hierarchical models in order to evaluate the relations between vegetation structure (MRVH, Distance between strata and Crown diameter) and tsf with the aim of describing their changes along succession. We also analysed fuel variables (Fine fuel proportion and Fine fuel density) and tsf in order to test our predictions about changes in flammability with time since fire. Hierarchical models allowed us to take into account the lack of independence among sampling stations at each site (Gelman & Hill, 2007).

Details on models' structures, hierarchies and prior distributions for all model parameters can be found in Appendix S2. For all model parameters we calculated the mean of posterior distributions as point estimates and the 95% Highest Posterior Density intervals (HPD) as measures of uncertainty around these estimates (Gelman & Hill, 2007). The effective sample size from each Monte Carlo Markov Chain (MCMC) can be found in Appendix S1. In order to select among alternative models we used DIC (Deviance information criterion) and performed posterior predictive checks (Appendix S3).

2.3.1 | Models for variables related to vegetation structure

To describe how MRVH in resprouting shrublands and tree crown diameter in forest changed with tsf we fitted a saturating exponential growth function (monomolecular), and for forests distance between strata we fitted a sigmoid function (Bolker, 2011; Appendix S2).

2.3.2 | Models for variables related to flammability

Following our predictions on how flammability may change with tsf, we expected that fine fuel proportion (total, dead and live) could either increase with time since fire or increase and then decrease. Thus, we fitted two alternative functions: a sigmoid function where we predict that fine fuel proportion would increase with tsf until reaching an asymptote, and alternatively, a hump-shaped function that is a subtraction of two sigmoids. Finally, for fine fuel density we fitted an exponential function assuming that it could remain constant or decrease exponentially due to the spatial arrangement of the vegetation (Appendix S2).

3 | RESULTS

3.1 | Principal components analysis

The first two principal components of the PCA explained 38.6% and 28.7% of the total variation in vegetation structure and fuel

variables, respectively. PC1 was positively associated with fine fuels (dead, live and total) and negatively correlated to fine fuel discontinuity (Figure 1). When communities were considered separately, PC1 showed a positive correlation with tsf in shrublands ($0.52, t = 3.57, p < .05$) and a negative correlation in forests ($-0.59, t = -4.24, p < .05$). Thus, PC1 separated shrublands from forests but only at longer tsf as young forest and shrublands tended to be more alike (centred around zero scores). Mature (but also in many cases young) resprouting shrublands were largely associated with high proportions of fine fuels (both dead and live) whereas mature forests were largely associated with highly discontinuous fuels. PC2 was positively correlated with fine fuel density and negatively correlated with litter depth, MRVH and CWFV (Figure 1). PC2 showed a negative correlation with tsf both for shrublands ($-0.71, t = -5.89, p < .05$) and forests ($-0.37, t = -2.39, p < .05$). Thus, PC2 separated early post-fire stages of both shrublands and forests from young intermediate and old-growth stages. Early stages were associated with high fine fuel density as opposed to later phases of both forests and shrublands with higher-statured vegetation and deeper litter layers.

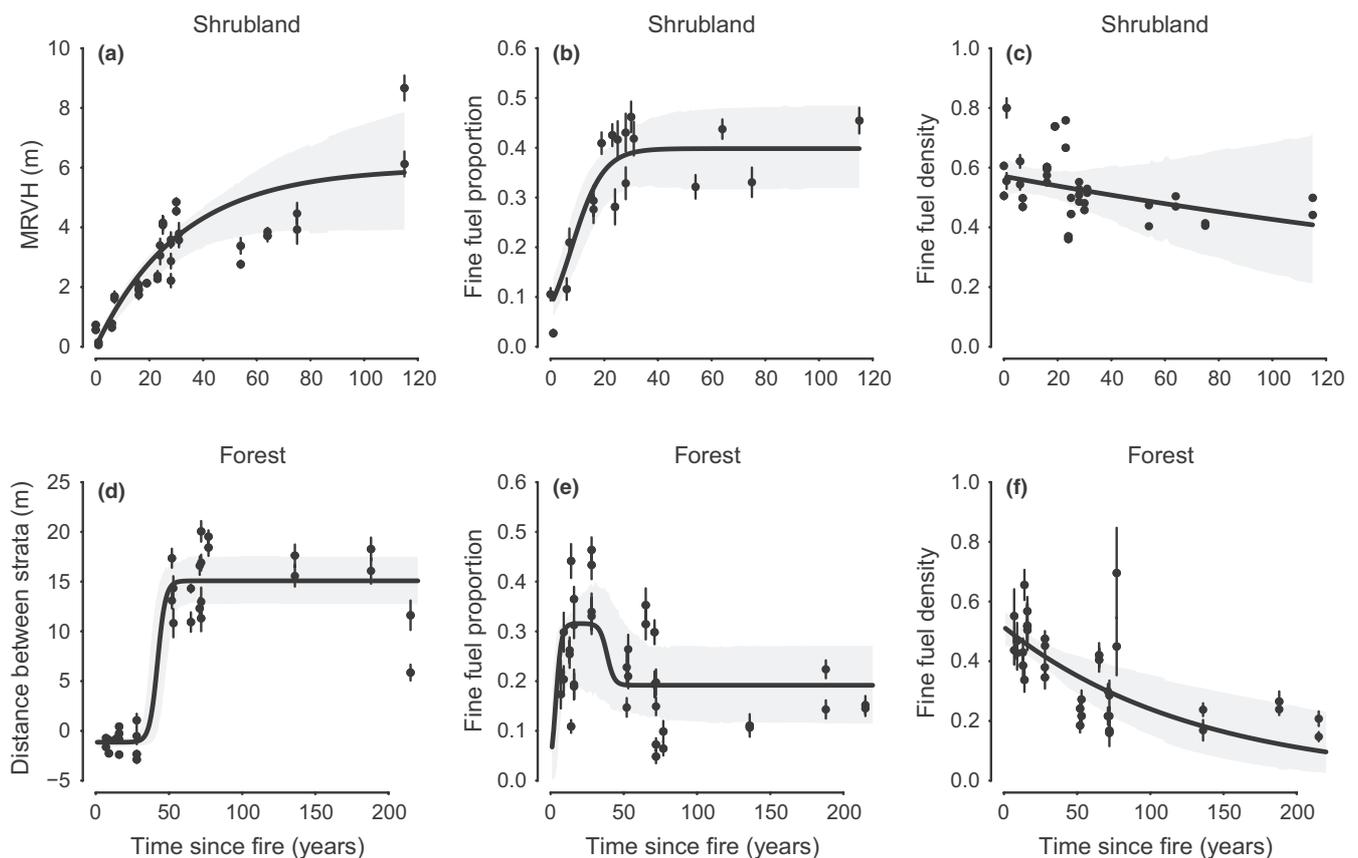


FIGURE 2 Vegetation structure variables along post-fire succession: (a) Increasing maximum resprouters vegetation height (MRVH) in shrublands, (d) Increasing vertical discontinuity between the understorey and the lower part of the canopy in forests (negative values correspond to shrubs overtopping trees). Fuel patterns along the post-fire succession: (b) Shrublands increase in total fine fuel amount, (c) and have constant fuel density, (e) while in forest total fine fuel amount follows a hump-shaped pattern (f) and fuel density decreases. ● correspond to mean values and | to standard deviation. – show the global tendency from a hierarchical regression and grey shades represent the high posterior density interval

3.2 | Regression models

3.2.1 | Variables related to vegetation structure

Resprouting shrubland maximum height increased asymptotically with tsf up to 90 years post-fire when it stabilized at about 6 m (Figure 2a). Forest presented a single stratum during the first 35 years after fire. Subsequently, forest started to show two strata separated by a gap of around 16 m by 60 years after fire (Figure 2d). Tree crown diameter increased asymptotically with tsf, reaching 8.5 m 150 years post-fire (Figure S2 in Appendix S1). Variance increased with tsf for all tree variables. See Appendix S1 for parameter posterior means and HPD intervals.

3.2.2 | Variables related to flammability

There was no difference in DIC and posterior predictive check between the two models proposed for shrublands fine fuel proportion (total, dead and live). According to the sigmoid function, fine fuel proportion increased almost immediately after fire ($a_1 = 1.325$ years) at a constant rate during the first 35 years post-fire ($b_1 = 0.170$, HPD: 0.079; 0.268) and stabilizing at 0.4 (Figure 2b; asymptote: 0.398; HPD: 0.318, 0.487). In forests, the hump-shaped

function had the lowest DIC for fine fuel proportion (total, dead and live), and the posterior predictive check revealed a better fit for this model (see Appendix S3 for model selection details). Fine fuel proportion increased faster in forests than in shrublands during the first 20 years ($b_1 = 0.374$, HPD: 0.129; 0.816) when it stabilized at 0.33 for about another 20 years. After this, it started to decrease stabilizing at a proportion of 0.2 at about 50 years post-fire (Figure 2e). Dead and live fuels followed similar patterns to that of total fine fuel in both vegetation types, but live fuels were always more abundant than dead fuels (Figure S3 in Appendix S1; see Appendix S3 for model selection details). We did not detect changes in fine fuel density with time in resprouting shrublands, as the rate of decrease was not different from zero (Figure 2c: -0.003 HPD: -0.009 , 0.003). In contrast, fine fuel density in colonizer forests decreased exponentially with time (Figure 2f, -0.008 HPD: -0.012 , -0.003). Finally, the contribution of the colonizer species *N. dombeyi* to the proportion of fine fuels in forests decreased exponentially with time (Figure S4 in Appendix S1, -0.029 HPD: -0.049 , -0.010), while the contribution of resprouter understorey species followed a hump-shaped curve (Figure S4 in Appendix S1). See Appendix S1 for parameter posterior distributions mean values and HPD intervals. Regarding changes in community-weighted fuel moisture content (CWFM), it remained constant in shrublands of

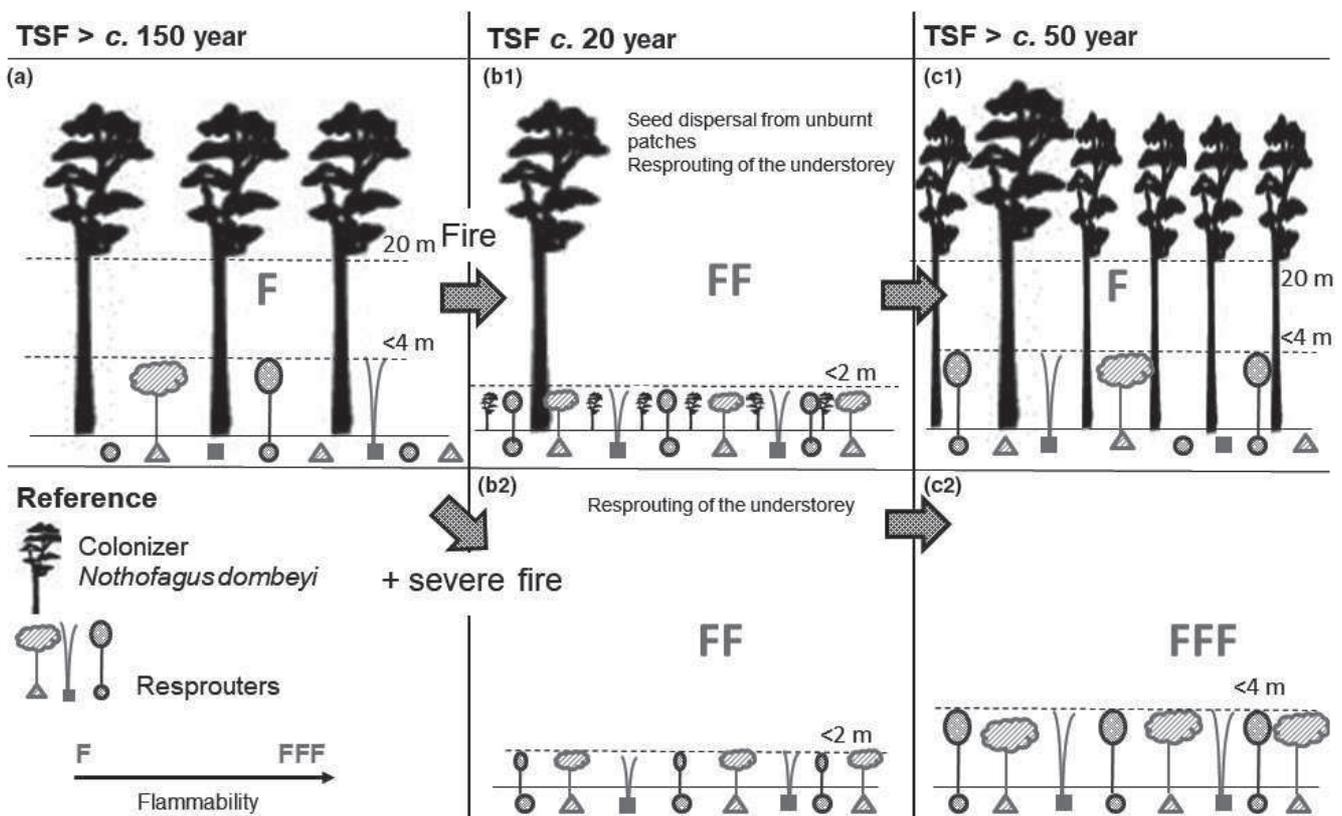


FIGURE 3 Post-fire vegetation dynamics model for a colonizer forest. (a) Pre-fire closed-canopy forest. Upper row (b1 and c1) represents a stand developing after a fire in normal fire weather and frequency conditions. Tall colonizer trees regeneration depends on seeds dispersing from unburnt patches and stabilizing in the matrix of resprouters. Lower row (b2 and c2) represents a stand developing after severe recurrent fires. Tall colonizer trees regeneration is difficult given the absence of near unburnt patches and the community is now dominated by resprouter species previously present in the understorey.

different post-fire ages. In forests CWFM was higher than in shrublands during the first 75 years post-fire and decreased in open old-growth forests (Figure S5 in Appendix S1).

4 | DISCUSSION

During the course of succession, the interactions among species with different regeneration strategies and life forms, together with stochastic events of dispersal and recruitment, modulate changes in vegetation structure and composition, which in turn shape fire-vegetation feedbacks. Here we show that in communities dominated by resprouting multi-stemmed shrubs, post-fire flammability increased very rapidly to a relatively constant value, suggesting a rather neutral fire-vegetation feedback. In contrast, in sites where trees were able to colonize early after fire, flammability first increased to a maximum and then decreased to an intermediate level, suggesting the existence of a positive fire-vegetation feedback. In this fashion, early forest stages and shrublands fit into a pyrophytic type community with rapid fuel accumulation, and intermediate and mature forests fit into a pyrophobic community with trees that grow tall enough to cast sufficient shade to produce, under normal fire weather conditions, fire-resistant closed communities (Bond & Midgley, 2012).

During the early stages of post-fire succession, both community types (shrublands and forests) showed a rapid increase in fine fuels, high fine fuel density and no strata differentiation (higher consumability and sustainability). Thus, young forests (<30 years) bore a considerable resemblance to young resprouting shrublands, as they both presented a single rapidly developing vegetation layer. At these early successional stages the post-fire forest community was dominated by multi-stemmed resprouting shrubs that persisted from the pre-fire understorey, with *N. dombeyi* saplings embedded within the dense shrub-dominated matrix (Figure 3b1). This suggests that irrespective of whether the community will eventually become a forest or a shrubland, consumability increases during the first 10–20 years after fire, mainly driven by the presence of multi-stemmed resprouting shrubs.

At about 30 years after fire, structural and compositional changes caused flammability trajectories to diverge. In shrublands, the amount and density of fine fuels remained high, and the dominant species had low fuel moisture content even at older stages, suggesting the persistence of a pyrophytic state. In contrast, where *N. dombeyi* trees had established within the matrix of resprouters, by 30–50 years after fire, trees were tall enough to create two distinct canopy layers and overtop and overshadow the resprouting shrubs, reducing the amount and density of fine fuels, implying lower consumability and sustainability (e.g. Haslem et al., 2011; Gosper et al., 2013, 2014; Paritsis et al., 2015; Tepley et al., 2016; Figure 3c1). Moreover, the separation of understorey fuels and canopy fuels prevents the propagation of fire into the canopy, and canopy closure changes light conditions, reducing the thermal amplitude and increasing the relative humidity of the understorey, thus enhancing the difference in flammability among young and old stands (e.g. Blackhall et al., 2017; Paritsis et al., 2015; Tepley et al., 2016). Such alternative stable state dynamics are expected in systems where

species that will potentially confer characteristics of a pyrophytic state (high intrinsic flammability) persist in the pyrophobic state (Figure 3a), and species that will confer pyrophobic characteristics (tall canopy trees, moister fuels) are able to colonize and dominate the pyrophytic state (Figure 3).

Given these changes in flammability with time since fire, the timing of new fire events could severely affect the community trajectory of the study sites. Shrublands, despite being more flammable, seem to be more resilient than forests due to the resprouting capacity of their dominant species. No matter when the fire occurs they could regenerate into a similar community, provided fire intervals are not too short (i.e. Enright, Fontaine, Westcott, Lade, & Miller, 2011; Paula & Ojeda, 2006) and in the absence of other disturbances such as browsing (Blackhall et al., 2017; Raffaele et al., 2011). Thus, these resprouting shrublands do not seem to have a negative or positive feedback with fire, but a neutral one.

Conversely, in forests where dominant trees are colonizers, if fire occurs before strata differentiation, or before trees are able to produce seeds for recolonization (Figure 3b1), it would be difficult to return to a forest state and the system will likely shift to a shrubland (i.e. hysteresis; Scheffer, Carpenter, Foley, Folke, & Walker, 2001). At early successional stages, trees' crowns contribute to the amount of fuel in the understorey and have thinner trunks, making them more vulnerable to burning along with the resprouting shrubs of the understorey and thus die. At this point, the chance of shifting to a shrubland after a fire event is high. If fire intervals are sufficiently short, these forests will be unable to temporally escape fire, and large portions of the landscape will remain as shrublands (Figure 3b2, c2). For example, forests turned into extensive mid-slope bamboo-dominated shrublands in northern Patagonia during the high ignition Euro-Argentinean settlement period, when settlers set multiple fires to create pastures for cattle (1890–1920; Veblen & Lorenz, 1988). Alternatively, when fire intervals are longer (>150 years intervals), the overall local environmental conditions of the understorey are likely to facilitate the occurrence of less extensive and severe fires, with shorter distances to forest fragments allowing rapid recolonization (i.e. Mermoz et al., 2005). Moreover, when fires are of low intensity and severity, large mature *N. dombeyi* trees commonly survive (Kitzberger et al., 2016), so that colonization and later successional replacement of the resprouting shrubland community into more pyrophobic forest is possible (Figure 3b1). However, forest recovery may be delayed or limited if shrub canopy closure is fast because *N. dombeyi* trees are shade-intolerant, their seed production is limited to masting years and seed viability is low (Burschel, Gallegos, Martínez, & Moll, 1976; Veblen, Donoso, Schlegel, & Escobar, 1981). In summary, these broad-leaved forests may show positive fire feedbacks due to intrinsic factors that change community structure and environmental conditions after a fire and make them more vulnerable to re-burning (i.e. landscape trap; Lindenmayer et al., 2011).

These positive feedbacks can be exacerbated under current global change scenarios (Bowman et al., 2016; Enright, Fontaine, Bowman, Bradstock, & Williams, 2015). Warmer and drier predicted climate conditions for northern Patagonia Andean forests (CONAMA

2006) are conducive to larger and more severe *Nothofagus* forest fires (Veblen et al., 2008), increased lightning ignitions due to more frequent incursion of northeasterly subtropical air masses (Villalba, Masiokas, Kitzberger, & Boninsegna, 2005), increased *Nothofagus* tree mortality and dieback (Suárez, Ghermandi, & Kitzberger, 2004), and reduction in seed establishment and seedling growth rates (Tercero-Bucardo, Kitzberger, Veblen, & Raffaele, 2007). In northern Patagonia during extreme drought years, fire size tends to be larger than in normal years as biotic (i.e. old forest stands that act as firebreaks) and abiotic controls of fire attenuate during extreme fire weather (see Mermoz et al., 2005; Veblen & Lorenz, 1988). If fire extents are larger than the dispersal distances of colonizer species, recolonization will be unlikely at the centre of the fire. Growth rates of *Nothofagus* are lower during dry years, which could stall strata differentiation and thus delay the onset of the pyrophobic state (Suárez & Kitzberger, 2008; Suárez et al., 2004). This resembles the fire weather hypothesis (Enright et al., 2015), whereby fire-vegetation feedbacks can be severely enhanced by climate affecting fire severity, frequency and plant demographic rates.

Our study together with others show the prevalence of positive fire-vegetation feedbacks in communities dominated by taxa that did not evolve with a high fire frequency (McWethy et al., 2010; Perry et al., 2012). These systems are, in the context of climatic changes and anthropogenic increases in ignition, prone to suffer rapid landscape transformations (Bowman et al., 2011; Kitzberger et al., 2016; Marlon et al., 2009; McWethy et al., 2013; Miller et al., 2005; Veblen & Lorenz, 1988). Neglecting the effect of humans in enhancing fire-vegetation feedbacks can have catastrophic effects on fire regimes and cause irreversible changes in landscapes. Better understanding of community dynamics is needed to infer feedback mechanisms, identify system thresholds and determine biotic and abiotic factors that affect the resilience of ecosystems. Hence, more empirical work is needed to describe changes in flammability with time and the possible mechanisms governing positive feedbacks in order to predict future landscape transformations.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Mónica Mermoz for assistance during fire history collection; Jennifer Landesmann and Ignacio Serra Olabuenaga for useful comments on the manuscript; Aime Iglesias, Patricia Veron, Nicolás Sanchez and the National Parks Lanin, Puelo, Nahuel Huapi and Alerces for assistance during fieldwork. Funding was provided by CONICET [PIP 11220110100058] to JMM and by the Rufford Small Grant Foundation to FT.

AUTHOR CONTRIBUTION

F.T., T.K. and J.M.M. conceived the ideas and designed the methodology; F.T. collected the data; F.T., T.K. and J.M.M. analysed the data and interpreted results; F.T. led the writing of the manuscript. All authors contributed critically to the drafts and gave final approval for publication.

ORCID

Florencia Tiribelli  <http://orcid.org/0000-0003-4746-1704>

REFERENCES

- Anderson, H. E. (1970). Forest fuel ignitability. *Fire Technology*, 6, 312–319. <https://doi.org/10.1007/BF02588932>
- Baeza, M. J., Santana, V. M., Pausas, J. G., & Vallejo, V. R. (2011). Successional trends in standing dead biomass in Mediterranean basin species. *Journal of Vegetation Science*, 22, 467–474. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01262.x>
- Behm, A. L., Duryea, M. L., Long, A. J., & Zipperer, W. C. (2004). Flammability of native understory species in pine flatwood and hardwood hammock ecosystems and implications for the wildland-urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, 13, 355. <https://doi.org/10.1071/WF03075>
- Blackhall, M., Raffaele, E., Paritsis, J., Tiribelli, F., Morales, J. M., Kitzberger, T., ... Veblen, T. T. (2017). Effects of biological legacies and herbivory on fuels and flammability traits: A long-term experimental study of alternative stable states. *Journal of Ecology*, 105, 1309–1322. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12796>
- Bolker, B. M. (2011). *Ecological models and data in R*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2012). Fire and the angiosperm revolutions. *International Journal of Plant Sciences*, 173, 569–583. <https://doi.org/10.1086/665819>
- Bormann, F. H., & Likens, G. E. (1979). Catastrophic disturbance and the steady state in Northern Hardwood Forests: a new look at the role of disturbance in the development of forest ecosystems suggest important implications for land-use policies. *American Scientist*, 67, 660–669.
- Bowman, D. M. J. S., Balch, J., Artaxo, P., Bond, W. J., Cochrane, M. a., D'Antonio, C. M., ... Swetnam, T. W. (2011). The human dimension of fire regimes on Earth. *Journal of Biogeography*, 38, 2223–2236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02595.x>
- Bowman, D. M. J. S., Williamson, G. J., Prior, L. D., & Murphy, B. P. (2016). The relative importance of intrinsic and extrinsic factors in the decline of obligate seeder forests. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 1166–1172. <https://doi.org/10.1111/geb.12484>
- Burschel, P., Gallegos, C., Martínez, O., & Moll, W. (1976). Composicion y dinamica regenerativa de un bosque virgen mixto de rauli y coigüe. *Bosque*, 1, 55–74. <https://doi.org/10.4206/bosque>
- CONAMA. (2006). *Estudio de la variabilidad climática en Chile para el siglo XXI*. Departamento de Geofísica Facultad de Ciencias. Físicas y Matemáticas. Universidad de Chile (pp. 1–71).
- Covington, W., & Moore, M. (1994). Southwestern ponderosa forest structure: changes since Euro-American settlement. *Journal of Forestry*, 92, 39–47.
- Donoso, C. (Ed.) (2006). *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Autoecología. Santiago, CL: María Cuneo Ediciones.
- Enright, N. J., Fontaine, J. B., Bowman, D. M. J. S., Bradstock, R. A., & Williams, R. J. (2015). Interval squeeze: Altered fire regimes and demographic responses interact to threaten woody species persistence as climate changes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 13, 265–272. <https://doi.org/10.1890/140231>
- Enright, N. J., Fontaine, J. B., Westcott, V. C., Lade, J. C., & Miller, B. P. (2011). Fire interval effects on persistence of resprouter species in Mediterranean-type shrublands. *Plant Ecology*, 212, 2071–2083. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9970-7>
- Gelman, A., & Hill, J. (2007). *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models* (Vol. 1). New York, NY: Cambridge University Press.
- Gosper, C. R., Prober, S. M., & Yates, C. J. (2013). Multi-century changes in vegetation structure and fuel availability in fire-sensitive eucalypt woodlands. *Forest Ecology and Management*, 310, 102–109. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.08.005>



- Gosper, C. R., Yates, C. J., Prober, S. M., & Wiehl, G. (2014). Application and validation of visual fuel hazard assessments in dry Mediterranean-climate woodlands. *International Journal of Wildland Fire*, 23, 385. <https://doi.org/10.1071/WF13096>
- Haslem, A., Kelly, L. T., Nimmo, D. G., Watson, S. J., Kenny, S. A., Taylor, R. S., ... Bennett, A. F. (2011). Habitat or fuel? Implications of long-term, post-fire dynamics for the development of key resources for fauna and fire. *Journal of Applied Ecology*, 48, 247–256. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01906.x>
- Heinselman, M. L. (1973). Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, 3, 329–382. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(73\)90003-3](https://doi.org/10.1016/0033-5894(73)90003-3)
- Jackson, W. D. (1968). Fire, air, earth and water – an elemental ecology of Tasmania. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*, 3, 9–16.
- Johnson, E. A., & Van Wagner, C. (1985). The theory and use of two fire history models. *Canadian Journal of Forest Research*, 15, 214–220. <https://doi.org/10.1139/x85-039>
- Kitzberger, T. (1994). *Fire regime variation along a northern Patagonian forest-steppe ecotone: stand and landscape response*. PhD Thesis. Boulder, CO: Dept of Geography, University of Colorado.
- Kitzberger, T., Araújo, E., Gowda, J. H., Mermoz, M., & Morales, J. M. (2012). Decreases in fire spread probability with forest age promotes alternative community states, reduced resilience to climate variability and large fire regime shifts. *Ecosystems*, 15, 97–112. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9494-y>
- Kitzberger, T., Perry, G. L. W., Paritsis, J., Gowda, J. H., Tepley, A. J., Holz, A., & Veblen, T. T. (2016). Fire-vegetation feedbacks and alternative states: common mechanisms of temperate forest vulnerability to fire in southern South America and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 54, 247–272. <https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1151903>
- Lindenmayer, D. B., Hobbs, R. J., Likens, G. E., Krebs, C. J., & Banks, S. C. (2011). Newly discovered landscape traps produce regime shifts in wet forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 15887–15891. <https://doi.org/10.1073/pnas.1110245108>
- Marlon, J. R., Bartlein, P. J., Carcaillet, C., Gavin, D. G., Harrison, S. P., Higuera, P. E., ... Prentice, I. C. (2009). Climate and human influences on global biomass burning over the past two millennia. *Nature Geoscience*, 2, 697–702. <https://doi.org/10.1038/ngeo468>
- McWethy, D. B., Higuera, P. E., Whitlock, C., Veblen, T. T., Bowman, D. M. J. S., Cary, G. J., ... Tepley, A. J. (2013). A conceptual framework for predicting temperate ecosystem sensitivity to human impacts on fire regimes. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 900–912. <https://doi.org/10.1111/geb.12038>
- McWethy, D. B., Whitlock, C., Wilmshurst, J. M., McGlone, M. S., Fromont, M., Li, X., ... Cook, E. R. (2010). Rapid landscape transformation in South Island, New Zealand, following initial Polynesian settlement. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 21343–21348. <https://doi.org/10.1073/pnas.1011801107>
- Mermoz, M., Kitzberger, T., & Veblen, T. T. (2005). Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in patagonian forests and shrublands. *Ecology*, 86, 2705–2715. <https://doi.org/10.1890/04-1850>
- Miller, G. H., Fogel, M. L., Magee, J. W., Gagan, M. K., Clarke, S. J., & Johnson, B. J. (2005). Ecosystem collapse in pleistocene Australia and a human role in megafaunal extinction. *Science*, 309, 287–290. <https://doi.org/10.1126/science.1111288>
- Morales, J. M., Mermoz, M., Gowda, J. H., & Kitzberger, T. (2015). A stochastic fire spread model for north Patagonia based on fire occurrence maps. *Ecological Modelling*, 300, 73–80. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2015.01.004>
- National Fire Danger Rating System (NFDRS) (2006). *Van Nostrand's scientific encyclopedia*. New York, NY: John Wiley & Sons.
- Odion, D. C., Moritz, M. A., & DellaSala, D. A. (2010). Alternative community states maintained by fire in the Klamath Mountains, USA. *Journal of Ecology*, 98, 96–105. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01597.x>
- Paritsis, J., Holz, A., Veblen, T. T., & Kitzberger, T. (2013). Habitat distribution modeling reveals vegetation flammability and land use as drivers of wildfire in SW Patagonia. *Ecosphere*, 4(1), 20.
- Paritsis, J., Veblen, T. T., & Holz, A. (2015). Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*, 26, 89–101. <https://doi.org/10.1111/jvs.12225>
- Paula, S., & Ojeda, F. (2006). Resistance of three co-occurring resprouter *Erica* species to highly frequent disturbance. *Plant Ecology*, 183, 329–336. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9043-x>
- Pausas, J. G. (2015). Alternative fire-driven vegetation states. *Journal of Vegetation Science*, 26, 4–6. <https://doi.org/10.1111/jvs.12237>
- Pausas, J. G., Alessio, G. A., Moreira, B., & Corcobado, G. (2012). Fires enhance flammability in *Ulex parviflorus*. *New Phytologist*, 193, 18–23. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03945.x>
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 204, 55–65. <https://doi.org/10.1111/nph.12921>
- Perry, G. L. W., & Enright, N. J. (2002). Humans, fire and landscape pattern: understanding a maquis-forest complex, Mont Do, New Caledonia, using a spatial “state-and-transition” model. *Journal of Biogeography*, 29, 1143–1158. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00774.x>
- Perry, G. L. W., Wilmshurst, J. M., McGlone, M. S., McWethy, D. B., & Whitlock, C. (2012). Explaining fire-driven landscape transformation during the Initial Burning Period of New Zealand's prehistory. *Global Change Biology*, 18, 1609–1621. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02631.x>
- Raffaele, E., Veblen, T. T., Blackhall, M., & Tercero-Bucardo, N. (2011). Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 22, 59–71. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01233.x>
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Schimmel, J., & Granström, A. (1997). Fuel succession and fire behavior in the Swedish boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 27, 1207–1216. <https://doi.org/10.1139/x97-072>
- Suárez, M. L., Ghermandi, L., & Kitzberger, T. (2004). Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus* – site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology*, 92, 954–966. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00941.x>
- Suárez, M. L., & Kitzberger, T. (2008). Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38, 3002–3010. <https://doi.org/10.1139/X08-149>
- Taylor, C., McCarthy, M. A., & Lindenmayer, D. B. (2014). Nonlinear effects of stand age on fire severity. *Conservation Letters*, 7, 355–370. <https://doi.org/10.1111/conl.12122>
- Tepley, A. J., Veblen, T. T., Perry, G. L. W., Stewart, G. H., & Naficy, C. E. (2016). Positive feedbacks to fire-driven deforestation following human colonization of the South Island of New Zealand. *Ecosystems*, 19, 1325–1344. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0008-9>
- Tercero-Bucardo, N., Kitzberger, T., Veblen, T. T., & 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. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01249.x>
- Veblen, T. T., Donoso, C., Schlegel, F. M., & Escobar, R. B. (1981). Forest Dynamics in South-Central Chile. *Journal of Biogeography*, 8, 211–247. <https://doi.org/10.2307/2844678>
- Veblen, T. T., Kitzberger, T., Raffaele, E., & Lorenz, D. C. (Eds.) (2003). Fire history and vegetation changes in northern Patagonia, Argentina. *Fire*

- and Climatic Change in the Temperate Ecosystems of the Western Americas (pp. 265–295). New York, NY: Springer.
- Veblen, T. T., Kitzberger, T., Raffaele, E., Mermoz, M., González, M. E., Sibold, J. S., & Holz, A. (2008). The historical range of variability of fires in the Andean-Patagonian Nothofagus forest region. *International Journal of Wildland Fire*, 17, 724. <https://doi.org/10.1071/WF07152>
- Veblen, T. T., & Lorenz, D. C. (1988). Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of Northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers*, 78, 93–111. <https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.1988.tb00193.x>
- Villalba, R., Masiokas, M., Kitzberger, T., & Boninsegna, J. (2005). Biogeographical consequences of recent climate changes in the southern Andes of Argentina. In U. M. Huber, H. K. M. Bugmann & M. A. Reaser (Eds.), *Global change and mountain regions: An overview of current knowledge* (pp. 157–168). Advances in Global Change Research. Dordrecht, The Netherlands: Springer. <https://doi.org/10.1007/1-4020-3508-X>
- White, R., & Zipperer, W. C. (2010). Testing and classification of individual plants for fire behaviour: plant selection for the wildland–urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, 19, 213–227. <https://doi.org/10.1071/WF07128>

SUPPORTING INFORMATION

Additional Supporting Information may be found online in the supporting information tab for this article.

APPENDIX S1 Figures and Tables

APPENDIX S2 Alternative models for vegetation structure and fine fuel variables

APPENDIX S3 Model selection and posterior predictive checks

How to cite this article: Tiribelli F, Kitzberger T, Morales JM. Changes in vegetation structure and fuel characteristics along post-fire succession promote alternative stable states and positive fire–vegetation feedbacks. *J Veg Sci*. 2018;00:1–11. <https://doi.org/10.1111/jvs.12620>