



**Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA**

**Incendios forestales en bosques de *Araucaria araucana*:
susceptibilidad de los diferentes tipos forestales a quemarse y
mecanismos de retroalimentación causales de la recurrencia de
incendios en el contexto actual de cambio climático**

Tesis para optar al título de Doctora de la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales

Ing. Ftal. María Guadalupe Franco

Director: Dr. Ignacio A. Mundo

Co-Director: Dr. Thomas T. Veblen

Asistente académico: Dr. Marcelo F. Arturi

2022

Da mais alta janela da minha casa
Com um lenço branco digo adeus
Aos meus versos que partem para a Humanidade

Fernando Pessoa

AGRADECIMIENTOS

A todas las personas que hicieron posible esta tesis, mi más sincero agradecimiento.

A mi director, por haber guiado y acompañado este sinuoso proceso, con sus consejos, su ayuda y su paciencia. A mi codirector, por compartir su vasta experiencia y su contribución al desarrollo de este trabajo. A mi asesor académico, por su acompañamiento en estos años.

A Claudia, Reinhardt, Leandro, Lena, Melisa, Robbie, Kyle, Nacho y Tom, por su participación en las tareas de campo. Al personal del Parque Nacional Lanín, por su colaboración logística en la realización de las campañas y la provisión de reportes y mapas. Particularmente, a Nicolás Carpinetto por abrirnos las puertas de su hogar. A las comunidades mapuches de Rucachoroi y Ñorquinco, por consentir la realización de este trabajo en sus territorios.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, por la beca que permitió la dedicación exclusiva a este trabajo y supo flexibilizarse ante un contexto atípico. A la Universidad Nacional de Cuyo y la National Science Foundation, por aportar sustento económico a esta investigación.

A la Universidad Nacional de La Plata, por su apuesta a la educación superior gratuita de calidad, y a la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, que recibió este proyecto en su programa de Doctorado.

Al Instituto Argentino de Nivología, Glaciología y Ciencias Ambientales (IANIGLA), por la provisión de infraestructura y equipos necesarios para la realización de esta tesis. Sus pasillos celestes albergaron la mayor parte de este proceso. Particularmente, a los integrantes del grupo de Dendrocronología y a Ricardo Villalba, por su disponibilidad para consultas y su capacidad de contagiar amor por la ciencia. A mis compañeras de oficina, Caro, Ana y Vane, por los silencios, las charlas y la amistad construida en lo cotidiano.

A Bendeguz, por regalarme bellas ilustraciones para comunicar mis ideas.

A mis amistades de siempre, que están presentes aún a la distancia, y a las personas hermosas que han acompañado mis días en estos años cuyanos.

Muy especialmente a mi familia, por su apoyo incondicional.

Y a todas las mujeres que abrieron el camino.

Gracias.

PUBLICACIONES QUE EMERGEN DE ESTA TESIS

Revistas Científicas con referato

Franco MG, IA Mundo, TT Veblen (2022) Burn severity in *Araucaria araucana* forests of northern Patagonia: tree mortality scales up to burn severity at plot scale, mediated by topography and climatic context. *Plant Ecology* (2022). <https://doi.org/10.1007/s11258-022-01241-w>

Franco MG, IA Mundo, TT Veblen (2020) Field-Validated Burn-Severity Mapping in North Patagonian Forests. *Remote Sensing* 12(2):214. <https://doi.org/10.3390/rs12020214>

Presentaciones en congresos

Franco MG, IA Mundo, TT Veblen, R Villalba (2022) Mortalidad y crecimiento post-incendio de individuos quemados de *Araucaria araucana* en un gradiente de severidad. Presentación oral en VI Jornadas Forestales Patagónicas. Bariloche, Argentina

Franco MG, IA Mundo, TT Veblen (2018) Evaluación de incendios en bosques de *Araucaria araucana*: comparación de metodologías para el mapeo de la severidad utilizando imágenes Landsat OLI. Poster en XXVIII Reunión Argentina de Ecología. Mar del Plata, Argentina

Incendios forestales en bosques de *Araucaria araucana*: susceptibilidad de los diferentes tipos forestales a quemarse y mecanismos de retroalimentación causales de la recurrencia de incendios en el contexto actual de cambio climático

RESUMEN

Los incendios forestales son un componente esencial de la dinámica del paisaje en la Patagonia Andina, donde el mosaico de vegetación refleja la coexistencia de comunidades con distinta propensión a quemarse, incluyendo los bosques de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch. A pesar de ser una especie resistente al fuego, la ocurrencia de eventos inusuales por su magnitud, extensión o recurrencia podrían comprometer la resiliencia de estos bosques y propiciar procesos de conversión hacia otros tipos de vegetación. En el contexto actual de cambio climático, donde ya hay evidencia de alteraciones en los regímenes de incendio como consecuencia de la preponderancia de temporadas más cálidas y secas, es clave comprender los factores que determinan la dinámica de incendios para sustentar el diseño de estrategias de manejo que optimicen los esfuerzos de conservación. Si bien la evidencia indica que los bosques mixtos de *A. araucana* con *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser tienden a quemarse con severidad moderada a alta, no queda claro cuáles son los factores que determinan la ocurrencia de uno u otro nivel de severidad. Aún más, no hay antecedentes que permitan interpretar la dinámica de incendios en bosques puros de *A. araucana* ni postular un modelo general que abarque la totalidad de tipos forestales de esta especie. Asimismo, si bien hay antecedentes de liberaciones en el crecimiento asociadas a incendios en *A. araucana*, no se ha explorado el efecto del tipo de incendio sobre la respuesta en el crecimiento y se desconocen los umbrales de daño que definen la resistencia de los individuos al fuego.

El objetivo general de esta tesis es determinar la susceptibilidad a quemarse con distinta severidad y la respuesta post-incendio de los bosques de *A. araucana* para brindar sustento ecológico al manejo de los incendios en la región. Como objetivos específicos, se plantea 1) estimar la severidad de quema en incendios de gran extensión que afectaron bosques de *A. araucana* por medio de índices calculados a partir de imágenes satelitales, 2) determinar la influencia de las características estructurales, la situación topográfica y el clima en la severidad de quema, 3) evaluar el crecimiento radial post-incendio en individuos de *A. araucana* en función del daño de copa y la severidad de quema a nivel parcela y 4) proponer un modelo esquemático que describa la ocurrencia de incendios de diferente severidad en estos bosques.

Se seleccionaron cuatro incendios de gran extensión que afectaron bosques de *A. araucana* en los últimos 35 años dentro del área de distribución de la especie en Argentina, dos de los cuales ocurrieron en los años 1987 y 2013, propagándose sobre áreas superpuestas.

En las áreas quemadas más recientemente (verano 2013-2014), se realizó un exhaustivo relevamiento a campo de la severidad de quema entre febrero y marzo de 2018 que permitió evaluar el desempeño de distintos índices espectrales calculados a partir de imágenes Landsat y definir umbrales específicos para bosques de Patagonia Norte. Los índices de uso más extendido (dNBR y dNDVI) se asociaron positivamente con cambios en la vegetación inducidos por incendios, aunque esta correspondencia no fue homogénea para todos los tipos de vegetación. El tiempo transcurrido desde el incendio tuvo influencia sobre esta asociación, que fue la más alta cuando la información espectral se obtuvo inmediatamente después del incendio y se debilitó en las posteriores temporadas de crecimiento. En base a estos índices se determinaron umbrales de clase que permitieron generar clasificaciones de alta precisión e identificar sus limitaciones, de modo de proponer una metodología de mapeo de la severidad de quema validada para la región.

Los cuatro incendios seleccionados para este estudio, ocurridos en 1987, 2009 y 2013 (dos eventos) fueron incluidos en el análisis de los factores determinantes de la severidad a diferentes escalas. Esto abarcó 645 puntos de muestreo a escala de incendio, 36 parcelas a escala de rodal y 692 individuos a escala de árbol. Mediante el ajuste de modelos lineales generalizados se exploró el efecto de la topografía, la composición y estructura de la vegetación y características de los individuos sobre la severidad de quema y la mortalidad de los árboles. A escala de árbol se encontró que los individuos más pequeños y con copas menos conectadas son más propensos a morir por causa de incendios en comparación con individuos agrupados, con un efecto significativo del año de incendio que sugiere un control *top-down* ejercido por las condiciones climáticas estacionales y la meteorología durante el incendio. A escala de rodal, la menor mortalidad de los individuos agrupados ejerció un control *bottom-up* aumentando la probabilidad de quema con severidad baja en parcelas con dosel más conectado y determinando una prevalencia de la severidad alta en áreas con individuos dispersos. Al considerarse el grado de ocupación, la presencia de árboles aislados determinó diferencialmente la severidad: rodales con menor área basal, con doseles continuos, se quemaron con mayor severidad que aquellos con individuos aislados, mientras que lo opuesto ocurrió en rodales con mayor área basal. Por su parte, la baja conectividad vertical pareció determinar una mayor probabilidad de ocurrencia de incendios de severidad moderada. A escala de incendio, los resultados indican que la topografía y la vegetación controlaron fuertemente la heterogeneidad de la severidad dentro del área quemada, en combinación con la influencia de los controles *top-down* ejercidos por las condiciones climáticas y

meteorológicas en las que ocurrieron los eventos. Estos resultados permitieron identificar controles del tipo *top-down* y *bottom-up* sobre la severidad de quema en estos boques.

Para la evaluación de la respuesta post-incendio en el crecimiento radial, en febrero de 2019 se realizó un muestreo dendrocronológico de individuos vivos de *A. araucana* con distinto grado de daño de copa (<30%, 30-60% y > 60% de copa quemada), en áreas quemadas con distinta severidad (alta, moderada, baja) en los incendios más recientes (verano 2013-2014). Los resultados sugieren que la respuesta del crecimiento radial a los incendios es variable en términos de tipo y magnitud, incluso dentro del mismo individuo, y se asocia principalmente al nivel de daño, a características del árbol y su entorno inmediato, indistintamente de la severidad de quema en el rodal. La ausencia de anillos de crecimiento fue más probable a mayor daño de copa y al disminuir la cantidad de competidores en el entorno. El cambio en el crecimiento se relacionó con el nivel de daño y características propias del árbol: se observó una tendencia a la supresión del crecimiento radial en individuos con daño de copa superior a 60%, mayor crecimiento previo y copas cónicas, mientras que las liberaciones predominaron en árboles con copas intermedias y aparasoladas. La especie muestra signos de alta resistencia y resiliencia y tiende a aprovechar los recursos liberados por el incendio rápidamente, siendo elevado el umbral de daño que determina que la respuesta sea negativa.

Los resultados de esta tesis contribuyen a la interpretación de la dinámica de incendios en bosques de *A. araucana*, permitiendo identificar factores asociados a la severidad de quema a distintas escalas y describir los tipos de respuesta esperables en el crecimiento radial de individuos en función del daño de copa. Complementariamente, este trabajo aporta sustento metodológico a la evaluación del impacto de incendios por medio de sensores remotos en los bosques de Patagonia Norte y a la derivación de deducciones a partir de evidencia dendrocronológica para la reconstrucción de historia de incendios, particularmente relevante en un régimen de severidad mixta como el de estos bosques.

Wildfires in *Araucaria araucana* forests: susceptibility of different forest types to burning and post-fire feedbacks on subsequent fire occurrence in the context of climate change

ABSTRACT

Forest fires are an essential component of landscape dynamics in Andean Patagonia, where the vegetation mosaic reflects the coexistence of communities with different susceptibility to fire, including forests of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch. In spite of being a fire-resistant species, the occurrence of unusual events in terms of magnitude, extension or frequency might compromise the resilience of these forests and facilitate conversion to different vegetation types. In the current context of climate change, with accumulating evidence of altered fire regimes as a consequence of the prevalence of warmer and drier seasons, understanding the drivers of fire dynamics is key to designing management strategies that optimize conservation efforts. Although evidence indicates that mixed forests of *A. araucana* and *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser tend to burn with moderate to high severity, it is not clear which factors determine the type of fire. Moreover, there is no reference that allows interpretation of fire dynamics in pure stands of *A. araucana* or postulation of a general model that explains fire occurrence across the complete range of forest types of this species. Likewise, despite previous observations of radial growth releases following fires, the effect of different burn severities on growth response and the existence of damage thresholds that exceed tree resistance to fire have not been explored for *A. araucana*.

The general objective of this thesis is to determine the predisposition of *Araucaria araucana*-dominated forests to burn with different severities and the post-fire growth response of surviving trees in order to improve the ecological basis of fire management in the region. The specific objectives are 1) to estimate burn severity in large wildfires that affected *A. araucana* forests by means of spectral indices derived from satellite images, 2) to determine the influence of structure, topography and climate on burn severity, 3) to evaluate post-fire radial growth of *A. araucana* trees with different degree of crown damage in a gradient of burn severity at stand scale, and 4) to postulate a schematic model that describes the occurrence of different burn severities in these forests.

For this study, four large wildfires that burned *A. araucana*-dominated forests in the last 35 years in Argentina were selected.

Within the most recently burned areas (summer of 2013-2014), a thorough field survey of burn severity was conducted between February and March of 2018, allowing assessment of the performance of different spectral indices derived from Landsat images and delimitation of classification thresholds for North Patagonian forests. The commonly employed indices (dNBR and dNDVI) corresponded with fire-induced changes observed in the field, although this association was not equally strong across different vegetation types. Time since fire influenced this correspondence, with higher correlations when spectral indices were obtained from the first post-fire growing season. Based on these indices, it was possible to determine class thresholds that produce accurate classifications and identify their constraints, to support the proposal of a validated burn severity mapping methodology for the region.

The four selected fire events, which occurred in 1987, 2009 and 2013 (two events), were included in the analyses of drivers of burn severity at different scales, and together comprised 645 sampling points at wildfire scale, 36 plots at stand scale, and 692 individuals at tree scale. Generalized linear models were used to explore the effect of topography, vegetation structure and composition, and tree attributes on burn severity and tree mortality. At the tree scale we found that smaller and less connected trees were more likely to be killed by fire than grouped ones, with a significant effect of fire year suggesting a top-down control on tree mortality exerted by seasonal climate and fire weather. The reduced mortality of grouped trees emerged at stand scale as a higher probability of low burn severity in plots with more connected canopies and high burn severity prevalence in areas with sparse trees. When stocking (i.e. tree density and basal area) was considered, the presence of isolated trees was associated with different severities: less stocked stands with grouped trees burned more severely than those with isolated trees and the opposite happened in stands with higher stocking. Moreover, low vertical connectivity (i.e. shallow and elevated canopy) was associated with a higher probability of moderate severity fires. At the wildfire scale, topography and vegetation controls on burn severity largely determined the heterogeneity of fire impact across the burnt area, in combination with the influences of the top-down fire weather controls of each event. These results allow identification of bottom-up and top-down controls on burn severity in these forests.

To assess radial growth responses to fire, in February 2019 tree-ring samples were collected from *A. araucana* trees with different amounts of damaged crowns (<30%, 30-60% y > 60%) in areas burned at high, moderate and low burn severity in the most recent events (summer of 2013-2014). The results suggest that growth response to fire is diverse in type and magnitude, even within the same tree. Growth response is mainly related to the degree of damage and specific features of the tree and its surroundings, regardless of burn severity at a stand scale. Ring absence was more likely when the crown damage was greater and when the number of neighboring trees decreased. The relative growth

change varied in response to the degree of damage and tree features: trees with higher crown damage, higher pre-fire growth rates and conic crowns tended to exhibit suppressed post-fire growth, and trees with intermediate and umbrella-shaped crowns were more prone to growth releases. These results indicate that *A. araucana* shows signs of high resistance and resilience to fire, with a high threshold for a negative impact on growth, otherwise being able to rapidly capture resources made available by wildfires.

Overall, this thesis contributes to the interpretation of fire dynamics in *A. araucana*-dominated forests, allowing identification of the key drivers of burn severity at different scales as well as documentation of the range of possible post-fire radial growth trends related to the degree of damage on the tree. Complementarily, this research provides a methodological basis for the assessment of fire impacts by means of remote sensing in North Patagonian forests and improves the interpretation of dendrochronological evidence for fire history reconstruction for this species which is particularly relevant for its mixed severity fire regime.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis se organiza en cinco capítulos. El Capítulo 1, de Introducción General, presenta el estado de conocimiento sobre la dinámica de incendios en el contexto del cambio climático, la severidad de quema como rasgo descriptor de los regímenes y sus condicionantes, los incendios en los bosques patagónicos y la ecología de la especie de estudio. En el Capítulo 2 se presenta la evaluación de índices para la estimación de la severidad de quema a partir de datos obtenidos por sensores remotos. En el Capítulo 3 se evalúa la influencia de variables estructurales y topográficas sobre la severidad de quema en incendios de gran magnitud ocurridos en años climáticamente diferentes. En el Capítulo 4 se explora el crecimiento post-incendio de individuos parcialmente quemados en rodales quemados con distinta severidad. Por último, en el Capítulo 5 se integran los resultados de los capítulos anteriores a modo de contrastación de las hipótesis planteadas, se propone un modelo conceptual de la ocurrencia de incendios de distinta severidad en estos bosques y se plantean nuevos interrogantes y futuras líneas de investigación.

TABLA DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	iii
PUBLICACIONES QUE EMERGEN DE ESTA TESIS.....	iv
RESUMEN.....	v
ABSTRACT.....	viii
ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	xi
TABLA DE CONTENIDOS.....	xii
CAPÍTULO 1.....	1
1.1 Marco teórico.....	1
1.1.1 Ecología de disturbios.....	1
1.1.2 Incendios forestales en el contexto de cambio climático.....	2
1.1.3 Severidad de quema.....	3
1.1.4 Incendios en bosques patagónicos.....	5
1.1.5 Ecología de la especie en estudio.....	8
1.2 Objetivos e hipótesis.....	11
1.3 Área de estudio.....	12
CAPÍTULO 2.....	16
2.1 Introducción.....	16
2.2 Metodología.....	19
2.2.1 Área de estudio.....	19
2.2.2 Datos de sensores remotos.....	19
2.2.3 Datos de campo.....	21
2.2.4 Sensibilidad de los índices.....	24
2.2.5 Determinación de umbrales y validación.....	25
2.2.6 Aplicación: mapeo de severidad.....	26
2.3 Resultados.....	26
2.3.1 Sensibilidad de los índices.....	26
2.3.2 Determinación de umbrales y validación.....	28
2.3.3 Aplicación: mapeo de severidad.....	30
2.4 Discusión.....	32
2.4.1. Sensibilidad de los índices.....	32
2.4.2. Determinación de umbrales y validación.....	34
2.4.3. Aplicación: mapeo de severidad.....	36
1.5 Conclusiones.....	37
CAPÍTULO 3.....	38

3.1	Introducción.....	38
3.2	Metodología.....	40
3.2.1	Área de estudio	40
3.2.2	Recolección de datos	42
3.2.3	Análisis	45
3.3	Resultados	48
3.3.1	Escala de árbol.....	48
3.3.2	Escala de rodal.....	51
3.3.3	Escala de incendio	51
3.4	Discusión	52
3.4.1	Escala de árbol.....	53
3.4.2	Escala de rodal.....	54
3.4.3	Escala de incendio	55
3.5	Conclusiones	57
CAPÍTULO 4		58
4.1	Introducción.....	58
4.2	Metodología.....	60
4.2.1	Muestreo	60
4.2.2	Procesamiento dendrocronológico.....	63
4.2.3	Crecimiento radial pre- y post-incendio	64
4.2.4	Componentes de resiliencia	65
4.2.5	Influencia e factores intrínsecos y extrínsecos	66
4.3	Resultados	70
4.3.1	Crecimiento radial pre- y post-incendio	70
4.3.3	Influencia e factores intrínsecos y extrínsecos	75
4.4	Discusión	78
4.4.1	Crecimiento radial pre- y post-incendio	78
4.4.2	Componentes de resiliencia	80
4.4.3	Influencia e factores intrínsecos y extrínsecos	81
4.5	Conclusiones	82
CAPÍTULO 5		83
5.1	Contrastación de hipótesis.....	83
5.2	Integración de resultados.....	84
5.3	Aportes de la tesis y nuevos interrogantes.....	89
BIBLIOGRAFÍA		91
ANEXO DE TABLAS Y FIGURAS		115
	Anexo I: Tipos de vegetación en las áreas afectadas por los eventos de Ñorquinco 1987, Tromen 1987, Ñorquinco 2013 y Rucachoroi 2013.....	115

Anexo II: Modelos binomiales predictivos de la mortalidad, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 marginal (R^2_m), R^2 condicional (R^2_m) y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.....	116
Anexo III: Modelos multinomiales predictivos de la severidad de quema, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 de McFadden y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.	117
Anexo IV: Modelos binomiales predictivos de la ocurrencia de severidad alta, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 marginal (R^2_m), R^2 condicional (R^2_m) y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.	118
Anexo V: Corroboración estadística del fechado. Estadísticos dendrocronológicos y observaciones sobre el fechado y descarte para cada muestra analizada correspondiente a individuos quemados.	119
Anexo VI: Correlación entre el crecimiento medio post-incendio (IPApst) y el crecimiento radial medio pre-incendio en períodos de 3 a 10 años (IPAp3 a IPAp10).	123
Anexo VII: Modelos binomiales predictivos de la ocurrencia de anillos ausentes, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 de Tjur y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.....	124
Anexo VIII: Modelos binomiales negativos predictivos del porcentaje de cambio en el crecimiento, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test) y R^2 de Efron. Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.	125

CAPÍTULO 1

Introducción General

1.1 MARCO TEÓRICO

1.1.1 Ecología de disturbios

Los disturbios, definidos como eventos relativamente discretos que causan desorden en la estructura de un ecosistema, comunidad o población y cambian la disponibilidad de recursos o el ambiente físico (White & Pickett 1985), son componentes clave de los ecosistemas que alteran su estado y trayectoria, moldeando la heterogeneidad espacial y temporal a distintas escalas (Turner 2010). Esta definición general abarca procesos con orígenes diversos y con impactos que se reflejan a diferente escala temporal y espacial (Pickett et al. 1999). Por ejemplo, los incendios son disturbios fuertemente ligados al clima que requieren tanto condiciones ambientales favorables para la ignición como suficiente combustible disponible (origen biótico-abiótico), cuya duración puede variar desde horas a meses y con efectos a escala local hasta global (Thonicke et al. 2001; Turner 2010). Los patrones de ocurrencia de disturbios (i.e. el régimen) ejercen una presión selectiva sobre las poblaciones, generando legados materiales y de información que recíprocamente condicionan el acontecimiento y la magnitud de los eventos (Hughes 2010). Según Johnstone et al. (2016), los legados incluyen los individuos, propágulos y materia remanente luego del disturbio (legados materiales) y la presencia y distribución de rasgos funcionales en la comunidad que resultan de la adaptación al régimen de disturbio (legados de información), que determinan la respuesta a futuros disturbios. Se genera de este modo una retroalimentación que confiere resiliencia al sistema, entendida como su capacidad de absorber un disturbio y reorganizarse de modo de mantener su función, estructura e identidad (Folke et al. 2004). Estos eventos que alteran la función de ecosistemas y los procesos que influyen y responden a la heterogeneidad ambiental son objeto de estudio de la Ecología de Disturbios (Rogers 1996; Newman et al. 2019).

La caracterización de un evento de disturbio implica la descripción de una serie de atributos que incluyen su tamaño (extensión del área afectada), intensidad (cantidad de energía) y severidad (grado de daño al sistema). Junto con la frecuencia, estas características definen el régimen del disturbio en un sistema, que abarca diversos rasgos, como distribución, frecuencia, intervalo de retorno, período de rotación, estacionalidad y variabilidad, entre otros (White & Pickett 1985; Keane 2013). Sin embargo, los regímenes pueden variar a través del tiempo, como consecuencia de actividades antrópicas o cambios en los factores que influyen en su ocurrencia. En el caso de los incendios, la política de

supresión que prevaleció durante gran parte del siglo XX que procuraba minimizar el impacto de disturbios, condujo a una inusual acumulación de combustibles en bosques donde los incendios eran frecuentes y de baja severidad, originando la ocurrencia de eventos severos (Moore 1994; Allen et al. 2002). Similarmente, cambios en la frecuencia de incendios han sido asociados a períodos históricos con distinto manejo del territorio (Swetnam et al. 2009; Mundo et al. 2013; Mundo et al. 2017). Dado que la resiliencia es moldeada en función del régimen de disturbios, estas alteraciones pueden desencadenar transiciones hacia estados alternativos que puedan perpetuarse al establecerse nuevos mecanismos de retroalimentación (Bowman et al. 2015). En un contexto de régimen no alterado, las conversiones a estados alternativos pueden no reflejarse a escalas mayores siempre que el arreglo de parches en distintos estados mantenga la resiliencia del paisaje, análogamente al concepto de “shifting mosaic steady state” (*sensu* Bormann & Likens, 1979). Este término define al paisaje como un sistema en el cual los parches de vegetación son dinámicos, pudiendo encontrarse en distintas etapas sucesionales, mientras que la fracción del paisaje en cada estado específico se mantiene relativamente constante. Por esta razón, un enfoque multi-escalar en la ecología de disturbios es necesario para evaluar la susceptibilidad de los ecosistemas a la transformación. En el contexto de cambio global, con incrementos en la población humana y cambios en el uso de la tierra, las comunidades biológicas y el clima, muchos ecosistemas se encuentran en una fase de rápido cambio en los regímenes de disturbios que genera incertidumbre sobre sus dinámicas en el futuro (Turner 2010). Por ejemplo, la ocurrencia reciente de incendios inusualmente severos y extensos tanto en bosques de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (pehuén, pewen, araucaria, pino) como en otros dominados por diferentes especies del norte de la Patagonia Andina podrían indicar alteraciones en el régimen de disturbios, cuyas consecuencias no han sido aún estudiadas en profundidad.

1.1.2 Incendios forestales en el contexto de cambio climático

Alteraciones en la dinámica de los incendios en distintas regiones del mundo han sido asociadas al cambio climático (Williams et al. 2001; Pausas 2004; Rocca et al. 2014) como consecuencia de la generación de condiciones que propician la ocurrencia de igniciones y propagación del fuego. El efecto del clima sobre la dinámica de incendios se relaciona con la carga de combustibles y su contenido de humedad: mientras que condiciones húmedas en los años previos contribuyen a la acumulación de biomasa, condiciones cálidas y secas en los meses previos y durante la temporada de incendios incrementan la probabilidad de ignición (Keeley & Syphard 2016). La magnitud de estos efectos difiere según el tipo de vegetación, pudiendo reducirse la incidencia de incendios en regiones donde las condiciones más áridas limitan la producción de biomasa (Moritz et al. 2012; McKenzie & Littell 2017). Sin embargo, en general se predice que la interacción entre las sequías y los incendios resulte

en un incremento en la actividad del fuego (Littell et al. 2009), como reflejan las reconstrucciones de historia de incendios en diversos bosques (Mundo et al. 2013; Chavardès et al. 2021). En consecuencia, se espera que la mayor magnitud y frecuencia de sequías, proyectadas en el contexto de calentamiento global, propicien la ocurrencia de incendios más severos y frecuentes e incluso extiendan la duración de la temporada de incendios (Lestienne et al. 2022). El tipo de modificación sobre el régimen de incendios dependerá de las características del sistema: condiciones de sequía más extrema puede intensificar el desecamiento de combustibles en comunidades caracterizadas por una inflamabilidad baja, limitada por la humedad del combustible, y desencadenar incendios de mayor severidad. Alternativamente, sequías más frecuentes pueden desencadenar incendios en comunidades dominadas por especies rebrotantes, que rápidamente generan abundante combustible fino.

En este contexto, las políticas de gestión de incendios, junto con la percepción cultural del fuego y la naturaleza, pueden potenciar el cambio de los regímenes al inducir aumento de la carga de combustibles como consecuencia de la supresión de incendios que, ante condiciones climáticas extremas, desencadenarían incendios de alta intensidad. Similarmente, las modificaciones en la cobertura vinculados a cambios en el uso del suelo pueden alterar la inflamabilidad del paisaje, incidiendo sobre la dinámica de los otros tipos de vegetación.

El incremento en la frecuencia de incendios, combinado con los efectos del cambio climático sobre la demografía pre- y post-disturbio, puede derivar en una mayor susceptibilidad de los ecosistemas o alguno de sus componentes mediante la reducción de la ventana en la cual es posible la recuperación (i.e. “interval squeeze” *sensu* Enright et al. 2015). Similarmente, el aumento de la severidad de los incendios puede comprometer la persistencia de comunidades adaptadas a regímenes de baja severidad (Barton & Poulos 2018). Estos regímenes alterados, junto con modificaciones en las tasas de establecimiento, crecimiento y mortalidad que también son producidas por cambios en el clima (Allen et al. 2010; Carnicer et al. 2011), pueden desencadenar procesos de conversión de bosques (Coop et al. 2020), provocando la extinción local o total de especies y amenazando incluso ecosistemas donde los incendios son habituales y las especies cuentan con adaptaciones al fuego.

1.1.3 Severidad de quema

La severidad de quema se define como la magnitud de cambio ecológico asociado a un incendio (Lentile et al. 2006a) y es un rasgo de los regímenes de incendio fundamental para la dinámica de los ecosistemas, ya que determina cambios en la estructura y composición de la comunidad y la disponibilidad de nutrientes (Smucker et al. 2005; Shenoy et al. 2011; Adkins et al. 2019). A mayor escala, la distribución espacial de estos efectos puede generar reemplazo de especies o tipos de

vegetación y alterar la dinámica del paisaje (Turner et al. 1994; Morgan et al. 2001). Un término similar, la severidad de incendio, ha derivado de la necesidad de describir el efecto de la intensidad del incendio y ha sido definido como la pérdida de biomasa o consumo de materia orgánica aérea y subterránea, excluyendo la respuesta del ecosistema (Keeley 2009). La intensidad de fuego se refiere a la cantidad de energía liberada durante el evento (Keeley 2009).

El estudio de la severidad se relaciona estrechamente con la evaluación de impacto económico y con el manejo de las áreas quemadas en relación a su restauración. Debido a las dificultades logísticas y de costo que limitan el relevamiento extensivo de los efectos de los incendios en terreno, se ha identificado a los sensores remotos como un medio para superar estos obstáculos al permitir una descripción expeditiva y espacialmente detallada de la severidad de quema (De Santis & Chuvieco 2007). La disponibilidad de imágenes satelitales de libre acceso ha contribuido al desarrollo de estas metodologías, que se sustentan en la sensibilidad de ciertas regiones del espectro electromagnético (infrarrojo cercano e infrarrojo medio) a los cambios en el vigor de la vegetación y el contenido de humedad (White et al. 1996). Combinaciones específicas de bandas o, más frecuentemente, índices tales como el NDVI (por su acrónimo del inglés: Normalized Difference Vegetation Index, Rouse et al., 1974) o el NBR (por su acrónimo del inglés: Normalized Burn Ratio, (Key & Benson 2006), entre otros, son utilizadas ampliamente para la evaluación de la severidad (Meng & Zhao 2017). Estas metodologías se han desarrollado en ambientes específicos, con la debida validación en terreno, la cual es necesaria para respaldar su extrapolación a nuevas regiones (Cansler & McKenzie 2012).

La evaluación de incendios mediante imágenes satelitales ha permitido la exploración de patrones de ocurrencia y factores condicionantes de distintos aspectos de los regímenes de incendios a escalas regionales y globales, particularmente en relación a las condiciones climáticas (ej. Parks et al., 2016; Keyser & Westerling, 2017). La relevancia del clima y otros factores en la determinación de la severidad de quema puede evaluarse a diferentes escalas, contribuyendo a la identificación de mecanismos de control *bottom-up* y *top-down*, *sensu* McKenzie et al. (2011). Mientras que factores locales determinan heterogeneidad a pequeña escala (Povak et al. 2020), los patrones climáticos a escalas mayores explican las similitudes regionales en los regímenes de incendios (Krawchuk & Moritz 2011).

La influencia de los factores locales, bióticos y abióticos, sobre la severidad varía ampliamente entre tipos de ecosistemas y de acuerdo con la escala de análisis (Wu et al. 2013; Parks et al. 2018a) y, por lo tanto, requiere ser evaluada específicamente en los ecosistemas de interés. Estos factores determinan la severidad al influir sobre la carga y disponibilidad de combustibles, la probabilidad de

ignición y propagación del fuego y la capacidad de recuperación del ecosistema. El tipo, la disposición y la abundancia de los combustibles dependen en gran medida de la estructura y composición del rodal, y varían en función del estado de desarrollo (Van de Water & North 2012; Seo & Choung 2014). Distintas especies producen biomasa con distinto grado de inflamabilidad, limitando o propiciando la propagación del fuego, a la vez que pueden contar con rasgos específicos que les permitan sobrevivir o regenerarse luego del incendio (Fernandes et al. 2008; Jactel et al. 2017). Por lo tanto, distintos tipos de vegetación tenderán a experimentar incendios de diferente severidad. Asimismo, las condiciones topográficas influyen sobre el grado de humedad de los combustibles y condicionan la propagación del fuego, como consecuencia de los distintos grados de exposición a la radiación, temperatura y vientos (Fang et al. 2015). Algunos de estos factores ejercen una influencia que es general para cualquier sistema (e.g. mayor calentamiento de laderas con exposición norte en el Hemisferio Sur), mientras que otros pueden contribuir a un aumento o disminución de la severidad en función de las características del ecosistema.

1.1.4 Incendios en bosques patagónicos

Los incendios son un componente esencial de la dinámica del paisaje en la Patagonia Andina (Kitzberger & Veblen 1999) que, según la evidencia arqueológica, ya ocurrían en la región al menos hace 44000 años (Heusser 1994). A lo largo de la historia, los incendios han variado en su frecuencia y extensión en relación a el uso de la tierra y las variaciones en el clima (Veblen et al. 2008; Holz & Veblen 2011; Mundo et al. 2017). Durante siglo XX se ha observado una tendencia de incremento de 0,53 °C en la temperatura y una disminución de las precipitaciones medias en la región patagónica (Veblen et al. 2005; Christensen 2007; Masiokas et al. 2008), y diversos modelos generales de circulación de la atmósfera sugieren que continuará y exacerbará durante el siglo XXI (Bradley et al. 2004). Específicamente para Patagonia Norte, Kitzberger et al. (2022) encontraron que la probabilidad de incendios aumentará en el futuro en distintos escenarios proyectados por el Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC). Por lo tanto, se espera que las condiciones climáticas generales y meteorológicas puntuales propicien la propagación de grandes incendios en la región. En concordancia con estas proyecciones, incendios forestales de inusual extensión y severidad en el contexto de los últimos 50 años han ocurrido en el norte de la Patagonia en los últimos diez años. Catorce eventos extraordinarios por su extensión quemaron en total 47378 ha de bosque en la región cordillerana de las provincias de Neuquén, Río Negro y el norte de Chubut en los veranos de 2013-2014 y 2014-2015 (Mohr-Bell 2015) y, en el verano 2020-2021, cerca de 20000 ha se quemaron en los incendios de Cuesta del Ternero, Río Negro, y Las Golondrinas, Chubut (SNMF 2021).

Como consecuencia de la larga historia de incendios en la región, el paisaje constituye un mosaico de tipos vegetales con distintos rasgos funcionales que posibilitan su persistencia: bosques piróforos, poco propensos a la ocurrencia de incendios, se perpetúan mediante un mecanismo de retroalimentación que favorece la prevalencia de eventos de baja severidad mientras que matorrales pirófilos se queman con mayor frecuencia y severidad (Kitzberger et al., 2012; Paritsis et al., 2015; Landesmann et al., 2021; Fig. 1.1). Los diferentes regímenes de incendio asociados a estos tipos de vegetación se regulan en parte mediante su inflamabilidad (Paritsis et al. 2013): esta aumenta sostenidamente en los matorrales y alcanza valores mayores que los del bosques que, luego de un pico de inflamabilidad en la etapa juvenil, desciende a valores intermedios (Tiribelli et al. 2019). En esta dinámica de estados estables alternativos (*sensu* Beisner et al., 2003), la ocurrencia de eventos de severidad alta induce la conversión de bosques a matorrales, mediada por la falla en la regeneración de las especies arbóreas y la colonización por parte de los arbustos. Una vez acontecido el cambio, la mayor inflamabilidad del nuevo estado establece un mecanismo de retroalimentación positivo que dificulta el retorno al estado anterior (Kitzberger et al. 2016; Tiribelli et al. 2018). Alternativamente, un período suficientemente largo de condiciones frías y húmedas limitaría la ocurrencia de incendios, permitiendo el establecimiento de especies reclutadoras desde parches adyacentes de bosque. La presencia de la bambúsea *Chusquea culeou* E. Desv. (caña coligüe) en el sotobosque aporta una gran cantidad de combustible fino que aumenta la inflamabilidad (Kitzberger et al. 2016) en los bosques. Al ser una especie monocárpica plurianual (i.e. tiene un único episodio reproductivo en su ciclo de vida), sus eventos de floración masiva y muerte que ocurren cada 60-70 años generan una situación de elevada disponibilidad de combustible fino seco que puede potenciar el efecto sobre la probabilidad de incendio.

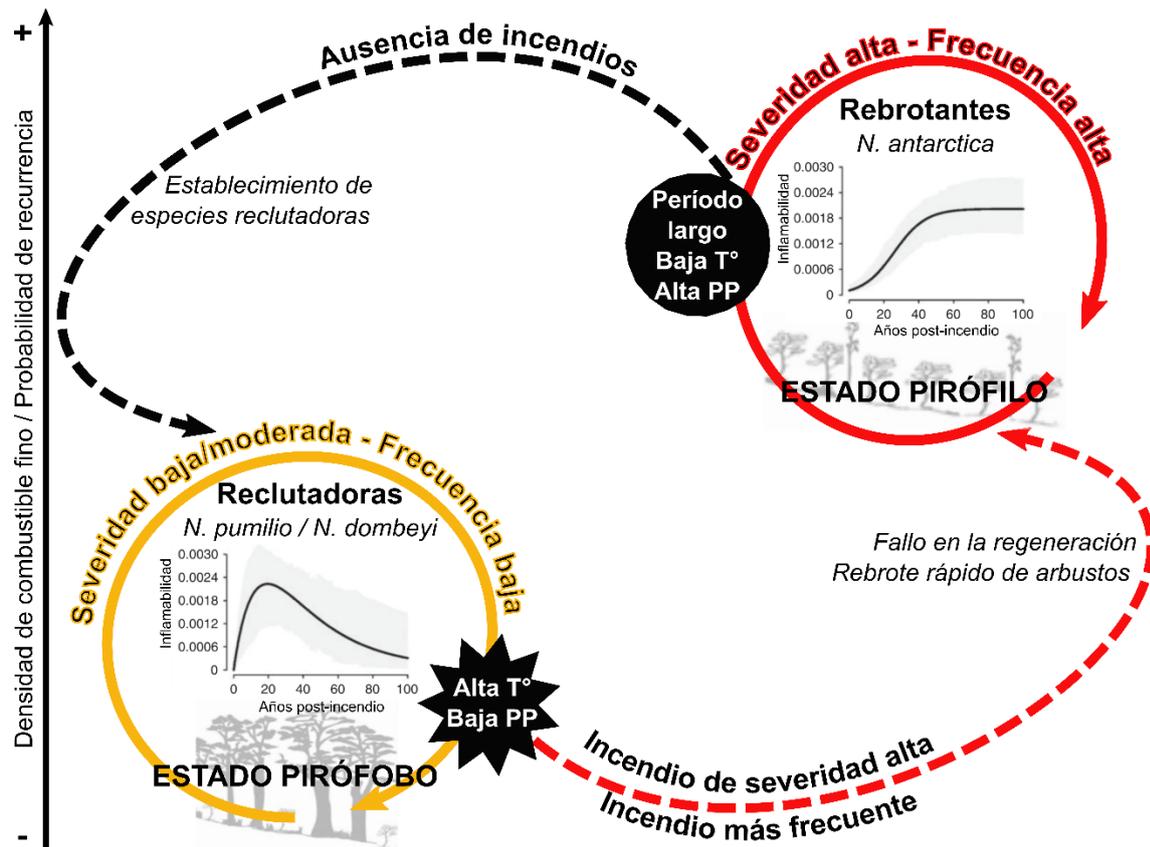


Fig. 1.1 Esquema de la dinámica de fuego en bosques de Patagonia Norte, adaptado de Kitzberger et al. (2016), Tiribelli et al. (2019) y Landesmann et al. (2021).

El modelo propuesto se ha desarrollado en base a los tipos de vegetación más extendidos en la región, incluyendo únicamente bosques dominados por especies sensibles a los incendios, con regeneración exclusivamente por semilla (reclutadoras): *Nothofagus pumilio* (Poepp. & Endl.) Krasser (lenga), *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. (coihue) y *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic.Serm. & Bizzarri (ciprés de la cordillera). Los matorrales son principalmente conformados por individuos de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. (ñire), especie que rebrota vigorosamente luego de los incendios generando estructuras multifustales. No obstante, otras especies arbóreas que conforman rodales puros y mixtos en este paisaje poseen atributos que les confieren cierta resistencia al fuego. Por ejemplo, los rodales de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. (roble pellín) pueden regenerarse por rebrote, por semilla o por una combinación de ambas, dependiendo de la severidad de quema en el parche (obs. pers.). Similarmente, *A. araucana* presenta rasgos que le permiten sobrevivir incendios de severidad alta y regenerar sus copas mediante el rebrote, a la vez que nuevos individuos se establecen a partir de semillas. Por lo tanto, es esperable que estas especies presenten una dinámica de incendios y susceptibilidad a la conversión diferente a la propuesta. Además, estos modelos vinculan el tipo de vegetación a un régimen de incendios específico en función de su inflamabilidad, pero no consideran explícitamente los efectos de otros factores que determinan la severidad.

1.1.5 Ecología de la especie en estudio

Araucaria araucana es una conífera siempreverde, endémica de los bosques subantárticos de Argentina y Chile, emblemática por la importancia ecológica, social y cultural de sus bosques para las diferentes poblaciones humanas que los han habitado, particularmente para el pueblo Mapuche. Su distribución es limitada, abarcando sólo tres grados de latitud entre los 37°20' y los 40°S (Veblen et al. 1995) y cubriendo una superficie en Argentina del orden de las 280.000 hectáreas (Rechene 2000), de las cuales cerca de 100000 corresponden a bosques con predominio de *A. araucana* (Merenson et al. 2005). Estos bosques son fuente de alimento para los pobladores locales, la fauna nativa y el ganado introducido (Sanguinetti & Kitzberger 2010), constituyen un monte de reparo y abrigo para los animales y propician la actividad turística. Sin embargo, más del 60% de los bosques de *A. araucana* en la provincia del Neuquén presentan características de degradación por la sobre explotación antrópica (Rechene 2000), que ha producido un envejecimiento de los bosques (Roig et al. 2014) y, actualmente, se considera que la especie está en peligro de extinción (apéndice I de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres).

Los bosques de *A. araucana* se desarrollan principalmente sobre la Cordillera de los Andes, sobre suelos jóvenes con capas de ceniza volcánica (Casertano & Lombardi 1963), ocasionalmente en suelos desarrollados derivados de rocas sedimentarias y metamórficas (Peralta 1980), entre altitudes de 1500-1800 msnm hasta los 900 msnm, pudiendo encontrarse individuos dispersos hasta los 600 msnm (Veblen 1982). Dentro del área de distribución de la especie, el efecto del cordón montañoso determina un fuerte gradiente de precipitación oeste-este, con su máximo en torno a los 4000 mm en la zona andina occidental (Veblen 1982) y un mínimo de 1100 mm hacia el este (Burns 1991). Estos bosques forman parte del Bosque Caducifolio Subantártico de la asociación *Carici-Araucarietum* (Oberdofer 1960), dentro del orden *Nothofagetalia pumilionis dombeyi* y la alianza *Nothofagion pumilionis* (Eskuche 1968; Roig 1998). Hacia el oeste, en la zona de mayor precipitación, se desarrolla el tipo forestal más común, restringido a faldeos con exposición sur en Argentina, conformado por un estrato superior abierto de *A. araucana* sobre un estrato inferior dominado por *N. pumilio* y sotobosque con presencia de *C. culeou* y otras especies arbustivas (Schmidt 1977; Veblen 1982; Roig 1998). En los faldeos con exposición norte se encuentran bosques puros de *A. araucana* (Burns 1991) y en los ambientes riparios y costas de lagos se desarrollan rodales de *A. araucana* – *N. dombeyi*, que no son muy comunes (Montaldo 1974). En zonas más frías (límites altitudinales de vegetación y bolsones de frío), *A. araucana* se asocia con *N. antarctica*, existiendo en ocasiones como formaciones de individuos aislados en una densa matriz de la latifoliada que se asocian con eventos de fuego (Burns

1993). Hacia el este, en el extremo más árido, se encuentran rodales dispersos o individuos aislados de *A. araucana*, en asociación con *A. chilensis* y especies arbustivas de la estepa.

Los incendios forestales se han destacado históricamente como agentes de disturbio en estos bosques, existiendo registros sedimentarios de su ocurrencia en Argentina para los últimos 3000 años (Heusser et al. 1988) y, en general, su origen ha sido mayormente atribuido al hombre, a pesar de que los relámpagos y el vulcanismo son fuentes conocidas de ignición (Tortorelli 1947; Bruno & Martín 1982). A partir del análisis dendrocronológico de cicatrices de fuego, Mundo et al. (2013) reconstruyeron la historia de incendios dentro del área de distribución de la especie en Argentina, que reflejó cambios asociados a distintas etapas de uso del territorio. Existió una elevada frecuencia de incendios durante la segunda mitad del siglo XIX y comienzos del siglo XX, coincidiendo con referencias regionales que señalan que el uso del fuego por las poblaciones nativas antes de ca. 1900 y por los colonos europeos-argentinos desde aproximadamente 1890 a 1920 (Veblen et al. 1999). Esta tendencia disminuyó a partir de 1930, en coincidencia con la creación del Parque Nacional Lanín (1937), cambios en las pautas culturales y la implementación de una política de supresión y lucha contra incendios. Sin embargo, dos incendios puntuales de gran severidad y extensión han sido registrados recientemente, en las proximidades de los lagos Ñorquinco y Rucachoroi (Mohr-Bell 2015), sorprendiendo el hecho que el primero se propagó mayormente sobre un área quemada 25 años antes, circunscribiéndose a los mismos límites (Ferreyra et al. 2019). Si bien la inflamabilidad puede alcanzar valores intermedios una vez transcurridos 20 años desde el incendio en algunos tipos de vegetación de la región (Tiribelli et al. 2018), estos eventos generan incertidumbre sobre los factores que contribuyeron a su ocurrencia y las implicancias para la persistencia de estos bosques en un futuro bajo la influencia del cambio climático.

A. araucana es reconocida como una especie resistente al fuego dado que presenta atributos que le permiten sobrevivir a incendios de diversa severidad, como su corteza gruesa, de hasta 14 cm de espesor, sus yemas terminales protegidas, su capacidad de rebrote y su desrame natural, que produce una elevación de la base de la copa (Tortorelli 1942; Grosfeld et al. 1999; Fuentes-Ramírez et al. 2019; Fig. 1.2). Es una especie dioica (excepcionalmente monoica) que puede alcanzar los 50 m de altura y 2 m de diámetro (Tortorelli 1942; Veblen & Delmastro 1976) y superar los 1000 años de edad (Aguilera-Betti et al. 2017). Su producción de semillas es episódica y sincronizada (Sanguinetti & Kitzberger 2008), inducida por la ocurrencia de sequías (Mundo et al. 2021), y requiere dos años para la maduración de las estructuras reproductivas, con mayor inversión de recursos en el caso de los conos femeninos (Hadad et al. 2021). Su polinización es anemófila y la distancia de dispersión de las semillas es acotada como consecuencia de su gran tamaño (3,5 g; Sanguinetti & Kitzberger, 2008). Debido a

sus características reproductivas, la regeneración post-incendio por medio de semillas es espacialmente limitada y depende de la supervivencia de suficientes individuos femeninos.

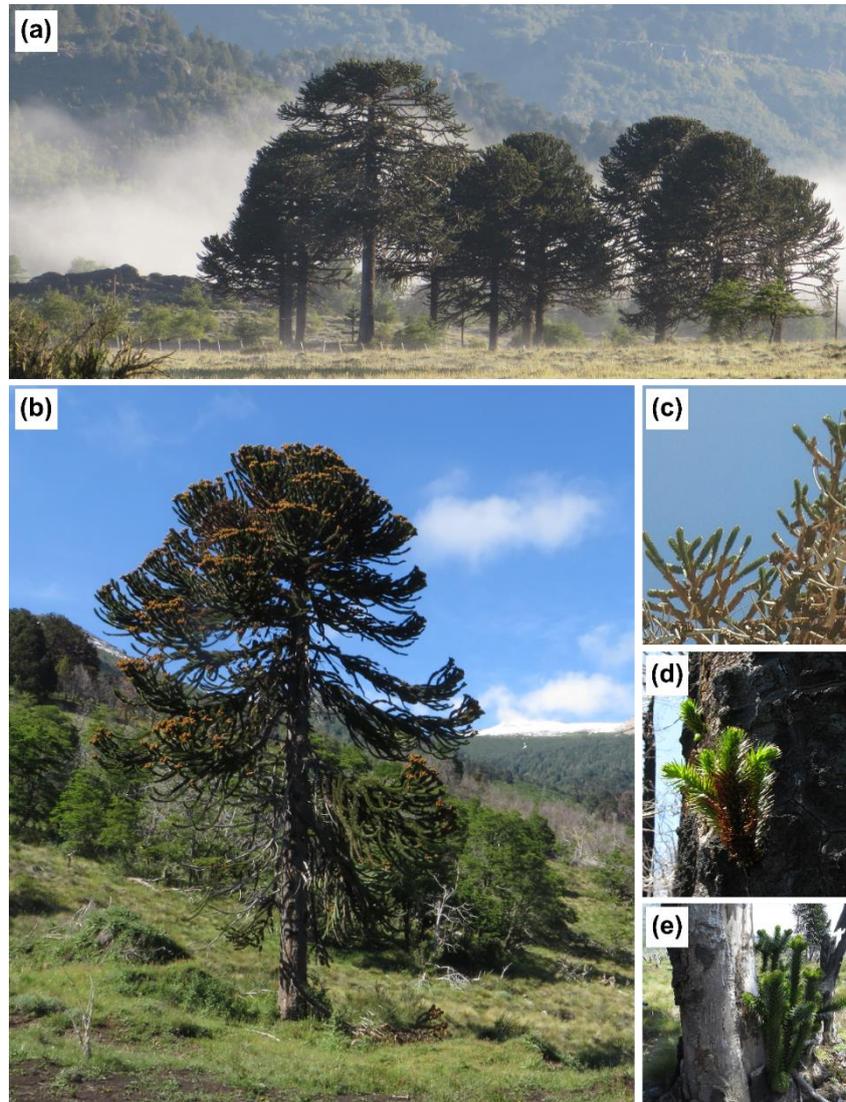


Fig. 1.2 Bosquete de *A. araucana* (a), ejemplar aislado (b) y rebrotes de copa (c), epicórmicos (d) y basales (e) en árboles quemados

La dinámica de incendios en bosques mixtos de *A. araucana* ha sido estudiada a partir de reconstrucciones de estructuras etarias y diamétricas, identificándose como regímenes de severidad mixta. En el caso de las asociaciones con *N. pumilio*, se ha interpretado que estructuras más complejas, con parches de ambas especies y heterogeneidad etaria, son originadas por eventos de severidad moderada, mientras que estructuras más simples, con una extensa cohorte de *N. pumilio* establecida post-disturbio y un menor reclutamiento de *A. araucana*, son consecuencia de incendios de severidad alta (González et al. 2010; Fig. 1.3). En rodales mixtos con *N. antarctica*, el fuego afecta mayormente a esta especie que rebrota vigorosamente mientras nuevos individuos de *A. araucana* se establecen

bajo su canopeo, crecen lentamente hasta superarla y luego tienden a dominar el dosel (Burns 1993). En estas asociaciones, la frecuencia de incendios determina el desarrollo de rodales con estructuras distintas, pudiendo ocurrir que incendios muy frecuentes limiten o impidan el establecimiento de *A. araucana* (Burns 1993). Estas evidencias indican la prevalencia de eventos de severidad moderada a alta y son respaldadas por las reconstrucciones dendrocronológicas, dado que se requieren eventos severos para generar una primera cicatriz en esta especie.

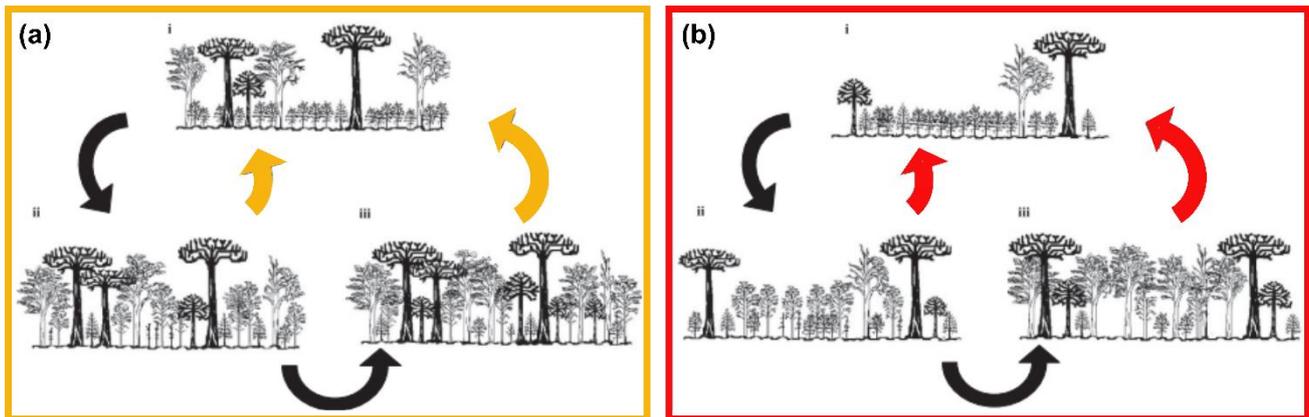


Fig. 1.3 Modelos simplificados de desarrollo post-incendio de rodales mixtos *A. araucaria* - *N. pumilio* en situaciones de severidad moderada (a) y alta (b), propuestos por González et al. (2010). Las flechas anaranjadas y rojas indican ocurrencia de incendios de severidad moderada y alta, respectivamente; las flechas negras indican transcurso de tiempo en ausencia de incendios, permitiendo el desarrollo del rodal desde el establecimiento (i) etapas de rodal joven (ii) y maduro (iii).

Particularmente para los bosques mixtos con *N. pumilio*, no queda claro cuáles son los factores que determinan la ocurrencia de uno u otro nivel de severidad. Considerando la presencia de una especie que conforma bosques puros piróforos, podría esperarse que eventos de menor severidad también formen parte del régimen de incendios, especialmente en rodales dominados por ella. Es posible que incendios de menor severidad puedan ser identificados evaluando los impactos en otras escalas, como por ejemplo en el crecimiento radial de los individuos sobrevivientes que, según Mundo (2011), pueden presentar liberaciones en los años posteriores al evento. Aún más, no hay antecedentes que permitan interpretar la dinámica de incendios en bosques puros de *A. araucana* ni postular un modelo general que abarque los distintos tipos forestales.

1.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de esta tesis es determinar la susceptibilidad a quemarse con distinta severidad y la respuesta post-incendio de los bosques de *Araucaria araucana* para brindar sustento ecológico al manejo de los incendios en la región.

Como objetivos específicos, se plantea:

- 1) Estimar la severidad de quema en incendios de gran extensión que afectaron bosques de *A. araucana* por medio de índices calculados a partir de imágenes satelitales
- 2) Determinar la influencia de las características estructurales, la situación topográfica y el clima en la severidad de quema
- 3) Evaluar el crecimiento radial post-incendio en individuos de *A. araucana* en función del daño de copa y la severidad de quema a nivel parcela
- 4) Proponer un modelo esquemático que describa la ocurrencia de incendios de diferente severidad en estos bosques

En las hipótesis asociadas, se postula que:

H1) Las clasificaciones de severidad obtenidas a partir de metodologías validadas con datos de campo serán más precisas debido al ajuste de los umbrales de clase a las características específicas de la vegetación.

H2) La severidad de quema en bosques de *A. araucana* es heterogénea y depende de la estructura de los rodales, la topografía y las condiciones climáticas. La densidad y continuidad del canopy tienen efecto sobre la acumulación y el arreglo espacial de combustibles, la exposición de las laderas determina el potencial de desecación, la pendiente influye en la propagación del fuego y las temporadas de sequía y temperaturas elevadas conducen a un aumento del peligro de incendio.

H3) La mayor proporción de copa quemada se asociará con menores crecimientos radiales, incluso ausencia de anillos de crecimiento, y que el potencial de liberaciones será mayor a medida que aumente la severidad, por efecto de la reducción de la competencia.

1.3 ÁREA DE ESTUDIO

Dentro del área de distribución de *A. araucana* en Argentina, se seleccionaron sitios que fueron afectadas por incendios de gran extensión (>100 ha) en los últimos 35 años (Fig. 1.4). Esta ventana temporal responde a la disponibilidad de imágenes satelitales Landsat. Una vez identificados, se corroboró que la superficie quemada incluyese rodales dominados o codominados de esta especie, descartando aquellos eventos que no cumplieran este criterio. En la región, la temporada de incendios se concentra en los meses de verano (diciembre a marzo), cuando las elevadas temperaturas y ausencia de precipitaciones generan condiciones propicias para la ocurrencia de incendios. La precipitación

ocurre entre mayo y septiembre, en forma de nieve o lluvia, en un fuerte gradiente decreciente en sentido oeste-este (4000 a 500 mm/año; De Fina 1972; Paruelo et al. 1998). Las temperaturas máximas pueden alcanzar los 35°C en verano, y las temperaturas medias varían entre los 4°C y los 15°C. Los años con incidencia de sequías extremas suelen coincidir con la ocurrencia de grandes incendios (Mundo et al. 2013) y la acción humana es la principal fuente de ignición, aunque el efecto de rayos también es significativo en la región (Veblen et al. 2008).

Todos los incendios seleccionados para este trabajo ocurrieron en la temporada estival. Los sitios de estudio se ubican entre los 39° 0' y 39° 50' S, sobre las laderas orientales de la Cordillera de los Andes, y corresponden a los cuatro eventos que cumplieron los criterios de selección mencionados al inicio de esta sección (Fig.1.4). Se describen a continuación:

- Ñorquinco 1987: Entre febrero y marzo de 1987, un incendio se inició en el valle del Arroyo Coloco, que fluye hacia el lago Ñorquinco, y quemó 3200 hectáreas de bosques, matorrales y pastizales a lo largo del valle y sobre la margen sur del lago (Burns 1993; Sanguinetti 2015). No se cuenta con un informe oficial sobre el origen de la ignición ni sobre las condiciones meteorológicas durante el evento.
- Tromen 2009: A mediados de marzo de 2009, un evento de origen antrópico accidental se inició al este del volcán Lanín, en un área aledaña a matorrales, y se extendió quemando 2547 hectáreas de matorrales, bosques puros y mixtos, pastizales y pedreros. Una vez iniciado, la propagación del fuego fue favorecida por altas temperaturas y fuertes vientos del oeste (Montenegro et al. 2009).
- Ñorquinco 2013: Iniciado en diciembre de 2013 en la zona del Lago Pillhue, un incendio de origen antrópico se extendió sobre la margen sur del Lago Ñorquinco, superponiéndose parcialmente con el área quemada en 1987, y afectó 1626 hectáreas de bosques, matorrales y mallines (Ferreira et al. 2019). Se señala que el evento ocurrió en un contexto de sequía prolongada (2010-2016), bajo condiciones de fuertes vientos del oeste y en situación de abundancia de combustible seco como consecuencia de la floración y muerte masiva de *C. culeou* ocurrida en 2012.
- Rucachoroi 2013: Entre diciembre de 2013 y enero de 2014, paralelamente al incendio de Ñorquinco, otro evento de origen antrópico se inició en una zona de matorrales en el valle contiguo y se extendió sobre la ladera sur del cordón montañoso, quemando 1522 hectáreas de bosque y matorrales (Dirección General de Recursos Forestales 2014). Se menciona la presencia

de *C. culeou* seca como factor que propició la propagación del fuego y condiciones meteorológicas extremas, con fuertes vientos del oeste.

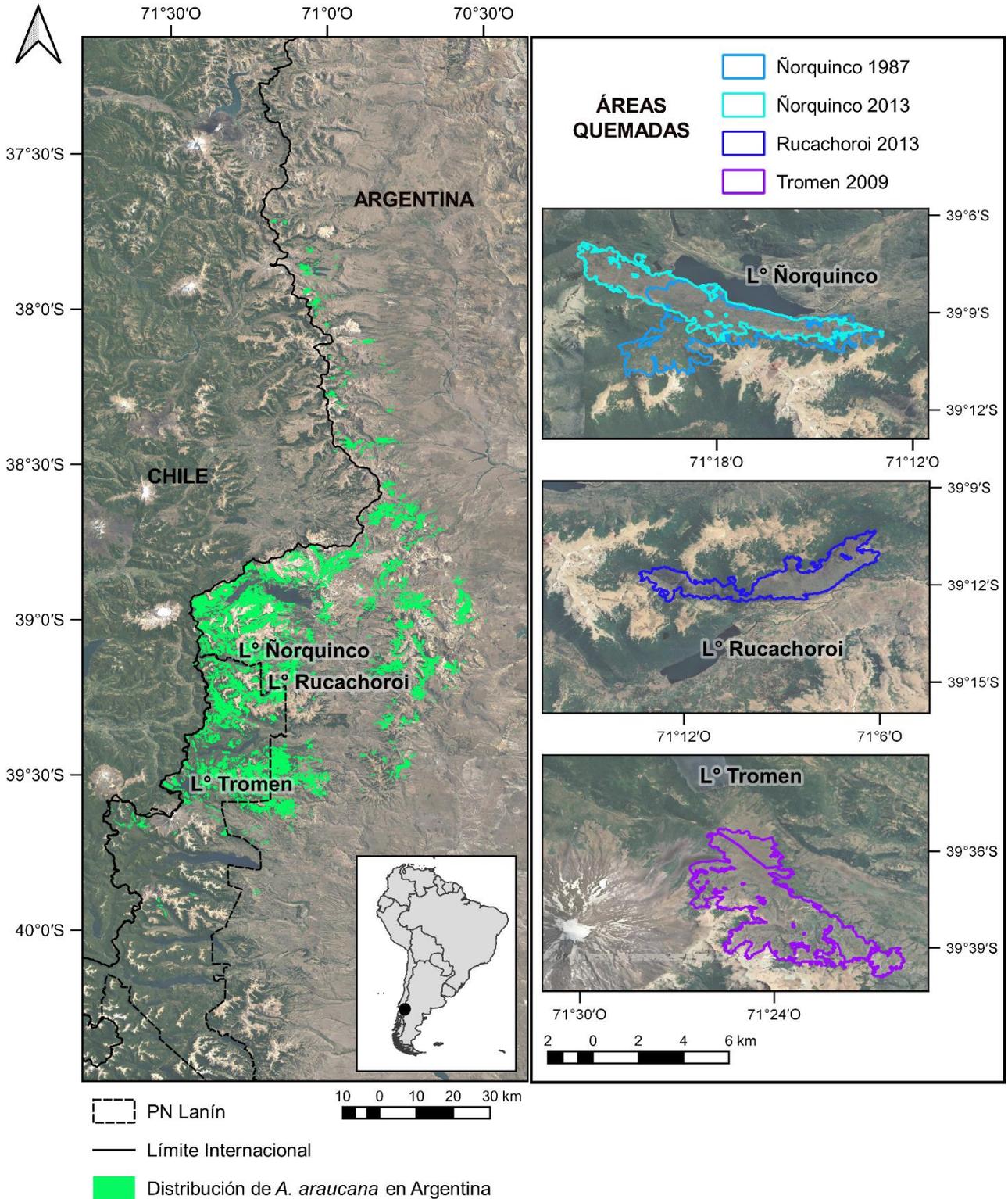


Fig. 1.4 Distribución de *A. araucana* en Argentina y perímetros de incendios de gran magnitud que afectaron bosques habitados por esta especie en los últimos 35 años

Los principales tipos de vegetación abarcados en las áreas quemadas incluyen bosques puros y mixtos de *N. pumilio* y *A. araucana*, matorrales de *N. antarctica* y formaciones mixtas de *A. araucana*-*N. antarctica* (Fig. 1.5, Anexo I). Estas especies representan un gradiente de sensibilidad-resistencia al fuego y una variedad de estrategias de regeneración post-incendio dentro del espectro reclutadora obligada – rebrotante (Veblen et al. 1996; González et al. 2005; Donoso 2008; González et al. 2010a). Además, dentro del área quemada en Ñorquinco, una delgada franja de bosque dominado por *N. dombeyi*, de sensibilidad y regeneración similar a *N. pumilio*, ocupa parte de la zona aledaña al lago y un bosque de *N. obliqua*, sensible al fuego y con regeneración por rebrote y por semilla, abarca parte de la porción occidental del incendio más reciente.

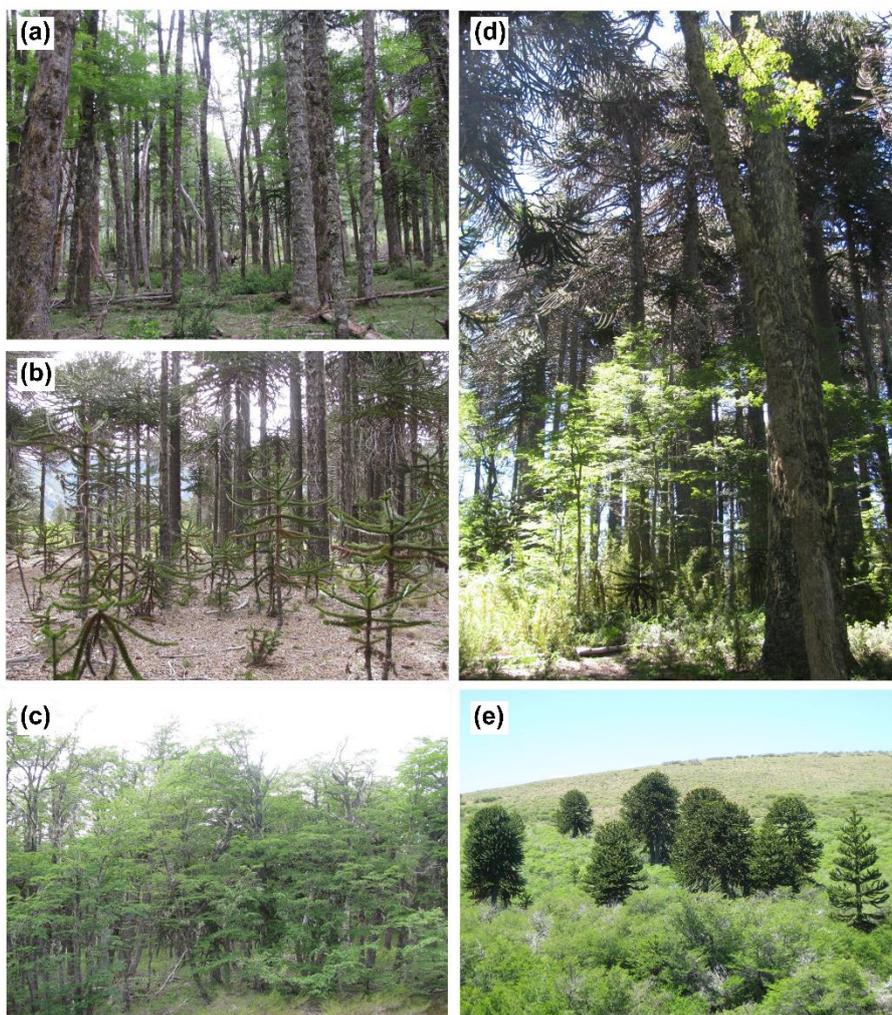


Fig. 1.5 Tipos de vegetación presentes en el área de estudio: bosque puro de *N. pumilio* (a), bosque puro de *A. araucana* (b), matorral de *N. antarctica* (c), bosque mixto de *A. araucana*-*N. pumilio* (d) y bosque mixto de *A. araucana*-*N. antarctica* (e)

CAPÍTULO 2

Mapeo de la severidad de quema en bosques de Patagonia Norte con validación en terreno

2.1 INTRODUCCIÓN

La severidad de quema es un elemento clave para la comprensión de la dinámica de ecosistemas, ya que influye sobre los procesos que modelan la estructura y composición de las comunidades, la disponibilidad de nutrientes y el hábitat para la vida silvestre (Smucker et al. 2005; Shenoy et al. 2011; Adkins et al. 2019). A escalas mayores, la distribución espacial de los efectos del fuego puede determinar el reemplazo de especies y alterar la dinámica del paisaje (Turner et al. 1994; Morgan et al. 2001). En consecuencia, la evaluación del impacto de los incendios es esencial para la interpretación de la resiliencia de los ecosistemas y para el diseño de estrategias de manejo apropiadas.

La disponibilidad de imágenes obtenidas mediante sensores remotos permite el relevamiento frecuente de datos espacialmente explícitos en la totalidad de la superficie terrestre, superando limitaciones logísticas y de costos que restringen las posibilidades de realizar muestreos extensivos en el terreno (De Santis & Chuvieco 2007). Estas ventajas han incentivado el desarrollo y testeado de numerosas metodologías de evaluación de la ocurrencia e impacto de incendios en diferentes regiones del mundo (véase revisión por Meng & Zhao 2017) en base a su efecto sobre las firmas espectrales. La percepción remota implica el registro de las señales electromagnéticas de objetos, que varían en función de sus propiedades físicas y químicas, y las firmas espectrales representan el comportamiento de las mismas en una porción del espectro electromagnético (Chuvieco 2016). En el marco de la teoría de ondas, el espectro electromagnético abarca un rango continuo de frecuencias o amplitudes de onda que suelen agruparse en regiones o “bandas” con propiedades particulares: la región del espectro visible (VIS, 0,4-0,7 μm) corresponde a la radiación que percibe el ojo humano; la región del infrarrojo cercano (NIR, 0,7-1,2 μm) se considera sensible al estado de vigor de las plantas; la región del infrarrojo medio (MIR, 1,2-8 μm) refleja diferencias en el contenido de humedad y, a partir de los 3 μm , de la temperatura; la región del infrarrojo térmico (TIR, 8-14 μm) comprende la energía emitida por las superficies y la región de las microondas (>1cm) es útil para análisis de superficies ya que atraviesa nubes y doseles arbóreos (Chuvieco 2016).

El efecto de los incendios sobre la vegetación implica cambios en la humedad y el vigor (i.e. el contenido de clorofila) y suele reflejarse como cambios en la reflectancia en la zona del NIR

(reducción) y el MIR (aumento; White et al. 1996). En función de estos efectos, diversas combinaciones de estas bandas han sido utilizadas para confeccionar índices que permitan la estimación de la severidad de quema, como el NDVI (Normalized Difference Vegetation Index; Rouse et al. 1974), el NBR (Normalized Burn Ratio; Key & Benson, 2006), el MIRBI (Mid-Infrared Burn Index; Trigg & Flasse, 2001) y el CSI (Char Soil Index; Smith et al. 2005). Dado que la magnitud de los efectos es dependiente del estado previo de la vegetación, se ha extendido el uso de la diferencia entre los valores pre- y post-incendio a modo de enfoque bi-temporal, el cual requiere la consideración de la fenología, ángulo solar, corrección geométrica y calibración del sensor al momento de selección de imágenes (De Santis & Chuvieco 2007). Los análisis basados únicamente en la situación post-incendio (uni-temporales) son menos sensibles a estas restricciones pero implican dificultades en la discriminación entre áreas quemadas y otras con similar firma espectral (Pereira 1999). Otros protocolos adoptan un enfoque multi-temporal para mejorar la información de referencia, como el caso del $dNBR_{MT}$ (Veraverbeke et al. 2011b) que utiliza series temporales de NBR para seleccionar píxeles de referencia, o para evitar limitaciones en la disponibilidad de imágenes debido a problemas de calidad, por ejemplo mediante el uso de técnicas de composición de imágenes (RBR; Parks et al. 2014).

Varios estudios han demostrado que existe una alta correlación entre observaciones de la severidad de quema en el terreno y los índices antes mencionados (Epting et al. 2005; Veraverbeke et al. 2011c; Fernández-García et al. 2018). Sin embargo, la sensibilidad de estos métodos varía en función del tipo de vegetación estudiado (Epting 2004; Cocke et al. 2005), por lo cual la validación es necesaria para asegurar la fiabilidad de las estimaciones. La validación requiere la comparación de los valores del índice con el proceso o propiedad de la superficie que se pretende representar (Lentile et al. 2006a) y, en el caso de los incendios, es necesaria para interpretar los efectos ecológicos del incendio en la superficie (Parks et al. 2019). Las estimaciones de la severidad de quema mediante el uso de sensores remotos han demostrado ser confiable en bosques, sabanas, matorrales y pastizales de distintas regiones (Smith et al. 2005; Soverel et al. 2010; Lu et al. 2016). Algunos estudios han explorado la variación en la sensibilidad de los índices para detectar cambios en distintos tipos de vegetación dentro de la misma región, proponiendo parámetros específicos para la interpretación de la severidad de quema en cada clase (Hammill & Bradstock 2006; Schepers et al. 2014; Nguyen Tran et al. 2018) utilizando criterios tales como la estructura, la composición y/o el tipo de regeneración para la separación de grupos. En consecuencia, el proceso de validación resulta particularmente relevante en áreas donde la vegetación compone un mosaico heterogéneo.

En el norte de la Patagonia Andina, los incendios constituyen uno de los factores principales en el modelado del paisaje y, por lo tanto, el relevamiento de los efectos de estos disturbios es de particular interés tanto para el estudio de la ecología de estos bosques como para el diseño de estrategias de manejo y conservación. A pesar que la severidad suele ser evaluada en los estudios ecológicos de incendios (Peñaloza Rubio 2006; Mermoz et al. 2016; de la Barrera et al. 2018), los antecedentes de validación en terreno de las metodologías de estimación de severidad por sensores remotos para los bosques patagónicos son escasos (Navarro Cerrillo et al. 2015). En el caso de bosques dominados por *A. araucana*, se ha analizado la precisión del índice RdNBR (versión relativa del dNBR; Miller & Thode 2007) para la evaluación de un incendio en Chile, utilizando datos de mortalidad relevados en terreno diez años después de ocurrido el evento (Assal et al. 2018). Las velocidades de recuperación de la vegetación varían según el tipo de vegetación y la severidad (Assal et al. 2018), pudiendo generarse cohortes post-fuego de 1 m de altura en un lapso de tres años en el caso de *N. antarctica* (Burns 1993). Por lo tanto, el tiempo transcurrido desde el incendio podría influir en las estimaciones de severidad. Además, se han identificado diferencias en la dinámica del fuego en distintos tipos de vegetación de la región que sustentan la postulación de un modelo de estados y transiciones mediado por diferencias en la inflamabilidad y las estrategias de regeneración (Kitzberger et al. 2012; Paritsis et al. 2013; Tiribelli et al. 2018). En consecuencia, es deseable evaluar la sensibilidad de los índices de severidad para reflejar el efecto de los incendios en las distintas comunidades.

El objetivo de este capítulo fue estimar la severidad de quema en incendios de gran extensión que afectaron bosques de *A. araucana* por medio de índices calculados a partir de imágenes satelitales. Se postula que las clasificaciones de severidad obtenidas a partir de metodologías validadas con datos de campo serán más precisas debido al ajuste de los umbrales de clase a las características específicas de la vegetación. Específicamente, este capítulo propone (i) explorar la relación entre las estimaciones de severidad de quema derivadas de imágenes satelitales y el efecto de los incendios en distintos tipos forestales de *A. araucana* definidos por su estructura y composición, (ii) identificar los umbrales de clasificación óptimos para discriminar clases de severidad en los bosques de *A. araucana*, y (iii) evaluar la coincidencia entre mapas de severidad de quema generados a partir de los índices con mejor desempeño.

2.2 METODOLOGÍA

2.2.1 Área de estudio

Este capítulo se enfoca en el estudio de la severidad de quema en los incendios ocurridos en Ñorquinco y Rucachoroi entre diciembre de 2013 y enero de 2014 (Fig. 2.1). Se seleccionaron estos eventos por ser los más recientes, minimizando el tiempo transcurrido hasta el relevamiento en terreno. La topografía del área quemada incluye principalmente fondos de valle y laderas de pendiente moderada a alta, con exposición norte en el caso de Ñorquinco y sur en Rucachoroi. Ambos eventos ocurrieron bajo condiciones de fuertes vientos del oeste, dentro de un período de extrema sequía, que propiciaron la propagación de fuegos de elevada intensidad (Ferreya et al. 2019).

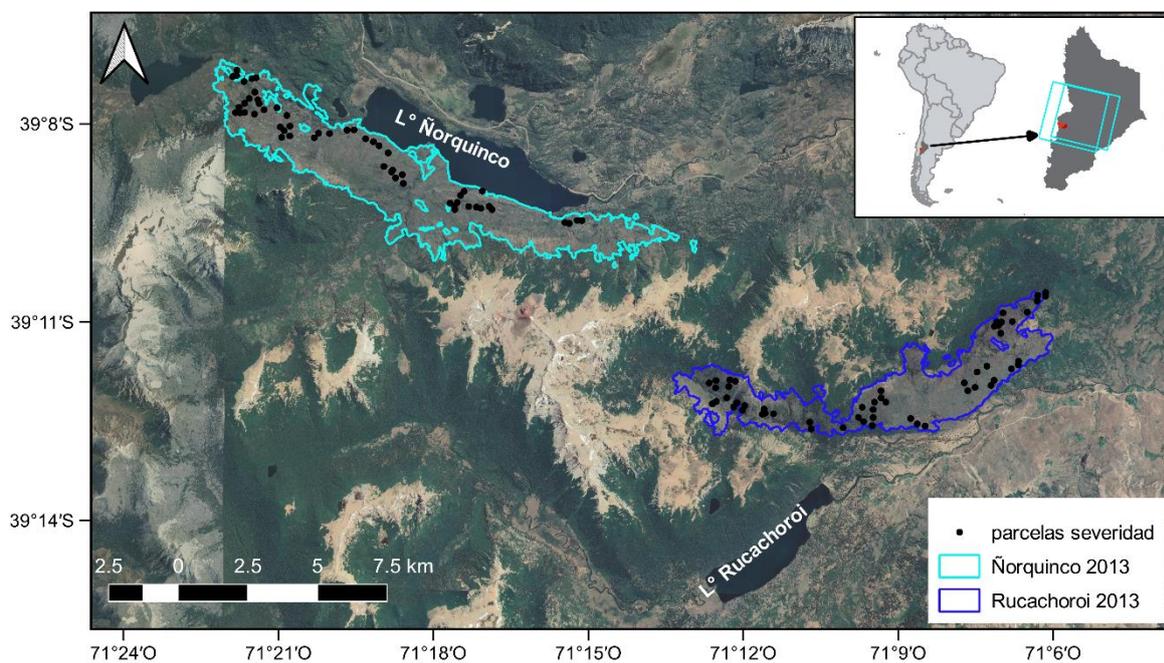


Figura 2.1 Localización del área de estudio, cobertura de las imágenes Landsat 8 OLI (cuadrados color cian), perímetros de las áreas quemadas de Ñorquinco (cian) y Rucachoroi (azul) y parcelas de severidad relevadas a campo mediante una versión modificada del índice compuesto de quema (mCBI; puntos negros)

2.2.2 Datos de sensores remotos

Se utilizaron imágenes Landsat 8 OLI descargadas del repositorio digital del USGS (United States Geological Service, earthexplorer.usgs.gov). Debido a que los incendios ocurrieron en áreas muy cercanas, se utilizó el mismo set de imágenes para la evaluación de ambos (Path 232, Row 87; Fig. 2.1). Se seleccionaron imágenes con baja cobertura de nubes de la Colección de Landsat Nivel 1, que incluye corrección radiométrica y geométrica, obtenidas al final de los veranos previo y posteriores al incendio hasta el año en que se efectuó el relevamiento en terreno (Tabla 2.1). De esta manera, la

primer imagen post-incendio correspondió al final de la estación de crecimiento, minimizando el efecto de recuperación temprana o invasión en las áreas quemadas que queda reflejado en las imágenes posteriores junto con el proceso de mortalidad retardada. La selección de imágenes en fechas cercanas (close-to-anniversary images) reducen el efecto de las diferencias en la fenología y el ángulo solar (Chuvieco 2016).

Tabla 2.1 Detalles de origen de los datos: identificación y fecha de ocurrencia de incendios evaluados, cantidad de parcelas y fecha de relevamiento en terreno y de captura de imágenes Landsat 8 OLI.

Incendios		Muestreo		Imágenes Landsat 8 OLI		
ID	Fecha	Nº parcelas	Fecha	Path-Row	Pre-incendio	Post-incendio
Ñorquinco	29/12/13	55	20/02/18	232-87	07/04/13	23/03/14; 26/03/15;
	a		a			28/03/16; 15/03/17;
Rucachoroi	20/01/14	56	02/03/18			02/03/18

Las imágenes fueron convertidas a valores de reflectancia aplicando la metodología de sustracción del objeto oscuro (dark-object subtraction) a través del complemento Semi-Automatic Classification del software QGIS 2.18. 20 (QGIS Development Team 2018), que se empleó para todo el procesamiento de imágenes. Se emplearon las bandas del rojo (R), infrarrojo cercano (NIR) e infrarrojo de onda corta (SWIR1 y SWIR2, dentro de la zona del infrarrojo medio) para calcular los índices de uso más extendido para la estimación de severidad de quema:

$$NBR = \frac{NIR - SWIR}{NIR + SWIR}$$

(Key & Benson 2006)

$$NDVI = \frac{NIR - R}{NIR + R}$$

(Rouse et al. 1974)

$$MIRBI = 10 SWIR2 - 9,8 SWIR1 + 2$$

(Trigg & Flasse 2001)

$$CSI = \frac{NIR}{SWIR}$$

(Smith et al. 2005)

También se calcularon las versiones bi-temporales de estos índices (dNBR, dNDVI, dMIRBI, dCSI) ya que permiten estimar la magnitud de cambio en la respuesta espectral, más similar a la definición de severidad de quema. Estos índices han sido extensamente utilizados para el mapeo de

severidad con variada precisión en distintos tipos de vegetación (Escuin et al. 2008; Stambaugh et al. 2015; Nguyen Tran et al. 2018). Para compensar el efecto de error de alineación entre las parcelas y el centro de los píxeles, el valor de los índices espectrales asociado a cada parcela se obtuvo aplicando la metodología de interpolación bilineal, que computa un promedio ponderado por la distancia de los cuatro píxeles más cercanos.

2.2.3 Datos de campo

El relevamiento en terreno de la severidad de quema se realizó entre febrero y marzo de 2018 en zonas accesibles de las áreas quemadas en Ñorquinco y Rucachoroi. En la etapa de preparación del trabajo de campo se generaron mapas de severidad de quema preliminares, en base a valores de dNBR clasificados en función de umbrales de uso más extendido (Key & Benson 2006) que fueron utilizados para identificar parches homogéneos de severidad. La uniformidad del parche es fundamental debido a que, como consecuencia del desplazamiento entre el centro de parcela y el centro del píxel, la información obtenida de imágenes resulta de la combinación de varios píxeles vecinos. En consecuencia, la ubicación de puntos de muestreo en áreas homogéneas mejora la relación entre los datos de campo y provenientes de la percepción remota. El número de parcelas fue determinado siguiendo la metodología propuesta por Chuvieco (2016), considerando un error de estimación de las imágenes clasificadas con un 95% de probabilidad y máximo error del 5%. Se relevó la severidad de quema en ciento once parcelas circulares en áreas identificadas *a priori* como quemadas con severidad baja, moderada y alta (Fig. 2.1 y Tabla 2.2), abarcando todos los tipos de vegetación presentes en el área (con excepción de los pastizales, cuya rápida recuperación limita la fiabilidad de la evaluación retardada).

Tabla 2.2 Distribución de las parcelas según tipo de vegetación y severidad, proporción de superficie quemada correspondiente a las especies dominantes, según mapa de vegetación (Anexo I) y proporción de superficie quemada en cada clase de severidad, estimada *a priori* a partir de dNBR con umbrales de referencia.

Especies dominantes o codominantes	Dosel	Reg.	Tipo de vegetación	Parcelas por clase de severidad			total	% área quemada
				Baja	Moderada	Alta		
<i>N. antarctica</i>	Bajo	R	bajo/R	5	4	21	30	44
<i>A. araucana / N. obliqua</i>	Alto	R	alto/R	6	5	14	25	23
<i>N. pumilio</i>	Alto	S	alto/S	1	3	14	18	18
<i>A. araucana-N. pumilio</i>	Alto	RS	alto/RS	12	8	7	27	sd
<i>A. araucana-N. antarctica</i>	Dos estratos	R	dos estratos/R		3	8	11	sd
otras	-	-	-					15
Total				24	23	64	111	
% área estimada				21	18	64		

Estrategia de regeneración (Reg.): dominado por especie rebrotantes (R); dominado por especie reclutadora (S); codominado por especies rebrotante y reclutadora (RS)

El análisis extendido (i.e., el muestreo en el año siguiente al incendio) permite el registro de la severidad considerando la expresión retardada de la sobrevivencia o mortalidad de la vegetación. Debido a que el muestreo se realizó cuatro años luego de los incendios, este análisis se enmarca dentro del contexto de análisis extendido. Existen antecedentes que indican que *A. araucana* rebrota luego de los incendios a partir de yemas epicórmicas y terminales, aunque muchos de estos brotes se secan en los años siguientes y únicamente algunos individuos continúan regenerando sus copas (Burns 1993; Fuentes-Ramírez et al. 2019). En consecuencia, el relevamiento de la severidad realizado en la cuarta temporada de crecimiento post-incendio podría permitir una mejor caracterización del impacto del fuego en estos bosques en comparación con el análisis inicial (i.e., el muestreo inmediatamente posterior al incendio). Sin embargo, este tiempo es suficiente para la recuperación de estratos de la vegetación que responden más rápidamente (hierbas y arbustos pequeños), lo cual limita la posibilidad de incluirlos en el análisis.

El protocolo de relevamiento a campo de la severidad de quema se desarrolló en base al índice compuesto de quema (CBI, por su acrónimo del inglés Composite Burn Index; Key & Benson 2006). En el verano de 2016-2017 se realizó una evaluación preliminar que incluyó el muestreo de 20 parcelas distribuidas en áreas con distinta severidad y tipos de vegetación en los dos sitios quemados. En función de esta información, se introdujeron modificaciones en el CBI con el fin de ajustar los parámetros a las particularidades del área de estudio (mCBI, Tabla 2.3). Los cambios incluyeron la supresión de los componentes de la comunidad con mayor velocidad de recuperación (hierbas y arbustos pequeños) y la eliminación de variables fuertemente ligadas al conocimiento del estado pre-incendio de la parcela (e.g., presencia de hierbas, arbustos y árboles muertos en pie), para minimizar el error de estimación asociado a la heterogeneidad de estos bosques. En consecuencia, la severidad baja se caracterizó por altas proporciones de follaje verde, baja altura de carbonizado en los fustes y presencia de mantillo y detritos leñosos sin quemar; la severidad alta se definió por la ocurrencia de condiciones opuestas y la severidad moderada fue representada por una situación intermedia (Figura 2.2). La proporción de individuos muertos como consecuencia del incendio también fue registrada, aunque no fue incluida en el cálculo del mCBI.

Tabla 2.3 Tabla de evaluación del índice compuesto de quema modificado (mCBI), detallando los rangos correspondientes a las severidades nula (sin quemar), baja, moderada y alta, y las escalas asociadas para cada componente de los cuatro estratos (sustrato, arbustos altos, árboles intermedios y árboles dominantes).

Estrato	Escala de severidad						
	Nula	Baja		Moderada		Alta	
	0	0,5	1	1,5	2	2,5	3
Sustrato							
Mantillo FNA	intacta	carbonizada	ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Mantillo FA	intacta	intacta	parcialmente carbonizada	carbonizada	escaso	muy escaso	ausente
Combustibles finos	intacta	parcialmente carbonizada	carbonizada / ausente	ausente	ausente	ausente	ausente
Combustibles intermedios	intacta	intacta	parcialmente carbonizada	parcialmente carbonizada	carbonizada / ausente	ausente	ausente
Combustibles gruesos	intacta	intacta	intacta	intacta	parcialmente carbonizada	carbonizada	ausente
Arbustos altos (1 a 6 m)							
% follaje consumido	0%	5%	10%	30%	50%	75%	100%
% rebrote	100%	95%	90%	60%	30%	<10%	<1%
Árboles intermedios (dosel inferior)							
Follaje verde	100%	90%	80%	60%	40%	<10%	0%
Follaje negro	0%	5%	20%	30%	60%	>85%	100%
Altura de carbonizado	0%	10%	30%	40%	60%	70%	>90%
Árboles dominantes (dosel superior)							
Follaje verde	100%	90%	80%	60%	40%	<10%	0%
Follaje negro	0%	5%	20%	30%	60%	>85%	100%
Altura de carbonizado	0%	10%	30%	40%	60%	70%	>90%

FNA: fracción no alterada, FA: fracción alterada

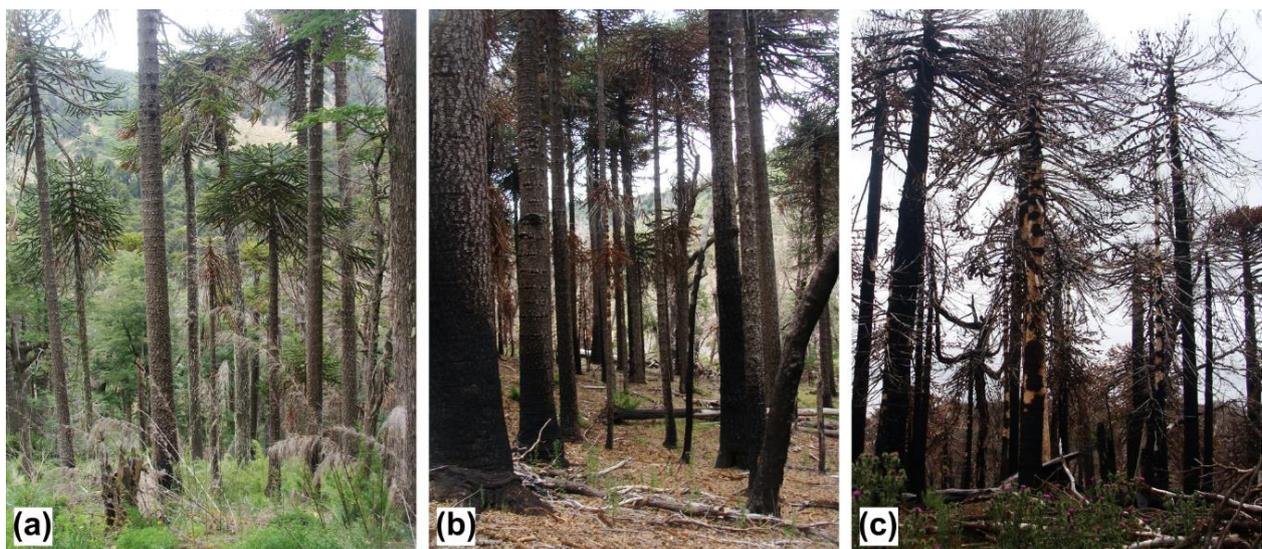


Figura 2.2 Imágenes de bosques quemados de *Araucaria araucana* en un gradiente de daño ocasionado por el fuego, tomadas cuatro años luego del incendio. De izquierda a derecha: (a) severidad baja, con copas intactas,

baja altura de carbonizado en los fustes y presencia de *C. culeou* muerta y rebrotando; **(b)** severidad moderada, con una proporción intermedia de árboles muertos, copas y fustes parcialmente quemados y ausencia de arbustos altos establecidos pre-incendio; y **(c)** severidad alta, con escasa presencia de árboles vivos, fustes completamente carbonizados y ausencia de arbustos altos establecidos pre-incendio.

2.2.4 Sensibilidad de los índices

Se exploró la relación entre los índices calculados a partir de imágenes satelitales y la estimación en terreno de la severidad de quema por medio de gráficos de dispersión y análisis de correlación. La correlación entre el mCBI y el porcentaje de árboles muertos también fue evaluada con el fin de determinar su desempeño. Estudios similares utilizaron el índice de correlación de Pearson (Díaz-Delgado 2003; Epting et al. 2005). En función del no cumplimiento del supuesto de normalidad de los datos, usando la función “fitdistplus” en entorno R, se optó por aplicar el test de Spearman. Debido al tiempo transcurrido entre los incendios y el relevamiento en terreno y considerando que en estos bosques ocurren procesos de rebrote temprano y retardado, se evaluó el grado de asociación entre mCBI y los índices calculados en base a imágenes capturadas uno, dos, tres y cuatro años posteriores a los eventos con el fin de determinar la fecha más conveniente de adquisición de imágenes. Aquellos índices cuya correlación fue superior a 0,70 (valor absoluto) fueron incluidos en el análisis de sensibilidad. La sensibilidad se evaluó mediante el índice de separabilidad (Kaufman & Remer 1994) en base a su cálculo a través de la siguiente ecuación:

$$S_{i-ii} = \frac{\mu_i - \mu_{ii}}{sd_i - sd_{ii}}$$

donde S_{i-ii} es la separabilidad de dos clases consecutivas (baja-moderada o moderada-alta), μ_i y μ_{ii} son los valores medios del índice para cada clase de severidad y sd_i y sd_{ii} son los respectivos desvíos estándar. La separabilidad general se calculó como una media ponderada, siguiendo la propuesta de Nguyen Tran et al. (2018), asignando mayor importancia a la identificación de la severidad alta ($0,35 S_{baja-moderada}$ y $0,75 S_{moderada-alta}$). Para determinar las limitaciones en la sensibilidad asociadas a los rasgos específicos de las especies, como los tipos de reproducción o su sensibilidad al fuego, también se calculó la separabilidad para cada tipo de vegetación (descritos en el siguiente párrafo) y se resumió en un valor promedio para cada índice. Para su interpretación, se considera que un valor más elevado de separabilidad indica una mejor capacidad de discriminación entre clases, siendo deseables valores iguales o superiores a 1 (Veraverbeke et al. 2011a).

Las clases de vegetación se determinaron en función de la altura del dosel y la estrategia de regeneración de la especie dominante. En términos de dosel, se distinguieron formaciones con un

estrato arbóreo de 30-40 m de altura (dosel alto), un estrato de arbustos altos, multifustales, con altura < 15 m (dosel bajo) o la combinación de ambas (dos estratos). Las especies dominantes se clasificaron en reclutadoras (S) o rebrotantes (R) en función de su estrategia de reproducción. Esta clasificación se aplicó a los tipos de vegetación presentes en la zona de estudio (Fig. 1.5) que se identificaron como: dosel alto/S en el caso de bosques dominados por *N. pumilio*, dosel alto/R para bosques de *A. araucana* o *N. obliqua*, dosel alto/SR para bosques mixtos de *N. pumilio*-*A. araucana*, dos estratos/R para formaciones mixtas de *N. antarctica*-*A. araucana* y dosel bajo/R para matorrales de *N. antarctica*. La distribución de los tipos de vegetación dentro de las áreas quemadas se presenta en el Anexo I. En el caso de los rodales puros de *N. obliqua* y *A. araucana*, si bien se reconoce su capacidad de reproducción por semillas, se consideró relevante su estrategia de rebrote para esta clasificación debido a que implica una mayor velocidad de recuperación. Dentro del área quemada se encuentra también la bambúsea *C. culeou* con distinto grado de cobertura en todos los tipos de vegetación, con alturas entre 3 y 6 m y alta inflamabilidad. La presencia de esta especie monocárpica plurianual contribuye a la propagación del fuego al incrementar la continuidad de los combustibles, especialmente cuando aporta gran cantidad de material seco luego de eventos de floración masiva (Kitzberger et al. 2016).

2.2.5 Determinación de umbrales y validación

Para definir los umbrales de clasificación, se siguieron dos enfoques alternativos tomando al mCBI como referencia y considerando los límites entre clases propuestos por Miller & Thode (2007): 1,25 y 2,25 para distinguir clases baja-moderada y moderada-alta, respectivamente. En primer lugar, se ajustaron modelos lineales y polinómicos y, una vez corroborados los supuestos de normalidad, homocedasticidad e independencia, se seleccionaron los mejores modelos según el criterio del menor valor del índice de Akaike para derivar los umbrales de clasificación. Los modelos lineales y no lineales han sido utilizados para describir relaciones entre índices espectrales y estimaciones en terreno de severidad de quema (Boucher et al. 2017; Kurbanov et al. 2017; Fernández-García et al. 2018). Los modelos polinómicos parecen describir mejor la relación no lineal entre estas variables (Cansler & McKenzie 2012), pero esta mejoría puede ser sólo marginal (Fernández-García et al. 2018). El enfoque alternativo implicó la determinación de umbrales mediante un método iterativo, mediante el cual valores crecientes de cada umbral (severidades baja-moderada y moderada-alta) se combinaron hasta alcanzar la mayor proporción de muestras correctamente clasificadas (Miller & Thode 2007; Assal et al. 2018).

Para seleccionar el método con mejor desempeño para el mapeo de la severidad de quema, se compararon las precisiones de las clasificaciones derivadas de los umbrales definidos en la etapa

anterior y clasificaciones obtenidas a partir de umbrales de uso extendido (Key & Benson 2006) y propuestos para bosques similares. En este último caso, se tomó como referencia el estudio de Assal et al. (2018) sobre bosques dominados por *A. araucana* en Chile, con vegetación similar a la del área de estudio de este trabajo. Para la evaluación de la precisión de los índices y umbrales se generaron ciento once sets de datos mediante la aplicación de técnicas de remuestreo con reposición (del inglés *bootstrapping*) y, luego de construir la tabla de contingencia de cada clasificación, se calculó la precisión total, el índice Kappa y los errores de productor y de usuario para cada clase de severidad. La significancia estadística de las diferencias en precisión se evaluó mediante tests de Kruskal-Wallis.

2.2.6 Aplicación: mapeo de severidad

Los dos métodos con mayor precisión fueron utilizados para la generación de mapas de severidad de quema para cada evento (Ñorquinco y Rucachoroi). Los perímetros de las áreas quemadas se obtuvieron por clasificación supervisada sobre capas de dNBR y dNDVI y posterior edición manual en función de informes técnicos (M. Mermoz, com. pers.) e imágenes satelitales de mayor resolución espacial. Finalmente, se evaluó el grado de coincidencia entre los mapas por medio de la comparación de las áreas asignadas a cada clase de severidad por cada método mediante el uso de tablas de contingencia.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Sensibilidad de los índices

Los valores de mortalidad y mCBI se correlacionaron significativamente (0,87, $p > 0,001$; Tabla 2.4), indicando que el índice es un buen estimador de la mortalidad y que resume gran parte del efecto ecológico del fuego. La correlación entre mCBI y los índices testeados fue mayor cuando se calcularon en base a datos obtenidos en el verano posterior al incendio (2013-2014, correlación $> 0,70$) y disminuyó cuando se utilizaron imágenes de años posteriores, con excepción de MIRBI, dMIRBI y CSI, que presentaron siempre baja correlación ($< 0,60$; Fig. 2.3), por lo que fueron excluidos de los siguientes análisis. Para imágenes obtenidas al final de la temporada de crecimiento en que ocurrieron los incendios (año 0 post-incendio) NDVI presentó la mayor correlación con mCBI (-0,85), seguido por NBR, CSI, dNBR y dNDVI (Tabla 2.4). NDVI también fue el índice con mayor nivel de correlación con el porcentaje de árboles muertos (-0,83), mientras que la asociación con los otros índices fue menor (0,77 – 0,78).

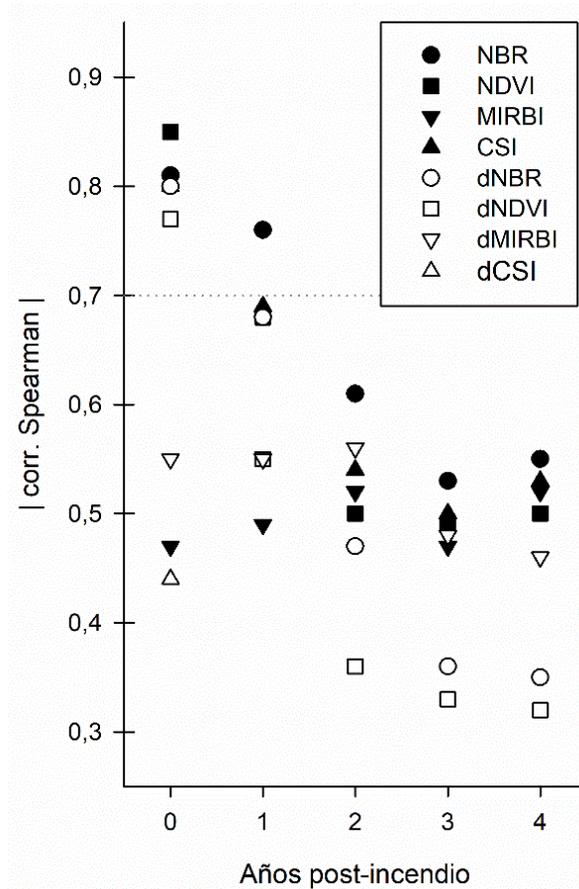


Figura 2.3 Correlación entre mCBI e índices derivados de imágenes satelitales adquiridas al final de la estación de crecimiento de ocurrencia de los incendios y en las 4 temporadas siguientes. El coeficiente de Spearman se presenta en valores absolutos. Todas las correlaciones son estadísticamente significativas ($p < 0,001$).

Tabla 2.4 Correlación de Spearman entre estimaciones de severidad de quema relevadas en terreno e índices derivados de imágenes satelitales adquiridas al final de la temporada de crecimiento en que ocurrieron los incendios. Los asteriscos denotan significancia estadística de las correlaciones ($p < 0.001$).

	mCBI	% M	NBR	NDVI	CSI	dNBR	dNDVI
mCBI	1	0,87*	-0,81*	-0,85*	-0,80*	0,80*	0,77*
%M	0,87*	1	-0,77*	-0,83*	-0,78*	0,77*	0,77*

%M: porcentaje de árboles muertos

Los índices con mayor sensibilidad fueron NDVI y dNBR, pero su desempeño fue variable para los distintos tipos de vegetación. En general, la separabilidad tomó valores en torno a 1 para bosques y matorrales, independientemente de la estrategia de regeneración, pero fue baja ($< 0,6$) para los rodales mixtos de dos estratos (*A. araucana* - *N. antarctica*; Tabla 2.5). El NDVI presentó mayor valor de separabilidad en rodales dominados por especies rebrotantes, mientras que NBR fue más sensible para discriminar clases de severidad en rodales de especies reclutadoras. En el caso de rodales mixtos con especies de distinta estrategia de regeneración, todos los índices tuvieron buena capacidad de

discriminación (separabilidad > 1). Cuando estos resultados parciales se promediaron, el dNBR fue el índice con mayor sensibilidad mientras que los demás índices presentaron una separabilidad promedio inferior a 1. El índice que presentó una separabilidad más homogénea al considerar distintos tipos de vegetación fue el dNDVI y, particularmente, fue el más sensible para los rodales mixtos de dos estratos.

Tabla 2.5 Separabilidad promedio de los índices calculada para la totalidad de los datos (Todas), discriminada según tipo de vegetación en función de la altura de dosel (Dosel) y tipo de regeneración (Reg.) y resumida en un valor promedio (Promedio). Los tipos de vegetación incluyen: dosel bajo dominado por especie rebrotante (bajo/R), dosel alto dominado por especie rebrotante (alto/R), dosel alto dominado por especie reclutadora (alto/S), dosel alto mixto con especies rebrotantes y reclutadoras (alto/RS) y rodales con dos estratos dominados por especies rebrotantes (dos estratos/R).

		Parcelas	NBRpost	NDVIpost	CSIpost	dNBR	dNDVI
Todas		111	0,95	1,06	0,90	1,10	0,93
Dosel	Reg.						
Bajo	R	30	0,92	1,04	0,94	0,94	1,03
Alto	R	25	1,00	1,21	0,92	0,98	1,03
Alto	S	18	1,00	0,73	0,80	1,12	0,89
Alto	RS	27	1,58	1,64	1,40	1,56	1,05
Dos estratos	R	11	0,43	0,23	0,29	0,58	0,40
Promedio			0,99	0,97	0,87	1,03	0,88

R: dominado por especie rebrotante; S: dominado por especie reclutadora; RS: codominado por especies rebrotante y reclutadora.

2.3.2 Determinación de umbrales y validación

Se seleccionaron tres índices para la determinación de umbrales, en función de su sensibilidad: dNBR, dNDVI y CSI. Para todos los índices, el mejor modelo fue del tipo polinómico de segundo grado, con valores de R^2 de 0,77 para dNBR, 0,71 para dNDVI y 0,70 para CSI (todos con $p < 0.001$). Los umbrales derivados de los modelos fueron moderadamente similares a los obtenidos mediante el proceso de iteración y, en el caso de dNBR, los límites de clase definidos mediante este segundo enfoque fueron los más cercanos a los valores de referencia derivados del estudio de Assal et al. (2018) un estudio en bosques similares (Tabla 2.6).

Tabla 2.6 Precisión de las clasificaciones de severidad de quema. Los valores entre paréntesis indican los umbrales de clasificación entre las clases baja-moderada y moderada-alta. Valores de H y p corresponden a tests de Kruskal-Wallis para cada índice de precisión. Letras minúsculas diferentes indican a diferencias significativas entre grupos.

Clasificación	Precisión total	Kappa	Baja		Moderada		Alta	
			EU	EP	EU	EP	EU	EP
dNBR Ref. 1 (270/600)	77 ± 1 b	64 ± 2 C	15 ± 2 b	11 ± 2 c	55 ± 2 bc	21 ± 2 f	1 ± 1 d	27 ± 2 a
dNBR Ref. 2 (275/500)	82 ± 1 de	68 ± 2 D	15 ± 2 b	11 ± 2 c	46 ± 2 d	49 ± 2 c	11 ± 1 c	11 ± 1 e
dNBR It. (300/500)	83 ± 1 e	70 ± 2 D	17 ± 2 ab	7 ± 2 d	41 ± 2 e	49 ± 2 c	11 ± 1 c	11 ± 1 e
dNDVI It. (200/300)	83 ± 1 e	69 ± 2 D	20 ± 2 a	3 ± 2 e	33 ± 2 f	59 ± 2 b	13 ± 1 b	9 ± 1 ef
CSI It. (1070/920)	73 ± 1 a	54 ± 2 A	12 ± 2 c	39 ± 2 a	64 ± 2 a	44 ± 2 d	11 ± 1 c	16 ± 1 c
dNBR Mod. (205/550)	77 ± 1 b	61 ± 2 B	6 ± 2 d	26 ± 2 b	58 ± 2 b	33 ± 2 e	11 ± 1 c	19 ± 2 b
dNDVI Mod. (116/323)	80 ± 1 c	65 ± 2 C	6 ± 2 d	28 ± 2 b	52 ± 2 c	32 ± 2 e	11 ± 1 bc	14 ± 2 d
CSI Mod. (138/75)	81 ± 1 d	66 ± 2 C	17 ± 2 b	7 ± 2 d	43 ± 2 de	67 ± 2 a	15 ± 2 a	8 ± 1 f
H	372	310	310	267	353	249	575	539
p	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001	<0,0001

dNBR Ref. 1: umbrales propuestos por Key y Benson (2006); dNBR Ref. 2: umbrales propuestos por Assal et al. (2018). It.: selección de umbrales por método iterativo; Mod.: selección de umbrales a partir de modelos. EU: error de usuario; EP: error de productor.

Las clasificaciones más precisas se obtuvieron a partir de umbrales obtenidos aplicando el método iterativo, con valores de precisión total superiores a 80% e índices de Kappa en torno al 70% (Tabla 2.6). La clasificación generada utilizando los umbrales obtenidos por Assal et al. (2018) para bosques similares en Chile presentó valores de precisión similares. Estas clasificaciones fueron significativamente más precisas que las restantes. En términos de clases de severidad, el mismo patrón general se repitió para todas las clasificaciones: la menor proporción de errores ocurrió en la clase de severidad alta, seguida por la clase de severidad baja, mientras que la clase de severidad moderada fue detectada con la menor precisión (Tabla 2.6). Para los enfoques más precisos (dNBR y dNDVI con umbrales definidos mediante iteraciones), los errores de productor y usuario tomaron valores para la severidad alta de 9-11% y 11-13%, respectivamente, alcanzando los 3-11% y 15-20% para la severidad baja. Estos errores alcanzaron valores de 49-59% y 33-46% en el caso de la severidad moderada.

2.3.3 Aplicación: mapeo de severidad

Los mapas de severidad se confeccionaron en base a valores de dNDVI y dNBR utilizando los umbrales obtenidos mediante iteraciones (Figura 2.4). En el caso del incendio de Ñorquinco, el 60-70% del área se quemó con severidad alta mientras que el resto de la superficie fue afectada con severidad moderada y baja en proporción similar. La coincidencia en la clasificación generada por los dos mapas para este evento fue del 81%, con la mayor discrepancia en la clase de severidad moderada (42% de coincidencia). En el incendio de Rucachoroi, las proporciones de área afectada con severidad alta, baja y moderada fueron del 50%, 30% y 20%, respectivamente. Similarmente al otro evento, la coincidencia entre los mapas fue del 81% y la clase de severidad moderada fue la más discrepante (52% de coincidencia). Considerando los mapas de dNBR como referencia, los errores de clasificación se debieron más frecuentemente a subestimaciones de la severidad (en 15% del área quemada) que a sobreestimaciones (6% del área) y ocurrieron principalmente en la clase de severidad moderada (Figura 2.4 y Tabla 2.7).

Tabla 2.7 Matriz de confusión comparando los mapas de severidad obtenidos por clasificación de valores de dNBR y dNDVI utilizando umbrales definidos por iteración. Los valores presentados corresponden a la superficie expresada en hectáreas e incluyen las áreas quemadas en Ñorquinco y Rucachoroi.

		dNBR It.			Total (ha)	Coincidencia
		Baja	Moderada	Alta		
dNDVI It.	Baja	658	183	18	859	77%
	Moderada	47	288	267	603	48%
	Alta	0	136	1703	1839	93%
	Total (ha)	706	608	1988	3302	
Coincidencia		93%	47%	86%		

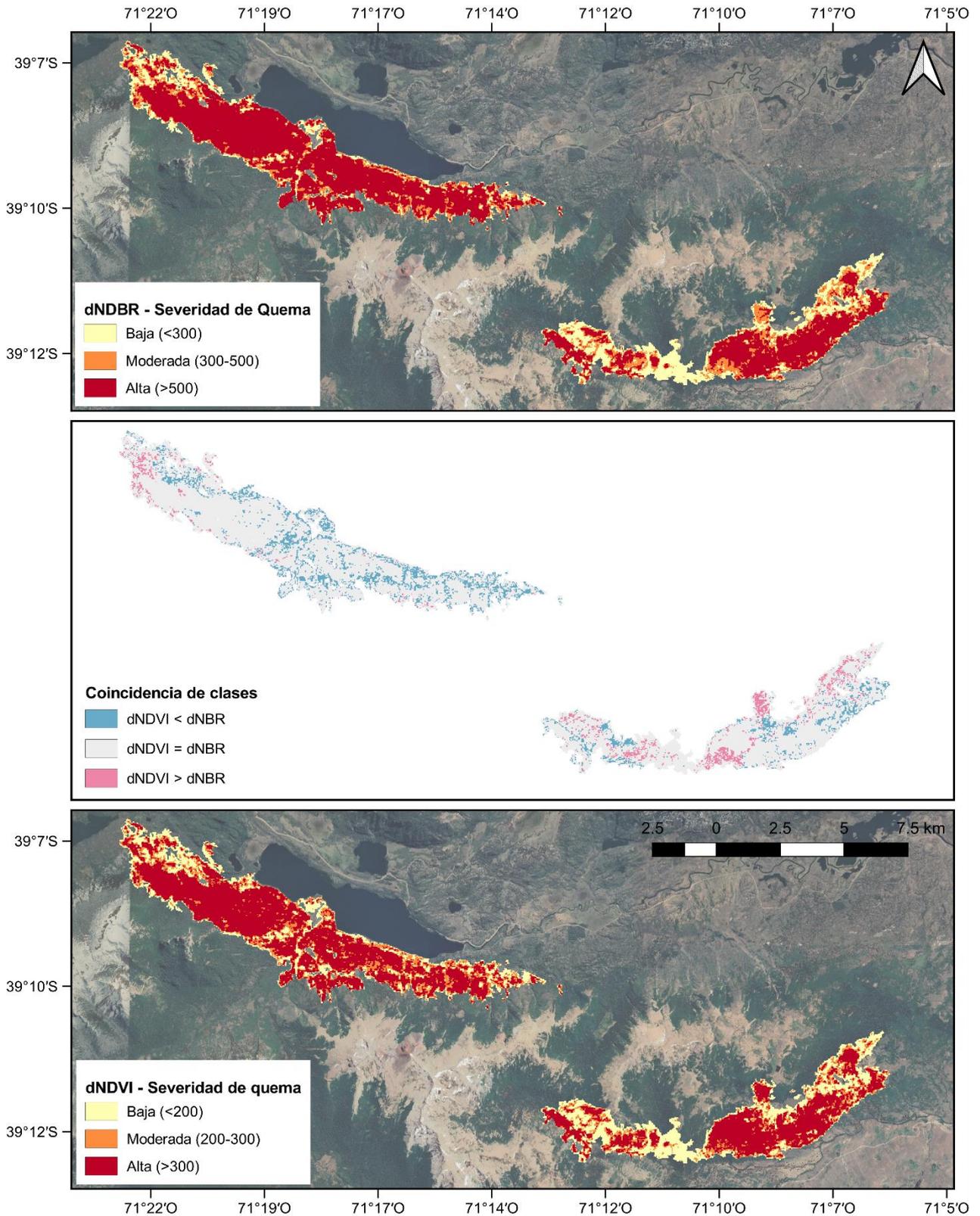


Figura 2.4 Mapas de severidad de quema para los incendios de Ñorquinco y Rucachoroi basados en los índices dNBR y dNDVI y mapa de coincidencia entre las clasificaciones. Los umbrales de clasificación se detallan en la leyenda, entre paréntesis.

2.4 DISCUSIÓN

Los resultados, basados en datos recolectados en terreno, confirman que la estimación de severidad de quema por medio de índices espectrales es aplicable con niveles aceptables de precisión en bosques dominados por *A. araucana* en Patagonia Norte. Los índices de uso más extendido (dNBR y dNDVI) se asociaron positivamente con cambios en la vegetación inducidos por incendios, aunque esta correspondencia no fue homogénea para todos los tipos de vegetación. El tiempo transcurrido desde el incendio tuvo influencia sobre esta asociación, que fue la más alta cuando la información espectral se obtuvo en la misma temporada de crecimiento en que ocurrió incendio y se debilitó en las posteriores temporadas de crecimiento. En base a estos índices se determinaron umbrales de clase que permitieron generar clasificaciones de alta precisión e identificar sus limitaciones, de modo de proponer una metodología de mapeo de la severidad de quema validada para la región.

2.4.1. Sensibilidad de los índices

La positiva y alta asociación del NBR, NDVI, dNBR, dNDVI y CSI con la severidad de quema registrada en terreno (mCBI) sugieren un alto potencial de uso estos índices en los bosques de Patagonia Norte. Investigaciones en bosques puros y mixtos del Mediterráneo encontraron que el NBR se desempeñó mejor que el NDVI para la estimación de la severidad y que la asociación con la severidad medida en terreno fue siempre más débil en el caso de los índices bi-temporales (Escuin et al. 2008; Veraverbeke et al. 2011c). Una relación más positiva con el valor post-fuego de los índices también fue detectada en bosques y humedales boreales, donde la correlación con mediciones en terreno de severidad fue superior para NBR en comparación con otros doce índices espectrales, incluyendo NDVI y CSI (Epting et al. 2005). En bosques esclerófilos de Australia, el dNBR tuvo mejor desempeño que el dNDVI para discriminar áreas quemadas con severidad baja en un incendio “fresco” aunque las precisiones fueron similares en un incendio “caliente” (Chafer 2008). El dNDVI también fue menos preciso que el dNBR para estimar la severidad de quema en distintos tipos de vegetación en los EE.UU. abarcando pastizales, arbustales y bosques de coníferas y latifoliadas (Zhu et al. 2006; Holden et al. 2010). En contraste, el CSI fue mejor que el NBR para el mapeo en sabanas africanas (Keyser et al. 2010) mientras que MIRBI, CSI o NDVI fueron más apropiadas en arbustales y bosques de coníferas europeos (Schepers et al. 2014). Los resultados encontrados indican que el MIRBI es el único índice débilmente asociado con la severidad de quema en los bosques dominados por *A. araucana* y fue excluido de los análisis siguientes.

En todos los casos, la magnitud de la asociación entre los índices espectrales y la estimación a campo disminuyó en los años siguientes al incendio, indicando que la severidad de quema en estos

bosques se expresa mejor por la reflectancia posterior a la ocurrencia del evento en la misma temporada de crecimiento. En bosques dominados por *Pinus ponderosa*, la relación entre el dNDVI y el CBI disminuye luego del segundo año post-incendio, mientras que su correlación con el dNBR se mantiene alta por un lapso de cinco años (Chen et al. 2011). En bosques de Patagonia Norte, la heterogeneidad a nivel rodal y paisaje resulta en múltiples escenarios post-incendio posibles donde se combinan diferentes procesos. En áreas dominadas por especies que rebrotan vigorosamente se espera que la severidad se enmascare rápidamente, en comparación con rodales dominados por especies que rebrotan más lentamente o reclutadoras. Un efecto similar ocurriría en rodales abiertos como consecuencia de la rápida recuperación del estrato herbáceo, cuyo crecimiento puede incluso ser estimulado por el fuego. En contraste, la mortalidad retardada o la recuperación lenta, como en el caso de *A. araucana*, sería limitada o difícil de identificar inmediatamente luego del incendio, pudiendo conducir a una sub- o sobreestimación de la severidad en análisis iniciales. Los resultados de este capítulo sugieren que la heterogeneidad en la composición de los rodales y la distribución espacial de los tipos vegetales en el paisaje generan un mosaico con diferentes respuestas post-incendio que restringe el potencial de los índices espectrales para la estimación de la severidad con imágenes adquiridas en años posteriores al incendio. Esta heterogeneidad también genera variabilidad dentro de la estación de crecimiento, por lo cual se seleccionaron imágenes correspondientes a la porción final de la estación de crecimiento con el fin de asegurar que todas las especies estuvieran en desarrollo activo. Futuras investigaciones deberían evaluar el desempeño de estos índices bajo un enfoque multi-temporal, que podrían integrar la variabilidad de respuestas post-incendio de varias temporadas de crecimiento y contribuir a identificar diferencias enmascaradas por la heterogeneidad de las unidades de vegetación. En los EE.UU., índices compuestos de dNBR, RBR y RdNBR se desempeñaron mejor que las versiones bi-temporales de los índices, aunque la mejoría en los estadísticos de validación fue variable (Parks et al. 2018b).

En esta investigación todos los índices presentaron una sensibilidad aceptable en términos generales pero variable en función de los tipos de vegetación, en forma similar a lo reportado para otras regiones. La detección de la severidad mediante dNBR y dNDVI fue mejor en bosques que en pastizales y arbustales de regiones templadas y boreales en EE.UU. (Zhu et al. 2006), con diferencias entre rodales dominados por coníferas y especies deciduas (Allen & Sorbel 2008). El tipo de vegetación también determinó el potencial de los índices espectrales para el mapeo de la severidad en un paisaje heterogéneo de Australia, que fue mayor para áreas boscosas que para pastizales y arbustales (Hammill & Bradstock 2006). En esta misma región, la aptitud de los índices fue distinta según la estrategia de regeneración de la especie dominante: dNBR fue mejor para bosques dominados por especies

rebrotantes y dNDVI reflejó mejor la severidad en rodales compuestos por especies reclutadoras (Nguyen Tran et al. 2018). Los resultados presentados en este capítulo sugieren la tendencia opuesta: mayor sensibilidad del dNBR en rodales dominados por especies reclutadoras y del dNDVI para comunidades dominadas por especies rebrotantes. Esta diferencia puede deberse a diferencias en las formas de vida: mientras que los bosques australianos están dominados por angiospermas siempreverdes (*Eucalyptus spp.*), en el Patagonia Norte hay también presencia de coníferas y angiospermas caducifolias, por lo cual es esperable encontrar comportamientos espectrales diferentes. Considerando la información que resumen estos índices puede deducirse que el efecto del fuego se refleja en la región del infrarrojo medio en las firmas de las especies rebrotantes en los bosques estudiados, mientras que influye en la región del infrarrojo cercano en las firmas de las especies reclutadoras. Coincidiendo con lo reportado por Nguyen Tran et al. (2018), la sensibilidad del CSI fue menor en todas las clases de vegetación. Independientemente de la variabilidad, los valores de separabilidad indicaron un buen poder de discriminación (> 1 ; Veraverbeke et al. 2011a) para todos los tipos de vegetación, con excepción de los rodales de dos estratos. Es posible que el reducido número de parcelas relevadas en este tipo de rodales (11) no alcance a reflejar suficiente variabilidad para permitir una correcta discriminación entre las clases de severidad. En consecuencia, la estimación de severidad en este tipo de vegetación debería ser conservadora en tanto no se explore más exhaustivamente su sensibilidad.

El efecto del tipo de vegetación en la aptitud de los índices espectrales observado en este trabajo y en investigaciones similares sugiere que la estimación de la severidad puede ser mejorada si la calibración se realiza en forma independiente para cada clase de cobertura. Allen y Sorbel (2008) proponen utilizar diferentes escalas para bosques boreales dominados por coníferas o especies deciduas. Schepers et al. (2014) y Nguyen Tran et al. (2018) aplicaron este mismo enfoque y ajustaron modelos predictivos o umbrales de clase utilizando el índice con mejor desempeño para cada clase de vegetación. Esta metodología no pudo aplicarse para los análisis de este capítulo debido al tamaño muestral ya que no se contaba con suficientes observaciones en cada clase de vegetación para asegurar la robustez del análisis segmentado. Sin embargo, la exploración de las diferencias en la sensibilidad resulta relevante para evaluar las limitaciones de las estimaciones de severidad.

2.4.2. Determinación de umbrales y validación

Los modelos polinómicos de segundo grado presentaron el mejor ajuste para todos los índices evaluados, análogamente a lo reportado para bosques similares en Chile (Assal et al. 2018) y otras áreas boscosas (Chen et al. 2011; Soverel et al. 2011; Veraverbeke et al. 2011c). Otras familias de

modelos con buen ajuste para la predicción de severidad en función de índices espectrales incluyen modelos sigmoideos en bosques templados de EE.UU. (Picotte & Robertson 2011), modelos de crecimiento saturado en bosques boreales canadienses (Hall et al. 2008) y modelos polinómicos de tercer grado en bosques rusos (Kurbanov et al. 2017), entre otros. También ha sido señalado que el reemplazo de modelos lineales por modelos no lineales puede no implicar una mayor precisión en la predicción de la severidad a pesar de mejorar los parámetros de ajuste (Murphy et al. 2008). Esto puede ocurrir debido a que los modelos se evalúan en función de su ajuste general, que maximiza la capacidad de predecir valores en todo el rango de los datos, y no sobre su capacidad de discriminar clases. En consecuencia, se generarían clasificaciones menos precisas si los umbrales se determinan a partir de valores que corresponden a rangos predichos con mayor error; este efecto puede ser mayor en modelos no lineales en función de su forma. En el caso de dNDVI y dNBR, los resultados aquí presentados indican que las clasificaciones derivadas de modelos fueron menos precisas que las obtenidas aplicando umbrales definidos por iteración, lo cual podría deberse a que los modelos no reflejan en forma suficiente la naturaleza de la asociación entre las variables.

Todas las estimaciones de severidad generadas en este capítulo tuvieron un desempeño dentro del rango usualmente reportado según la complicación presentada por French et al. (2008), con una precisión media de 73%, oscilando entre el 59% y el 95%. El impacto de los incendios se estimó con similar precisión en bosques de Australia, donde dNBR produjo clasificaciones más precisas que dNDVI (índices de Kappa de 77% y 57%, respectivamente; Chafer, 2008). En bosques templados de EE.UU., la detección de la severidad por medio del dNBR alcanzó precisiones entre el 62% y 66% (Cocke et al. 2005; Picotte & Robertson 2011). Las clasificaciones con mejor desempeño en este capítulo se derivaron del dNDVI y el dNBR y presentaron valores de precisión global superiores al 80% e índices de Kappa del orden del 70%, sugiriendo que la estimación de la severidad mediante índices espectrales es confiable.

Sin embargo, se ha señalado que los indicadores globales de precisión no deben constituir el único criterio de evaluación (Miller & Thode 2007), ya que es usual que la capacidad de identificación de clases sea heterogénea, especialmente en los casos de severidad baja y moderada (Miller et al. 2009), como ha sido observado en el presente trabajo. Una menor precisión en la detección de severidad moderada fue reportada por Soverel et al. (2010) en bosques canadienses y por Kurbanov et al. (2017) en Rusia, coincidiendo con Cocke et al. (2005) quienes las señalan como óptimas para clasificar la severidad alta. Los resultados de este capítulo indican un desempeño análogo, donde los errores de usuario y productor fueron balanceados y bajos en la detección de la severidad alta y altos en la

severidad moderada. La severidad baja fue identificada satisfactoriamente. Es probable que estos resultados se deban a la alta variabilidad de los índices espectrales en la clase moderada, asociada a la heterogeneidad de efectos del fuego en esta categoría y las diferentes respuestas de los tipos de vegetación, que son resumidas en el índice compuesto de severidad empleado en terreno. Esta clase incluye diferentes efectos sobre la superficie y el sotobosque que pueden no ser capturados por los sensores pasivos (De Santis & Chuvieco 2007). Estas limitaciones deben ser consideradas al momento de extraer conclusiones a partir de la estimación remota de la severidad de quema.

Una vez que varias validaciones se realizan en la misma región, aumenta el nivel de confianza en las estimaciones por medio de la percepción remota y, eventualmente, se alcanza un punto en el cual la necesidad de contar con puntos de control en terreno se minimiza (Key & Benson 2006). Para bosques dominados por *A. araucana*, la investigación de Assal et al. (2018) en Chile es el único antecedente de validación basada en datos de terreno y los umbrales propuestos para RdNBR son similares a los ajustados en este capítulo. Además, la precisión de las clasificaciones generadas en este capítulo utilizando los umbrales de referencia para la zona o determinados por iteraciones fue superior a la alcanzada en el trabajo de referencia (precisión global de 68% e índice de Kappa de 52%), probablemente debido a la menor cantidad de años transcurridos post-incendio para el relevamiento en terreno. En general, los resultados indican que la evaluación remota de la severidad es comparable en estos bosques. La mayor precisión y la diferencia en los valores de los umbrales en comparación con los sugeridos por Key & Benson (2006) refuerzan la idea de la necesidad de calibrar esta metodología para cada región.

2.4.3. Aplicación: mapeo de severidad

Los dos protocolos de clasificación más precisos (dNBR y dNDVI) permitieron generar mapas de severidad de quema de dos eventos en áreas con bosques dominados por *A. araucana* en Patagonia Norte. La concordancia entre estos mapas refleja las fortalezas y debilidades identificadas en las secciones anteriores: la coincidencia fue alta para las clases alta y baja y se redujo al 50% para las áreas de severidad moderada. Independientemente de la distribución espacial, ambos mapas estimaron proporciones similares de área quemada para cada clase de severidad. Una similitud en los patrones de severidad estimados a partir de NDVI y NBR también fue reportada por Lhermitte et al. (2011) en sabanas africanas, acompañada de diferencias asociadas al uso de un enfoque bi-temporal o al método del pixel de control. La comparación de mapas permite demostrar el impacto de la metodología evaluada en la presentación clasificada de la severidad y, en consecuencia, identificar las limitaciones de la información generada. Según estos resultados, cualquiera de los enfoques propuestos puede ser

utilizado para generar mapas confiables de severidad de quema en Patagonia Norte. Sin embargo, la variabilidad en la sensibilidad para distinguir clases de severidad en distintos tipos de vegetación podría determinar el uso de uno u otro índice. NDVI resultó ser más sensible en áreas dominadas por especies rebrotantes y NBR fue superior en el caso de especies reclutadoras. Futuros estudios diseñados específicamente para comparar el desempeño de estos índices en áreas dominadas por especies con distinto mecanismo de regeneración podrían definir si alguno de los índices es preferible, dependiendo del tipo de vegetación predominante de la zona, o si es deseable diseñar un enfoque mixto que combine diferentes índices y/o umbrales.

1.5 CONCLUSIONES

En este capítulo se exploró el desempeño de los índices espectrales de uso más difundido para el mapeo de la severidad de quema en bosques de Patagonia Norte. Los resultados sugieren que es posible obtener estimaciones confiables a partir de la clasificación de valores de dNDVI y dNBR utilizando los umbrales propuestos. En forma similar a lo que ocurre en otras regiones boscosas, la validación con datos de terreno de los mapas aumenta la confiabilidad de estas metodologías y contribuye a aumentar la replicabilidad y comparabilidad de los resultados. Esto es particularmente importante en bosques de Patagonia, donde la severidad suele ser evaluada independientemente para cada incendio, sin comparar con los resultados de aplicación de los mismos umbrales en otros eventos. Sin embargo, la interpretación de los resultados debe considerar las limitaciones identificadas. Futuras investigaciones que incluyan un rango más amplio de tipos de vegetación en toda la extensión de la Patagonia Andina son necesarias para generar una metodología de mapeo de la severidad que pueda ser aplicada en toda la región, con resultados comparables.

CAPÍTULO 3

Factores determinantes de la severidad de incendio en bosques dominados por *Araucaria araucana*: análisis a diferentes escalas

3.1 INTRODUCCIÓN

Los regímenes de incendios en el mundo están transformándose como consecuencia del cambio climático, surgiendo preguntas sobre la resiliencia de los ecosistemas en este nuevo escenario (Keeley & Syphard 2016; Pansing et al. 2020; Tubbesing et al. 2020). Los cambios proyectados (e. g. mayor frecuencia, intensidad, severidad y extensión; Rogers et al. 2011; De Groot et al. 2013; Rocca et al. 2014), junto con las modificaciones a las tasas de establecimiento, crecimiento y mortalidad (Allen et al. 2010; Carnicer et al. 2011), pueden reconfigurar la distribución de las especies y amenazar la persistencia de algunos ecosistemas. Esto es particularmente relevante para especies con un rango de distribución acotado, como el caso de *A. araucana*, y en áreas como la Patagonia Andina, donde mecanismos de retroalimentación entre el fuego y la vegetación moldean el paisaje y regulan la conversión de bosques asociada a los incendios (Kitzberger et al. 2016). El efecto del clima más cálido y seco sobre la frecuencia de incendios y el reclutamiento puede conducir a una reducción de la “ventana” temporal en la cual la recuperación es posible (“interval squeeze” *sensu* Enright et al. 2015), aumentando el riesgo de extinción de especies y cambio ecosistémico. La conversión post-incendio de bosques a otro tipo de bosque o a un ecosistema no boscoso ocurre cuando la resiliencia y la resistencia son superadas (Johnstone et al. 2016). La recuperación de bosques luego de incendios de alta severidad puede verse impedida por insuficientes fuentes de semilla, clima desfavorable o intervalos libres de incendios reducidos (Coop et al. 2020). El riesgo de la conversión a vegetación no boscosa puede ser amplificado o reducido dependiendo del modo en que los cambios en la vegetación retroalimenten el riesgo de incendio y su comportamiento (Tepley et al. 2018). Para evaluar el potencial de transformación, es clave comprender de qué modo los atributos de la vegetación previos al incendio determinan la severidad de quema que, a su vez, influye en los legados materiales (*sensu* Johnstone et al. 2016) que limitan la tasa y éxito de la recuperación post-incendio.

Mientras que el clima y las condiciones meteorológicas son ampliamente reconocidas como factores clave en la severidad de quema, los efectos de mecanismos de control *bottom-up* y *top-down*, *sensu* McKenzie et al. (2011), han sido escasamente explorados. Los patrones climáticos de gran escala pueden explicar similitudes regionales en el comportamiento del fuego (Krawchuk & Moritz 2011), mientras que factores locales inducen heterogeneidad a escalas menores (Povak et al. 2020). Los

atributos de la vegetación han sido identificados como factores con influencia en la severidad de quema a diferentes escalas: el tipo de vegetación o el tamaño de parches inflamables a escala de paisaje, la densidad de individuos o la composición (i. e. dominancia) a escala de comunidad y la especie o el tamaño de individuo a escala de árbol (Carlson et al. 2011; Wu et al. 2013; Belote et al. 2015). Junto con la composición, la estructura de la vegetación condiciona la severidad al determinar la carga y conectividad de los combustibles de modo que, en general, una mayor densidad de fustes se asocia con una mayor severidad (Lentile et al. 2006b; Prichard & Kennedy 2014). La estructura del rodal puede influir en el tipo de incendio factible de ocurrir: los incendios de copa pueden no propagarse en bosques abiertos, con baja continuidad horizontal de las copas, o en rodales con un único estrato de árboles grandes con continuidad horizontal intermedia pero baja continuidad vertical (i. e. bases de copa elevadas), mientras que lo opuesto ocurre en rodales densos o con múltiples estratos (Alvarez et al. 2012). En consecuencia, la conectividad entre copas puede modificar la susceptibilidad a la mortalidad a nivel individuo como consecuencia del incendio y contribuir a explicar la severidad a nivel de rodal. Sin embargo, pendientes pronunciadas o vientos fuertes pueden superar el efecto de la estructura y promover la propagación del fuego a través del canopy. No obstante, la investigación del efecto de factores determinantes de la severidad de quema a diferentes escalas es escasa (Contreras et al. 2012).

Investigaciones realizadas en un amplio rango de ecosistemas forestales sugieren que los roles de los atributos de la vegetación y los factores asociados al terreno en la determinación de la severidad de quema varían según el tipo de ecosistema, la escala espacial y el estado de los controles *top-down* (i. e. meteorología durante el incendio; Wu et al. 2013; Parks et al. 2018a; Povak et al. 2020). Por lo tanto, estudios específicos sobre los efectos de la vegetación y la topografía sobre la severidad de quema son necesarios para comprender las interacciones entre el fuego y la vegetación. En la Patagonia Andina, el paisaje ha sido moldeado por incendios cuya frecuencia y extensión se ha asociado con el uso de la tierra y forzantes climáticos (Veblen et al. 2008; Mundo et al. 2013; Mundo et al. 2017), generándose un mosaico de matorrales pirófilos y bosques pirófobos (Kitzberger & Veblen 1999; Mermoz et al. 2005; Tiribelli et al. 2018). En este paisaje, la conversión ocurre cuando incendios de severidad moderada a alta eliminan el estrato arbóreo, cambiando la dominancia hacia los arbustos rebrotantes que, gracias a su elevada inflamabilidad, establecen un mecanismo de retroalimentación que favorece su persistencia (Landesmann et al. 2020). Sin embargo, los estudios que demuestran estos mecanismos se han realizado exclusivamente en bosques dominados por especies sensibles al fuego sin capacidad de rebrote (i.e. *Nothofagus dombeyi*, *N. pumilio* y *Austrocedrus chilensis*; Paritsis et al. 2015; Blackhall et al. 2017; Landesmann et al. 2021). En el mismo paisaje, los bosques dominados por *A. araucana*, especie con diversos rasgos que le confieren resistencia al fuego (Tortorelli 1942; Veblen et al. 1995),

se asocian con distintas especies del género *Nothofagus* conformando estructuras variadas, desde formaciones abiertas con árboles individuales o bosquetes entremezclados con matorrales a bosques densos, y (Veblen et al. 1995). Si bien se ha descrito una dinámica de incendios de moderada o alta severidad en bosques mixtos con *N. pumilio* (González et al. 2010b) y con *N. antarctica* (Burns 1993), no se han explorado los factores que determinan la severidad en los distintos tipos forestales de *A. araucana*. Dada la heterogeneidad estructural y de composición, y particularmente el diferente grado de continuidad del canopy, es esperable encontrar influencia de estos rasgos sobre la severidad de quema en estos bosques.

El objetivo de este capítulo fue determinar la influencia de las características estructurales, la situación topográfica y el clima en la severidad de quema. Se postula que la severidad de quema en bosques de *A. araucana* es heterogénea y depende de la estructura de los rodales, la topografía y las condiciones climáticas. La densidad y continuidad del canopy tienen efecto sobre la acumulación y el arreglo espacial de combustibles, la exposición de las laderas determina el potencial de desecación, la pendiente influye en la propagación del fuego y las temporadas de sequía y temperaturas elevadas conducen a un aumento del peligro de incendio. Los objetivos específicos de este capítulo son: (i) determinar el efecto del tamaño del individuo, la especie y la conectividad de copa sobre la probabilidad de mortalidad inducida por el fuego, (ii) evaluar el control *bottom-up* de los atributos individuales, mediado por la estructura, sobre la severidad de quema a nivel de rodal y (iii) determinar el grado en que la topografía y el tipo de vegetación controlan la severidad dentro del perímetro quemado (estimada por índices espectrales), en contextos climáticos diversos.

3.2 METODOLOGÍA

3.2.1 Área de estudio

Para este capítulo se seleccionaron cuatro incendios de gran extensión que quemaron bosques de *A. araucana* en el pasado reciente, dentro del período de disponibilidad de imágenes satelitales (Fig. 3.1). Dos de estos eventos, ocurridos en la zona aledaña al lago Ñorquinco, se superponen en la mayor parte de su extensión. El incendio más antiguo ocurrió entre febrero y marzo de 1987 y quemó el valle del arroyo Coloco y la costa sur del lago Ñorquinco (Burns 1993), siendo su fuente de ignición desconocida. Este evento ocurrió durante un verano seco, con precipitaciones inferiores al promedio en enero y febrero y temperaturas medias cercanas a los valores normales (datos de Temuco, la estación meteorológica más cercana, disponibles en <https://explorador.cr2.cl>). Los otros tres eventos se iniciaron por acción humana y se propagaron en condiciones sumamente secas: uno ocurrió en las

cercanías del lago Tromen en marzo de 2009 y los otros quemaron casi simultáneamente dos valles contiguos cerca de los lagos Ñorquinco y Rucachoroi entre diciembre de 2013 y enero de 2014. Los tipos de vegetación afectados por estos incendios incluyen bosques puros de *A. araucana* y *N. pumilio*, bosques mixtos de *A. araucana* - *N. pumilio*, matorrales de *N. antarctica*, rodales mixtos de *A. araucana* - *N. antarctica*.

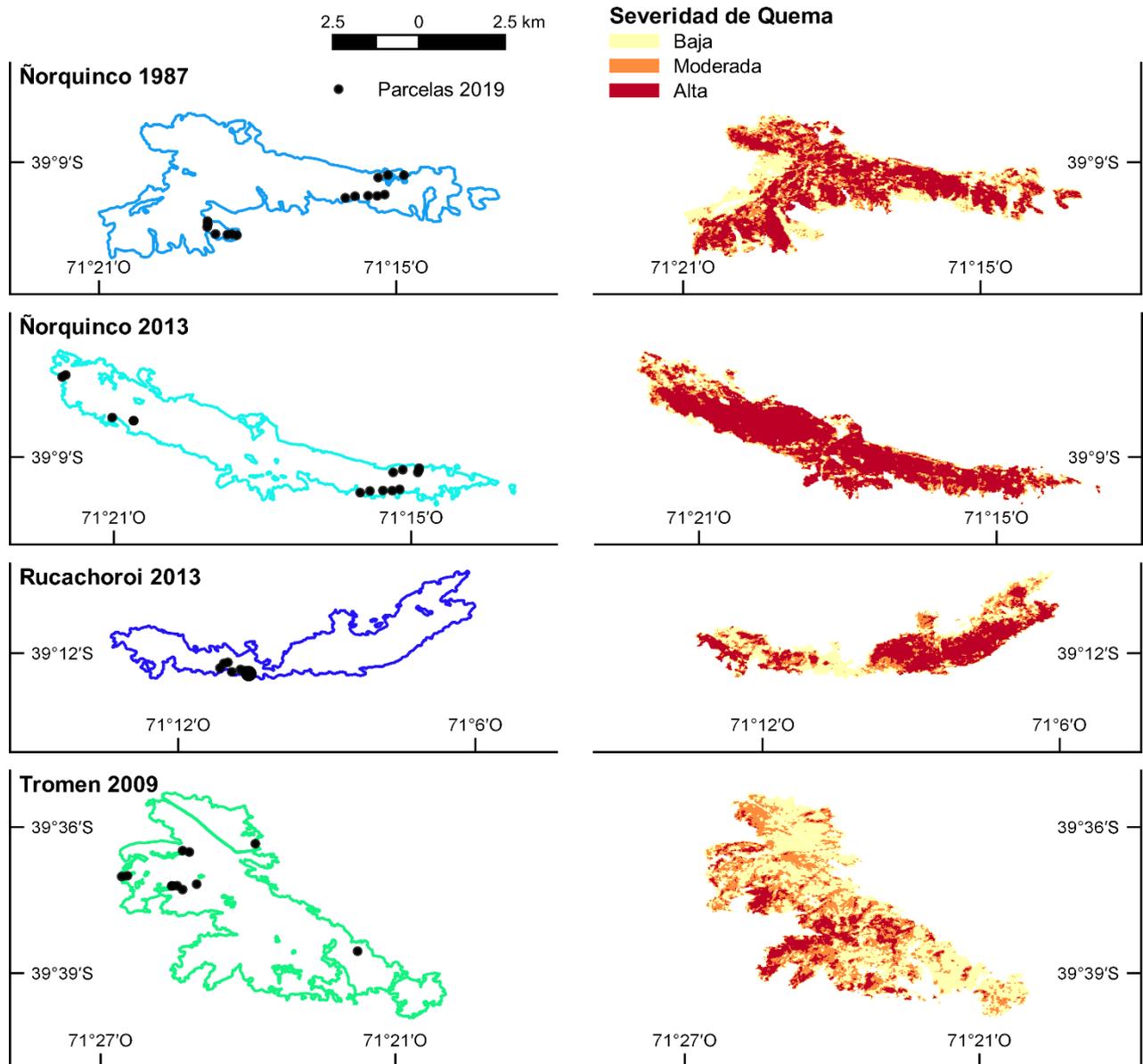


Figura 3.1 Incendios de Ñorquinco 1987 y 2013, Rucachoroi 2013 y Tromen 2009. En el panel izquierdo, perímetros de los incendios en colores distintivos y puntos negros indicando ubicación de las parcelas. En el panel derecho, mapas de severidad para cada evento con clases definidas aplicando los umbrales ajustados en el capítulo 2: baja en color amarillo ($dNBR < 300$), moderada en color naranja ($300 > dNBR > 500$) y alta en color rojo ($dNBR > 500$).

3.2.2 Recolección de datos

El muestreo de la estructura de la vegetación se realizó entre febrero y marzo de 2019. El relevamiento se realizó en 36 parcelas de radio variable (8 a 20 m) de modo de incluir 30 árboles (DAP > 5 cm) en total, incluyendo individuos vivos y muertos. Este tipo de parcelas ha sido utilizado previamente para describir la estructura de estos bosques por Mundo (2011). Las parcelas se establecieron en áreas accesibles dentro de las áreas quemadas, en bosques puros de *A. araucana* y rodales mixtos de *A. araucana* - *N. pumilio*, con una distancia mínima de 100 m (Fig. 3.1). La cantidad de parcelas se definió en función de contar con tres parcelas por clase de severidad (baja, moderada y alta) para cada año de incendio (1987, 2009, 2013) más tres parcelas en cada clase de severidad en el área de superposición de incendios. Su ubicación se determinó *a priori* en función de mapas de severidad, pero se ajustó en terreno atendiendo a la severidad de quema observada y estimada mediante el mCBI.

En cada parcela, se registró la siguiente información de cada individuo: diámetro a 1,3 m de altura (DAP), especie, estado (vivo, muerto post-incendio, muerto pre-incendio), posición sociológica (dominante/codominante, intermedio, suprimido) y conectividad horizontal de copa (Fig. 3.2). La continuidad del combustible influye sobre el comportamiento del fuego al afectar el potencial de propagación entre diferentes estratos. Debido al período de tiempo transcurrido entre los incendios y el relevamiento en terreno (5, 10 y 32 años), las estimaciones de continuidad del combustible se restringieron al estrato arbóreo, descartando la posibilidad de reconstruir la estructura de combustibles en el sotobosque previa al incendio. A modo de referencia, los legados que indicaron presencia pre-incendio de arbustos o caña fueron registrados en la descripción general de la parcela (restos de raíces, rizomas). La conectividad horizontal de copa describe la cantidad de cuadrantes de la copa del árbol objetivo que se superponen con otras copas, tomando valores de 0 a 4, según la propuesta de Righetto Cassano et al. (2014). Esta metodología, por ser simple e independiente de la cantidad de individuos cercanos, provee una estimación confiable de la continuidad del dosel aún en las áreas de superposición de incendios, donde algunos individuos que murieron luego del primer evento pudieron ser completamente consumidos en el segundo incendio. En el incendio más antiguo (Ñorquinco 1987), esta variable sólo se relevó en árboles en pie (no en árboles caídos) en parcelas quemadas con severidad moderada o baja, con el fin de evitar una subestimación de la continuidad derivada de la pérdida de evidencia en áreas quemadas con alta severidad. En consecuencia, la conectividad horizontal y vertical del dosel no fue evaluada en las parcelas correspondientes al incendio de 1987 debido al registro incompleto de la conectividad. Una estimación visual de la continuidad vertical se registró en la descripción de la parcela y, con el fin de sustentar esta descripción, se midió la altura total y de la base

de copa a un individuo en cada clase sociológica por parcela. En base al desarrollo vertical del canopeo, se clasificó la conectividad vertical como baja (un único dosel elevado y poco profundo), moderada (dosel profundo y estratificado) o alta (dosel profundo y continuo). A pesar del especial esfuerzo realizado en la identificación de árboles en pie que hubiesen muerto antes de incendio y tocones parcialmente consumidos, particularmente en las parcelas localizadas en la zona de incendios superpuestos, es posible que algunos individuos que murieron en el primer evento hayan sido totalmente consumidos en el incendio más reciente y, en consecuencia, no hayan sido incluidos en el relevamiento. Por lo tanto, es posible que la densidad y área basal pre-incendio hayan sido subestimadas. Los datos relevados se utilizaron para describir la estructura de las parcelas previa al incendio: densidad de individuos, composición y conectividad del canopeo (i.e., valor promedio, mínimo y máximo de todos los árboles de la parcela; Tabla 3.1).

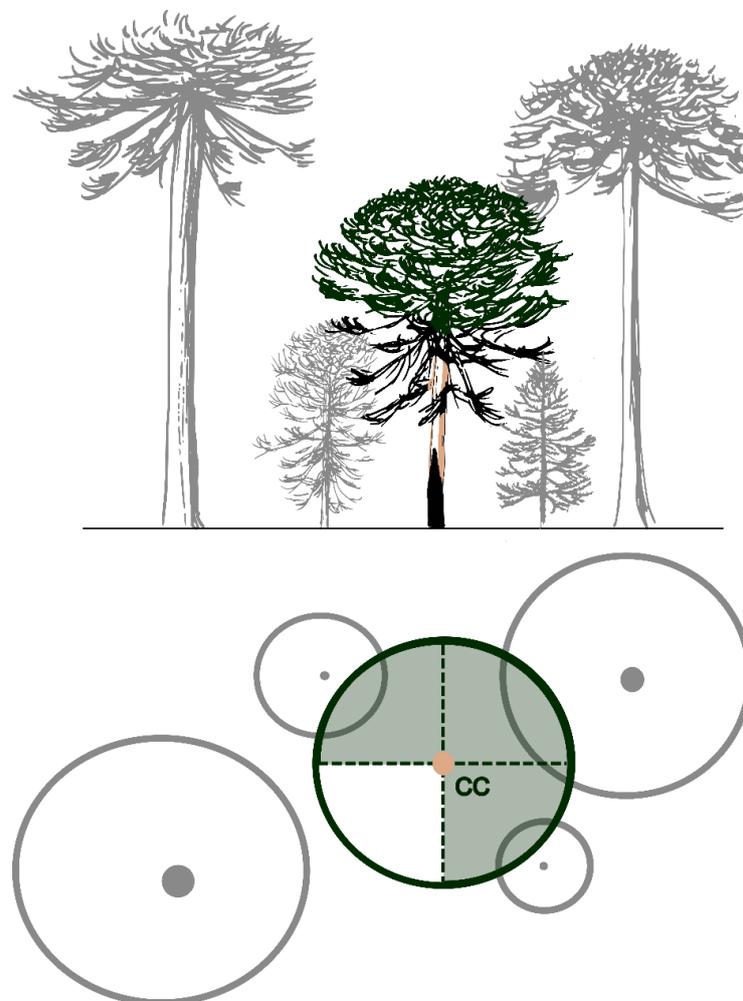


Figura 3.2 Esquema de relevamiento de la conectividad de copa (CC). En colores, el árbol objetivo y en gris, los individuos del entorno. Los círculos representan la proyección de las copas, con sus respectivos fustes; las líneas segmentadas delimitan los cuatro cuadrantes de la copa. La conectividad de copa registra la cantidad

de cuadrantes de la copa que intersectan copas de árboles vecinos (metodología propuesta por Righetto Cassano et al. 2014).

Tabla 3.1 Resumen de los datos relevados a escala de árbol, rodal e incendio: número de muestras para el análisis y nombre, código y rango de cada variable

	Variable	ID	Rango
Escala de ÁRBOL (692 individuos -304 muertos y 388 vivos- en 33 parcelas)			
Tamaño	diámetro a 1,3 m de altura (cm)	DAP	5 – 205
	área basal (cm ²)	AB	20 – 33006
Copa	posición sociológica	PS	suprimido / intermedio / dominante
	conectividad de copa	CC	0 - 4
Especie	especie	SP	<i>A. araucana</i> / <i>N. pumilio</i>
Severidad	severidad en parcela	SEV	alta / moderada / baja
Escala de RODAL (27 a 36 parcelas)			
Ocupación	densidad (ind/ha)	D	136 – 1492
	área basal (m ² /ha)	AB	23 – 218
Composición	densidad de <i>A. araucana</i> (%)	Daa	0,2 – 1
	área basal de <i>A. araucana</i> (%)	ABaa	0,36 – 1
Conectividad del dosel	conectividad horizontal media	CCr	1,3 – 3,4
	conectividad horizontal mínima	mCC	0 – 2
	conectividad horizontal máxima	MCC	3 – 4
	conectividad vertical	CV	1 – 3
Escala de INCENDIO (645 puntos)			
Posición topográfica	Índice de Posición Topográfica	TPI	-3 – 3
Pendiente	pendiente	SLP	0 – 41
Elevación	elevación	ELV	1051 – 1734
Rugosidad	Índice de Rugosidad Topográfica	TRI	0,3 – 28,5
Carga de calor	exposición plegada (eje NO-SE)	FAhl	0 – 180
	Índice de Carga de Calor	HLI	0,04 – 1,49
Radiación	exposición plegada (eje N-S)	FARad	0 – 180
	Radiación Incidente Directa Potencial	PDIR	0,04 – 1,51
Vegetación	tipo de vegetación	TV	<i>A. araucana</i> (AR) / <i>N. pumilio</i> (LE) / <i>N. antarctica</i> (ÑI) / <i>A. araucana</i> – <i>N. pumilio</i> (AR-LE) / <i>A. araucana</i> – <i>N. antarctica</i> (AR-ÑI)

Para los análisis a escala de incendio, las variables descriptivas de la vegetación y del terreno se derivaron de imágenes satelitales y mapas temáticos, extrayéndose sus respectivos valores para 645 puntos de muestreo. La variable respuesta, i.e. severidad de quema, se obtuvo a partir de mapas

temáticos generados por clasificación de dNBR calculado sobre imágenes Landsat TM 5 y Landsat OLI 8, utilizando los umbrales definidos en el capítulo 2 de esta tesis. El tamaño de la muestra (645 puntos) refleja la máxima cantidad de puntos factibles de ser localizados aleatoriamente dentro de las áreas quemadas respetando una distancia mínima de 200 m, que asegura la independencia espacial de la variable respuesta (definida en función de superar la máxima distancia de autocorrelación calculada mediante semi-variogramas). Mapas de vegetación provistos por la Administración de Parques Nacionales (Anexo I) fueron utilizados para asignar el tipo de vegetación a cada punto, previa reclasificación para ajustarse a las clases definidas en la descripción del área de estudio (Tabla 3.1). Los tipos de vegetación para 1987 se definieron en base a los mismos mapas de vegetación, que fueron inspeccionados y corregidos en base a la comparación con imágenes de alta resolución disponibles en Google Earth (particularmente en las áreas quemadas con severidad alta). Las variables topográficas se derivaron de un mapa de elevación digital (DEM) disponible en la base de datos del Instituto Geográfico Nacional, incluyendo índices específicos de uso extendido en investigaciones similares (Tabla 3.1): posición topográfica (del inglés Topographic Position Index, TPI; Weiss, 2001), rugosidad (del inglés Topographic Ruggedness Index, TRI; Riley et al. 1999), carga de calor (del inglés Heat Load Index, HLI; McCune, 2007), radiación potencial directa (del inglés Potential Direct Incident Radiation, PDIR; McCune, 2007) y exposición (del inglés Folded Aspect; McCune, 2007). La severidad y todas las variables topográficas se derivaron de imágenes con resolución espacial de 30 m, y TPI y TRI se calcularon utilizando una ventana de 60 m.

3.2.3 *Análisis*

El efecto de las variables seleccionadas sobre la severidad de quema se evaluó mediante el ajuste de modelos logísticos: modelos binomiales a escala de árbol (muerto/vivo) e incendio (severidad alta/baja) y modelos multinomiales a escala de rodal (severidad alta/moderada/baja; Tabla 3.2). Los modelos logísticos han sido utilizados con fines similares (Bradstock et al. 2010; Murphy & Russell-Smith 2010; Belote et al. 2015; Holsinger et al. 2016) y fueron preferidos en este caso debido a que no requieren una gran cantidad de observaciones para su ajuste, lo cual sería restrictivo en el caso de los análisis a escala de rodal.

Tabla 3.2 Componentes de los modelos a escala de árbol, rodal e incendio (variable dependiente y grupos de factores, en *itálica*) y potenciales variables predictoras, con sus predicciones.

	Variable	Predicción
ÁRBOL*		
<i>logit M/V ~ Tamaño + Copa + Sp. + Sev. + sitio + año inc. </i>		
Tamaño	DAP / AB / PS	Menor mortalidad de árboles más grandes / dominantes
Copa	CC	Mayor mortalidad de árboles con copas más conectadas
Especie	SP	Mayor mortalidad de árboles de <i>N. pumilio</i> (sensible al fuego)
Severidad	SEV	
Interacciones	Tamaño*Severidad	Menor efecto del tamaño al aumentar la severidad
	Especie*Severidad	Menor efecto de la especie al aumentar la severidad
	Copa*Severidad	Mayor efecto de la conectividad al aumentar la severidad (incendios de copa)
	Tamaño*Especie	Mayor efecto del tamaño en <i>N. pumilio</i> (sensible al fuego)
RODAL**		
<i>logit M/B ~ Ocupación + Composición + Conectividad</i> <i>logit M/A</i>		
Ocupación	D / AB	Mayor severidad en rodales más densos / con mayor área basal
Composición	Daa / ABaa	Mayor severidad en rodales con menor dominancia de <i>A. Araucana</i> (resistente al fuego)
Conectividad del dosel	CCr / mCC / MCC / CV	Mayor severidad en rodales con mayor conectividad de dosel
Interacciones	Ocupación*Conectividad	Menor efecto de la conectividad en rodales con menor ocupación
	Composición*Conectividad	Mayor efecto de la conectividad en rodales con mayor dominancia de <i>A. araucana</i>
	Composición*Ocupación	Mayor efecto de la ocupación en rodales con mayor dominancia de <i>A. araucana</i>
INCENDIO ***		
<i>logit A/B ~ Posición topográfica + Pendiente + Elevación + Rugosidad + Carga de calor + Radiación + Vegetación + año inc. </i>		
Posición topográfica	TPI	Mayor severidad en valles, menor severidad en laderas
Pendiente	SLP	Mayor severidad en pendientes fuertes
Elevación	ELV	Mayor severidad a mayor elevación
Rugosidad	TRI	Mayor severidad en áreas planas
Carga de calor	FAhl / HLI	Mayor severidad en áreas con mayor carga de calor
Radiación	FARad / PDIR	Mayor severidad en áreas con mayor exposición a la radiación
Vegetación	TV	Mayor severidad en áreas dominadas por especies sensibles al fuego
Interacciones	Rugosidad*Carga de calor	Menor efecto de la carga de calor en áreas más rugosas
	Rugosidad*Radiación	Menor efecto de la radiación en áreas más rugosas

* Escala de árbol: M/V, probabilidad de muerto/probabilidad de vivo

** Escala de rodal: M/A, probabilidad de severidad moderada/probabilidad de severidad alta; M/B, probabilidad de severidad moderada/probabilidad de severidad baja

*** Escala de incendio: A/B, probabilidad de severidad alta/probabilidad de severidad baja

A escala de árbol, se examinó la relación entre la mortalidad, el tamaño y la especie del ejemplar, su conectividad de copa y las interacciones con la severidad de quema a escala de parcela (Tabla 3.2). El año de ocurrencia del incendio y el sitio se incluyeron como efectos aleatorios para representar controles *top-down* (i.e. clima anual y estacional y condiciones meteorológicas durante el incendio) y *bottom-up* (i.e. diferencias en la vegetación entre áreas quemadas). Los árboles que se encontraban muertos antes del incendio fueron excluidos de este análisis.

A escala de rodal, se exploró la influencia de la ocupación, composición y conectividad del canopy sobre la severidad de quema (Tabla 3.2). Los modelos que evaluaron el efecto de las variables de conectividad no incluyeron las observaciones correspondientes al incendio de 1987, debido a que estas variables no pudieron ser reconstruidas sin implicar una posible subestimación. Debido al reducido tamaño muestral (entre 27 y 36 parcelas) y luego de una evaluación preliminar donde no se encontró efecto significativo del sitio y el año de incendio, se decidió no incluir factores de efecto aleatorio en estos modelos.

A escala de incendio, se evaluó el efecto de las variables topográficas y el tipo de vegetación sobre la ocurrencia de severidad alta o baja (Tabla 3.2). Debido a que la severidad a esta escala se definió en base a índices espectrales, se decidió excluir la severidad moderada por presentar altas tasas de error en las clasificaciones, según fue descrito en el capítulo 2. El año de incendio se incluyó como variable de efecto aleatorio con el fin de representar las condiciones climáticas/meteorológicas diferentes durante los eventos. Para sustentar las deducciones asociadas a las variables climáticas, se analizaron las tendencias en un índice de sequía (Standardized Precipitation-Evapotranspiration Index, SPEI; Vicente-Serrano et al. 2010) a partir de series temporales descargadas de la base de datos global (<http://sac.csic.es/spei/database.html>) para cada uno de los años de incendio. El SPEI es un índice de sequía que combina datos de precipitación y evapotranspiración potencial, en referencia a valores de precipitación acumulada en los meses anteriores. Se utilizó el índice calculado para períodos de 3 meses (SPEI3) en estos análisis.

Se ajustaron modelos simples y con efectos aditivos e interacciones, incluyendo todas las combinaciones posibles de factores no correlacionados (testado mediante análisis de correlación de Spearman y pruebas de χ^2 para variables continuas y categóricas, respectivamente, con un $\alpha = 0,05$); cada variable y cada interacción se asocia con una predicción (Tabla 3.2) que se contrastó por medio de la significancia del término en los modelos. La significancia de cada factor fijo se evaluó mediante análisis de la varianza o tests de razón de verosimilitud (ANOVA o Likelihood Ratio test, LR test) en modelos binomiales y multinomiales, respectivamente, y este último se utilizó para estimar la

significancia de los factores de efecto aleatorio. El ajuste de los modelos se analizó mediante pruebas de LR y coeficientes R^2 , del tipo R^2 marginal y condicional para los modelos binomiales mixtos y R^2 de McFadden en el caso de los modelos multinomiales. La capacidad predictiva se examinó a través del área bajo la curva característica operador-receptor (AUC; Hosmer et al. 2013) calculada mediante un método de validación cruzada del tipo “leave-one-out”. La selección de este método se sustentó en su capacidad de maximizar el tamaño muestral, que resulta relevante para la evaluación de modelos ajustados sobre un bajo número de observaciones, como es el caso de los análisis a nivel de rodal. El AUC sintetiza la capacidad de discriminación de un clasificador, cuyos valores pueden interpretarse como indicadores de una capacidad sobresaliente (1), excelente (0,90), aceptable (0,80), pobre (0,70) o nula (0,50) según Hosmer et al. (2013). Se corroboraron los siguientes cumplimientos de supuestos para todos los modelos ajustados: ausencia de colinearidad entre factores, independencia, distribución y homocedasticidad de residuos e independencia de alternativas irrelevantes. Todos los análisis se realizaron en R (R Core Team 2020), utilizando las librerías *glmmTMB* (Brooks et al. 2017) y *mlogit* (Croissant 2020) para los modelos binomiales y multinomiales, respectivamente. Finalmente, las probabilidades predichas por los modelos más precisos en términos de AUC fueron graficadas para visualizar el efecto de las variables en cada escala.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Escala de árbol

La conectividad de copa y el tamaño del ejemplar, en interacción con la especie, fueron las variables más relevantes en la predicción de la probabilidad de muerte a nivel individuo (Tabla 3.3). Como se esperaba, los controles *bottom-up* y *top-down* también cumplieron un rol destacado: tanto la severidad de quema a nivel parcela como el sitio y el año de incendio tuvieron un efecto estadísticamente significativo, pero no se detectaron interacciones significativas entre la severidad y otras variables. La probabilidad de muerte por incendio se redujo al aumentar el diámetro en individuos de *A. araucana* y la tendencia opuesta se observó en el caso de *N. pumilio*, que presentó valores máximos de mortalidad en individuos de mayor tamaño (Fig. 3.2b). Independientemente de la especie, los árboles fueron menos propensos a morir cuando sus copas se estaban más conectadas (Fig. 3.2a), mientras que hubo un destacado efecto de la severidad de quema (Fig. 3.2c). Todos los modelos fueron estadísticamente significativos y presentaron una capacidad de clasificación entre aceptable y excelente (0,87-0,88; Tabla 3.3), con excepción de los modelos simples que tuvieron menor poder de clasificación (0,71-0,84; Anexo II).

Tabla 3.3 Modelos predictores de mortalidad (escala de árbol), severidad (escala de rodal) y severidad alta (escala de incendio), con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), coeficiente de determinación (R^2) y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva. Factores significativos estadísticamente ($p < 0.05$) se identifican en negrita.

<i>ÁRBOL*</i>		logit M/V ~ ...	LR test (<i>p</i>)	R^2_m/R^2_c	AUC
Modelo aditivo	M1	DAP + CC + SP + SEV + A + SITIO <i><0,001 <0,001 0,12 <0,001 <0,001 0,018</i>	<0,001	0,44/0,61	0,87
Modelo con interacciones	M2	DAP*SP + DAP + CC + SP + SEV + A + SITIO <i><0,001 <0,001 <0,001 0,27 <0,001 <0,001 0,018</i>	<0,001	0,52/0,65	0,88
<i>RODAL**</i>		logit M/A logit M/B ~ ...	LR test (<i>p</i>)	R^2 McFadden	AUC
Modelo aditivo	M1	AB + ABaa + CCr + MCC + CV <i>0,69 0,31 0,03 0,13 0,03</i>	0,016	0,35	0,61
Modelo con interacciones	M2	AB*mCC + AB + Daa + CCr + mCC + CV <i>0,01 0,02 0,09 0,05 0,01 0,05</i>	0,003	0,49	0,67
<i>INCENDIO***</i>		logit A/B ~ ...	LR test (<i>p</i>)	R^2_m/R^2_c	AUC
Modelo aditivo	M1	TPI + SLP + FAhl + FArad + TV + A <i><0,001 0,03 0,01 0,01 <0,001 <0,001</i>	<0,001	0,50/0,65	0,81
Modelo con interacciones	M2	TRI*FAhl + TPI + ELV + TRI + FAhl + FArad + TV + A <i>0,01 <0,001 0,01 0,88 <0,001 <0,001 <0,001 <0,001</i>	<0,001	0,49/0,65	0,81

* Escala de árbol: M/V, probabilidad de muerto/probabilidad de vivo

** Escala de rodal: M/A, probabilidad de severidad moderada/probabilidad de severidad alta; M/B, probabilidad de severidad moderada/probabilidad de severidad baja

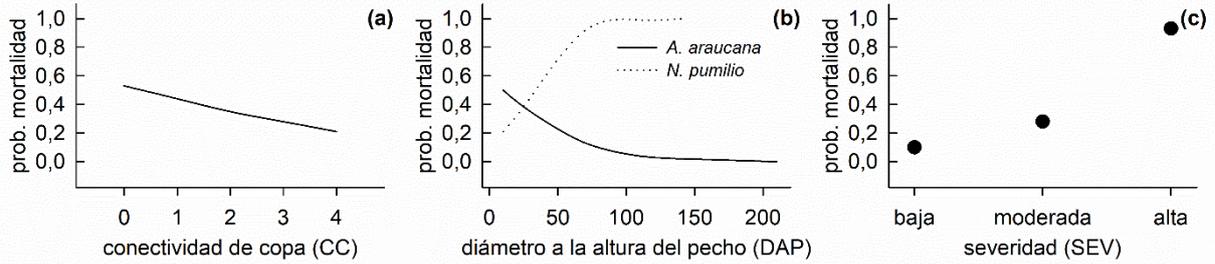
*** Escala de incendio: A/B, probabilidad de severidad alta/probabilidad de severidad baja

R^2 : R^2 marginal/ R^2 condicional para modelos binomiales con efectos aleatorios; R^2 de McFadden para modelos multinomiales

Variables: diámetro a 1,3 m (DAP), conectividad de copa (CC), especie (SP), severidad (SEV), área basal (AB, m²/ha), área basal de *A. araucana* (ABaa, %), densidad de *A. araucana* (Daa), conectividad horizontal media (CCr), conectividad horizontal máxima (MCC), conectividad horizontal mínima (mCC), conectividad vertical (CV), Índice de Posición Topográfica (TPI), pendiente (SLP), elevación (ELV), Índice de Rugosidad Topográfica (TRI), exposición plegada en eje NO-SE (FAhl), exposición plegada en eje N-S (Farad), tipo de vegetación (TV), año (A), sitio (SITIO)

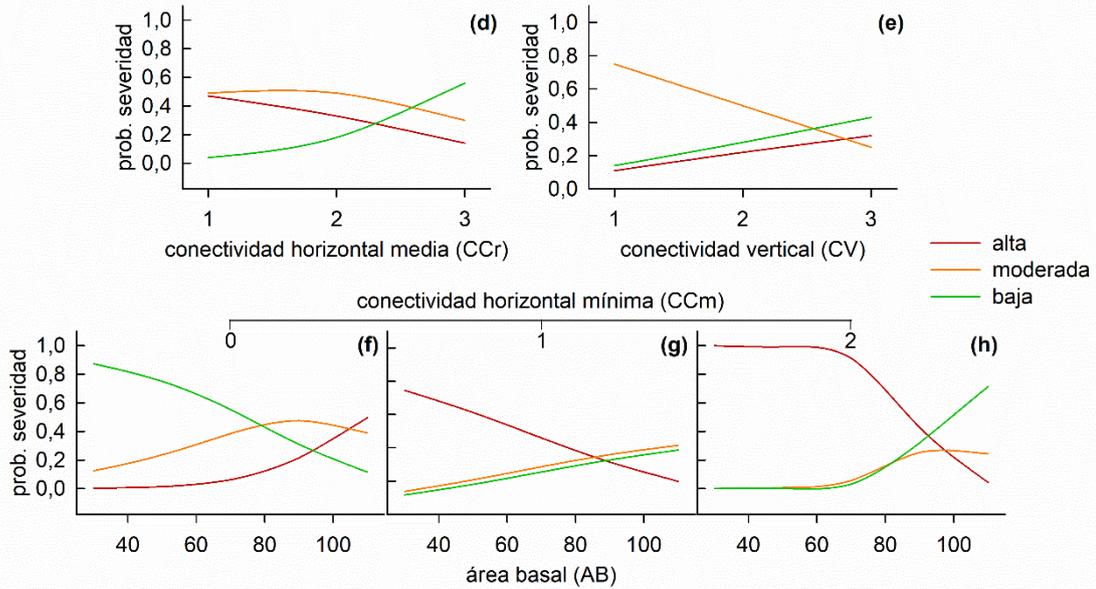
ÁRBOL

M2



RODAL

M2



INCENDIO

M2

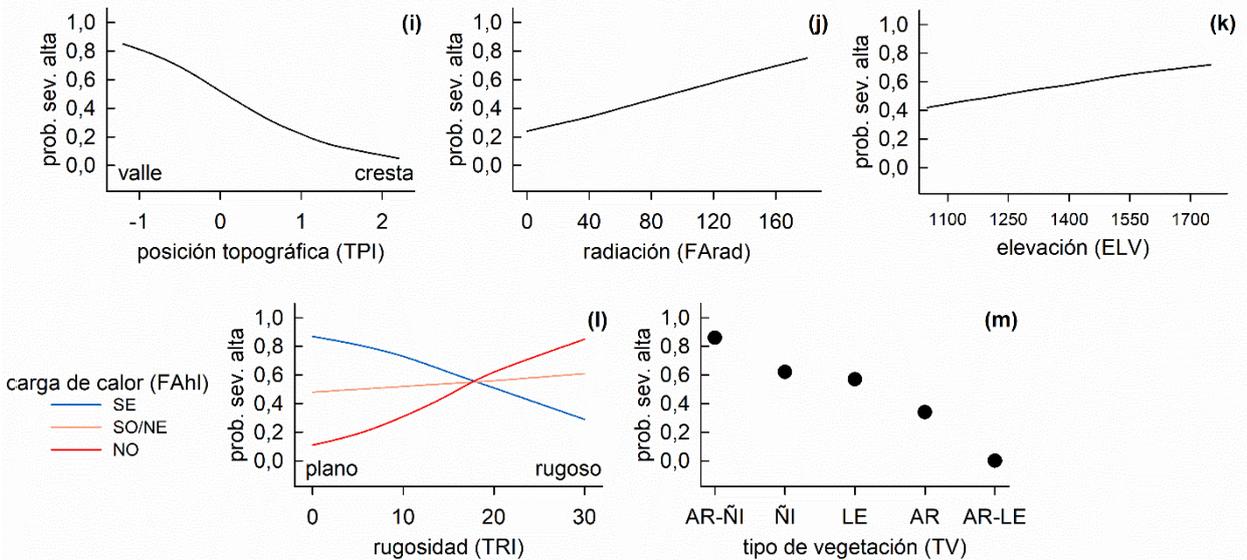


Figura 3.2 Predicciones de los modelos con mayor precisión a escala de árbol (a-c), rodal (d-h) e incendio (l-m). A escala de incendio, los tipos de vegetación son: rodal mixto *A. araucana* – *N. antarctica* (AR-ÑI), matorral de *N. antarctica* (ÑI), bosque puro de *N. pumilio* (LE), bosque puro de *A. araucana* (AR) y bosque mixto de *A. araucana* - *N. pumilio* (AR-LE). Falta definir la escala de carga de calor: SE, SO/SE y NO.

3.3.2 Escala de rodal

La mayoría de los modelos no fueron estadísticamente significativos ($p < 0,05$) a escala de rodal (Anexo III) y todos presentaron una pobre a nula capacidad de discriminación (nunca superior a 0,70). Sin embargo, la conectividad del dosel pareció tener un efecto destacado sobre la severidad al combinarse con la ocupación del rodal, sin detectarse efecto significativo de la composición (Tabla 3.3). Los rodales con dosel más conectado horizontalmente presentaron mayor probabilidad de quemarse con severidad baja, mientras que aquellos con baja conectividad fueron más propensos a la severidad moderada o alta (Fig. 3.2d). En situaciones de mayor conectividad vertical la severidad tendió a ser moderada (Fig. 3.2e). Adicionalmente, los rodales con presencia de árboles aislados (conectividad horizontal mínima igual a cero) tendieron a quemarse con mayor severidad en rodales con mayor ocupación, mientras que la tendencia opuesta ocurrió cuando el dosel estaba más conectado (Fig. 3.2f-h).

3.3.3 Escala de incendio

A escala de incendio, la posición topográfica y la vegetación determinaron la severidad de quema, junto con la carga de calor y radiación en interacción con la rugosidad (Tabla 3.3). Todos los modelos fueron estadísticamente significativos y produjeron clasificaciones aceptables (0,79-0,81), con excepción de los modelos simples que tuvieron menor poder de clasificación (0,74-0,78; Anexo IV). La severidad de quema alta fue más probable en valles (i.e. TPI<1), en áreas donde la radiación fue mayor, en áreas rugosas con alta carga de calor (exposición NO) y en áreas planas con baja carga de calor (exposición SE; Fig. 3.2i-l). El bosque mixto *A. araucana* – *N. antarctica*, seguido por los matorrales de *N. antarctica*, fue el más propenso a quemarse con severidad alta, mientras que los bosques mixtos de *A. araucana* – *N. pumilio* fueron los menos propensos (Fig. 3.2c). El clima y las condiciones meteorológicas también ejercieron un control destacado sobre la severidad de quema (el año de incendio representó el 10% del R^2 ; Tabla 3.3) que, en cierta proporción, puede ser explicado por las diferencias en el balance hídrico entre los años en que ocurrieron los incendios: el evento de 1978 ocurrió luego de un período con valores de SPEI3 ligeramente superiores a la media, el incendio de 2009 se propagó al final de un período de 5 meses de sequía y los incendios de 2014 se iniciaron en un mes de diciembre (2013) muy seco (Fig. 3.3).

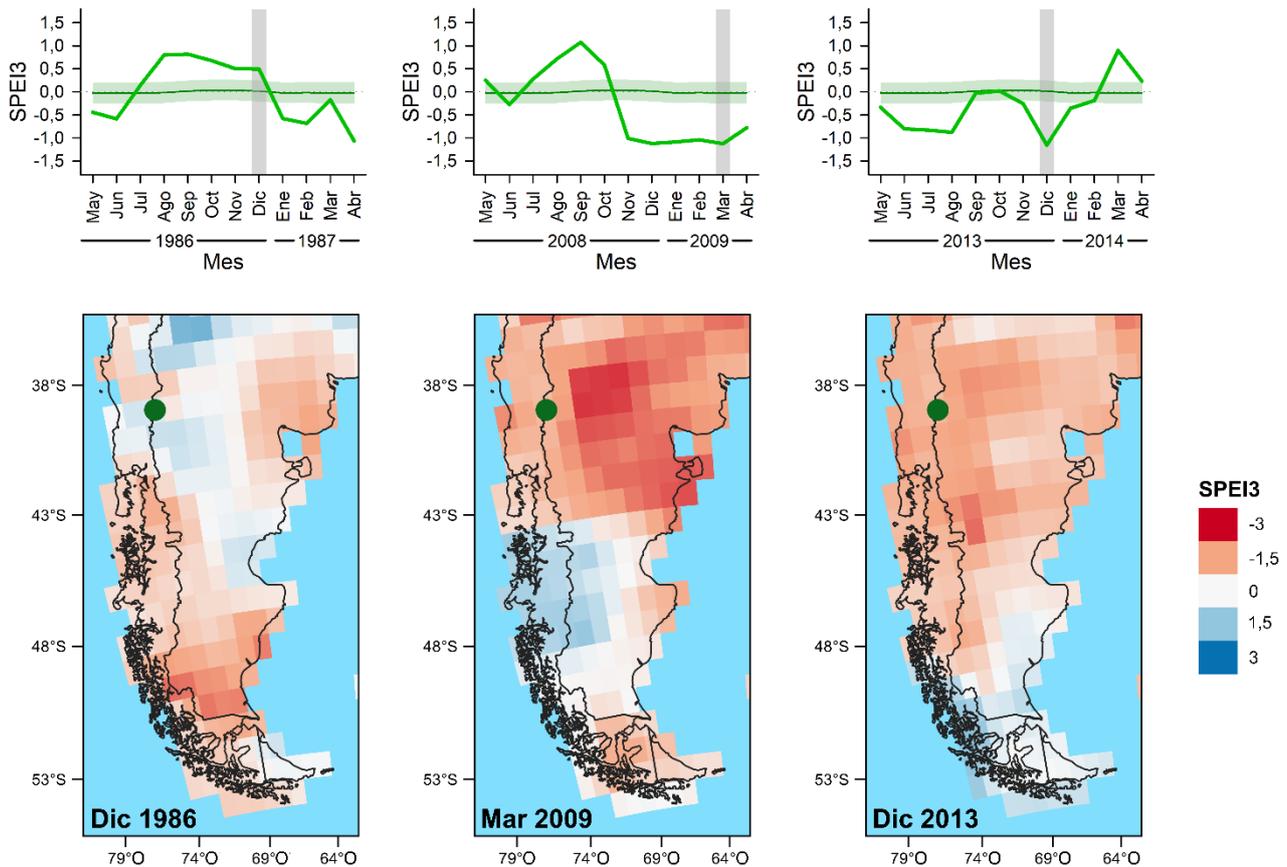


Figura 3.3 Series temporales de SPEI3 (mayo a abril) para cada temporada de incendios (1987, 2009 y 2014, de izquierda a derecha en los paneles superiores). En los paneles inferiores, valores grillados de SPEI3 correspondientes al mes de ocurrencia de los incendios (diciembre de 1986, marzo de 2009 y diciembre de 2013, de izquierda a derecha). Los colores rojo y azul representan sequías y períodos húmedos, respectivamente. El punto verde indica la ubicación del área de estudio. Las barras grises en los paneles superiores señalan el mes de inicio de los incendios.

3.4 DISCUSIÓN

Este estudio sobre los factores determinantes de la severidad de quema en cuatro incendios de gran extensión en bosques dominados por *A. araucana* reveló la existencia de influencias significativas a escalas de árbol, rodal e incendio. La severidad expresada como probabilidad de mortalidad de individuos estuvo influenciada por el tamaño del árbol y la conectividad de su copa. A escala de rodal, la conectividad del dosel y la ocupación tuvieron una influencia moderada sobre la severidad de quema. A escala de incendio, el tipo de vegetación y los factores topográficos controlaron significativamente la severidad de los incendios estudiados.

3.4.1 Escala de árbol

Se encontró que los individuos más pequeños de *A. araucana* y con copas menos conectadas fueron más propensos a morir por causa de incendios en comparación con individuos agrupados. El efecto del tamaño fue opuesto para *N. pumilio*, cuyos individuos de mayor tamaño fueron más susceptibles a morir tras incendios que los de menor tamaño. El efecto del tamaño del individuo sobre la mortalidad ha sido identificado en árboles creciendo en bosques templados y tropicales (Brando et al. 2012; Belote et al. 2015). La mayor susceptibilidad de los árboles más pequeños se ha asociado con la menor altura de las copas, que facilita que sean alcanzadas por las llamas, y con el menor diámetro de los fustes, que son más fácilmente dañados por el calor debido al menor espesor de su corteza. También hubo un destacado efecto de la severidad de quema en el rodal, que era esperable al considerar que la misma resume información de proporción de individuos muertos y biomasa consumida. Belote et al. (2015) encontraron que la supervivencia de individuos era controlada por el efecto combinado de la especie, el tamaño y la severidad de quema. En el caso de *A. araucana*, los resultados son consistentes con su identificación como especie resistente al fuego. Su corteza gruesa y corchosa se incrementa gradualmente a medida que el árbol crece, protegiendo el cambium de las altas temperaturas que ocurren durante un incendio, al tiempo que la base de la copa se eleva por auto-poda o caída natural de las ramas basales (Grosfeld et al. 1999).

En contraste, los resultados sugieren una mayor susceptibilidad de los árboles de mayor tamaño en el caso de *N. pumilio* lo cual resultó inesperado. Se ha reportado una disminución en el riesgo de ignición del dosel de esta especie a medida que los individuos alcanzan una altura tal que se interrumpe la continuidad vertical de los combustibles (Paritsis et al. 2015). Los resultados aquí presentados pueden estar influenciados por la ausencia de observaciones en rodales puros de esta especie de modo que factores no considerados en este estudio relativos al entorno (tamaño y distribución de árboles vecinos) podrían explicar esta tendencia contradictoria. Sin embargo, es posible que los individuos más grandes de *N. pumilio* se encontraran en proceso de decaimiento debido al efecto de las sequías severas que han estado provocando mortalidad en bosques de esta especie, particularmente en sitios secos-mésicos (Rodríguez-Catón et al. 2019; Tarabini et al. 2021) lo que puede incrementar la mortalidad durante o luego de un incendio.

Considerando el conocido efecto de la continuidad de combustibles sobre la propagación del fuego, se esperaba que los individuos con copas más conectadas fuesen más propensos a morir debido a una mayor probabilidad de propagar incendios de copa. Sin embargo, los resultados sugieren que la mayor conectividad de copa confiere a los individuos mayor resistencia al fuego en estos bosques,

posiblemente como consecuencia de una estructura de combustibles en el sotobosque más baja y rala, en combinación con condiciones microclimáticas más húmedas y frescas que reducen las condiciones de aridez en los parches con copas más interconectadas (Paritsis et al. 2015). El efecto significativo del año de incendio sugiere un control *top-down* sobre la mortalidad ejercido por las condiciones climáticas estacionales y la meteorología durante el incendio, mientras que la influencia del sitio posiblemente refleje condicionantes asociados al clima, la topografía y la vegetación.

3.4.2 Escala de rodal

La conectividad de copa emergió como control de la severidad de quema a escala de rodal, junto con el área basal total, aunque con una capacidad explicativa reducida, y no se encontró efecto significativo de la composición (proporción de *A. araucana* en términos de densidad o área basal) sobre la severidad. La menor mortalidad de los individuos agrupados se tradujo en una mayor probabilidad de quema con severidad baja en rodales con dosel más conectado y prevalencia de la severidad alta en áreas con mayor proporción de individuos dispersos. Considerando que la continuidad de combustibles influye sobre el comportamiento del fuego, en parte al mediar la transición entre los incendios de superficie y de copa (Van Wagner 1977; Alvarez et al. 2013), estos resultados sugieren que una menor disponibilidad y continuidad de combustible en otro estrato, como el sotobosque, podría limitar la propagación del fuego en rodales con canopeos más conectados.

Sin embargo, la presencia o ausencia de árboles aislados determinó distinta severidad cuando se consideró la ocupación: rodales menos ocupados con árboles agrupados se quemaron con mayor severidad que aquellos con individuos aislados, mientras que lo opuesto ocurrió en rodales con mayor ocupación. Esta tendencia opuesta podría estar asociada al efecto de distintos factores limitantes de la carga de combustibles: en rodales con árboles aislados, una menor área basal podría indicar una menor disponibilidad de recursos, menor desarrollo del sotobosque y carga de combustibles y, en consecuencia, menor severidad de quema (rodales con individuos dispersos de *A. araucana*); en estructuras con dosel continuo el área basal podría reflejar distinto nivel de ocupación, donde rodales más densos o con árboles más grandes tienen menor desarrollo del sotobosque, menor carga de combustible y, por lo tanto, menor severidad de quema. La probabilidad de una relación inversa entre la cobertura de copa y la altura y abundancia de combustibles en el sotobosque podría explicar estos resultados: basándose en la descripción de las parcelas, el componente del sotobosque que sustentaría esta explicación es la presencia de la bambúsea *C. culeou*, que provee combustible muy inflamable más abundante en rodales donde el dosel no es demasiado denso en términos de individuos arbóreos

(Veblen et al. 1996). Otros investigadores han reportado ausencia de relación o asociación positiva de la densidad de individuos con la reducción de la mortalidad (Belote et al. 2015).

Por su parte, la baja conectividad vertical (dosel elevado y poco profundo) pareció determinar una mayor probabilidad de ocurrencia de incendios de severidad moderada, mientras que no se encontró tendencia asociada a doseles con alta conectividad vertical. Estos resultados difieren de lo esperado, siendo conocido el efecto de una alta continuidad vertical de combustibles sobre la ocurrencia de incendios más severos (Lecina-Díaz et al. 2014; Fernández-Guisuraga et al. 2021). Esta contradicción podría deberse en parte a condiciones de micrositio menos propensas a la ignición, análogamente a lo discutido sobre la conectividad horizontal. También contrariamente a las predicciones, la composición (dominancia de *A. araucana*) no tuvo un efecto estadísticamente significativo sobre la severidad a escala de rodal. Sin embargo, es posible que el reducido número de observaciones o algún grado de correlación espacial hayan restringido la capacidad de los modelos de capturar influencias significativas de las variables. Asimismo, la pérdida de evidencia física en áreas con incendios superpuestos puede haber encubierto el efecto de la estructura sobre la severidad de quema, al originar el primer disturbio un cambio en la estructura inicial, especialmente en lo respectivo a la densidad de individuos. Sin embargo, las dificultades en la determinación de la importancia de variables predictivas no son anómalas, especialmente si se modifican en función de la severidad o el contexto climático (Povak et al. 2020).

3.4.3 Escala de incendio

Similarmente a los resultados observados en este capítulo, la mayoría de los estudios identifican a la topografía y la vegetación como los principales factores que determinan la severidad de quema, con variaciones en la importancia relativa de los efectos (Bradstock et al. 2010; Harris & Taylor 2015; Parks et al. 2018a). Estas variables controlaron fuertemente la heterogeneidad del impacto de los incendios dentro del área quemada, en combinación con la influencia de los controles *top-down* ejercidos por las condiciones climáticas y meteorológicas en las que acontecieron los eventos. La ocurrencia de severidad de quema alta fue más probable en áreas más expuestas a la radiación solar, localizadas en elevaciones mayores (correlacionadas positivamente con pendientes más fuertes), con exposición norte, en laderas rugosas con exposición norte (mayor carga de calor) o más homogéneas con exposición sur (menor calor) y en valles. La mayor severidad en laderas más expuestas a la radiación se explica por su efecto potenciador de la desecación de combustibles, mientras que la pendiente puede facilitar la propagación del fuego. El efecto diferencial de la rugosidad puede deberse a la generación de condiciones de mayor o menor demanda hídrica en superficies rugosas según se

encuentren más o menos expuestas al calentamiento (carga de calor), como consecuencia de un efecto contrastante de la limitación al movimiento de aire (capa límite). Las influencias de la topografía sobre la severidad de quema han sido extensamente investigadas y se ha establecido un consenso sobre el efecto de rasgos tales como la exposición y la carga de calor, mientras que otras dependen del sistema en estudio (e.g. posición topográfica, elevación, pendiente; Carlson et al. 2011; Cansler & McKenzie 2014; Clarke et al. 2014; Holsinger et al. 2016). Los resultados de este trabajo coinciden en señalarlo específico de ciertas influencias, como es el caso de la mayor severidad en los valles que se debe en este caso a que esas posiciones son ocupadas por *N. antarctica* en estos sitios.

El tipo de vegetación también influye en la severidad de quema: los rodales mixtos de *N. antarctica* - *A. araucana* presentaron la mayor probabilidad de quemarse con mayor severidad, seguidos de los matorrales de *N. antarctica*, mientras que bosques de *A. araucana* - *N. pumilio* tendieron a quemarse con severidad baja, seguidos por los rodales puros de *A. araucana*. Estos resultados son consistentes con el modelo propuesto para vegetación similar de la región Andino Patagónica, en el que no se incluyó a esta conífera resistente al fuego y que señaló la menor probabilidad de propagación del fuego en bosques que en matorrales de *N. antarctica* (Mermoz et al. 2005; Kitzberger et al. 2012; Tiribelli et al. 2018). La elevada susceptibilidad de los rodales mixtos de *A. araucana* - *N. antarctica* refuerza la idea que, una vez que el bosque se quema y los arbustos se establecen, la mayor inflamabilidad promueve la persistencia del matorral (Tiribelli et al. 2018; Landesmann et al. 2020). Estos resultados concuerdan con antecedentes que resaltan la fuerte influencia de la recurrencia de incendios, positiva o negativa según el tipo de vegetación, y los rasgos de resistencia al fuego sobre la severidad de quema en bosques templados (e.g., Harvey et al. 2016; Tepley et al. 2018; Furlaud et al. 2021; Cansler et al. 2022).

Los controles *top-down*, evaluados indirectamente mediante la inclusión del año de incendio como factor de efecto variable en los modelos, consideran las condiciones climáticas del año de ocurrencia del evento expresadas como balance hídrico. Entre los eventos estudiados, el incendio con severidad más heterogénea (1987) ocurrió a inicios de un verano en una temporada con relativamente alta disponibilidad de agua cuantificada a través del índice de sequía SPEI. En contraste, los dos eventos más severos (2014) se propagaron durante el mes más cálido en asociación con una sequía severa. Los dos incendios superpuestos que quemaron la zona cercana al lago Ñorquinco tuvieron patrones contrastantes de severidad: el área quemada con mayor severidad en 2014 (en coincidencia con una sequía más intensa) fue más extensa que la del evento anterior (1987), que se desarrolló en condiciones climáticas menos extremas (Fig. 3.1). Esto podría indicar que la ocurrencia de condiciones meteorológicas extremas (i.e. sequía) disminuye la influencia de los factores de control local sobre la

severidad de incendios, coincidiendo con otras investigaciones (Bradstock et al. 2010; Dillon et al. 2011; Birch et al. 2015; Fang et al. 2015; Povak et al. 2020). No obstante, también es posible que la mayor severidad en 2014 haya sido consecuencia de un mecanismo de retroalimentación inducido por el incendio anterior, análogamente a lo descrito para bosques rebrotantes de *Eucalyptus* en el sudeste australiano (Collins et al. 2021). La presencia de matorrales altamente inflamables de *N. antarctica* dentro del área quemada es consistente con esta interpretación (Mermoz et al. 2005).

3.5 CONCLUSIONES

En síntesis, estos resultados sugieren que la severidad de quema en bosques dominados por *A. araucana* es controlada por características de los individuos que determinan su mortalidad a pequeña escala y por el tipo de vegetación y factores topográficos a escala de incendio. La conectividad del dosel, el tamaño de los árboles y la especie resultaron fuertes predictores de la probabilidad de muerte como consecuencia de incendios. Los factores determinantes de la mortalidad individual emergieron como determinantes de la severidad de quema a escala de rodal, pero con bajo poder predictivo debido a la ausencia de datos cuantitativos sobre los combustibles del sotobosque. Estos factores individuales y de rodal, en combinación con rasgos del terreno, moldean la severidad de quema en el paisaje junto con las condiciones climáticas y meteorológicas. En general, esta investigación destaca la importancia de considerar factores que operan a distintas escalas en el control de la severidad de quema, emergiendo desde la escala de individuo bajo la influencia de las condiciones climáticas y meteorológicas. Además, estos resultados son consistentes con las proyecciones para los bosques Andino Patagónicos de mayor susceptibilidad a quemarse y su posterior reemplazo por una vegetación pirófila en el contexto de calentamiento global, que conduciría ulteriormente a una mayor prevalencia de incendios más severos en el futuro. Futuros estudios deberían evaluar la influencia de los legados y la recuperación post-incendio sobre la resiliencia de estos bosques en el contexto de regímenes de incendio modificados.

CAPÍTULO 4

Crecimiento post-incendio de individuos de *Araucaria araucana* en un gradiente de severidad

4.1 INTRODUCCIÓN

El crecimiento es un proceso fundamental del componente arbóreo de los bosques que puede reflejar el impacto de los incendios y, recíprocamente, influir en su recurrencia, al intervenir en la acumulación de combustibles. La respuesta post-incendio representa una medida de la resiliencia del ecosistema, entendida como su capacidad de retornar a los niveles de funcionalidad previos al disturbio (Folke et al. 2004). Esta respuesta depende del balance entre los impactos del disturbio sobre el individuo y su entorno (Lloret et al. 2011; Rozas et al. 2011). Los efectos directos sobre los individuos sobrevivientes abarcan pérdida de biomasa y muerte de tejidos, con la consecuente disminución de la capacidad fotosintética y de absorción de agua y nutrientes. En el entorno ocurre una reducción de la competencia desencadenada por la mortalidad sincrónica producida por el disturbio y un aumento en la disponibilidad de recursos en el corto plazo asociada al efecto del fuego en el suelo, combinado con cambios en la fertilidad y la diversidad y abundancia de microorganismos (Certini 2005). Según el caso, pueden acontecer tanto reducciones como liberaciones en el crecimiento radial post-incendio (Mutch & Swetnam 1995; Py et al. 2006; Murphy et al. 2010). Además, estas respuestas pueden variar en el tiempo, en función del plazo necesario para que los individuos recuperen su capacidad fotosintética o generen nuevas estructuras para captar los recursos liberados por la reducción de competencia (Blanck et al. 2013; Valor et al. 2013).

Dado que la mortalidad varía en función de la severidad, es esperable encontrar un efecto diferencial sobre el crecimiento radial post-incendio. Existen antecedentes reportando respuestas diversas de las plantas, que incluyen reducciones en el crecimiento proporcionales a la severidad, liberaciones en situaciones de severidad moderada y efecto neutro o negativo en incendios de superficie o de copa, respectivamente, en distintos ecosistemas propensos a este tipo de disturbio y habitados por especies resistentes al fuego (Keyser et al. 2010; Rozas et al. 2011; Johnston et al. 2019). La altura de carbonización del fuste suele utilizarse también como indicador de la severidad, reflejando las condiciones del entorno más inmediato (Valor et al. 2013), o como proxy del daño en el cámbium, explicando gran parte de la variabilidad en el crecimiento post-fuego (Espinosa et al. 2021). Sin embargo, en especies con corteza gruesa la altura de carbonizado no necesariamente implica daño en los meristemas o los tejidos conductores, pero puede asociarse a la inflamabilidad del tejido, el tiempo

de residencia de las llamas y, por asociación, al efecto en el microsítio en relación al suelo y el sotobosque (Bravo et al. 2014). En el caso de *A. araucana*, la altura de las cicatrices puede variar entre valores de 1 y 4 metros (Mundo 2011) mientras que la altura de carbonizado puede abarcar la totalidad del fuste en individuos sobrevivientes al incendio (obs. pers.). Una estimación directa del daño sobre la capacidad fotosintética del individuo se obtiene evaluando la proporción de copa quemada, que ha demostrado relación con el tipo y magnitud de respuesta (Pearson et al. 1972; Peterson et al. 1991; McInnis et al. 2004). A mayor reducción de área foliar, mayor es la inversión del individuo en regenerar esas estructuras y, por consiguiente, menor cantidad de fotoasimilados quedan disponibles para ser destinados al crecimiento en altura y diámetro. Considerando que el crecimiento radial post-incendio es consecuencia de los efectos sobre el individuo y el entorno, la evaluación conjunta de ambos factores resulta necesaria para explicar la variabilidad en la respuesta (Valor et al. 2018; Johnston et al. 2019).

Complementariamente a los efectos del incendio, ha de considerarse que el crecimiento es un proceso complejo que es influenciado por diversos aspectos tanto del individuo como del sitio, además de las condiciones ambientales del año en cuestión. Uno de los factores frecuentemente incluidos en los análisis es el tamaño del individuo, principalmente asociado a una distinta presión de competencia que determina que se observen mayores liberaciones en árboles de menor tamaño, como respuesta la reducción de la competencia (Valor et al. 2013; Johnston et al. 2019). Sin embargo, también suele reconocerse la relevancia de variables tales como el crecimiento previo, la productividad del sitio, las condiciones climáticas en el período post-incendio y la resistencia al fuego de la especie (Feller et al. 2011; Valor et al. 2013; Resco de Dios 2016).

A. araucana es considerada una especie resistente y adaptada al fuego, debido a su gruesa corteza, sus yemas terminales protegidas y su copa elevada, que tiende a sobrevivir a incendios de superficie (Veblen et al. 1995). A su vez, esta especie tiene una gran capacidad de rebrote, siendo frecuente encontrar este tipo de estrategia en individuos quemados (Fuentes-Ramírez et al. 2019). Las especies rebrotantes suelen considerarse más resilientes que las especies que se reproducen por semillas, dado que pueden recuperar su canopy más rápidamente, a partir de su sistema de raíces remanente (Clarke et al. 2013), pero su crecimiento depende de las reservas acumuladas en tejidos o de la fotosíntesis que acontece en las hojas no dañadas. Por lo tanto, es esperable que distintas especies rebrotantes tengan diferente umbral de daño a partir del cual haya disminución en el crecimiento radial y aunque también puede no ocurrir la formación de nuevas células xilemáticas secundarias en años posteriores al incendio, en tanto el individuo invierta sus recursos en regenerar su capacidad fotosintética (Mutch & Swetnam 1995). Además, esta capacidad de respuesta puede variar de acuerdo a diversos factores,

como el estado de desarrollo del individuo, que en *A. araucana* determina la elevación de la copa respecto del suelo (Grosfeld et al. 1999) o su posición sociológica, asociada a distinta situación de competencia. Burns (1993) y González et al. (2005) asociaron fechas de liberaciones en el crecimiento con ocurrencia de incendios en bosques mixtos de *A. araucana* – *N. antarctica* y *A. araucana* – *N. pumilio*. Mundo (2011) encontró liberaciones en individuos de *A. araucana* asociadas a fechas de incendio reconstruidas a partir de cicatrices de árboles vecinos, lo cual indica una respuesta positiva ante eventos de moderada a alta severidad. Por otra parte, se observaron hasta ocho anillos ausentes en series de ancho de anillo procedentes de individuos adultos de *A. araucana* que sobrevivieron al incendio del año 1943 que afectó el Cerro Crucero en proximidades al lago Moquehue, provincia del Neuquén (Mundo com. pers.). Sin embargo, no se cuenta con una descripción detallada de la resiliencia de la especie ni sobre umbrales de daño y/o severidades que determinen reducciones en el crecimiento radial, de utilidad para evaluar la susceptibilidad de la especie en un contexto de posible conversión de bosques, ocasionado por cambios en los regímenes de incendios, y/o ante condiciones climáticas que sobrepasen la resiliencia de los sistemas (Coop et al. 2020).

El objetivo de este capítulo fue evaluar el crecimiento radial post-incendio en individuos de *Araucaria araucana* en función del daño de copa y la severidad de quema en el rodal, estimada a nivel parcela. Se postula que la mayor proporción de copa quemada se asociará con menores crecimientos radiales, incluso ausencia de anillos de crecimiento, y que el potencial de liberaciones será mayor a medida que aumente la severidad, por efecto de la reducción de la competencia. Específicamente, este capítulo propone (i) determinar la influencia de la severidad de quema en parcela y el daño de copa en el crecimiento radial, (ii) evaluar la resiliencia en situaciones de distinta combinación de severidad y daño de copa, y (iii) determinar el efecto de factores intrínsecos y extrínsecos en el tipo de respuesta del crecimiento post-incendio.

4.2 METODOLOGÍA

4.2.1 Muestreo

El relevamiento se realizó en febrero de 2019, en áreas quemadas durante el verano 2013-2014 en las zonas aledañas a los lagos Ñorquinco y Rucachoroi. Se propuso obtener tarugos de madera de al menos diez individuos de *A. araucana* por cada combinación de severidad de quema (alta, moderada, baja) y daño de copa (<30%, 30-60% y > 60% de copa quemada) y en una situación testigo o control no quemado en cada sitio.

En base a los mapas de severidad de quema generados en el Capítulo 2, se distribuyeron aleatoriamente tres parcelas en cada nivel de severidad (alta, moderada y baja), excluyendo el área superpuesta con el incendio de 1987 para evitar el efecto combinado de dos eventos. Durante el relevamiento en terreno se corroboró la severidad de quema mediante el índice mCBI (ver sección 2.2.3, en el Capítulo 2) y, en caso necesario, se re-localizó la parcela en un área correspondiente a la severidad objetivo. Estas parcelas son un subgrupo de las relevadas para los objetivos del Capítulo 3. El muestreo se realizó en parcelas circulares de número fijo de 30 árboles y radio variable, entre 8 y 20 m, en las que se registró diámetro a 1,3 m de altura (DAP) y estado (vivo/muerto). Se consideraron árboles a aquellos individuos de especies leñosas con DAP a partir de 5 cm. En cada parcela se extrajeron dos tarugos de incremento de cada individuo vivo de *A. araucana* utilizando barrenos de Pressler o de incrementos de 5 mm de diámetro, a una altura de 1 m, evitando zonas con daño en corteza y procurando un distanciamiento de al menos 90° entre muestras. La obtención de tarugos se extendió a las inmediaciones de la parcela, siempre que se mantuviera la misma clase de severidad y estructura forestal, con el fin de maximizar el tamaño muestral. Para cada individuo muestreado se tomaron datos de porcentaje de copa quemada (CQ; estimado en clases de <30%, 30 a 60% y >60%), porcentaje de fuste quemado (FQ; estimado en clases análogas a CQ), DAP, posición sociológica (PS; dominante/codominante, intermedio, suprimido), tipo de copa (TC; cónica, intermedia, aparasolada) y número de competidores cercanos y lejanos (NCc y NCl: cantidad de copas de árboles en la proyección de una y dos veces el radio de copa, respectivamente; Fig. 4.1).

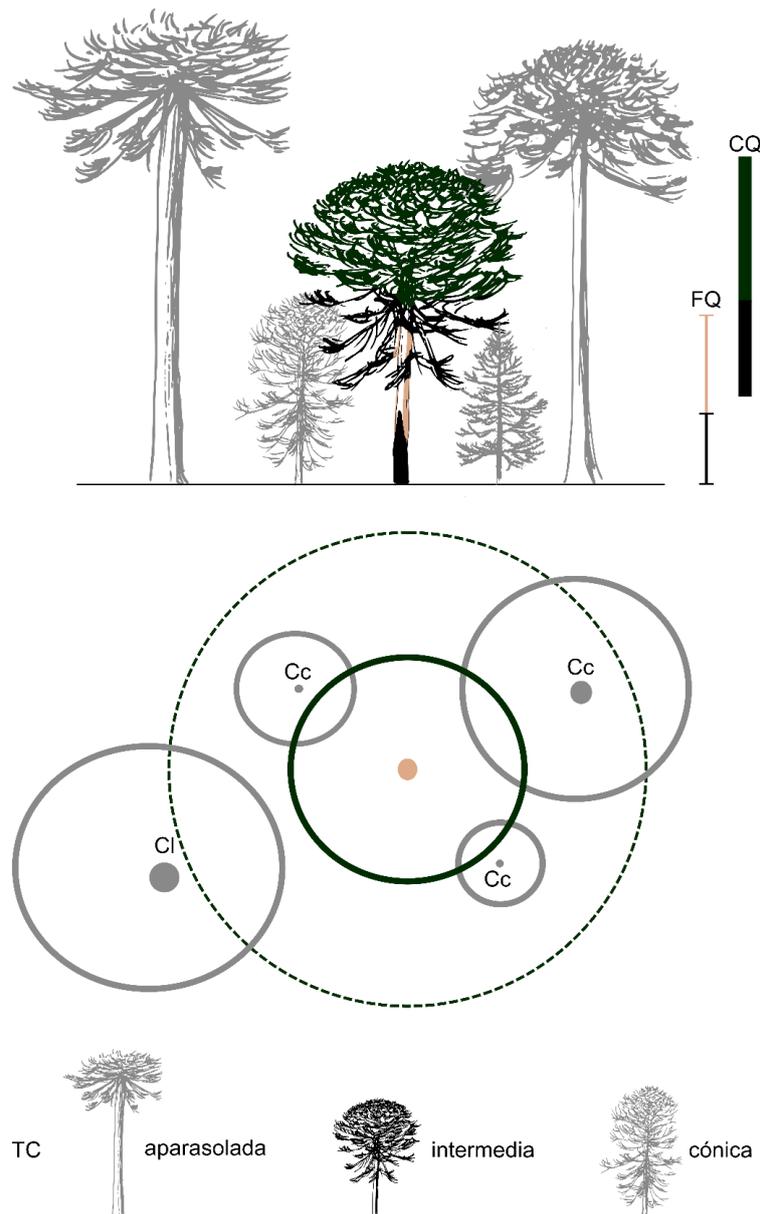


Figura 4.1 Esquema de relevamiento de variables en individuos barrenados. En colores, el árbol objetivo y en gris, los individuos del entorno. Los círculos representan la proyección de las copas, con sus respectivos fustes; el círculo de línea segmentada corresponde a la proyección del doble radio de la copa del árbol objetivo. Variables: porcentaje de copa quemada (CQ), volumen de copa quemada (negra) respecto del total; porcentaje de fuste quemado (FQ), altura de fuste quemado (negro), respecto de la altura total; tipo de copa (TC), aparasolada, intermedia o cónica si <30%, 30-60% o >60% de fuste con ramas, respectivamente; número de competidores cercanos y lejanos (NCc y NCI), individuos cuyas copas intersectan la del árbol objetivo (Cc) o la proyección de un área de dos veces su radio (CI).

Dada la escasa sobrevivencia y el alto nivel de daño a los individuos en situaciones de severidad alta, no se encontraron individuos con < 30% de copa quemada y sólo se encontraron siete árboles sobrevivientes en cada una de las restantes clases (Tabla 4.1). El muestreo dendrocronológico se

completó con barrenado de todos los individuos vivos en dos parcelas no afectadas por incendios, una en cada sitio, localizadas en las inmediaciones del área quemada, en rodales con estructura similar, registrándose únicamente el DAP, con el fin de contar con una referencia del crecimiento radial sin disturbio.

Tabla 4.1 Cantidad de individuos muestreados en cada combinación de severidad de quema y porcentaje de copa quemada y en parcelas testigo

Severidad de quema		Testigo	Copa quemada			Total
			<30%	30-60%	<60%	
Alta				7	7	14
Moderada			17	13	13	43
Baja			10	13	11	43
Testigo	Ñorquinco	19				19
	Rucachoroi	18				18
Total		37	27	33	31	128

4.2.2 Procesamiento dendrocronológico

Los tarugos fueron procesados siguiendo la metodología clásica propuesta por Stokes y Smiley (1968). En el campo, cada muestra se almacenó en un sorbete plástico, cerrado e identificado. En laboratorio, cada una de las 256 muestras fue montada sobre una regleta de madera acanalada utilizando cola vinílica y, una vez secas, fueron pulidas utilizando una lijadora orbital, con lijas al agua de granulometría creciente de 50 a 600, hasta obtener superficies lisas y sin imperfecciones.

Todas las muestras fueron fechadas bajo lupa estereoscópica (50X), asignándose los anillos al año de comienzo de la formación del leño de acuerdo con la convención de Schulman (1956) para el hemisferio sur. Se consideró *a priori* al último anillo completo como el correspondiente al año 2017 y se procedió al fechado y cofechado visual mediante aplicación del método de la lista (Yamaguchi 1991), registrando y comparando la ocurrencia de anillos angostos, para luego corregir el fechado de modo que exista sincronía entre ellos. Se utilizaron como referencia anillos marcadores de bajo crecimiento en las cronologías de ancho de anillo desarrolladas previamente en ambas cuencas por Mundo et al. (2012; sitios NOR y RUC), disponibles en el International Tree-Ring Data Bank del Programa de Paleoclimatología de la NOAA (<http://www.ncdc.noaa.gov/paleo/treering.html>). En el caso de encontrar que el fechado se encontraba desplazado, lo cual ocurrió cuando el crecimiento se detuvo o cesó luego del incendio, los años fueron reasignados cambiando, en algunos casos, el año del último anillo.

La medición de anillos se realizó en forma combinada, iniciando con una medición digital sobre imágenes de alta definición (3200 dpi) obtenidas con un escáner plano Epson Perfection V550 y complementando con mediciones en tableta Velmex UniSlide conectada a un contador digital Metronics Quick.Chek QC-10V con una precisión de 0,001 mm en los casos en que los anillos no pudiesen visualizarse correctamente en la imagen (e.g. grupos de anillos muy angostos y/o poco definidos). Las mediciones sobre imágenes se realizaron utilizando el software Cybis CooRecorder 7.8.1, tomando como referencia las cronologías de ancho de anillo de *A. araucana* desarrolladas para los sitios Ñorquinco y Rucachoroi por Mundo et al. (2012). La medición en este software es acompañada por una visualización superpuesta de las curvas de ancho de anillo de la muestra y de la cronología de referencia, junto con valores de correlación cada 10 años, lo cual permite una corroboración estadística del cofechado en tiempo real. Las cronologías se presentan tanto en valores raw como normalizados, aplicando el método de la proporción de los dos años (P2Yrs), y las correlaciones son calculadas a partir de segmentos superpuestos en forma sucesiva de 20 años de longitud. Debido a que la mayor parte de las muestras no capturaron la médula o los arcos cercanos a ella, necesarios para estimar la edad, la medición se restringió al período 1900-2017 de modo que se contara con suficientes segmentos para el cofechado estadístico.

Complementariamente, se repitió la corroboración del cofechado utilizando el software COFECHA (Holmes 1983), que compara simultáneamente las curvas de ancho de anillo con ventanas de año superpuestas, removiendo la baja frecuencia y maximizando la variabilidad interanual, lo cual permite detectar problemas de fechado. Este análisis se realizó excluyendo los anillos del período post-incendio, anticipando posibles alteraciones en los patrones de crecimiento y ausencia de anillos como consecuencia del disturbio. Aquellos radios con correlación baja ($< 0,328$), que no cofecharon significativamente con el otro radio del mismo individuo o cuyo fechado no pudo ser sincronizado con los demás (i.e. patrón de anillos angostos no coincidente) fueron descartados, sumando un total de 60 radios: 16 individuos testigo y 14 radios más siete individuos quemados (Anexo V).

4.2.3 Crecimiento radial pre- y post-incendio

Para cada individuo se obtuvo una serie promedio de ancho de anillo y, sirviéndose de los registros de DAP, se calculó para cada año el incremento de área basal (IAB). El IAB refleja mejor la producción de biomasa que el ancho de anillos y, por tanto, suele preferirse para estudios ecológicos (Visser 1995; Pedersen 1998). Su cálculo suele incluir una corrección al diámetro considerando el espesor de corteza. Esta corrección no fue realizada en este caso por no contar con esa información, dado que se perdió parte de la corteza de varias muestras durante su obtención en el campo y en la etapa de procesado. A

partir de estas series se generó una cronología de IAB para cada combinación de severidad de quema a nivel de parcela y daño de copa, así como para el conjunto de los individuos testigo, las cuales fueron graficadas para la comparación visual de las tendencias de crecimiento post-incendio en las distintas situaciones.

Complementariamente, se evaluó estadísticamente la diferencia entre el crecimiento pre- y post-incendio mediante un análisis pretest-posttest (Dimitrov & Rumrill 2003). Se calcularon los incrementos periódicos anuales de IAB para intervalos de cuatro años previos y posteriores al evento (IPAp_{re} e IAPap_{ost}), excluyendo el crecimiento del año del incendio e incluyendo con el valor “cero” los años sin crecimiento (anillos ausentes), y se obtuvieron los valores de ganancia o gain (IPAp_{re}-IAPap_{ost}). El efecto de la severidad de quema y el daño de copa sobre esta variable se analizó mediante un test de comparación de medias. Habiendo explorado la distribución de los datos usando la función “fitdistplus” en entorno R, dada su no normalidad, se optó por el test no paramétrico de Kruskal Wallis.

4.2.4 Componentes de resiliencia

Los componentes de la resiliencia fueron calculados a partir de las series individuales de IAB, siguiendo la propuesta de Lloret et al. (2011). Estos autores sugieren que, al utilizar varios índices, aunque interrelacionados, éstos se complementan para lograr una exploración más exhaustiva de la capacidad de respuesta a un disturbio. Para su cálculo se considera el desempeño, en términos de crecimiento, de los períodos previo, durante y posterior al disturbio. Para este estudio se consideró como período de ocurrencia del disturbio a la temporada de crecimiento en la cual ocurrió el evento (i.e., IAB del año 2013). La duración del efecto del disturbio no pudo ser explorada, dado que únicamente se cuenta con información de cuatro años posteriores al evento, por lo cual el crecimiento en esta etapa fue representado por el IAPap_{ost} calculado anteriormente. En el caso del período previo al incendio, se exploró la correlación entre el crecimiento medio en períodos de tres a diez años (IPAp_{re3} a IAPap_{re10}) y el crecimiento post-disturbio mediante la confección de diagramas de dispersión (Anexo VI); al no encontrarse diferencias entre las diferentes ventanas temporales, se optó por el período de cuatro años, de duración análoga al posterior al evento. Se descartó el uso de la pendiente como expresión del crecimiento dada la limitación impuesta por el período de duración del evento, que sólo se refleja en un año.

Una vez establecida la duración de los periodos, se procedió al cálculo de los índices según la propuesta de (Lloret et al. 2011). La Resistencia (R_s) fue calculada a partir del cociente entre el crecimiento en el año del evento en relación al promedio del período previo, la Recuperación (R_c) como la capacidad de desempeño posterior en función del impacto del disturbio, la Resiliencia (R_s)

como la capacidad de alcanzar niveles de desempeño previos al disturbio y la Resiliencia Relativa ($RsRel$) a la expresión de esa capacidad en función del nivel de daño producido por el disturbio. Sus ecuaciones de cálculo son:

$$Rs = IAB_{2013}/IPApré$$

$$Rc = IPApóst/IAB_{2013}$$

$$Rs = IPApóst/IPApré$$

$$RsRel = (IPApóst - IAB_{2013})/IPApré$$

La Resistencia toma valores positivos, indicando menor resistencia al acercarse a cero. Similarmente, la Recuperación y la Resiliencia son positivas e indican una disminución del crecimiento cuando son menores a uno. La interpretación de la Resiliencia Relativa no es unívoca, ya que valores positivos pueden deberse tanto a bajo impacto del disturbio como a alta capacidad de recuperación o respuesta, pero permite identificar claramente dos situaciones: el crecimiento es menor luego del disturbio que durante el mismo cuando toma valores negativos, y es mayor al crecimiento previo (liberaciones) cuando el índice resulta mayor a uno. El caso de cese aparente de crecimiento post-incendio se ve reflejado con valores de cero en Recuperación y Resiliencia y negativos en Resiliencia Relativa, mientras que las liberaciones y supresiones son identificadas como valores positivos mayores y menores a uno de Resiliencia; estos índices no son útiles para detectar la detención temporal del crecimiento (i.e. ausencia de anillos).

Una vez calculados los índices para cada individuo, se procedió a su comparación en función de la severidad de quema y el daño de copa utilizando gráficos de radar y tests de comparación de medias. La variable Resistencia resultó la única con distribución normal, por lo cual fue analizada mediante un ANOVA factorial y posterior test de Tukey; las demás variables fueron evaluadas mediante el test no paramétrico de Kruskal Wallis.

4.2.5 Influencia e factores intrínsecos y extrínsecos

Se exploró la influencia de factores intrínsecos y extrínsecos sobre el crecimiento post-incendio con foco en la ocurrencia de anillos ausentes y en los cambios en la tasa de crecimiento. Dado que en la etapa de procesamiento dendrocronológico se detectaron diferencias en el crecimiento dentro del mismo individuo en el 30% de los casos (Fig 4.2), se decidió utilizar las mediciones a nivel de radio para determinar la ausencia de anillos como tipo de respuesta, considerando que el IAB reflejaría únicamente el cese aparente del crecimiento y no la detención parcial. Se generó entonces una variable

respuesta dicotómica a nivel individuo que representa ocurrencia/no ocurrencia de anillos ausentes (AA), considerándose negativos únicamente los casos en que ninguno de los radios presentase ningún anillo ausente en el período post-incendio. Cabe aclarar que se habla de “cese aparente” debido a que se refiere al período analizado (cuatro años post-incendio), siendo probable que el crecimiento se reactive en un futuro ya que el estudio abarca exclusivamente árboles vivos.

En lo respectivo a las tasas de crecimiento, se calculó el porcentaje de cambio en el crecimiento (PCC) a partir de las series individuales promedio de IAB, para períodos de 4 años. Este índice fue presentado por Nowacki y Abrams (1997) como una herramienta para detectar disturbios y ha sido utilizada para comparar la magnitud de liberaciones asociadas a disturbios (Pérez de Lis et al. 2011). Para este estudio el índice fue modificado excluyendo el crecimiento del año del disturbio, considerando que el evento ocurrió varios meses luego del inicio de la estación de crecimiento radial (Mundo, comunicación personal, sobre datos preliminares registrados por dendrómetros en Ñorquinco que registran el inicio de la actividad cambial a mediados-fines de octubre). Dado que el incendio se desarrolló entre diciembre y enero, se deduce que el crecimiento se inició antes del disturbio y continuó luego de su extinción y, por lo tanto, el anillo resume información pre- y post- disturbio. En consecuencia, esta modificación evita incluir información sobre el crecimiento previo o el efecto del disturbio en el período incorrecto. Los individuos con cese aparente del crecimiento (cuatro anillos ausentes en ambos radios) no fueron incluidos en el análisis de PCC dado que sus valores quedaban fuera de escala. Para la interpretación de los resultados, se consideraron como umbrales los valores de 25% y -25% para identificar liberaciones y supresiones, respectivamente, tomando como referencia el valor utilizado por Mundo (2011) para detectar liberaciones post-incendio en esta misma especie.

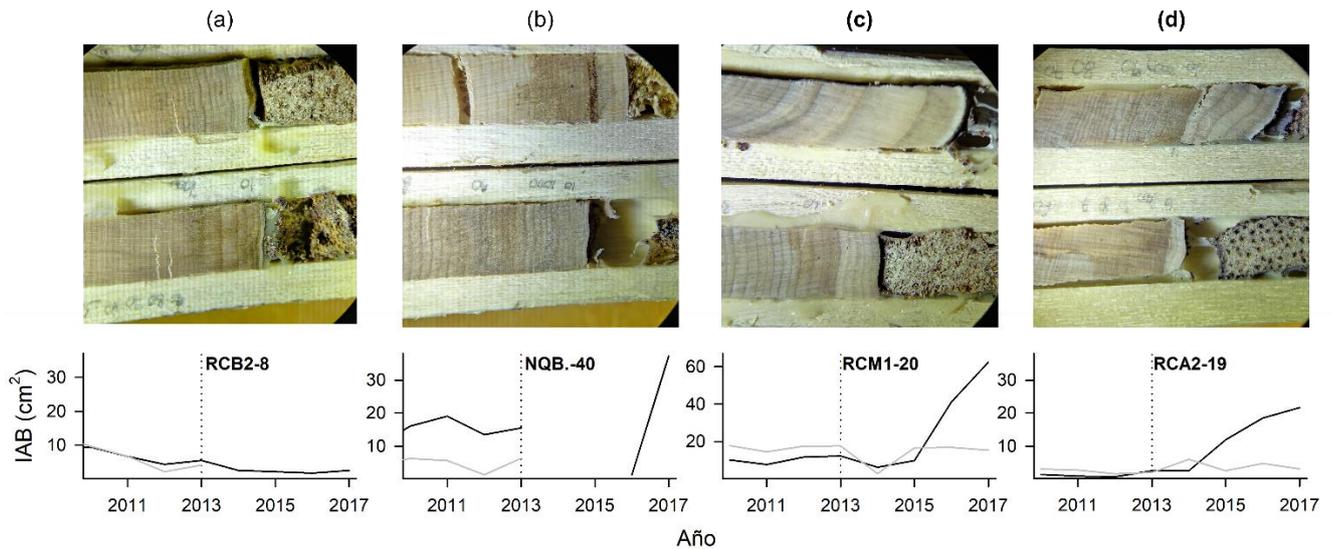


Figura 4.2 Crecimiento post-incendio diferencial en radios del mismo individuo. Imágenes fotografiadas bajo lupa con aumento 40 X correspondientes a cuatro individuos, sus dos tarugs capturados en la misma toma. Debajo de cada imagen, curvas de IAB entre los años 2010-2017 correspondiente a cada radio.

La influencia de diversos factores sobre estas variables fue evaluada mediante el ajuste de modelos generalizados mixtos (GLM, acrónimo del inglés). Si bien el principal interés fue investigar el efecto de la severidad de quema (SEV) y el daño de copa (CQ), hay evidencia de que la combinación de factores extrínsecos, intrínsecos y de micrositio influye en el crecimiento radial, particularmente luego de un disturbio (Sutherland et al. 1991; Wang & Kemball 2010; Lloret et al. 2011). Las variables evaluadas se presentan en la tabla 4.2, acompañadas por respectivas predicciones. Entre los factores intrínsecos se incluyeron variables representativas del tamaño (DAP; área basal individual, ABi; posición sociológica, PS), la arquitectura (tipo de copa, TC) y el crecimiento previo (IPAPre; PCCpre), mientras que el micrositio fue caracterizado por la presencia de competidores en el entorno (número de competidores cercanos, NCC; número total de competidores, NCT, calculado como la suma de los competidores cercanos y lejanos). Como factores extrínsecos se consideraron rasgos de estructura del rodal (densidad de individuos, DENS; área basal, AB), de competencia (razón del diámetro del árbol con relación al diámetro medio, rDAP; razón del área basal del árbol con relación al área basal media, rAB) y de cambio asociado al disturbio (porcentaje de mortalidad de individuos, δ DENS; porcentaje de mortalidad en área basal δ AB). Adicionalmente, se incluyó la proporción de fuste quemado (FQ) como indicador de efecto del incendio, estimada visualmente como altura máxima de carbonizado en sobre la altura total del fuste.

Tabla 4.2 Descripción general de los modelos para ocurrencia de anillos ausentes y porcentaje de cambio en el crecimiento: estructura conceptual del modelo (variable dependiente y factores, en cursiva) y potenciales factores predictores con sus respectivas predicciones.

Modelos		
ANILLOS AUSENTES*		<i>logit AA/nAA ~ Severidad + Daño + Tamaño + Arquitectura + Crecimiento previo + Competencia + Estructura</i>
PORCENTAJE DE CAMBIO EN EL CRECIMIENTO		<i>PCC ~ del rodal + Competencia en el rodal</i>
	Variable	Predicción
Factores del incendio		
Severidad	SEV	Heterogeneidad de respuesta en severidad moderada. Liberaciones en severidad baja. Supresiones en severidad alta.
Daño	CQ / FQ	Mayor ocurrencia de anillos ausentes a mayor daño. Liberaciones cuando el daño es leve.
Factores intrínsecos		
Tamaño	DAP / AB / PS	Menor ocurrencia de anillos ausentes a mayor tamaño. Mayores liberaciones en individuos de menor tamaño / intermedios o suprimidos.
Arquitectura	TC	Mayor ocurrencia de anillos ausentes en individuos con arquitectura globosa o intermedia.
Crecimiento previo	IABpre / IPApr	Mayor ocurrencia de anillos ausentes en individuos con altas tasas de crecimiento previo. Liberaciones en individuos con bajas tasas de crecimiento previo.
Competencia	NCc / NCT	Liberaciones en individuos con mayor cantidad de competidores.
Factores extrínsecos		
Estructura del rodal	D / AB	Liberaciones en rodales con mayor ocupación.
Competencia en el rodal	rDAP / rAB	Menores liberaciones / ausencia de respuesta en individuos dominantes del rodal.
	$\delta D / \delta AB$	Menores liberaciones en situaciones de menor disminución de la ocupación en el rodal.

* Anillos ausentes: AA/nAA, probabilidad de ausencia de anillos / probabilidad de no ausencia de anillos

La selección de estas variables se basó en la revisión de antecedentes sobre el crecimiento post-fuego (Feller et al. 2011; Valor et al. 2013; Johnston et al. 2019) y a particularidades de estos bosques, lo cual llevó a la inclusión del tipo de copa. La arquitectura de *A. araucana* es moldeada por el tipo de ambiente en el que crece (bosques abiertos, cerrados o en forma aislada), que determina distinto ritmo de crecimiento y caída de ramas basales (Grosfeld et al. 1999); los individuos jóvenes presentan ramas en la totalidad del fuste, que se van perdiendo gradualmente hasta dejar libre la mayor parte del mismo. La copa puede presentar un volumen total y relativo al tamaño del individuo muy variable, y el desrame natural constituye una ventaja ante los incendios al ir elevando progresivamente la base de la copa. Estas características permiten suponer que individuos con distinta arquitectura de copa tendrán distinto grado de susceptibilidad al fuego y, por lo tanto, diferente respuesta en el crecimiento radial. En

consecuencia, se determinaron tres categorías de tipo de copa, en función de la proporción de fuste ocupada por ramas (Fig. 4.1): aparasolada (< 30%), intermedia (30-60%) o cónica (> 60%).

Previamente al ajuste de modelos y con el fin de evitar la colinealidad, se analizó la asociación entre las variables predictoras en una matriz de gráficos y correlaciones utilizando la función `ggpairs` de la librería `GGally` de R (Emerson et al. 2012). Todas las combinaciones posibles de variables no correlacionadas fueron utilizadas en el modelaje. Dado el rango de la variable PCC (con valores negativos) y su distribución asimétrica, la misma debió ser re-escalada ($PCC + 100$) para desplazar el rango hacia el área de los enteros positivos y, de este modo, poder ajustar GLMs con función de enlace log, con distribución binomial negativa; en el caso de AA, los modelos fueron del tipo binomial. En todos los casos, se verificó el cumplimiento de supuestos de los modelos (independencia de errores, multicolinealidad), se evaluó el ajuste mediante Likelihood Ratio tests (LRtest) y pseudo- R^2 (R^2 de Tjur para modelos binomiales y R^2 de Efron para modelos binomiales negativos) y se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) para su comparación. En el caso de los modelos binomiales, se analizó también el área bajo la curva ROC (AUC) calculada aplicando remuestreo por bootstrapping. Los pseudo- R^2 son análogos pero no equivalentes al tradicional R^2 de las regresiones lineales y su utilidad radica principalmente en la comparación de modelos, debiendo considerarse usual la obtención de valores relativamente bajos (Hosmer et al. 2013). Una vez identificados los modelos con variables estadísticamente significativas, se seleccionaron aquellos con menor valor de AIC y, en segunda instancia, mejor ajuste (R^2 , AUC), y se graficaron sus predicciones con el fin de evaluar el efecto de las mismas. Se consideró la selección de más de un modelo para la misma variable respuesta cuando fue necesario para presentar todos los factores con efecto significativo. El ajuste y evaluación de modelos se realizó utilizando las librerías `glmmTMB`, `lmtest`, `pROC`, `MuMIn`, `performance`, `DHARMA` y `ggeffects` en entorno R (R Core Team 2020). Todos los análisis estadísticos del capítulo fueron realizados utilizando este software.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Crecimiento radial pre- y post-incendio

Las cronologías de IAB reflejaron un crecimiento homogéneo en el período previo al incendio y un efecto del daño de copa en el crecimiento posterior al evento, no observándose tendencias marcadas asociadas a la severidad de quema (Fig. 4.3). El crecimiento se redujo cuando $CQ > 60\%$ y se liberó con variada magnitud cuando $CQ < 60\%$, acentuándose esta heterogeneidad a medida que el daño disminuyó. El crecimiento post-incendio en los árboles no quemados exhibió una leve tendencia

positiva a continuación de un mínimo relativo en 2014. Ese mínimo se observó también en los grupos afectados por el incendio, con excepción de aquellos con <30%CQ y el grupo de la combinación con SEV B y 30-60%CQ.

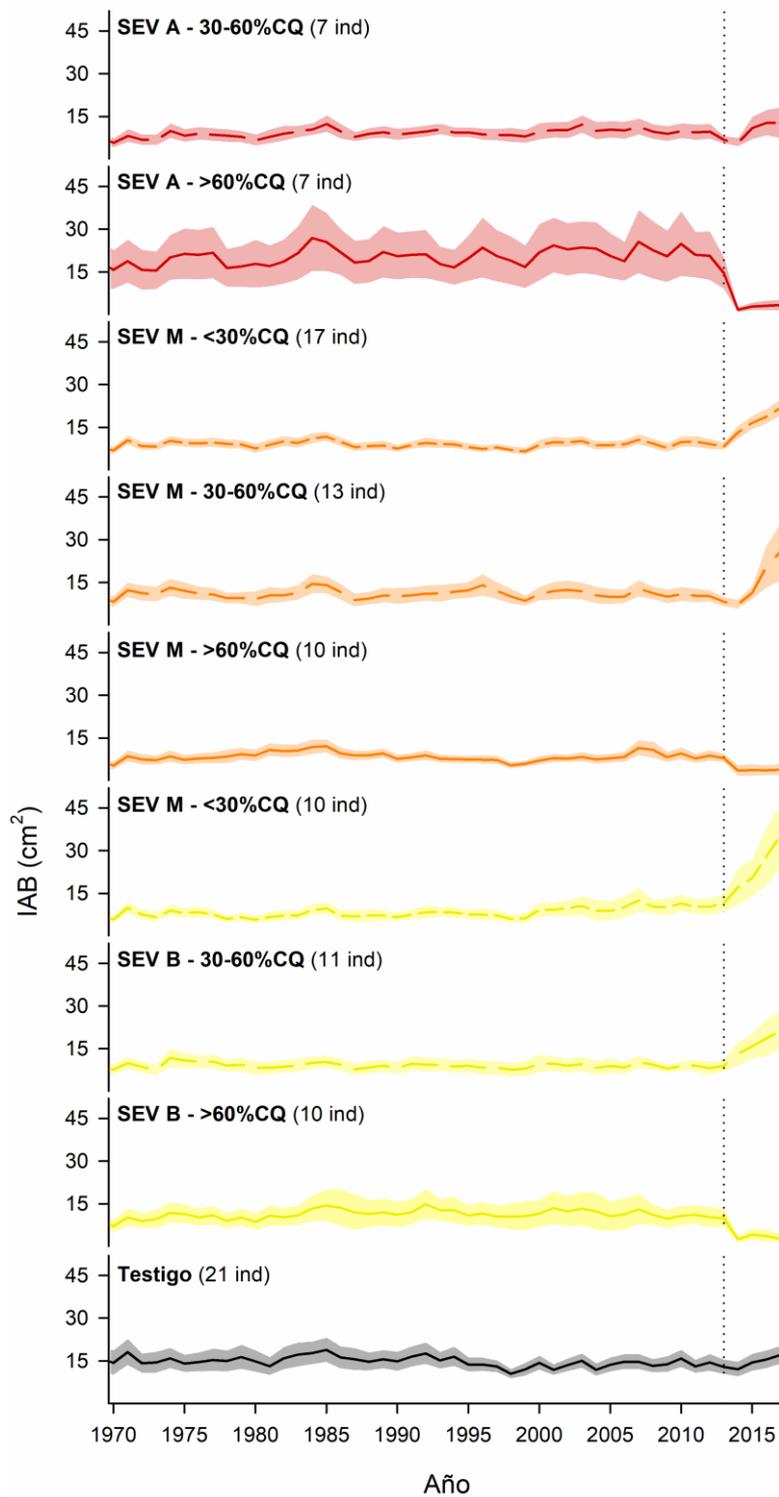


Figura 4.3. Cronologías promedio de incremento de área basal (IAB) para parcelas no quemadas (Testigo) y grupos de distinta severidad de quema a nivel parcela (SEV) y daño de copa a nivel de árbol individual (CQ),

con área sombreada definida por el error estándar de la media. Los colores representan clases de SEV: rojo para Alta (A), naranja para Moderada (M), amarillo para Baja (B), gris para testigo; exceptuando al testigo, diferentes trazos representan clases de CQ: segmentos cortos, largos y continuos para <30%, 30-60% y >60% de copa quemada, respectivamente. Una línea vertical punteada indica el año de ocurrencia del incendio (2013).

Además de detectar variedad en las tendencias de crecimiento, observadas incluso en el mismo individuo (fig. 4.2), el uso de técnicas dendrocronológicas permitió explorar en detalle las señales en el leño asociadas a los incendios, encontrándose gran variabilidad en las características de los anillos: la tonalidad de los anillos formados luego del incendio fue más clara o blanquecina en algunos casos, mientras que otros radios presentaron zonas manchadas o impregnadas con resina y otros no exhibieron diferencia alguna en aspecto. Similarmente, no hubo un rasgo común en el anillo del año del incendio.

No se detectó efecto estadísticamente significativo de la severidad de quema sobre la ganancia o “gain” en crecimiento (IPAp_{re}-IPAp_{ost}; $H 4,96$ y $p 0,175$) pero sí del daño de copa ($H 36,5$ y $p < 0,001$) al aplicar el test de Kruskal Wallis; la interacción entre ambas variables, evaluada previamente, tampoco fue estadísticamente significativa. Con excepción de la clase >60% CQ, donde el crecimiento radial disminuyó, hubo un aumento del crecimiento en el período post-incendio, que fue mayor en tanto menor es el daño de copa. Las diferencias fueron significativas entre todas las clases de daño y el testigo presentó valores similares a la clase de daño intermedio (30-60% CQ).

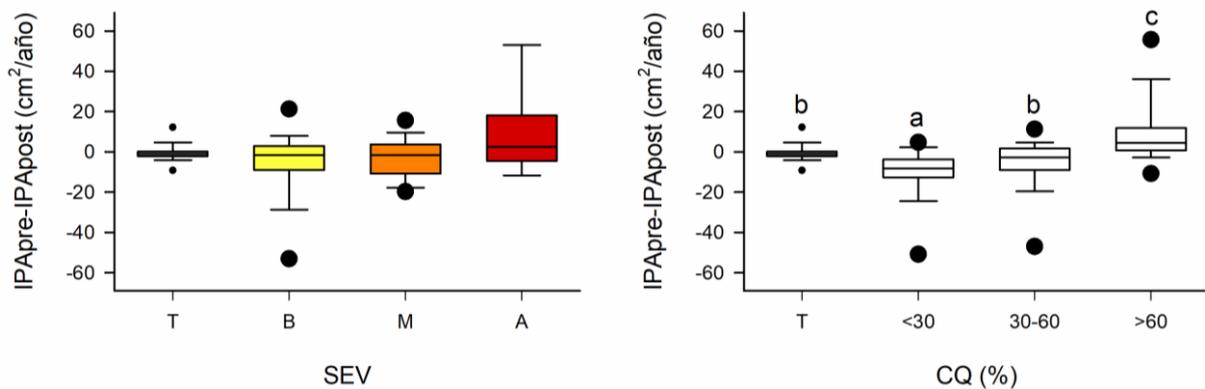


Figura 4.4. Medianas y dispersión de la ganancia o “gain” en IAB (IPAp_{re}-IPAp_{ost}) para el testigo y grupos de definidos por severidad de quema (SEV) y daño de copa (CQ). Los colores representan clases de SEV: rojo para Alta (A), naranja para Moderada (M), amarillo para Baja (B), gris para testigo. Letras distintas indican diferencias significativas entre grupos (test no paramétrico de Kruskal Wallis).

4.3.2 Componentes de resiliencia

Los componentes de resiliencia variaron principalmente en función del daño de copa, siendo menor el efecto de la severidad de quema. Tanto la Recuperación, como la Resiliencia y la Resiliencia Relativa disminuyeron al aumentar la proporción de copa quemada, siendo esta diferencia estadísticamente significativa (p valor en test de Kruskal Wallis $<0,0001$ en todos los casos), en tanto la Resistencia fue menor cuando aumentó la severidad (p valor de ANOVA de 0,023; Fig. 4.5). Este último parámetro presentó valores inferiores a 1 en situación de severidad alta, sin ser mucho mayores a la unidad en las otras severidades. La Recuperación y la Resiliencia presentaron tendencias similares, siendo menores a 1 sólo cuando el daño de copa fue mayor ($>60\%CQ$) y alcanzando valores de hasta 2 y 3 cuando el daño disminuyó. Similarmente, la Resiliencia Relativa fue negativa únicamente en la situación de mayor daño de copa, tomando valores de hasta 1 cuando el daño fue intermedio (30-60% CQ) e incluso 2 cuando el daño fue mínimo ($<30\%CQ$). En todos los casos la clase de mayor daño de copa fue significativamente diferente a las demás, mientras que sólo se distinguieron las clases Alta y Baja de severidad en los valores de Resistencia.

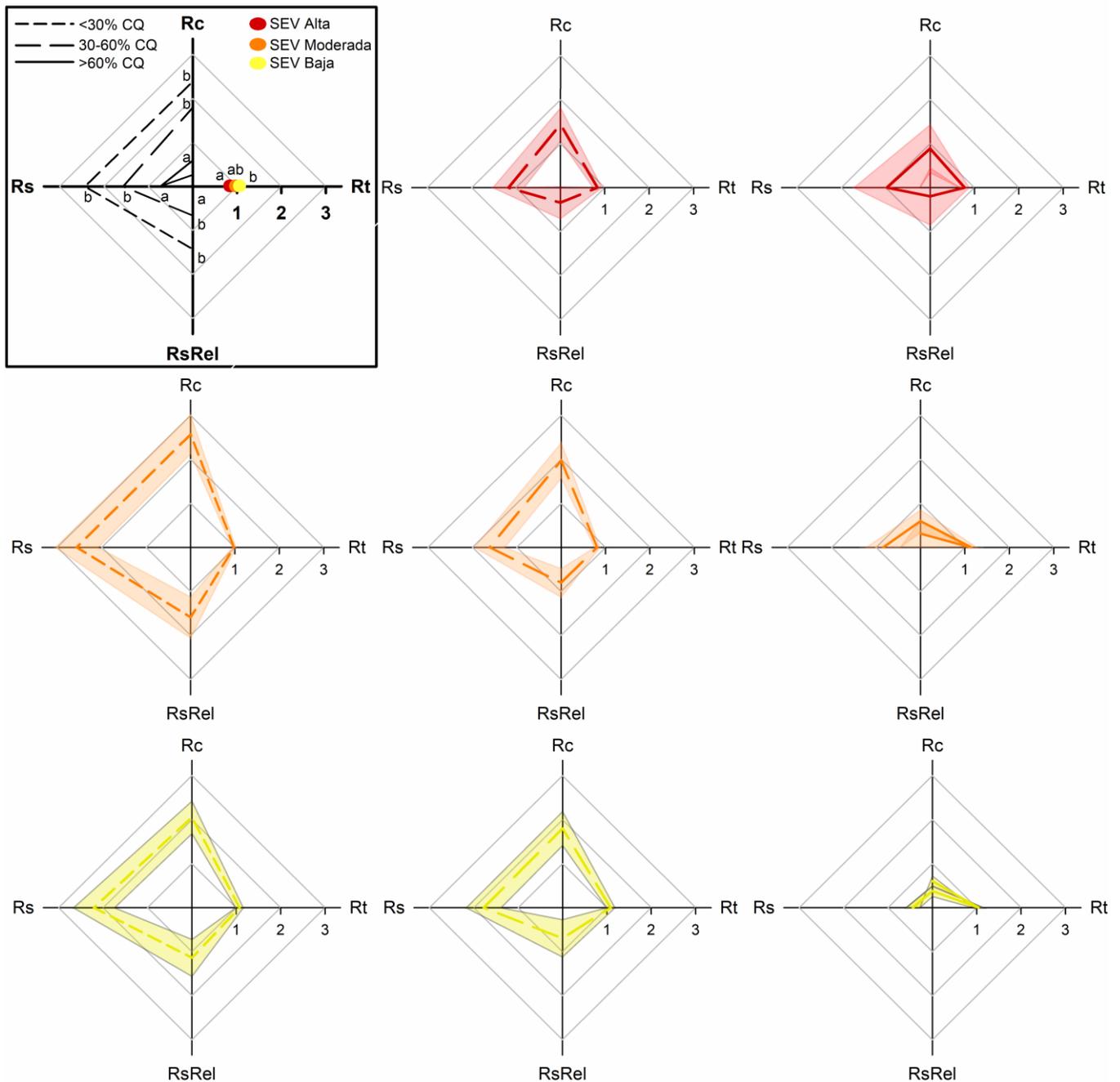


Figura 4.5. Promedio y dispersión de los componentes de resiliencia (resistencia, Rt; recuperación, Rc; resiliencia, Rs; resiliencia relativa, RsRel) para grupos de distinta severidad de quema (SEV) y daño de copa (CQ). Los colores representan clases de SEV: rojo para Alta (A), naranja para Moderada (M) y amarillo para Baja (B); diferentes trazos representan clases de CQ: segmentos cortos, largos y continuos para <30%, 30-60% y >60% de copa quemada, respectivamente (paneles ordenados de izquierda a derecha para cada nivel de CQ). En el recuadro de arriba a la izquierda: comparación de medias (ANOVA para Rt) o medianas (Kruskal Wallis para Rc, Rs y RsRel) entre grupos definidos por factor con efecto significativo (SEV o CQ, respectivamente), con distintas letras indicando diferencias significativas.

4.3.3 Influencia e factores intrínsecos y extrínsecos

El ajuste de modelos permitió identificar variables estadísticamente significativas para la predicción de ocurrencia de anillos ausentes y porcentaje de cambio en el crecimiento. La proporción de copa quemada fue relevante en ambos casos, pero el efecto del resto de las variables predictoras fue distinto según la variable respuesta (Tabla 4.2). No se detectó efecto significativo de la severidad de quema, de ningún factor extrínseco, ni del tamaño del individuo. Los estadísticos de significancia de variables, bondad de ajuste, precisión y AIC de los modelos generados en el proceso de evaluación de influencia de todas las variables se presentan en los Anexos VII y VIII.

Tabla 4.2. Modelos predictores de ocurrencia de anillos ausentes (AA) y porcentaje de cambio en el crecimiento (PCC), con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), coeficiente de determinación (R^2) y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva.

ANILLOS AUSENTES *		LR test (<i>p</i>)	R ² Tjur	AUC
M1	CQ + NCc <i><0,001 0,003</i>	<i><0,001</i>	0,42	0,88
M2	CQ + NCT <i><0,001 0,001</i>	<i><0,001</i>	0,43	0,88
M3	FQ <i>0,001</i>	<i>0,001</i>	0,12	0,70
PORCENTAJE DE CAMBIO EN EL CRECIMIENTO		LRtest (<i>p</i>)	R ² Efron	
M1	CQ + PS + TC + IPApr <i>0,001 0,049 0,005 0,004</i>	<i><0,001</i>	0,34	

* Significancia estadística de los factores a partir de LR tests; CQ: daño de copa (en porcentaje); NCc, número de competidores cercanos; NCT, número total de competidores (en porcentaje); FQ, proporción de fuste quemado; PS, posición sociológica (categórica); TC, tipo de copa (categórica); IPApr, incrementos periódicos anuales de IAB para el intervalo de cuatro años previos al incendio.

La probabilidad de ocurrencia de anillos ausentes fue explicada principalmente por el daño de copa y la competencia en el entorno (NCc o NCT), con valores de R^2 de Tjur del orden del 0,40 y una precisión estimada por AUC del 88%. Alternativamente, la proporción de fuste quemado permitió predecir la ausencia de anillos con una precisión del 70% y R^2 de Tjur de 0,12. De acuerdo con el modelo M2, la ausencia de anillos fue más probable a medida que aumentó el porcentaje de daño de copa, siendo menor al 30% cuando el daño fue leve y superando el 60% cuando la copa remanente resultó mínima. Complementariamente, la probabilidad fue alta cuando hubo pocos individuos en el entorno y disminuyó marcadamente al aumentar el número de competidores, alcanzando valores cercanos a cero a partir de la presencia de 15 árboles en el entorno (Fig. 4.6, paneles a y b). Según el

modelo M3, la ocurrencia de anillos ausentes aumentó al ser mayor la proporción de fuste quemado, con una probabilidad en torno al 30% cuando dicha proporción tendió a cero (Fig. 4.6, panel c).

El modelo predictivo de porcentaje de cambio en el crecimiento (PCC) incluyó el daño de copa, la posición sociológica, el tipo de copa y el crecimiento previo (IPApré). Las predicciones indicaron que el PCC disminuyó cuanto mayor fue el daño en copa, tomando valores menores a cero. Análogamente, el PCC se redujo y tendió a ser negativo al aumentar el crecimiento previo, tomando valores mayores en el caso contrario (Fig. 4.6, paneles d y g). El tipo de copa predijo los valores más altos de PCC, que correspondieron a los individuos con copa intermedia y aparasolada, mientras valores más bajos y negativos (<100) fueron predichos para las copas cónicas (Fig. 4.6, panel f). El efecto de la posición sociológica resultó más débil, siendo su significancia estadística marginalmente significativa, y sólo indicó un rango de respuesta más acotado en la clase intermedia, en comparación con las demás (Fig. 4.6, panel e).

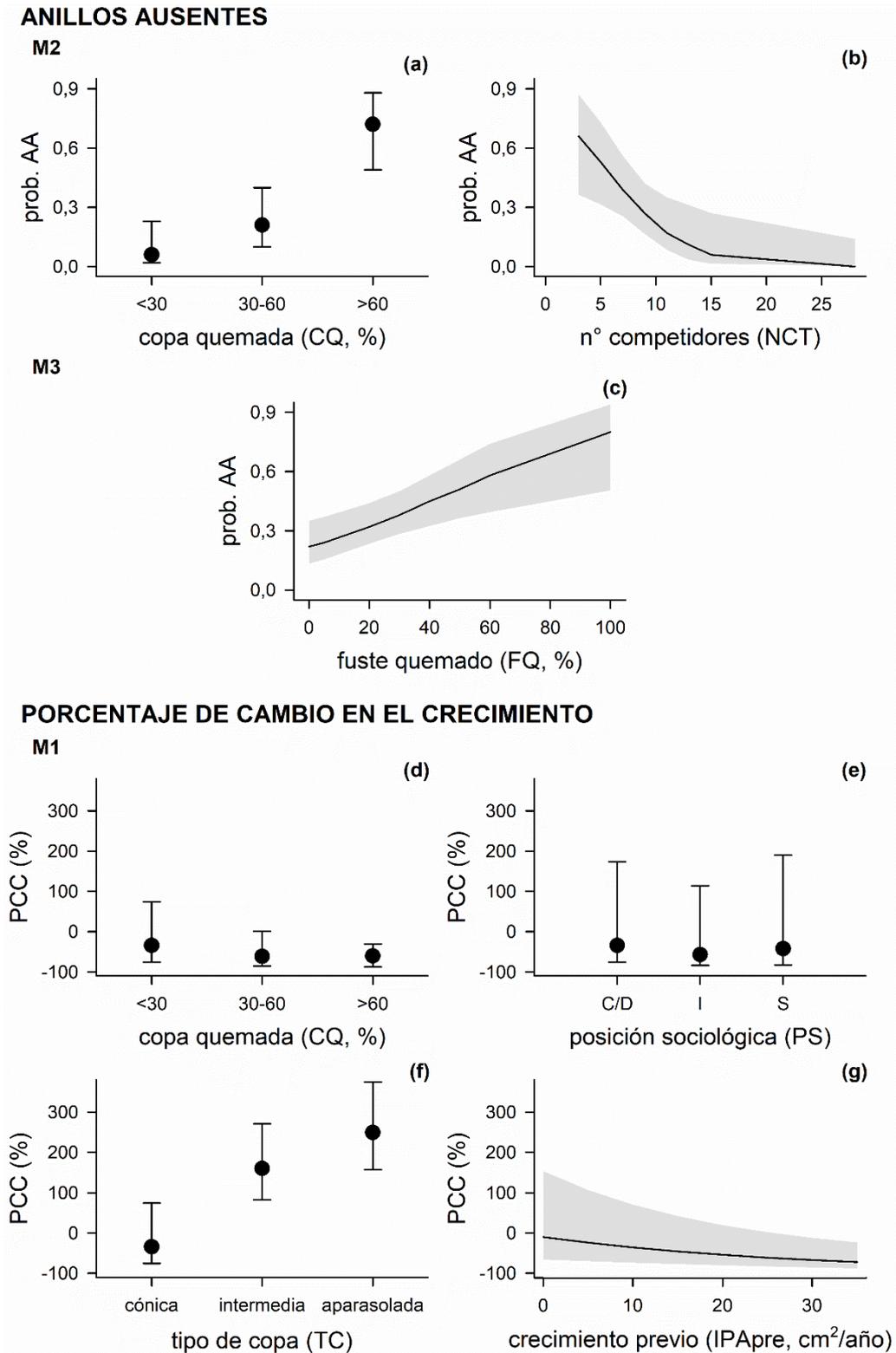


Figura 4.6. Predicciones de los modelos ajustados para anillos ausentes (AA) y porcentaje de cambio en el crecimiento (PCC). En el eje de las ordenadas, valores de probabilidad de ocurrencia de anillos ausentes (prob. AA) y porcentaje de cambio en el crecimiento (PCC).

4.4 DISCUSIÓN

4.4.1 Crecimiento radial pre- y post-incendio

El crecimiento radial de *A. araucana* luego del incendio presentó cambios asociados al grado de daño de copa, variando desde supresiones a liberaciones a medida que disminuyó la proporción de copa quemada, sin detectarse efecto de la severidad de quema. Dado que el principal factor que definió las clases de severidad fue la mortalidad, se esperaba encontrar un efecto diferencial en función de la reducción en la competencia (Resco de Dios 2016). Es posible que no se hayan detectado tales diferencias debido a la reducida longitud del periodo post-incendio, en el cual los individuos sobrevivientes aún no hubieron desarrollado las estructuras necesarias para utilizar los nuevos recursos disponibles. Valor et al. (2013) sugieren que es necesario analizar el crecimiento en el mediano a largo plazo para detectar los efectos de la reducción en la competencia asociada a incendios. En el corto plazo, el crecimiento suele reducirse (Blanck et al. 2013; Valor et al. 2013), inclusive en situaciones de quema prescripta (Valor et al. 2015; Bottero et al. 2017), y los distintos grados de severidad pueden reflejarse como disminuciones significativamente diferentes en el año siguiente al evento (Johnston et al. 2019). Sin embargo, las reducciones en el crecimiento en el corto plazo no se vinculan con cambios en la competencia, sino que probablemente reflejen el daño a los individuos y la inversión de recursos en la recuperación de su biomasa. En el caso estudiado, un menor crecimiento en el año 2014 se observó en algunos de los grupos de individuos parcialmente quemados y también en el testigo. Considerando que el crecimiento de *A. araucana* se asocia positivamente con el índice de sequía PDSI (Palmer Drought Severity Index) de la primavera y verano de la estación de crecimiento (Mundo et al. 2012), esa reducción pudo deberse a las condiciones de sequía moderada de enero de 2015 (fuente: <https://www.crean.unc.edu.ar/pdsi-2015-1/>). La ausencia de este bajo crecimiento en los grupos de menor daño de copa podría vincularse a una ventaja dada por su mayor capacidad de aprovechar recursos, en comparación con individuos más afectados, en una situación de mayor disponibilidad de luz y nutrientes (Fuentes-Ramirez et al. 2018), en comparación con los rodales no quemados.

El grado de daño de copa determinó diferentes tipos de respuesta: liberaciones en los individuos con menor proporción de copa quemada y supresiones en los árboles con el mayor nivel de daño. Esto sugiere que el tipo de respuesta sería determinado por el balance entre la liberación abrupta de recursos generada por el incendio y la disminución del potencial de crecimiento, como consecuencia del efecto del fuego sobre el área foliar, las raíces y el cámbium. En *Pinus contorta*, especie considerada moderadamente resistente, el crecimiento se redujo cuando el daño de copa fue mayor a 30% (Peterson et al. 1991). En el caso de *Pinus ponderosa*, una de las especies de coníferas más resistentes, el valor umbral fue del 85% (Pearson et al. 1972). En el presente estudio, las supresiones en el crecimiento

radial en *A. araucana* se registraron en individuos con >60% de copa quemada, lo cual refuerza la identificación de esta especie como resistente al fuego. Las liberaciones ocurrieron mayormente cuando el daño de copa fue menor al 60% y aumentaron al disminuir la proporción quemada. Mundo (2011) detectó liberaciones en el crecimiento de individuos de *A. araucana* coincidente con fechas de incendios reconstruidas a partir de cicatrices, identificando también fechas de alta frecuencia de liberaciones sin asociación con variaciones en el clima. Los resultados aquí presentados sugieren que es posible que esas liberaciones sean consecuencia de incendios de baja o moderada severidad, cuyo registro en forma de cicatriz es menos frecuente, especialmente en especies de corteza gruesa. Los árboles no quemados también presentaron mayor crecimiento en el período post-incendio, lo cual indicaría que las condiciones climáticas fueron favorables. Si bien hubo una similitud estadística entre los árboles con un daño de copa intermedio y los árboles testigo, la variabilidad del crecimiento post-incendio ha sido mínima para estos últimos y amplia para los individuos quemados, con tendencia hacia mayores liberaciones.

La respuesta de *A. araucana* al incendio abarcó también la ausencia de anillos y la detención aparente del crecimiento radial, cuando el último anillo formado correspondió al año de ocurrencia del evento. La ausencia de anillos asociada a incendios puede deberse a daños en el cámbium o a la inversión de los fotoasimilados en la recuperación del área foliar, lo cual podría ocurrir en esta especie dada su capacidad de rebrote post-fuego (Fuentes-Ramírez et al. 2019) y su gruesa corteza. La ausencia consecutiva de múltiples anillos ha sido observada en individuos de *A. araucana* que sobrevivieron a incendios de alta severidad (por ejemplo, el incendio de 1943 que afectó el Cerro Crucero en la provincia del Neuquén - Mundo, comunicación personal), al igual que en *Sequoiadendron giganteum* (Mutch & Swetnam 1995), y ha sido propuesta como herramienta para datar incendios de copa de alta severidad en especies rebrotantes (Rozas et al. 2011).

Otras características identificadas en este trabajo, como el cambio en la tonalidad del leño formado luego del incendio y las manchas resinosas también son señales usuales de incendios (Smith et al. 2016; Bräuning et al. 2016), así como la respuesta diferencial del crecimiento en radios del mismo individuo (Génova et al. 2017; Carroll et al. 2018). En conjunto, estas observaciones indican que el uso de herramientas dendrocronológicas es adecuado para la exploración del crecimiento radial post-incendio en esta especie y potencialmente útil para la identificación de incendios de severidad baja, complementando reconstrucciones de severidad basadas en edades de establecimiento y mortalidad (Tepley & Veblen 2015).

4.4.2 Componentes de resiliencia

La tendencia a liberación del crecimiento radial se tradujo en altos valores en los componentes de resiliencia de *A. araucana*, la mayoría de los cuales variaron significativamente en función del daño de copa, en tanto la severidad de quema resultó relevante para la Resistencia. La supresión en el crecimiento radial de los individuos con >60% de copa quemada se expresó como Resiliencia menor a 1 al utilizar este enfoque y también se distinguió estadísticamente de las otras clases, que no se diferenciaron entre sí. Los índices de Recuperación y Resiliencia Relativa aportaron información similar, siendo más dificultosas las deducciones a partir del segundo. La Resistencia tendió a tomar valores inferiores a 1 cuando la severidad fue alta, indicando un efecto inmediato similar al reportado por otros autores y discutido en la sección anterior (Johnston et al. 2019). Dado que este índice no respondió al daño de copa, y considerando que no es esperable que se deba a un efecto sobre la competencia, puede suponerse que la reducción en el crecimiento en el año del incendio responda a otros efectos del fuego sobre el individuo (fuste, raíces) o a alteraciones en la disponibilidad de nutrientes que varían en suelos de sitios quemados con distinta severidad (Kelly et al. 2021).

Este enfoque ha sido utilizado exitosamente para evaluar la resiliencia ante eventos de sequía (Lloret et al. 2011; Valor et al. 2020; Marcotti et al. 2021), pero surgen algunos cuestionamientos sobre su aplicabilidad cuando el disturbio en estudio son los incendios. En los trabajos sobre sequía, el crecimiento durante el evento se determina a partir de la duración de la sequía, en base a datos climáticos, pudiendo abarcar incluso varios años. Al ser el incendio un fenómeno de duración más acotada, la asignación del crecimiento en el año del incendio como desempeño durante el disturbio debe ser tomada con precaución ya que aportaría distinta información según el momento del período de crecimiento en el que ocurra el evento. Es posible que un incendio que acontezca a final de temporada de crecimiento no tenga efecto sobre el anillo formado en ese año, siendo cuestionable su asignación para representar el crecimiento durante el evento. Los incendios analizados en este capítulo ocurrieron en medio de la temporada de crecimiento, por lo cual se consideró aceptable el uso de esta metodología. Su principal contribución a este estudio gravita en torno a la Resistencia, que fue la única variable que sensible a la severidad. Asimismo, es posible que las condiciones climáticas en el período previo o posterior al incendio también influyan sobre las liberaciones en el crecimiento post-disturbio (Kitzberger et al. 1995), limitando la aplicación de esta metodología para la reconstrucción de severidad en eventos pasados.

4.4.3 Influencia e factores intrínsecos y extrínsecos

La probabilidad de ocurrencia de anillos ausentes fue explicada por el grado de daño sobre el individuo y el entorno cercano. La ausencia de anillos fue más probable a mayor daño de copa, coincidiendo con lo reportado para otras coníferas (Mutch & Swetnam 1995; Rozas et al. 2011), y al disminuir la cantidad de competidores en el entorno. Hubiese sido esperable que una situación de mayor competencia aumentase la probabilidad de ausencia de anillos, al limitar la disponibilidad de recursos o al propiciar la difusión del fuego en las copas. Sin embargo, en estos bosques el agrupamiento podría disminuir el impacto del fuego sobre el individuo y su crecimiento, tal como ocurre con la mortalidad (ver sección 3.4.1). Una mayor proporción de fuste quemado también aumenta la probabilidad de ausencia de anillos, pudiendo deberse a un daño en el cámbium o en los tejidos conductores o, y dado que se trata de una especie con corteza gruesa, a un mayor tiempo de permanencia de las llamas y su consecuente impacto en el micrositio.

Por su parte, el cambio en el crecimiento se relacionó con el nivel de daño y características propias del árbol: el crecimiento previo al incendio, la posición sociológica y el tipo de copa. Hubo tendencia a la supresión en individuos con mayor daño de copa, mayor crecimiento previo y copas cónicas mientras que las liberaciones predominaron en árboles con copas intermedias y aparasoladas. El efecto negativo del crecimiento pre-incendio puede interpretarse en función del vigor del individuo: los árboles que estaban creciendo por debajo de su potencial se beneficiarían por la liberación de recursos o reducción de competencia, mientras que aquellos cuyo crecimiento no se encontraba limitado pueden verse perjudicados por el impacto del fuego sobre su capacidad de captación de recursos (daño al aparato fotosintético o a las raíces). Similar asociación ha sido reportada para *Pseudotsuga menziesii* (Feller et al. 2011), pero también hay antecedentes de efectos positivos en *Pinus ponderosa* (Sutherland et al. 1991). Las respuestas en función del tipo de copa sugieren un efecto combinado de la susceptibilidad al daño directo del fuego, que es mayor en las copas con ramas más bajas, y del volumen de copa óptimo para sostener el crecimiento. Grosfeld et al. (1999) proponen que *A. araucana* va perdiendo las ramas a medida que van alcanzando estratos superiores, donde capta más luz, mientras que árboles creciendo aislados mantienen las ramas basales por más tiempo, tornándolos más susceptibles a daños de copa en ocasión de un incendio. Es posible que el daño a la copa funcione como una poda excesiva para los individuos de copa globosa y sea beneficiosa para los individuos de copa intermedias, anticipando la eliminación de ramas menos productivas. A su vez, los árboles con copas intermedias o aparasoladas, más equilibradas en tanto balance fotosíntesis/respiración, podrían aprovechar mejor la liberación de recursos generada por el incendio.

Ni el tamaño del individuo ni los factores extrínsecos se asociaron significativamente con el crecimiento radial post-incendio. El efecto del tamaño ha sido documentado ampliamente, con tendencias contrastantes (Feller et al. 2011; Johnston et al. 2019; Espinosa et al. 2021). En el caso de *A. araucana*, el espesor de la corteza aumenta progresivamente con el tamaño, confiriendo mayor protección a los individuos más grandes que, a su vez, están menos expuestos experimentar daño cambial en una proporción significativa de su perímetro. Además, la pérdida gradual de ramas basales disminuye la probabilidad de experimentar incendios de copa. Considerando lo anterior, se esperaba un efecto positivo del tamaño sobre el crecimiento radial post-incendio, análogo al encontrado para la mortalidad (sección 3.4.1), pero es posible que otros factores asociados al tamaño, como el vigor, hayan compensado el efecto. Tampoco se encontró relación entre el crecimiento radial y la reducción de competencia a nivel rodal, posiblemente debido a la longitud del período analizado y análogamente a lo que ocurre con la severidad, aunque también es posible que el efecto de la competencia se circunscriba al entorno inmediato y no a cambios en esta escala. Al definir el relevamiento de la cantidad de competidores, se descartó la estimación de cambio respecto de la situación previa por considerarse difícil reconstruir con precisión la estructura de copas cuatro años luego del evento.

4.5 CONCLUSIONES

En general, los resultados sugieren que hay una respuesta del crecimiento radial de *A. araucana* a los incendios, la cual es diversa en términos de tipo y magnitud y se asocia principalmente al nivel de daño sobre el individuo y a características del mismo y su entorno inmediato. La especie muestra signos de alta resistencia (espesor de corteza, desrame natural) y resiliencia (rebrote) y tiende a aprovechar los recursos liberados por el incendio rápidamente, siendo elevado el umbral de daño que determina que la respuesta sea negativa. No obstante, incluso en el caso de cese aparente del crecimiento radial, los individuos se encontraban vivos y regenerando su copa, por lo cual podría esperarse que su crecimiento se recupere en el largo plazo. Sería deseable monitorear estos individuos en el futuro para evaluar el tiempo de recuperación una vez sobrepasado el umbral de resistencia, así como explorar el efecto de la severidad en un plazo más largo. Complementariamente, se debería evaluar la respuesta a otros incendios, con condiciones climáticas diferentes en el período posterior, ya que estos resultados corresponden a un período con condiciones favorables.

CAPÍTULO 5

Discusión general

Los resultados de esta tesis contribuyen a la interpretación de la dinámica de incendios en bosques de *A. araucana*, permitiendo identificar factores asociados a la severidad de quema a distintas escalas (Capítulo 3) y describir diferentes tipos de respuesta en el crecimiento radial de individuos en función del daño (Capítulo 4). Complementariamente, este trabajo aporta sustento metodológico a la evaluación del impacto de incendios por medio de sensores remotos en los bosques de Patagonia Norte (Capítulo 2) y a las deducciones extraídas de evidencia dendrocronológica para la reconstrucción de historia de incendios (Capítulo 4), particularmente relevante en un régimen de severidad mixta como el que caracteriza a los bosques de *A. araucana*. El objetivo de este capítulo es integrar estos resultados en un modelo esquemático que describa la ocurrencia de incendios de diferente severidad en estos bosques.

5.1 CONTRASTACIÓN DE HIPÓTESIS

La hipótesis 1 postuló que “las clasificaciones de severidad obtenidas a partir de metodologías validadas con datos de campo serán más precisas debido al ajuste de los umbrales de clase a las características específicas de la vegetación”. Los resultados del Capítulo 2 confirman que los índices NDVI y NBR aplicados en un análisis bi-temporal son sensibles a los cambios ecológicos producidos por los incendios, siendo adecuados para estimar la severidad de quema en bosques de *A. araucana* y otros tipos de vegetación dominada por especies leñosas que conforman los bosques en Patagonia Norte. La validación a partir de datos de severidad relevados a campo permitió la identificación de umbrales de clasificación que mejoran la precisión de las estimaciones respecto de umbrales de referencia (Key & Benson 2006) y que son similares a los propuestos para bosques similares en Chile. En consecuencia, la hipótesis 1 es aceptada.

La hipótesis 2 planteó que “la severidad de quema en bosques de *A. araucana* es heterogénea y depende de la estructura de los rodales, la topografía y las condiciones climáticas. La densidad y continuidad del canopy tienen efecto sobre la acumulación y el arreglo espacial de combustibles, la exposición de las laderas determina el potencial de desecación, la pendiente influye en la propagación del fuego y las temporadas de sequía y temperaturas elevadas conducen a un aumento del peligro de incendio”. Los resultados del Capítulo 3 indicaron que la severidad de quema en estos bosques es

resultado de controles que emergen de factores intrínsecos que condicionan la mortalidad a nivel individuo, en combinación con características del terreno y condiciones climáticas. La conectividad de las copas resultó un importante predictor de la probabilidad de mortalidad de individuos y, expresada como continuidad del canopy, fue un rasgo estructural que influyó en la severidad a nivel de rodal, junto con el área basal. Sin embargo, no se detectó un efecto estadísticamente significativo de la densidad. La composición de los rodales, expresada a nivel paisaje como tipos de vegetación, influyó en la severidad a nivel de incendio. La situación topográfica también resultó en un condicionante de la severidad y su influencia se relacionó con el potencial de desecación de los combustibles, expresado mediante la posición topográfica, la exposición a la radiación, la elevación y la rugosidad del terreno. Los años de ocurrencia de los eventos, caracterizados por diferentes condiciones de disponibilidad hídrica, tuvieron un efecto significativo sobre la severidad de quema. Por lo tanto, la hipótesis 2 es parcialmente aceptada.

La hipótesis 3 propuso que “la mayor proporción de copa quemada se asociará con menores crecimientos radiales, incluso ausencia de anillos de crecimiento, y que el potencial de liberaciones será mayor a medida que aumente la severidad, por efecto de la reducción de la competencia”. Los resultados del Capítulo 4 permiten afirmar que existió una respuesta diferencial en el crecimiento radial post-incendio en relación al nivel de daño sobre el individuo, junto con características intrínsecas y del entorno. La disminución de la capacidad fotosintética, expresada como proporción de copa quemada, determinó fuertemente la respuesta en el crecimiento radial. Los individuos quemados tendieron mayormente a aprovechar los recursos liberados por el incendio rápidamente, pero no se encontró efecto significativo de la severidad de quema a escala de rodal como indicadora de la liberación de recursos o disminución de competencia. Individuos con más del 60% de la copa quemada fueron más propensos a interrumpir su crecimiento radial. El tipo de respuesta estuvo determinado también por la arquitectura del individuo y la cantidad de árboles en el entorno. En consecuencia, la hipótesis 3 es parcialmente aceptada.

5.2 INTEGRACIÓN DE RESULTADOS

En base a los resultados, discutidos en detalle en sus respectivos capítulos, se propone un resumen esquemático de la ocurrencia de incendios de distinta severidad y las respuestas a nivel de crecimiento radial en bosques con presencia de *A. araucana* (Fig. 5.1).

La probabilidad de muerte por causa de incendios es determinada parcialmente por características del individuo (tamaño) y su entorno inmediato, particularmente por la conectividad horizontal de su

copa. La menor probabilidad de muerte de los individuos con copas más conectadas emerge a escala de rodal como una tendencia a quemarse con severidad baja en rodales con doseles más conectados horizontalmente, mientras que rodales con individuos dispersos tienden a quemarse con mayor severidad. Sin embargo, en rodales poco ocupados (i.e. con menor área basal) el patrón se invierte: la presencia de individuos aislados se asocia con severidad de quema baja y su ausencia coincide con situaciones de alta severidad.

A escala de incendio, los distintos tipos de vegetación presentan distinta susceptibilidad a quemarse: la tendencia quemarse con severidad alta es mayor en parches de *A. araucana* – *N. antarctica*, similarmente a los matorrales de *N. antarctica*, intermedia en los rodales puros de *A. araucana* y baja en bosques mixtos de *A. araucana* – *N. pumilio*. Los bosques puros de *N. pumilio*, identificados generalmente como comunidades piróforas con régimen de incendios de baja severidad (Paritsis et al. 2015; Kitzberger et al. 2016; Landesmann et al. 2020), presentan en estos sitios una propensión a severidades más altas, análogas a la de bosques puros de *A. araucana*. Es probable que esto sea consecuencia de un proceso previo al incendio de decaimiento y mortalidad propiciado por eventos de sequías (Rodríguez-Catón et al. 2019; Tarabini et al. 2021), que promueve la ocurrencia de incendios más severos al aportar combustible seco y aumentar la susceptibilidad a la ignición o muerte de los individuos.

Junto con el tipo de vegetación y situaciones topográficas contrastantes, la severidad a escala de incendios es determinada por la variabilidad interanual en el clima, que genera condiciones propicias para la propagación de incendios en temporadas de baja precipitación y altas temperaturas, y las condiciones meteorológicas durante el incendio. Recíprocamente, la mayor severidad contribuye en gran medida a aumentar la probabilidad de muerte a nivel individuo, no así en el crecimiento radial de los individuos sobrevivientes que, al menos en el corto plazo, se vincula con el grado de daño en la copa y en el fuste. Nuevamente, la presencia de individuos en el entorno reduce la probabilidad de interrupción del crecimiento, mientras que las distintas etapas en el desarrollo arquitectural de *A. araucana* determinan capacidad diferencial de beneficiarse de la liberación de recursos para la liberación del crecimiento radial.

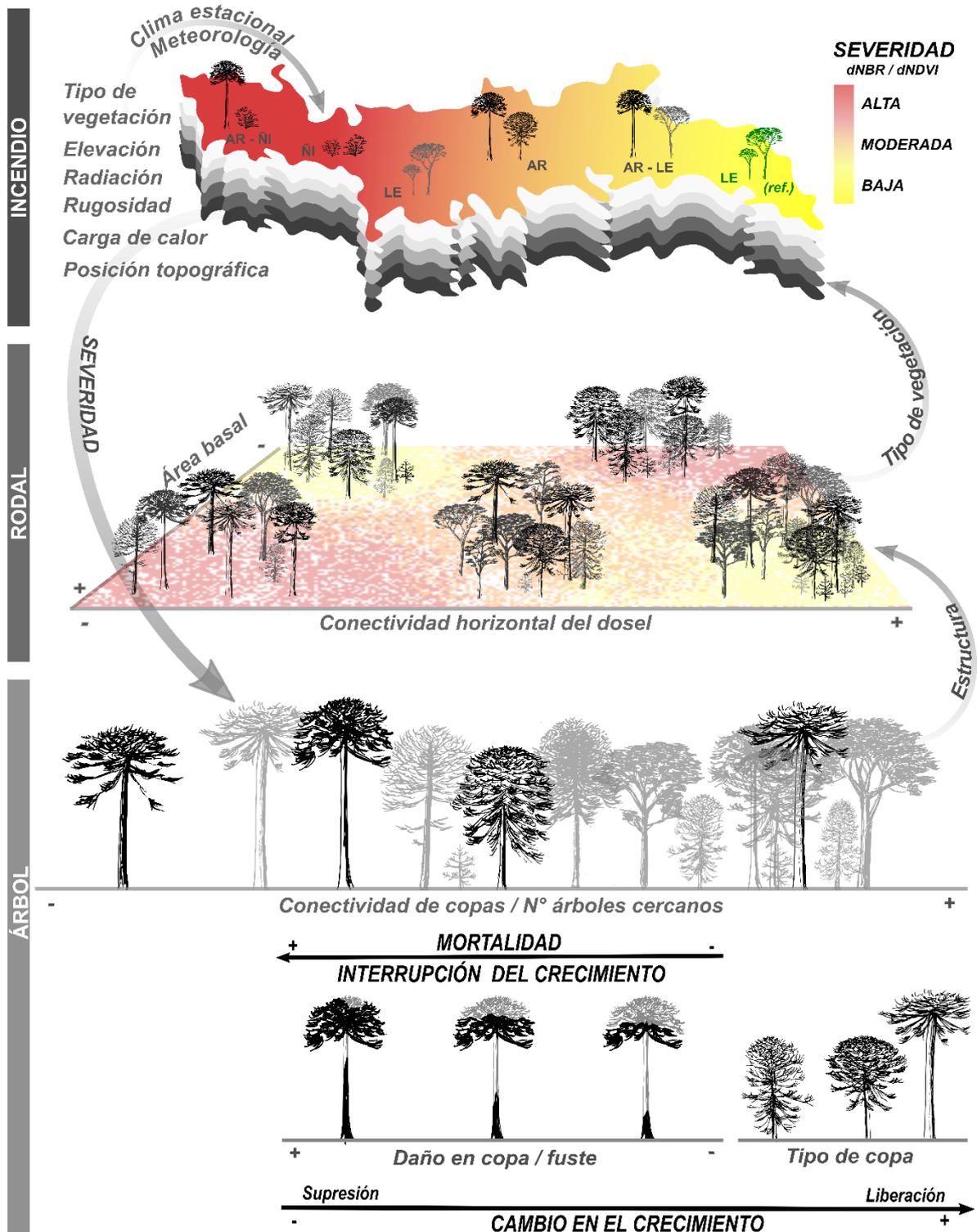


Figura 5.1 Modelo esquemático de los factores que influyen en la severidad de quema a distintas escalas y determinantes de la respuesta en el crecimiento radial en individuos de *A. araucana* parcialmente quemados. En el eje vertical se indica la escala de análisis: incendio (sección superior), rodal (sección intermedia) y árbol individual (sección inferior). Los factores se presentan en letra cursiva con coloración gris y los impactos/respuestas al incendio se indican con letras mayúsculas de color negro; las flechas curvas señalan

controles de los factores a escalas superiores o inferiores (*bottom-up* o *top-down*). A escala de incendio, la escala de la severidad de quema se asocia a una estimación en base a sensores remotos (dNBR o dNDVI) y los tipos de vegetación son indicados por un código de dos letras para cada especie: AR, *A. araucana*; ÑI, *N. antarctica*; LE, *N. pumilio*. La ubicación del tipo de vegetación LE en el área de severidad baja, identificada con color verde, responde exclusivamente a referencias bibliográficas (Paritsis et al. 2015; Kitzberger et al. 2016; Landesmann et al. 2020); los demás componentes del esquema derivan de los resultados de esta tesis.

Este esquema señala la influencia de la distribución espacial de individuos en la susceptibilidad de árboles y rodales a ser afectados en mayor o menor medida por los incendios. La disposición agrupada de los individuos que sobreviven al incendio, que son legados materiales *sensu* Johnstone et al. (2016), contribuye a mantener estructuras de rodal que limitan la ocurrencia de incendios de alta severidad. Este mecanismo de retroalimentación probablemente esté mediado por el efecto de la cobertura del dosel sobre la acumulación y desecación del combustible. En temporadas propicias para incendios extremos, que serán más frecuentes en un contexto de calentamiento global, eventos de mayor severidad generarían mayores aperturas en el dosel, permitiendo un mayor desarrollo del sotobosque y, en consecuencia, reduciendo la resiliencia del sistema.

En el caso de *A. araucana*, la formación de grupos de individuos es frecuente en torno a árboles femeninos, como consecuencia de la reducida distancia de dispersión de las semillas debido a su gran tamaño y masa. La menor severidad y mortalidad asociadas a situaciones de árboles agrupados propiciaría la supervivencia de estos individuos que son fuente de semilla para el establecimiento de individuos post-disturbio. En consecuencia, el agrupamiento de individuos resultaría un rasgo importante para la resistencia a incendios de esta especie y sus bosques. La supervivencia de individuos agrupados sólo ha sido brevemente mencionada en otras investigaciones sobre la severidad en estos bosques (Burns 1993; González et al. 2010b). Si se considera que las condiciones climáticas que propician la propagación de incendios en la región coinciden con las señales que inducen los eventos de producción sincronizada de semillas (i.e. “masting”; González & Veblen 2006; Mundo et al. 2021), el mayor vigor post-incendio de los individuos agrupados (sin anillos ausentes) podría ser beneficioso. Las mayores liberaciones ocurren en árboles de copa aparasolada, que es frecuente en los individuos femeninos rodeados por árboles más jóvenes. Si bien la producción de semillas no es suficiente para el establecimiento de nuevos individuos, la evidencia señala que el reclutamiento es lento en *A. araucana* y poco afectado según el grado severidad de incendio (González et al. 2010a; González et al. 2010b; Assal et al. 2018). Por lo tanto, la supervivencia de árboles semilleros dentro del área quemada resulta en un componente fundamental para la capacidad de recuperación post-incendio del bosque.

A escala de incendio, se identifica un gradiente en la susceptibilidad a quemarse de los distintos tipos forestales de *A. araucana*: severidad alta en rodales mixtos con *N. antarctica*, moderada en bosques puros y menor en comunidades co-dominadas con *N. pumilio*. Este gradiente es coherente con la descripción de Burns (1993) sobre la coexistencia de *A. araucana* y *N. antarctica* en un régimen de incendios severos y el desarrollo de estructuras heterogéneas por efecto de incendios de severidad mixta en bosques mixtos con *N. pumilio*. Asimismo, y a pesar de no contar con información sobre la inflamabilidad de estos tipos forestales, estos resultados pueden interpretarse en el marco del modelo de estados estables y transiciones propuesto para los bosques de Patagonia Norte (Kitzberger et al. 2016; Landesmann et al. 2020). Los rodales mixtos con *N. antarctica*, con propensión a los incendios de alta severidad, funcionarían en el paisaje en forma similar a los matorrales pirófilos, pero la persistencia del componente arbóreo dependería de la frecuencia de incendios, ya que los árboles de menor tamaño mueren en el incendio (<30 cm DAP) y es necesario un período de tiempo considerable para que nuevos individuos se establezcan y superen el estrato arbustivo (Burns 1993). En el área de superposición de los incendios estudiados, fotografías previas al incendio de 1987 (Veblen com. pers.) muestran una densidad de *A. araucana* en la zona bastante superior a la actual, que se reduce a unos pocos individuos remanentes en una matriz predominantemente arbustiva. Análogamente, los rodales mixtos con *N. pumilio* se asemejan a los bosques puros de *Nothofagus*, pero con una dinámica de incendios de severidad mayor, que en parte podría asociarse a diferencias en la estructura de combustibles dadas por la caída natural de ramas de *A. araucana*, a pesar de su baja inflamabilidad (Blackhall & Raffaele 2019), o a la composición del sotobosque (abundancia de la bambúsea *C. culeou*). En situaciones como las que propiciarían la transformación de bosques puros de *Nothofagus* a matorrales (i.e. incendios que por su severidad y extensión limitan el establecimiento post-fuego de *Nothofagus*), estos bosques mixtos tenderían a ser dominados por *A. araucana*, estableciéndose un régimen de incendios de mayor severidad. En un contexto de mayor frecuencia de temporadas con alto riesgo de incendio, la mayor frecuencia en rodales mixtos con *N. antarctica* y la mayor severidad en bosques co-dominados con *N. pumilio*, podrían propiciar la transformación de estos bosques. La propensión a quemarse con alta severidad de los bosques puros de *N. pumilio* en los incendios evaluados en esta tesis, junto con la predicción inesperada de mayor probabilidad de muerte en individuos de mayor tamaño de esta especie, sugieren un efecto combinado de los incendios con el estrés por sequías recurrentes, compatible con el modelo de conversión de bosques desencadenada por incendios propuesto por Coop et al. (2020) y asociable a modificaciones en el clima de la región.

5.3 APORTES DE LA TESIS Y NUEVOS INTERROGANTES

Esta tesis contribuye a la interpretación de la dinámica de incendios en distintos tipos de bosques de *A. araucana*, identificando nuevas características que contribuyen a la resistencia de esta especie al fuego, que emergen como rasgo de resistencia a escala de rodal. La descripción de la susceptibilidad diferencial de los distintos tipos forestales de *A. araucana* constituye un aporte a al modelo de estados estables y transiciones propuesto para otros tipos de vegetación más extendidos en Patagonia Norte. Asimismo, el enfoque de múltiples escalas es excepcional en el campo de la ecología de incendios. En términos metodológicos, la validación de la metodología de estimación de severidad mediante la percepción remota y la detallada descripción de la respuesta en el crecimiento radial brindan sustento y capacidad deductiva a las evaluaciones de incendios recientes y pasados en la región.

Es apropiado señalar que la selección de incendios de gran extensión implica un recorte del espectro de situaciones en que un incendio es susceptible de suceder en Patagonia. En consecuencia, es necesario considerar que el efecto de los factores locales que determinan la severidad puede variar en situaciones climáticas extremas, pudiendo identificarse diferencias al evaluar incendios propagados en condiciones diferentes. La ocurrencia de temporadas extremas suele eclipsar el efecto de los factores de escala local, lo cual podría sugerir al menos la posibilidad de una magnitud de efecto diferente en situaciones más moderadas. No obstante, los incendios extensos y severos son parte del régimen de estos bosques y ocurren justamente en este tipo de condiciones. Sería deseable que futuras investigaciones replicasen el análisis sobre una muestra que incluya mayor cantidad de eventos y de diferentes magnitudes, con el fin de explorar la variabilidad de estas características determinantes de la severidad en un rango más amplio de situaciones.

La identificación del agrupamiento como rasgo que confiere resistencia tiene aplicaciones directas en el manejo post-incendio de estos bosques. Por un lado, permite identificar tipos de bosque más susceptible, prioritarios para tareas de restauración activa. Complementariamente, emerge un interrogante respecto a la factibilidad y eficacia de generar estas estructuras más resistentes al momento de diseñar el plan de restauración, que podría ser abordado por ensayos específicos y monitoreo de restauraciones ya iniciadas.

En cuanto a la interpretación de la dinámica de incendios a escala de paisaje, cabe resaltar que el modelo propuesto para la región tiene un destacado fundamento en la inflamabilidad de los tipos de bosque y su evolución en el tiempo luego de ocurrido un incendio. Por lo tanto, el aporte de esta tesis en ese sentido representa una aproximación que debería respaldarse con investigación detallada sobre la carga y estructura de combustibles finos en distintos bosques de *A. araucana*. Si bien no era objetivo

de esta tesis, la evidencia que sugiere el efecto combinado de sequías e incendios en rodales de *N. pumilio* ejemplifica la susceptibilidad a la conversión de bosques en el contexto del cambio climático actual.

La metodología propuesta para la estimación de la severidad de quema mediante índices espectrales, con su validación en terreno, proporciona sustento ecológico a las evaluaciones del efecto de incendios con un protocolo claro, replicable y comparable con metodologías de uso generalizado. Idealmente, su aplicación en sucesivos eventos contribuiría a la confiabilidad de los umbrales propuestos, reduciendo paulatinamente la necesidad de muestreos extensivos en el terreno.

Finalmente, el análisis dendrocronológico detallado sobre la heterogeneidad de respuestas en el crecimiento radial post-incendio y su grado de asociación con la severidad y otros factores intrínsecos y del entorno contribuyen a la interpretación de reconstrucciones de severidad de incendios que se sustentan en parte en el análisis de patrones de liberación. Los resultados de esta tesis indican que la ocurrencia de anillos ausentes en incendios que dañan más del 60% de la copa no son infrecuentes y, por lo tanto, han de ser considerados al momento de cofechado de tarugos. Potencialmente, la observación de este patrón en varios individuos podría ser utilizada para realizar deducciones en lo respectivo al tipo de evento (nivel de severidad a nivel de rodal y daño de copa, como un indicador individual). Por otro lado, la heterogeneidad de las respuestas que abarcan desde supresiones hasta grandes liberaciones también debe ser contemplada, evitando la asociación directa de la magnitud de la liberación con un grado de reducción de competencia en el rodal (análogo a la severidad). Aún más, la divergencia de tendencias de crecimiento en distintos radios del mismo individuo refuerza el concepto establecido de obtener más de una muestra por árbol. Junto con contemplaciones respecto al tipo de individuo a muestrear, en función de su estructura de copa y posición relativa en el rodal, estos resultados contribuyen a mejorar la aplicación de métodos dendrocronológicos para la reconstrucción de la historia de disturbios en estos bosques.

BIBLIOGRAFÍA

- Adkins J, Sanderman J, Miesel J (2019) Soil carbon pools and fluxes vary across a burn severity gradient three years after wildfire in Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Geoderma* 333:10–22 . <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.07.009>
- Aguilera-Betti I, Muñoz AA, Stahle D, Figueroa G, Duarte F, González-Reyes Á, Christie D, Lara A, González ME, Sheppard PR, Sauchyn D, Moreira-Muñoz A, Toledo-Guerrero I, Olea M, Apaz P, Fernandez A (2017) The first millennium-age *Araucaria araucana* in Patagonia. *Tree-Ring Res* 73:53–56 . <https://doi.org/10.3959/1536-1098-73.1.53>
- Allen CD, Macalady AK, Chenchouni H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears DD, Hogg EH (Ted), Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J-H, Allard G, Running SW, Semerci A, Cobb N (2010) A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For Ecol Manage* 259:660–684 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Allen CD, Savage M, Falk DA, Suckling KF, Swetnam TW, Schulke T, Stacey PB, Morgan P, Hoffman M, Klingel JT (2002) Ecological restoration of Southwestern ponderosa pine ecosystems: A broad perspective. *Ecol Appl* 12:1418–1433 . [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2002\)012\[1418:EROSPP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[1418:EROSPP]2.0.CO;2)
- Allen JL, Sorbel B (2008) Assessing the differenced Normalized Burn Ratio's ability to map burn severity in the boreal forest and tundra ecosystems of Alaska's national parks. *Int J Wildl Fire* 17:463–475
- Alvarez A, Gracia M, Castellnou M, Retana J (2013) Variables that influence changes in fire severity and their relationship with changes between surface and crown fires in a wind-driven wildfire. *For Sci* 59:139–150 . <https://doi.org/10.5849/forsci.10-140>
- Alvarez A, Gracia M, Vayreda J, Retana J (2012) Patterns of fuel types and crown fire potential in *Pinus halepensis* forests in the Western Mediterranean Basin. *For Ecol Manage* 270:282–290 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.039>
- Assal TJ, González ME, Sibold JS (2018) Burn severity controls on post-fire *Araucaria-Nothofagus* regeneration in the Andean Cordillera. *J Biogeogr* 45:2483–2494 . <https://doi.org/10.1111/jbi.13428>

- Barton AM, Poulos HM (2018) Pine vs. oaks revisited: Conversion of Madrean pine-oak forest to oak shrubland after high-severity wildfire in the Sky Islands of Arizona. *For Ecol Manage* 414:28–40 . <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2018.02.011>
- Beisner BE, Haydon DT, Cuddington K (2003) Alternative stable states in ecology. *Front Ecol Environ* 1:376–382 . [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2003\)001\[0376:ASSIE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2003)001[0376:ASSIE]2.0.CO;2)
- Belote TR, Larson AJ, Dietz MS (2015) Tree survival scales to community-level effects following mixed-severity fire in a mixed-conifer forest. *For Ecol Manage* 353:221–231 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.05.033>
- Birch DS, Morgan P, Kolden CA, Abatzoglou JT, Dillon GK, Hudak AT, Smith AMS (2015) Vegetation, topography and daily weather influenced burn severity in central Idaho and western Montana forests. *Ecosphere* 6:17 . <https://doi.org/10.1890/ES14-00213.1>
- Blackhall M, Raffaele E (2019) Flammability of Patagonian invaders and natives: When exotic plant species affect live fine fuel ignitability in wildland-urban interfaces. *Landsc Urban Plan* 189:1–10 . <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2019.04.002>
- Blackhall M, Raffaele E, Paritsis J, Tiribelli F, Morales JM, Kitzberger T, Gowda JH, Veblen TT (2017) Effects of biological legacies and herbivory on fuels and flammability traits: A long-term experimental study of alternative stable states. *J Ecol* 105:1309–1322 . <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12796>
- Blanck Y-L, Rolstad J, Storaunet KO (2013) Low- to moderate-severity historical fires promoted high tree growth in a boreal Scots pine forest of Norway. *Scand J For Res* 28:126–135 . <https://doi.org/10.1080/02827581.2012.706635>
- Bormann FH, Likens GE (1979) *Pattern and Process in a Forested Ecosystem*. Springer New York, New York
- Bottero A, D'amato AW, Palik BJ, Kern CC, Bradford JB, Scherer SS (2017) Influence of Repeated Prescribed Fire on Tree Growth and Mortality in *Pinus resinosa* Forests, Northern Minnesota. <https://doi.org/10.5849/forsci.16-035>
- Boucher J, Beaudoin A, Hébert C, Guindon L, Bauce E (2017) Assessing the potential of the differenced Normalized Burn Ratio (dNBR) for estimating burn severity in eastern Canadian boreal forests. *Int J Wildl Fire* 26:32–45 . <https://doi.org/10.1071/WF15122>
- Bowman DMJS, Perry GLW, Marston JB (2015) Feedbacks and landscape-level vegetation

- dynamics. *Trends Ecol Evol* 30:255–260 . <https://doi.org/10.1016/J.TREE.2015.03.005>
- Bradley RS, Keimig FT, Diaz HF (2004) Projected temperature changes along the American cordillera and the planned GCOS network. *Geophys Res Lett* 31:2–5 . <https://doi.org/10.1029/2004GL020229>
- Bradstock RA, Hammill KA, Collins L, Price O (2010) Effects of weather, fuel and terrain on fire severity in topographically diverse landscapes of south-eastern Australia. *Landsc Ecol* 25:607–619 . <https://doi.org/10.1007/s10980-009-9443-8>
- Brando PM, Nepstad DC, Balch JK, Bolker B, Christman MC, Coe M, Putz FE (2012) Fire-induced tree mortality in a neotropical forest: The roles of bark traits, tree size, wood density and fire behavior. *Glob Chang Biol* 18:630–641 . <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02533.x>
- Bräuning A, De Ridder M, Zafirov N, García-González I, Dimitrov DP, Gärtner H (2016) Tree-ring features: indicators of extreme event impacts. *IAWA J* 37:206–231 . <https://doi.org/10.1163/22941932-20160131>
- Bravo S, Kunst C, Leiva M, Ledesma R (2014) Response of hardwood tree regeneration to surface fires, western Chaco region, Argentina. *For Ecol Manage* 326:36–45 . <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2014.04.009>
- Brooks ME, Kristensen K, van Benthem KJ, Magnusson A, Berg CW, Nielsen A, Skaug HJ, Maechler M, Bolker BM (2017) glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *R J* 9:378–400 . <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- Bruno J, Martín G (1982) Los incendios forestales en los Parques Nacionales. Buenos Aires. Administración de Parques Nacionales, Argentina.
- Burns B (1991) The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. Department of Geography, University of Colorado
- Burns BR (1993) Fire-induced dynamics of *Araucaria araucana-Nothofagus antarctica* forest in the Southern Andes. *J Biogeogr* 20:669 . <https://doi.org/10.2307/2845522>
- Cansler CA, Kane VR, Hessburg PF, Kane JT, Jeronimo SMA, Lutz JA, Povak NA, Churchill DJ, Larson AJ (2022) Previous wildfires and management treatments moderate subsequent fire severity. *For Ecol Manage* 504:119764 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119764>

- Cansler CA, McKenzie D (2014) Climate, fire size, and biophysical setting control fire severity and spatial pattern in the northern Cascade Range, USA. *Ecol Appl* 24:1037–1056 .
<https://doi.org/10.1890/13-1077.1>
- Cansler CA, McKenzie D (2012) How robust are burn severity indices when applied in a new region? Evaluation of alternate field-based and remote-sensing methods. *Remote Sens* 4:456–483 . <https://doi.org/10.3390/rs4020456>
- Carlson DJ, Reich PB, Frelich LE (2011) Fine-scale heterogeneity in overstory composition contributes to heterogeneity of wildfire severity in southern boreal forest. *J For Res* 16:203–214 . <https://doi.org/10.1007/s10310-011-0251-z>
- Carnicer J, Coll M, Ninyerola M, Pons X, Sanchez G, Penuelas J (2011) Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proc Natl Acad Sci* 108:1474–1478 .
<https://doi.org/10.1073/pnas.1010070108>
- Carroll AL, Sillett SC, Van Pelt R, Pelt R Van (2018) Tree-Ring Indicators of Fire in Two Old-Growth Coast Redwood Forests. *Fire Ecol* 2018 141 14:85–105 .
<https://doi.org/10.4996/FIREECOLOGY.140185105>
- Casertano L, Lombardi OW (1963) General characteristics of active andean volcanoes and a summary of their activities during recent centuries. *Bull Seismol Soc Am* 53:1415–1433 .
<https://doi.org/10.1785/BSSA0530061415>
- Certini G (2005) Effects of fire on properties of forest soils: A review. *Oecologia* 143:1–10 .
<https://doi.org/10.1007/s00442-004-1788-8>
- Chafer CJ (2008) A comparison of fire severity measures: An Australian example and implications for predicting major areas of soil erosion. *Catena* 74:235–245 .
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.12.005>
- Chavardès RD, Daniels LD, Harvey JE, Greene GA, Marcoux H, Eskelson BNI, Gedalof Z, Brookes W, Kubian R, Cochrane JD, Nesbitt JH, Pogue AM, Villemare-Côté O, Gray RW, Anderson DW (2021) Regional drought synchronised historical fires in dry forests of the Montane Cordillera Ecozone, Canada. *Int J Wildl Fire* 31:67–80 . <https://doi.org/10.1071/WF21035>
- Chen X, Vogelmann JE, Rollins MG, Key CH, Yang L, Huang C, Shi H (2011) Detecting post-fire burn severity and vegetation recovery using multitemporal remote sensing spectral indices and

field-collected composite burn index data in a ponderosa pine forest. *Int J Remote Sens* 32:7905–7927 . <https://doi.org/10.1080/01431161.2010.524678>

Christensen JH (2007) Regional Climate Projections. *Clim Chang Phys Sci Basis* 27:847–940 . <https://doi.org/10.1080/07341510601092191>

Chuvieco E (2016) *Fundamentals of Satellite Remote Sensing: An environmental approach*. Second Edition. CRC Press, Florida

Clarke PJ, Knox KJE, Bradstock RA, Munoz-Robles C, Kumar L (2014) Vegetation, terrain and fire history shape the impact of extreme weather on fire severity and ecosystem response. *J Veg Sci* 25:1033–1044 . <https://doi.org/10.1111/jvs.12166>

Clarke PJ, Lawes MJ, Midgley JJ, Lamont BB, Ojeda F, Burrows GE, Enright NJ, Knox KJE (2013) Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytol* 197:19–35 . <https://doi.org/10.1111/nph.12001>

Cocke AE, Fulé PZ, Crouse JE (2005) Comparison of burn severity assessments using Differenced Normalized Burn Ratio and ground data. *Int J Wildl Fire* 14:189 . <https://doi.org/10.1071/WF04010>

Collins L, Hunter A, McColl-Gausden S, Penman TD, Zylstra P (2021) The effect of antecedent fire severity on reburn severity and fuel structure in a resprouting eucalypt forest in Victoria, Australia. *Forests* 12:450 . <https://doi.org/10.3390/f12040450>

Contreras MA, Parsons RA, Chung W (2012) Modeling tree-level fuel connectivity to evaluate the effectiveness of thinning treatments for reducing crown fire potential. *For Ecol Manage* 264:134–149 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.10.001>

Coop JD, Parks SA, Stevens-Rumann CS, Crausbay SD, Higuera PE, Hurteau MD, Tepley A, Whitman E, Assal T, Collins BM, Davis KT, Dobrowski S, Falk DA, Fornwalt PJ, Fulé PZ, Harvey BJ, Kane VR, Littlefield CE, Margolis EQ, North M, Parisien MA, Prichard S, Rodman KC (2020) Wildfire-driven forest conversion in Western North American landscapes. *Bioscience* 70:659–673 . <https://doi.org/10.1093/biosci/biaa061>

Croissant Y (2020) Estimation of Random Utility Models in R: The mlogit Package. *J Statistical Softw* 95:41 . <https://doi.org/10.18637/jss.v095.i11>

De Fina AL (1972) El clima de la región de los bosques andino-patagónicos argentinos. In: Dimitri MJ (ed) *La región de los bosques andino-patagónicos*. Sinopsis general. Colección científica del

INTA N° 10, INTA. Buenos Aires, Argentina, pp 35–58

De Groot WJ, Flannigan MD, Cantin AS (2013) Climate change impacts on future boreal fire regimes. *For Ecol Manage* 294:35–44 . <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2012.09.027>

de la Barrera F, Barraza F, Favier P, Ruiz V, Quense J (2018) Megafires in Chile 2017: Monitoring multiscale environmental impacts of burned ecosystems. *Sci Total Environ* 637–638:1526–1536 . <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.119>

De Santis A, Chuvieco E (2007) Burn severity estimation from remotely sensed data: Performance of simulation versus empirical models. *Remote Sens Environ* 108:422–435 . <https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.11.022>

Diaz-Delgado R (2003) Efecto de la recurrencia de los incendios sobre la resiliencia post- incendio de las comunidades vegetales de Cataluña a partir de imágenes de satélite. *Ecosistemas* 12:10

Dillon GK, Holden ZA, Morgan P, Crimmins MA, Heyerdahl EK, Luce CH (2011) Both topography and climate affected forest and woodland burn severity in two regions of the western US, 1984 to 2006. *Ecosphere* 2:130 . <https://doi.org/10.1890/es11-00271.1>

Dimitrov DM, Rumrill PD (2003) Pretest-posttest designs and measurement of change. *Work* 20:159–165 . <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Dirección General de Recursos Forestales (2014) Diagnóstico socio-ambiental del área del incendio de Ruca Choroy y propuestas de intervención. San Martín de los Andes, Argentina

Donoso P (2008) *Ecología Forestal: el bosque y su medio ambiente*, sexta edición, Editorial Universitaria. Santiago, Chile

Emerson JW, Green WA, Schloerke B, Crowley J, Cook D, Hofmann H, Wickham H (2012) The Generalized Pairs Plot. *J Comput Graph Stat* 22:79–91

Enright NJ, Fontaine JB, Bowman DMJS, Bradstock RA, Williams RJ (2015) Interval squeeze: Altered fire regimes and demographic responses interact to threaten woody species persistence as climate changes. *Front Ecol Environ* 13:265–272 . <https://doi.org/10.1890/140231>

Epting JF (2004) Remote sensing of burn severity and the interactions between burn severity, topography and vegetation in interior Alaska. University of Alaska Fairbanks

Epting JF, Verbyla DL, Sorbel B (2005) Evaluation of remotely sensed indices for assessing burn severity in interior Alaska using Landsat TM and ETM+. *Remote Sens Environ* 96:328–339 .

<https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.03.002>

Escuin S, Navarro R, Fernández P (2008) Fire severity assessment by using NBR (Normalized Burn Ratio) and NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) derived from LANDSAT TM/ETM images. *Int J Remote Sens* 29:1053–1073 .

<https://doi.org/10.1080/01431160701281072>

Eskuche U (1968) Fisionomía y sociología de los bosques de *Nothofagus dombeyi* en la región de Nahuel Huapi. *Veg* XVI:192–204 . <https://doi.org/10.1007/BF00261362>

Espinosa J, Martín-Benito D, de Rivera ÓR, Hernando C, Guijarro M, Madrigal J (2021) Tree growth response to low-intensity prescribed burning in *Pinus nigra* stands: Effects of burn season and fire severity. *Appl Sci* 11: . <https://doi.org/10.3390/app11167462>

Fang L, Yang J, Zu J, Li G, Zhang J (2015) Quantifying influences and relative importance of fire weather, topography, and vegetation on fire size and fire severity in a Chinese boreal forest landscape. *For Ecol Manage* 356:2–12 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.01.011>

Feller MC, Klenner W, Feller MC, Klenner W (2011) Short-term effects of prescribed burning on radial growth of Douglas-fir trees in south central British Columbia. *Int J Wildl Fire* 20:876–887 . <https://doi.org/10.1071/WF10118>

Fernandes PM, Vega JA, Jiménez E, Rigolot E (2008) Fire resistance of European pines. *For Ecol Manage* 256:246–255 . <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2008.04.032>

Fernández-García V, Santamarta M, Fernández-Manso A, Quintano C, Marcos E, Calvo L (2018) Burn severity metrics in fire-prone pine ecosystems along a climatic gradient using Landsat imagery. *Remote Sens Environ* 206:205–217 . <https://doi.org/10.1016/j.rse.2017.12.029>

Fernández-Guisuraga JM, Suárez-Seoane S, García-Llamas P, Calvo L (2021) Vegetation structure parameters determine high burn severity likelihood in different ecosystem types: A case study in a burned Mediterranean landscape. *J Environ Manage* 288:112462 . <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112462>

Ferreira N, Curruchin Y, Jara O, Contreras MR, Reyes A, Carpinetto N, Sanguinetti J (2019) Evaluación de la recuperación del área incendiada en Ñorquinco – Parque Nacional Lanín

Folke C, Carpenter S, Walker B, Scheffer M, Elmqvist T, Gunderson L, Holling CS (2004) Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35:557–581

- French NHF, Kasischke ES, Hall RJ, Murphy KA, Verbyla DL, Hoy EE, Allen JL (2008) Using Landsat data to assess fire and burn severity in the North American boreal forest region: an overview and summary of results. *Int J Wildl Fire* 17:443–462
- Fuentes-Ramírez A, Arroyo-Vargas P, Fierro A Del, Pérez F (2019) Post-fire response of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch: Assessment of vegetative resprouting, seed production and germination. *Gayana Botánica* 76:119–122 . <https://doi.org/10.4067/S0717-66432019000100119>
- Fuentes-Ramirez A, Barrientos M, Almonacid L, Arriagada-Escamilla C, Salas-Eljatib C (2018) Short-term response of soil microorganisms, nutrients and plant recovery in fire-affected *Araucaria araucana* forests. *Appl Soil Ecol* 131:99–106 . <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.08.010>
- Furlaud JM, Prior LD, Williamson GJ, Bowman DMJS (2021) Fire risk and severity decline with stand development in Tasmanian giant Eucalyptus forest. *For Ecol Manage* 502:119724 . <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119724>
- Génova M, Santana C, Martínez B (2017) Short communication: Many missing rings in old Canary pines can be related with age, fires and traditional uses. *For Syst* 26: . <https://doi.org/10.5424/FS/2017262-10253>
- González ME, Szejner M, Muñz A, Silva S, Muñoz AA, Silva J (2010a) Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*: efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Bosque Nativ* 46:12–17
- González ME, Veblen TT (2006) Climatic influences on fire in *Araucaria araucana–Nothofagus forests* in the Andean cordillera of south-central Chile. *Ecoscience* 13:342–350 . <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-13-3-342.1>
- González ME, Veblen TT, Sibold JS (2005) Fire history of *Araucaria-Nothofagus* forests in Villarrica National Park, Chile. *J Biogeogr* 32:1187–1202
- González ME, Veblen TT, Sibold JS (2010b) Influence of fire severity on stand development of *Araucaria araucana-Nothofagus pumilio* stands in the Andean cordillera of south-central Chile. *Austral Ecol* 35:597–615 . <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2009.02064.x>
- Grosfeld J, Barthélémy D, Brion C (1999) Architectural variations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitat. In: Kurmann MH, Hemsley AR (eds) *The*

Evolution of Plant Architecture. Royal Botanic Gardens, Kew, pp 109–122

Hadad MA, Roig FA, Arco Molina JG, Hackett-Pain A (2021) Growth of male and female *Araucaria araucana* trees respond differently to regional mast events, creating sex-specific patterns in their tree-ring chronologies. *Ecol Indic* 122:107245 .

<https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2020.107245>

Hall RJ, Freeburn JT, de Groot WJ, Pritchard JM, Lynham TJ, Landry R (2008) Remote sensing of burn severity: Experience from western Canada boreal fires. *Int J Wildl Fire* 17:476–489 .

<https://doi.org/10.1071/WF08013>

Hammill KA, Bradstock RA (2006) Remote sensing of fire severity in the Blue Mountains: influence of vegetation type and inferring fire intensity. *Int J Wildl Fire* 15:213–226

Harris L, Taylor AH (2015) Topography, fuels, and fire exclusion drive fire severity of the Rim Fire in an old-growth mixed-conifer forest, Yosemite National Park, USA. *Ecosystems* 18:1192–1208 . <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9890-9>

Harvey BJ, Donato DC, Turner MG (2016) Burn me twice, shame on who? Interactions between successive forest fires across a temperate mountain region. *Ecology* 97:2272–2282 .

<https://doi.org/10.1002/ecy.1439>

Heusser CJ (1994) Paleoindians and fire during the late Quaternary in southern South America. *Rev Chil Hist Nat* 67:435–443

Heusser CJ, Rabassa J, Brandani A (1988) Late-Holocene vegetation of the Andean *Araucaria* region, Province of Neuquén, Argentina. *Mt Res Dev* 8:53–63

Holden ZA, Morgan P, Smith AMS, Vierling L (2010) Beyond Landsat: A comparison of four satellite sensors for detecting burn severity in ponderosa pine forests of the Gila Wilderness, NM, USA. *Int J Wildl Fire* 19:449–458 . <https://doi.org/10.1071/WF07106>

Holmes RL (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bull* 43:69–75

Holsinger LM, Parks SA, Miller C (2016) Weather, fuels, and topography impede wildland fire spread in western US landscapes. *For Ecol Manage* 380:59–69 .

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.035>

Holz A, Veblen TT (2011) Variability in the Southern Annular Mode determines wildfire activity in

Patagonia. *Geophys Res Lett* 38:1–6 . <https://doi.org/10.1029/2011GL047674>

Hosmer DW, Lemeshow S, Sturdivant RX (2013) *Applied Logistic Regression*. Third Edition. John Wiley & Sons Inc., Hoboken, New Jersey

Hughes AR (2010) Disturbance and diversity: an ecological Chicken and Egg problem | Learn Science at Scitable. *Nat Educ Knowl* 3:48

Jactel H, Bauhus J, Boberg J, Bonal D, Castagneyrol B, Gardiner B, Gonzalez-Olabarria JR, Koricheva J, Meurisse N, Brockerhoff EG (2017) Tree diversity drives forest stand resistance to natural disturbances. *Curr For Reports* 3:223–243 . <https://doi.org/10.1007/S40725-017-0064-1>

Johnston JD, Dunn CJ, Vernon MJ (2019) Tree traits influence response to fire severity in the western Oregon Cascades, USA. *For Ecol Manage* 433:690–698 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.047>

Johnstone JF, Allen CD, Franklin JF, Frelich LE, Harvey BJ, Higuera PE, Mack MC, Meentemeyer RK, Metz MR, Perry GL, Schoennagel T, Turner MG (2016) Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Front Ecol Environ* 14:369–378 . <https://doi.org/10.1002/fee.1311>

Kaufman YJ, Remer LA (1994) Detection of forests using Mid-IR reflectance: An application for aerosol studies. *IEEE Trans Geosci Remote Sens* 32:672–683

Keane R (2013) Disturbance Regimes and the Historical Range and Variation in Terrestrial Ecosystems. In: Levin SA (ed) *Encyclopedia of Biodiversity*, Volume 2. Academic Press, Waltham, pp 568–581

Keeley JE (2009) Fire intensity, fire severity and burn severity: A brief review and suggested usage. *Int J Wildl Fire* 18:116–126 . <https://doi.org/10.1071/WF07049>

Keeley JE, Syphard AD (2016) Climate Change and Future Fire Regimes: Examples from California. *Geosciences* 6: . <https://doi.org/10.3390/geosciences6030037>

Kelly J, Ibáñez TS, Santín C, Doerr SH, Nilsson MC, Holst T, Lindroth A, Kljun N (2021) Boreal forest soil carbon fluxes one year after a wildfire: Effects of burn severity and management. *Glob Chang Biol* 27:4181–4195 . <https://doi.org/10.1111/GCB.15721>

Key CH, Benson NC (2006) *Landscape assessment: Sampling and analysis methods*. USDA Forest Service, Gen. Tech. Report RMRS-GTR-164-CD

- Keyser A, Westerling AL (2017) Climate drives inter-annual variability in probability of high severity fire occurrence in the western United States. *Environ Res Lett* 12: .
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa6b10>
- Keyser TL, Smith FW, Shepperd WD (2010) Growth response of *Pinus ponderosa* following a mixed-severity wildfire in the Black Hills, South Dakota. *West J Appl For* 25:49–54 .
<https://doi.org/10.1093/wjaf/25.2.49>
- Kitzberger T, Aráoz E, Gowda JH, Mermoz M, Morales JM (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 GLW, Paritsis J, Gowda JH, Tepley AJ, Holz A, Veblen TT (2016) Fire–vegetation feedbacks and alternative states: common mechanisms of temperate forest vulnerability to fire in southern South America and New Zealand. *New Zeal J Bot* 54:247–272 .
<https://doi.org/10.1080/0028825X.2016.1151903>
- Kitzberger T, Tiribelli F, Barberá I, Gowda JH, Morales JM, Zalazar L, Paritsis J (2022) Projections of fire probability and ecosystem vulnerability under 21st century climate across a trans-Andean productivity gradient in Patagonia. *Sci Total Environ* 839:156303 .
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156303>
- Kitzberger T, Veblen TT (1999) Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landsc Ecol* 14:1–15 . <https://doi.org/10.1023/A:1008069712826>
- Kitzberger T, Veblen TT, Villalba R (1995) Tectonic influences on tree growth in northern Patagonia, Argentina: The roles of substrate stability and climatic variation. *Can J For Res* 25:1684–1696 . <https://doi.org/10.1139/x95-182>
- Krawchuk MA, Moritz MA (2011) Constraints on global fire activity vary across a resource gradient. *Ecology* 92:121–132 . <https://doi.org/10.1890/09-1843.1>
- Kurbanov E, Vorobyev O, Leznin S, Polevshiova Y, Demisheva E (2017) Assessment of burn severity in Middle Povozyhje with Landsat multitemporal data. *Int J Wildl Fire* 26:772–782
- Landesmann JB, Tiribelli F, Paritsis J, Veblen TT, Kitzberger T (2020) Increased fire severity triggers positive feedbacks of greater vegetation flammability and favors plant community-type conversions. *J Veg Sci* 00:13 . <https://doi.org/10.1023/B:CLIM.0000018508.94901.9c>

- Lecina-Diaz J, Alvarez A, Retana J (2014) Extreme fire severity patterns in topographic, convective and wind-driven historical wildfires of mediterranean pine forests. PLoS One 9:e85127 .
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085127>
- Lentile LB, Holden ZA, Smith AMS, Falkowski MJ, Hudak AT (2006a) Remote sensing techniques to assess active fire characteristics and post fire effects. USDA For Serv / UNL Fac Publ 194:319–345
- Lentile LB, Smith FW, Shepperd WD (2006b) Influence of topography and forest structure on patterns of mixed severity fire in ponderosa pine forests of the South Dakota Black Hills, USA. Int J Wildl Fire 15:557–566 . <https://doi.org/10.1071/WF05096>
- Lestienne M, Vanni ere B, Curt T, Jouffroy-Bapicot I, H ely C (2022) Climate-driven Mediterranean fire hazard assessments for 2020–2100 on the light of past millennial variability. Clim Change 170:1–18 . <https://doi.org/10.1007/S10584-021-03258-Y/FIGURES/4>
- Lhermitte S, Verbesselt J, Verstraeten WW, Veraverbeke S, Coppin P (2011) Assessing intra-annual vegetation regrowth after fire using the pixel based regeneration index. ISPRS J Photogramm Remote Sens 66:17–27 . <https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2010.08.004>
- Littell JS, Mckenzie D, Peterson DL, Westerling AL (2009) Climate and wildfire area burned in western U.S. ecoprovinces, 1916–2003. Ecol Appl 19:1003–1021 . <https://doi.org/10.1890/07-1183.1>
- Lloret F, Keeling EG, Sala A (2011) Components of tree resilience : effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. Oikos 120:1909–1920 .
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x>
- Lu B, He Y, Tong A (2016) Evaluation of spectral indices for estimating burn severity in semiarid grasslands. Int J Wildl Fire 25:147–157
- Marcotti E, Amoroso MM, Rodr iguez-Cat on M, Vega L, Srur AM, Villalba R (2021) Growth resilience of *Austrocedrus chilensis* to drought along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. For Ecol Manage 496:119388 . <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2021.119388>
- Masiokas MH, Villalba R, Luckman BH, Lascano ME, Delgado S, Stepanek P (2008) 20th-century glacier recession and regional hydroclimatic changes in northwestern Patagonia. Glob Planet Change 60:85–100 . <https://doi.org/10.1016/J.GLOPLACHA.2006.07.031>
- McCune B (2007) Improved estimates of incident radiation and heat load using non-parametric

regression against topographic variables. *J Veg Sci* 18:751–754 . <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02590.x>

McInnis LM, Oswald BP, Williams HM, Farrish KW, Unger DR (2004) Growth response of *Pinus taeda* L. to herbicide, prescribed fire, and fertilizer. *For Ecol Manage* 199:231–242 . <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2004.05.038>

McKenzie D, Littell JS (2017) Climate change and the eco-hydrology of fire: Will area burned increase in a warming western USA? *Ecol Appl* 27:26–36 . <https://doi.org/10.1002/EAP.1420>

McKenzie D, Miller C, Falk DA (2011) Toward a Theory of Landscape Fire. In: Mckenzie D, Miller C, Falk DA (eds) *The Landscape Ecology of Fire*. Springer Science & Business Media

Meng R, Zhao F (2017) Remote sensing of fire effects: A review for recent advances in burned area and burn severity mapping. In: Petropoulos GP, Islam T (eds) *Remote Sensing of Hydrometeorological Hazards*, 1st edn. CRC Press, Boca Raton, USA, pp 261–283

Merenson CE, Menéndez JL, La Rocca SM (2005) Informe Regional Bosque Andino Patagónico, Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Argentina

Mermoz M, Kitzberger T, Veblen TT (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>

Mermoz M, Müller M, Nuñez C, Pastore H, Ramilo E (2016) Evaluación ecológica del incendio “El Cristo” Área Futalaufquen - Parque Nacional Los Alerces marzo-abril de 2015. Administración de Parques Nacionales, Argentina

Miller JD, Knapp EE, Key CH, Skinner CN, Isbell CJ, Creasy RM, Sherlock JW (2009) Calibration and validation of the relative differenced Normalized Burn Ratio (RdNBR) to three measures of fire severity in the Sierra Nevada and Klamath Mountains, California, USA. *Remote Sens Environ* 113:645–656 . <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.11.009>

Miller JD, Thode AE (2007) Quantifying burn severity in a heterogeneous landscape with a relative version of the delta Normalized Burn Ratio (dNBR). *Remote Sens Environ* 109:66–80 . <https://doi.org/10.1016/j.rse.2006.12.006>

Mohr-Bell D (2015) Superficies afectadas por incendios en la región Bosque Andino Patagónico durante los veranos de 2013-2014 y 2014-2015. Secretaría de AMbiente y Desarrollo

Sustentable, Argentina

- Montaldo P (1974) La bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol) Koch. Boletín del Inst Latino-Americano Investig y Capacit 46–48:3–55
- Montenegro C, Strada M, Parmuchi MG, Bono J, Stamati M, Manghi E, Bertolami F, Wabö E, Picchio P (2009) Áreas afectadas por incendios en la región Bosque Andino Patagónico, Provincia del Neuquén. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Argentina.
- Moore WW (1994) Postsettlement changes in natural fire regimes and forest structure ecological restoration of old-growth ponderosa pine forests. *J Sustain For* 2:153–181 .
https://doi.org/10.1300/J091v02n01_07
- Morgan P, Hardy CC, Swetnam TW, Rollins MG, Long DG (2001) Mapping fire regimes across time and space: Understanding coarse and fine-scale fire patterns. *Int J Wildl Fire* 10:329–342 .
<https://doi.org/doi:10.1071/WF01032>
- Moritz MA, Parisien M-A, Batllori E, Krawchuk MA, Dorn J Van, Ganz DJ, Hayhoe K (2012) Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere* 3:1–22 .
<https://doi.org/10.1890/ES11-00345.1>
- Mundo IA (2011) Historia de incendios en bosques de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch de Argentina a través de un análisis dendroecológico. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata
- Mundo IA, Juñent FAR, Villalba R, Kitzberger T, Barrera MD (2012) *Araucaria araucana* tree-ring chronologies in Argentina: Spatial growth variations and climate influences. *Trees - Struct Funct* 26:443–458 . <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0605-3>
- Mundo IA, Kitzberger T, Roig FA, Villalba R, Barrera MD (2013) Fire history in the *Araucaria araucana* forests of Argentina: Human and climate influences. *Int J Wildl Fire* 22:194–206 .
<https://doi.org/10.1071/WF11164>
- Mundo IA, Sanguinetti J, Kitzberger T (2021) Multi-centennial phase-locking between reproduction of a South American conifer and large-scale drivers of climate. *Nat Plants* 7:1560–1570 .
<https://doi.org/10.1038/s41477-021-01038-1>
- Mundo IA, Villalba R, Veblen TT, Kitzberger T, Holz A, Paritsis J, Ripalta A (2017) Fire history in southern Patagonia: Human and climate influences on fire activity in *Nothofagus pumilio* forests. *Ecosphere* 8: . <https://doi.org/10.1002/ecs2.1932>

- Murphy BP, Russell-Smith J (2010) Fire severity in a northern Australian savanna landscape: The importance of time since previous fire. *Int J Wildl Fire* 19:46–51 .
<https://doi.org/10.1071/WF08202>
- Murphy BP, Russell-Smith J, Prior LD (2010) Frequent fires reduce tree growth in northern Australian savannas: Implications for tree demography and carbon sequestration. *Glob Chang Biol* 16:331–343 . <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01933.x>
- Murphy KA, Reynolds JH, Koltun JM (2008) Evaluating the ability of the differenced Normalized Burn Ratio (dNBR) to predict ecologically significant burn severity in Alaskan boreal forests. *Int J Wildl Fire* 17:490–499 . <https://doi.org/10.1071/WF08050>
- Mutch LS, Swetnam TW (1995) Effects of fire severity and climate on ring-width growth of Giant Sequoia after fire. *Proc Symp Fire Wilderness Park Manag Past Lessons Futur Oppor March* 30:241–246
- Navarro Cerrillo RM, Olave Ortiz F, Hayas A, Castillo M (2015) Metodología para la elaboración de un plan de restauración postincendio en Chile: la experiencia del Parque Nacional de Torres del Paine The experience of the Torres del Paine National Park. *An Inst Patagon* 43:53–73
- Newman EA, Blois J, Swetnam TW, Zimmerman JK, Newman EA (2019) Disturbance Ecology in the Anthropocene. *Front Ecol Evol* 7:147 . <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00147>
- Nguyen Tran B, Tanase MA, Bennett LT, Aponte C (2018) Evaluation of spectral indices for assessing fire severity in Australian temperate forests. *Remote Sens* 10:1–18 .
<https://doi.org/10.3390/rs10111680>
- Nowacki GT, Abrams MD (1997) Radial-growth averaging criteria for reconstructing disturbance histories from presettlement-origin oaks. *Ecol Monogr* 67:225–249
- Oberdofer E (1960) Pflanzensoziologische Studien in Chile. In: Tüxen R (ed) *Flora et Vegetatio Mundi*. J Cramer, Weinheim, pp 1–208
- Pansing ER, Tomback DF, Wunder MB (2020) Climate-altered fire regimes may increase extirpation risk in an upper subalpine conifer species of management concern. *Ecosphere* 11:e03220 .
<https://doi.org/10.1002/ecs2.3220>
- Paritsis J, Holz A, Veblen TT, Kitzberger T (2013) Habitat distribution modeling reveals vegetation flammability and land use as drivers of wildfire in SW Patagonia. *Ecosphere* 4:1–20 .
<https://doi.org/10.1890/ES12-00378.1>

- Paritsis J, Veblen TT, Holz A (2015) Positive fire feedbacks contribute to shifts from *Nothofagus pumilio* forests to fire-prone shrublands in Patagonia. *J Veg Sci* 26:89–101 .
<https://doi.org/10.1111/jvs.12225>
- Parks SA, Holsinger LM, Koontz MJ, Collins L, Whitman E, Parisien MA, Loehman RA, Barnes JL, Bourdon JF, Boucher J, Boucher Y, Caprio AC, Collingwood A, Hall RJ, Park J, Saperstein LB, Smetanka C, Smith RJ, Soverel NO (2019) Giving ecological meaning to satellite-derived fire severity metrics across North American forests. *Remote Sens* 11:1735
- Parks SA, Holsinger LM, Panunto MH, Jolly WM, Dobrowski SZ, Dillon GK (2018a) High-severity fire: Evaluating its key drivers and mapping its probability across western US forests. *Environ Res Lett* 13:044037 . <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab791>
- Parks SA, Holsinger LM, Voss MA, Loehman RA, Robinson NP (2018b) Mean composite fire severity metrics computed with Google Earth Engine offer improved accuracy and expanded mapping potential. *Remote Sens* 10:879
- Parks SA, Miller C, Abatzoglou JT, Holsinger LM, Parisien MA, Dobrowski SZ (2016) How will climate change affect wildland fire severity in the western US? *Environ Res Lett* 11:035002 .
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/3/035002>
- Paruelo JM, Beltrán A, Jobbagy E, Sala OE, Golluscio RA (1998) The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecol Austral* 8:85–101
- Pausas JG (2004) Changes in fire and climate in the Eastern Iberian Peninsula (Mediterranean Basin). *Clim Change* 63:337–350 . <https://doi.org/10.1023/B:CLIM.0000018508.94901.9C>
- Pearson HA, Davis JR, Schubert GH (1972) Effects of wildfire on timber and forage production in Arizona. *J Range Manag* 25:250–253 . <https://doi.org/10.2307/3896904>
- Pedersen BS (1998) The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* 79:79–93 . <https://doi.org/10.2307/176866>
- Peñaloza Rubio AR (2006) Zonificación de la severidad de un incendio natural y su descripción topográfica cuantitativa en el Parque Nacional Tolhuaca, IX Región, Chile. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile
- Peralta M (1980) Geomorfología, clima y suelos del tipo forestal *Araucaria* en Lonquimay. *Boletín Técnico* 55. Santiago de Chile

- Pereira JMC (1999) A comparative evaluation of NOAA/AVHRR vegetation indexes for burned surface detection and mapping. *IEEE Trans Geosci Remote Sens* 37:217–226 .
<https://doi.org/doi:10.1111/j.1466-822X.2006.00205.x>
- Pérez de Lis G, García González I, Rozas V, Arévalo JR (2011) Effects of thinning intensity on radial growth patterns and temperature sensitivity in *Pinus canariensis* afforestations on Tenerife Island, Spain. *Ann For Sci* 68:1093–1104 . <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0125-8>
- Peterson DL, Arbaugh MJ, Pollock GH, Robinson LJ (1991) Postfire growth of *Pseudotsuga menziesii* and *Pinus contorta* in the Northern Rocky Mountains, USA. *Int J Wildl Fire* 1:63–71 .
<https://doi.org/10.1071/WF9910063>
- Pickett STA, Wu J, Cadenasso ML (1999) Patch dynamics and the ecology of the disturbed ground: a framework for synthesis. In: Walker LR (ed) *Ecosystems of Disturbed Ground*. Elsevier, Amsterdam, pp 707–722
- Picotte JJ, Robertson KM (2011) Validation of remote sensing of burn severity in south-eastern US ecosystems. *Int J Wildl Fire* 20:453–464 . <https://doi.org/10.1071/WF10013>
- Povak NA, Kane VR, Collins BM, Lydersen JM, Kane JT (2020) Multi-scaled drivers of severity patterns vary across land ownerships for the 2013 Rim Fire, California. *Landsc Ecol* 35:293–318 . <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00947-z>
- Prichard SJ, Kennedy MC (2014) Fuel treatments and landform modify landscape patterns of burn severity in an extreme fire event. *Ecol Appl* 24:571–590 . <https://doi.org/10.1890/13-0343.1>
- Py C, Bauer J, Weisberg PJ, Biondi F (2006) Radial growth responses of singleleaf pinyon (*Pinus monophylla*) to wildfire. *Dendrochronologia* 24:39–46 .
<https://doi.org/10.1016/j.dendro.2006.05.003>
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System. QGIS Association.
<http://www.qgis.org>
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Rechene C (2000) Los bosques de *Araucaria araucana* en Argentina. Estudios silvícolas. Universidad Técnica de Munich
- Resco de Dios V (2016) When fire acts like an irrigation: competition release after burning enhances

growth. *Trees - Struct Funct* 30:579–580 . <https://doi.org/10.1007/S00468-016-1382-9/FIGURES/1>

Righetto Cassano C, Barlow J, Pardini R (2014) Forest loss or management intensification? Identifying causes of mammal decline in cacao agroforests. *Biol Conserv* 169:14–22 . <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.10.006>

Riley SJ, DeGloria SD, Elliot R (1999) A terrain ruggedness index that quantifies topographic heterogeneity. *Intermt J Sci* 5:23–27

Rocca ME, Brown PM, Macdonald LH, Carrico CM (2014) Climate change impacts on fire regimes and key ecosystem services in Rocky Mountain forests. *For Ecol Manage* 327:290–305 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.005>

Rodríguez-Catón M, Villalba R, Srur A, Williams AP (2019) Radial growth patterns associated with tree mortality in *Nothofagus pumilio* forest. *Forests* 10: . <https://doi.org/10.3390/f10060489>

Rogers BM, Neilson RP, Drapek R, Lenihan JM, Wells JR, Bachelet D, Law BE (2011) Impacts of climate change on fire regimes and carbon stocks of the U.S: Pacific Northwest. *J Geophys Res* 116:g03037 . <https://doi.org/10.1029/2011JG001695>

Rogers P (1996) *Disturbance Ecology and Forest Management: a Review of the Literature*. General Technical Report INT-GTR-336

Roig F (1998) La Vegetación de la Patagonia. In: Correa M (ed) *Flora Patagónica*. INTA, Buenos Aires, pp 48–166

Roig FA, Hadad MA, Moreno C, Gandullo RJ, Piraino S, Martínez-Carretero E, González-Loyarte M, Arco Molina JG, Bendini M, Boninsegna JA, Peralta I, Barrio E, Bottero R, Patón Domínguez D, Juaneda E, Trevizor T, Duplancic A (2014) Hiatos de regeneración del bosque de *Araucaria araucana* en Patagonia: vinculaciones al uso de tierras y desertificación regional. *Zo Arid* 15:326–348

Rouse WJ, Haas RH, Schell JA, Deering DW (1974) Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. In: NASA SP-251, Third ERTS-1 Symposium. NASA, Washington, DC, pp 309–317

Rozas V, Pérez-de-Lis G, García-González I, Arévalo JR (2011) Contrasting effects of wildfire and climate on radial growth of *Pinus canariensis* on windward and leeward slopes on Tenerife, Canary Islands. *Trees - Struct Funct* 25:895–905 . <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0564-8>

- Sanguinetti J (2015) Cambio Climático, incendios forestales y su interacción con granívoros no-nativos: una amenaza potencial para la conservación de los bosques de *Araucaria* en Argentina Proyecto
- Sanguinetti J, Kitzberger T (2010) Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: Potential effects on seedling establishment. *Biol Invasions* 12:689–706 . <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9474-8>
- Sanguinetti J, Kitzberger T (2008) Patterns and mechanisms of masting in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. *Austral Ecol* 33:78–87 . <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01792.x>
- Schepers L, Haest B, Veraverbeke S, Spanhove T, Borre J V, Goossens R (2014) Burned area detection and burn severity assessment of a heathland fire in Belgium Using Airborne Imaging Spectroscopy (APEX). *Remote Sens* 6:1803–1826 . <https://doi.org/10.3390/rs6031803>
- Schmidt H (1977) Dinámica de un Bosque Virgen de *Araucaria* — Lenga (Chile). *BOSQUE* 2:3–11 . <https://doi.org/10.4206/BOSQUE.1977.V2N1-02>
- Schulman E (1956) *Dendroclimatic Change in Semiarid America*. University of Arizona Press, Tucson, USA
- Seo H, Choung Y (2014) Enhanced vulnerability to fire by *Pinus densiflora* forests due to tree morphology and stand structure in Korea. *J Plant Biol* 57:48–54 . <https://doi.org/10.1007/S12374-013-0359-0>
- Shenoy A, Johnstone JF, Kasischke ES, Kielland K (2011) Persistent effects of fire severity on early successional forests in interior Alaska. *For Ecol Manage* 261:381–390 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.10.021>
- Smith AMS, Wooster MJ, Drake NA, Dipotso FM, Falkowski MJ, Hudak AT (2005) Testing the potential of multi-spectral remote sensing for retrospectively estimating fire severity in African Savannas. *Remote Sens Environ* 97:92–115 . <https://doi.org/10.1016/j.rse.2005.04.014>
- Smith KT, Arbellay E, Falk DA, Sutherland EK (2016) Macroanatomy and compartmentalization of recent fire scars in three North American conifers. *Can J For Res* 46:535–542 . <https://doi.org/10.1139/cjfr-2015-0377>
- Smucker KM, Hutto RL, Steele BM (2005) Changes in bird abundance after wildfire: importance of fire severity and time since fire. *Ecol Appl* 15:1535–1549

SNMF (2021) Reportes de ocurrencia

Soverel NO, Coops NC, Perrakis DDB, Daniels LD, Gergel SE (2011) The transferability of a dNBR-derived model to predict burn severity across 10 wildland fires in western Canada. *Int J Wildl Fire* 20:518–531 . <https://doi.org/10.1071/WF10081>

Soverel NO, Perrakis DDB, Coops NC (2010) Estimating burn severity from Landsat dNBR and RdNBR indices across western Canada. *Remote Sens Environ* 114:1896–1909 . <https://doi.org/10.1016/j.rse.2010.03.013>

Stambaugh MC, Hammer LD, Godfrey R (2015) Performance of burn-severity metrics and classifications in oak woodlands and grasslands. *Remote Sens* 7:10501–10522 . <https://doi.org/10.3390/rs70810501>

Stokes MA, Smiley TL (1968) An introduction to tree-ring dating. The University of Arizona Press, Tucson, USA

Sutherland E, Covington W, Andariese S (1991) A model of Ponderosa pine growth-response to prescribed burning. *For Ecol Manag* 44:161–173 . [https://doi.org/10.1016/0378-1127\(91\)90005-g](https://doi.org/10.1016/0378-1127(91)90005-g)

Swetnam TW, Baisan CH, Caprio AC, Brown PM, Touchan R, Scott Anderson R, Hallett DJ (2009) Multi-millennial fire history of the giant forest, Sequoia National Park, California, USA. *Fire Ecol* 5:120–150 . <https://doi.org/10.4996/fireecology.0503120>

Tarabini M, Gomez F, Calderón MÁ, La Manna L (2021) Role of abiotic factors in *Nothofagus pumilio* forest mortality: The sensitivity of ecotones. *For Ecol Manage* 494:119316 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119316>

Tepley AJ, Thomann E, Thomas |, Veblen T, George |, Perry LW, Holz A, Paritsis J, Kitzberger | Thomas, Anderson-Teixeira KJ (2018) Influences of fire-vegetation feedbacks and post-fire recovery rates on forest landscape vulnerability to altered fire regimes. *J Ecol* 106:1925–1940 . <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12950>

Tepley AJ, Veblen TT (2015) Spatiotemporal fire dynamics in mixed-conifer and aspen forests in the San Juan Mountains of southwestern Colorado, USA. *Ecol Monogr* 85:583–603 . <https://doi.org/10.1890/14-1496.1>

Thonicke K, Venevsky S, Sitch S, Cramer W (2001) The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a dynamic global vegetation model . *Glob Ecol*

Biogeogr 10:661–677

- Tiribelli F, Kitzberger T, Morales JM (2018) Changes in vegetation structure and fuel characteristics along post-fire succession promote alternative stable states and positive fire-vegetation feedbacks. *J Veg Sci* 29:147–156 . <https://doi.org/10.1111/jvs.12620>
- Tiribelli F, Morales JM, Gowda JH, Mermoz M, Kitzberger T (2019) Non-additive effects of alternative stable states on landscape flammability in NW Patagonia: Fire history and simulation modelling evidence. *Int J Wildl Fire* 28:149–159 . <https://doi.org/10.1071/WF18073>
- Tortorelli LA (1947) Los incendios de bosques en la Argentina. Ministerio de Agricultura de la Nación. Dirección Forestal., Buenos Aires
- Tortorelli LA (1942) La explotación racional de los bosques de *Araucaria* de Neuquén. Su importancia económica. *SERVIR VI*:74
- Trigg SN, Flasse S (2001) An evaluation of different bi-spectral spaces for discriminating burned shrub-savannah. *Int J Remote Sens* 22:2641–2647
- Tubbesing CL, York RA, Stephens SL, Battles JJ (2020) Rethinking fire-adapted species in an altered fire regime. *Ecosphere* 11:e03091 . <https://doi.org/10.1002/ecs2.3091>
- Turner MG (2010) Disturbances and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91:2833–2849
- Turner MG, Hargrove W, Gardner RH, Romme WH (1994) Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *J Veg Sci* 5:731–742 . <https://doi.org/10.2307/3235886>
- Valor T, Battipaglia G, Piqué M, Altieri S, González-Olabarria JR, Casals P (2020) The effect of prescribed burning on the drought resilience of *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* Dunal (Franco) and *P. sylvestris* L. *Ann For Sci* 77: . <https://doi.org/10.1007/s13595-019-0912-1>
- Valor T, Casals P, Altieri S, González-Olabarria JR, Piqué M, Battipaglia G (2018) Disentangling the effects of crown scorch and competition release on the physiological and growth response of *Pinus halepensis* Mill. using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ isotopes. *For Ecol Manage* 424:276–287 . <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.04.056>
- Valor T, González-Olabarria JR, Piqué M (2015) Assessing the impact of prescribed burning on the growth of European pines. *For Ecol Manage* 343:101–109 .

<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.002>

- Valor T, Piqué M, López BC, González-Olabarria JR (2013) Influence of tree size, reduced competition, and climate on the growth response of *Pinus nigra* Arn. salzmannii after fire. *Ann For Sci* 2013 705 70:503–513 . <https://doi.org/10.1007/S13595-013-0284-X>
- Van de Water K, North M (2012) Fire regimes, stand structure, fuel loads, and fire behavior in riparian and upland forests, sierra nevada mountains, USA. In: Kerem A, Har-Even H (eds) *Riparian Zones: Protection, Restoration and Ecological Benefits*. Nova Science Publishers, Inc., pp 1–63
- Van Wagner CE (1977) Conditions for the start and spread of crown fire. *Can J For Res* 7:23–34 . <https://doi.org/10.1139/X77-004>
- Veblen TT (1982) Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *J Biogeogr* 9:11 . <https://doi.org/10.2307/2844727>
- Veblen TT, Burns BR, Kitzberger T, Lara A, Villalba R (1995) The ecology of the conifers of southern South America. In: Enright NJ, Hill RS (eds) *Ecology of the Southern Conifers*. Melbourne University Press, Melbourne, Australia, pp 120–155
- Veblen TT, Delmastro R (1976) Los recursos genéticos de *Araucaria araucana* en Chile. *Inf sobre Recur Genéticos For* 5:2–5
- Veblen TT, Donoso CZ, Kitzberger T, Rebertus AJ (1996) Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* Forests. In: Veblen TT, Hill RS, Read J (eds) *The Ecology and biogeography of Nothofagus Forests*. Yale University Press, New Haven, USA, pp 293–353
- Veblen TT, Kitzberger T, Raffaele E, Mermoz M, González ME, Sibold JS, Holz A (2008) The historical range of variability of fires in the Andean Patagonian *Nothofagus* forest region. *Int J Wildl Fire* 17:724–741 . <https://doi.org/10.1071/WF07152>
- Veblen TT, Kitzberger T, Villalba R (2005) Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. In: Arturi MF, Frangi JL, Goya JF (eds) *Ecología y manejo de los bosques de Argentina*, EDULP. La Plata, p 48
- Veblen TT, Kitzberger T, Villalba R, Donnegan J (1999) Fire History in Northern Patagonia: The Roles of Humans and Climatic Variation. *Ecol Monogr* 69: . <https://doi.org/10.2307/2657194>
- Veraverbeke S, Harris S, Hook S (2011a) Evaluating spectral indices for burned area discrimination

using MODIS/ASTER (MASTER) airborne simulator data. *Remote Sens Environ* 115:2702–2709 . <https://doi.org/10.1016/j.rse.2011.06.010>

Veraverbeke S, Lhermitte S, Verstraeten WW, Goossens R (2011b) A time-integrated MODIS burn severity assessment using the multi-temporal differenced normalized burn ratio (dNBRMT). *Int J Appl Earth Obs Geoinf* 13:52–58 . <https://doi.org/10.1016/j.jag.2010.06.006>

Veraverbeke S, Lhermitte S, Verstraeten WW, Goossens R (2011c) Evaluation of pre/post-fire differenced spectral indices for assessing burn severity in a Mediterranean environment with Landsat Thematic Mapper. *Int J Remote Sens* 32:3521–3537 . <https://doi.org/10.1080/01431161003752430>

Vicente-Serrano SM, Beguería S, López-Moreno JI (2010) A Multiscalar Drought Index Sensitive to Global Warming: The Standardized Precipitation Evapotranspiration Index. *J Clim* 23:1696–1718 . <https://doi.org/10.1175/2009JCLI2909.1>

Visser H (1995) Note on the relation between ring widths and basal area increments. *For Sci* 41:297–304

Wang GG, Kembell KJ (2010) Effects of fire severity on early survival and growth of planted jack pine, black spruce and white spruce. *For Chron* 86:193–199 . <https://doi.org/10.5558/TFC86193-2>

Weiss AD (2001) Topographic position and landforms analysis. In: Poster presentation, ESRI User Conference. San Diego, CA, USA

White JD, Ryan KC, Key CH, Running SW (1996) Remote sensing of forest fire severity and vegetation recovery. *Int J Wildl Fire* 6:125 . <https://doi.org/10.1071/WF9960125>

White PS, Pickett STA (1985) Natural Disturbance and Patch Dynamics: An Introduction. *Ecol Nat Disturb patch Dyn* 3–13 . <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-050495-7.50006-5>

Williams AAJ, Karoly DJ, Tapper N (2001) The sensitivity of Australian fire danger to Climate Change. *Clim Chang* 2001 49:171–191 . <https://doi.org/10.1023/A:1010706116176>

Wu Z, He HS, Liang Y, Cai L, Lewis BJ (2013) Determining relative contributions of vegetation and topography to burn severity from LANDSAT imagery. *Environ Manage* 52:821–836 . <https://doi.org/10.1007/s00267-013-0128-3>

Yamaguchi DK (1991) A simple method for cross-dating increment cores from living trees. *Can J*

For Res 21:414–416 . <https://doi.org/10.1139/x91-053>

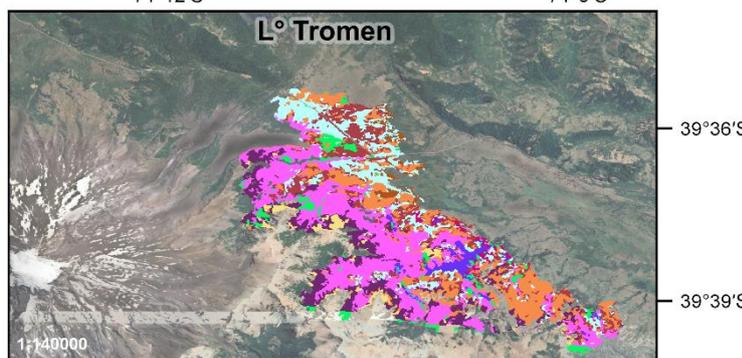
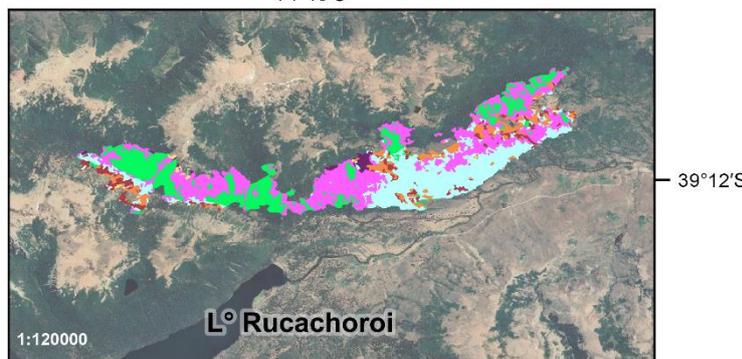
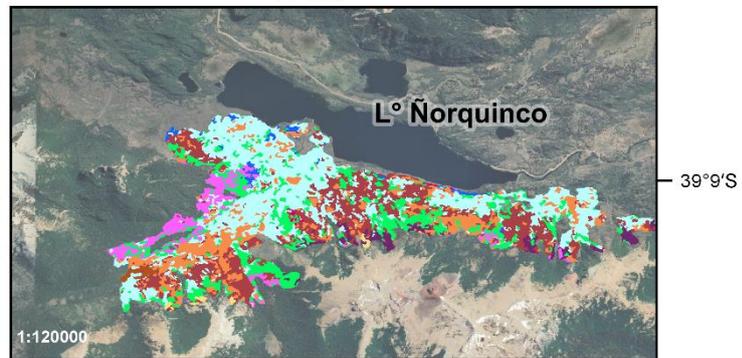
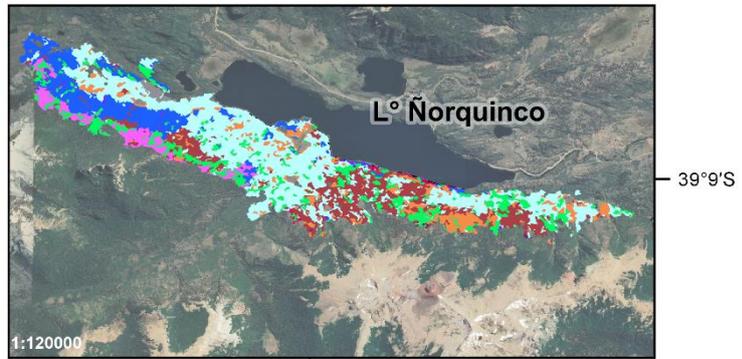
Zhu Z, Key CH, Ohlen D, Benson NC (2006) Evaluate sensitivities of burn-severity mapping algorithms for different ecosystems and fire histories in the United States

ANEXO DE TABLAS Y FIGURAS

ANEXO I: Tipos de vegetación en las áreas afectadas por los eventos de Ñorquinco 1987, Tromen 1987, Ñorquinco 2013 y Rucachoroi 2013.

Tipos de vegetación

- A. araucana*
- Altoandino
- N. dombeyi*
- Escorial
- Estepa
- N. pumilio*
- Mallin
- Matorral
- Pinus sp.*
- Pastizal
- N. obliqua*
- N. antarctica*



ANEXO II: Modelos binomiales predictivos de la mortalidad, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 marginal (R^2_m), R^2 condicional (R^2_c) y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.

<i>ÁRBOL*</i>	logit M/V ~ DAP / AB / PS ...	LR test (<i>p</i>)	R^2_m/R^2_c	AUC
Modelos simples	M1 DAP + A + SITIO <i><0,001 <0,001 <0,001</i>	<0,001	0,35/0,36	0,72
	M2 AB + A + SITIO <i><0,001 <0,001 0,126</i>	<0,001	0,33/0,37	0,72
	M3 PS + A + SITIO <i><0,001 <0,001 0,007</i>	<0,001	0,38/0,41	0,73
	M4 CC + A + SITIO <i><0,001 <0,001 0,002</i>	<0,001	0,07/0,46	0,76
	M5 SP + A + SITIO <i>0,007 <0,001 0,041</i>	<0,001	0,01/0,38	0,71
	M6 SEV + A + SITIO <i><0,001 <0,001 0,014</i>	<0,001	0,28/0,51	0,84
Modelos aditivos	M7 DAP + CC + SP + SEV + A + SITIO <i><0,001 <0,001 0,12 <0,001 <0,001 0,018</i>	<0,001	0,44/0,61	0,87
	M8 PS + CC + SP + SEV + A + SITIO <i><0,001 <0,001 0,12 <0,001 <0,001 <0,001</i>	<0,001	0,41/0,65	0,88
Modelos con interacciones	M9 DAP *SEV + DAP + CC + SP + SEV + A + SITIO <i>0,59 <0,001 <0,001 0,13 <0,001 <0,001 0,021</i>	<0,001	0,42/0,60	0,87
	M10 SP*SEV + DAP + CC + SP + SEV + A + SITIO <i>0,79 <0,001 <0,001 0,44 <0,001 <0,001 0,013</i>	<0,001	0,81/0,87	0,87
	M11 CC*SEV + DAP + CC + SP + SEV + A + SITIO <i>0,53 <0,001 <0,001 0,13 <0,001 <0,001 0,014</i>	<0,001	0,45/0,62	0,87
	M12 DAP*SP + DAP + CC + SP + SEV + A + SITIO <i><0,001 <0,001 <0,001 0,27 <0,001 <0,001 0,018</i>	<0,001	0,52/0,65	0,88

* logit M/V: probabilidad de Muerto/probabilidad de Vivo

Significancia estadística de los factores a partir de LR tests

Se presenta el ajuste de todos los modelos simples y de los modelos multifactoriales con significancia estadística.

ANEXO III: Modelos multinomiales predictivos de la severidad de quema, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 de McFadden y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.

<i>RODAL*</i>	logit M/A logit M/B	~ D / AB / Daa ...	LR test (<i>p</i>)	R^2 McFadden	AUC
Modelos simples	M1	D <i>0,638</i>	<i>0,638</i>	0,02	0,42
	M2	AB <i>0,843</i>	<i>0,843</i>	0,01	0,38
	M3	Daa <i>0,501</i>	<i>0,501</i>	0,02	0,36
	M4	ABaa <i>0,871</i>	<i>0,871</i>	0,00	0,31
	M5	CCr <i>0,021</i>	<i>0,021</i>	0,13	0,56
	M6	mCC <i>0,419</i>	<i>0,419</i>	0,03	0,56
	M7	MCC <i>0,161</i>	<i>0,161</i>	0,06	0,45
	M8	CV <i>0,008</i>	<i>0,008</i>	0,16	0,38
Modelos aditivos	M9	D + Daa + CCr + mCC + CV <i>0,76 0,35 0,02 0,16 0,03</i>	<i>0,018</i>	0,35	0,60
	M10	D + Daa + CCr + MCC + CV <i>0,98 0,26 0,30 0,37 0,04</i>	<i>0,030</i>	0,32	0,54
	M11	D + ABaa + CCr + mCC + CV <i>0,85 0,38 0,02 0,14 0,04</i>	<i>0,019</i>	0,35	0,61
	M12	AB + ABaa + CCr + MCC + CV <i>0,69 0,31 0,03 0,13 0,03</i>	<i>0,016</i>	0,35	0,61
	M13	AB*mCC + AB + Daa + CCr + mCC + CV <i>0,01 0,02 0,09 0,05 0,01 0,05</i>	<i>0,003</i>	0,49	0,67
	Modelos con interacciones	M14	Daa*CC + AB + Daa + CCr + mCC + CV <i>0,52 0,64 0,04 0,27 0,26 0,02</i>	<i>0,029</i>	0,39
M15		AB*Daa + AB + Daa + CCr + mCC + CV <i>0,94 0,97 0,93 0,13 0,23 0,02</i>	<i>0,042</i>	0,37	0,52
M16		AB*mCC + Daa*CCr + AB + Daa + CCr + mCC + CV <i>0,01 0,08 0,01 0,04 0,05 <0,001 0,01</i>	<i>0,001</i>	0,60	0,58

* logit M/A: probabilidad de Severidad Moderada/probabilidad de Severidad Alta; logit M/B: probabilidad de Severidad Moderada/probabilidad de Severidad Baja

Significancia estadística de los factores a partir de LR tests

Se presenta el ajuste de todos los modelos simples y de los modelos multifactoriales con significancia estadística.

ANEXO IV: Modelos binomiales predictivos de la ocurrencia de severidad alta, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 marginal (R^2_m), R^2 condicional (R^2_c) y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.

<i>INCENDIO*</i>	logit A/B ~ TPI / SLP / ELV ...	LR test (<i>p</i>)	R^2_m/R^2_c	AUC
Modelos simples	M1 TPI + A <i><0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,03/0,26	0,77
	M2 SLP + A <i>0,157 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,04/0,23	0,75
	M3 ELV + A <i>0,526 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,00/0,23	0,74
	M4 TRI + A <i>0,352 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,00/0,23	0,74
	M5 FAhl + A <i>0,012 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,12/0,24	0,76
	M6 HLI + A <i>0,165 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,00/0,24	0,75
	M7 FArad + A <i>0,212 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,00/0,24	0,75
	M8 PDIR + A <i>0,798 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,00/0,23	0,75
	M9 TV + A <i><0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,49/0,62	0,78
Modelos aditivos	M10 TPI + TRI + FAhl + PDIR + TV + A <i><0,001 0,17 0,14 0,91 <0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,50/0,64	0,79
	M11 TPI + TRI + HLI + FArad + TV + A <i><0,001 0,05 0,17 0,24 <0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,50/0,64	0,79
	M12 TPI + TRI + FAhl + FArad + TV + A <i><0,001 0,11 0,02 0,01 <0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,49/0,65	0,80
	M13 TPI + SLP + FAhl + FArad + TV + A <i><0,001 0,03 0,01 0,01 <0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,50/0,65	0,81
	M14 TPI + ELV + FAhl + FArad + TV + A <i><0,001 0,01 <0,001 <0,001 <0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,49/0,65	0,81
	M15 TRI*FAhl + TPI + ELV + TRI + FAhl + FArad + TV + A <i>0,01 <0,001 0,01 0,88 <0,001 <0,001 <0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,49/0,65	0,81
Modelos con interacciones	M16 TRI*FArad + TPI + ELV + TRI + FAhl + FArad + TV + A <i>0,02 <0,001 0,02 0,83 0,01 0,01 <0,001 <0,001</i>	<i><0,001</i>	0,49/0,65	0,81

* logit A/B: probabilidad de Severidad Alta/probabilidad de Severidad Baja

Significancia estadística de los factores a partir de LR tests

Se presenta el ajuste de todos los modelos simples y de los modelos multifactoriales con significancia estadística.

ANEXO V: Corroboración estadística del fechado. Estadísticos dendrocronológicos y observaciones sobre el fechado y descarte para cada muestra analizada correspondiente a individuos quemados.

SEV	ID	Intervalo		Años	Segmentos	Flags	Correlación	Observaciones	
Alta	NQA.-40A	1900	2013	114	4	1	0,41		
	NQA.-40B	1900	2013	114	4	2	0,44		
	NQA.-41A	1900	2013	114	4	3	0,23	1970 claro, cofecha con B	
	NQA.-41B	1900	2013	114	4	2	0,30	1970 claro, cofecha con A	
	RCA1-12A	1900	2013	114	4	1	0,43		
	RCA1-12B	1920	2013	94	4	0	0,41		
	RCA1-40A	1900	2013	114	4	0	0,65		
	RCA1-40B	1900	2013	114	4	0	0,51		
	RCA2-11A	1900	2013	114	4	0	0,45		
	RCA2-11B	1900	2013	114	4	4	0,07	descartar	
	RCA2-12A	1900	2013	114	4	1	0,43		
	RCA2-12B	1900	2013	114	4	3	0,22	sin mejor posición, final cofecha	
	RCA2-14A	1900	2013	114	4	0	0,64		
	RCA2-14B	1900	2013	114	4	0	0,49		
	RCA2-17A	1900	2013	114	4	0	0,65		
	RCA2-17B	1900	2013	114	4	0	0,65		
	RCA2-19A	1900	2013	114	4	1	0,43		
	RCA2-19B	1900	2013	114	4	2	0,53		
	RCA2-20A	1900	2013	114	4	0	0,58		
	RCA2-20B	1900	2013	114	4	0	0,51		
	RCA2-40A	1900	2013	114	4	0	0,57		
	RCA2-40B	1900	2013	114	4	1	0,39		
	RCA2-41B	1900	2013	114	4	1	0,42		
	RCA2-42A	1900	2013	114	4	2	0,31	final cofecha	
	RCA2-42B	1900	2013	114	4	4	0,11	descartar	
	RCA2-7A	1900	2013	114	4	0	0,65		
	RCA2-7B	1900	2013	114	4	0	0,51		
	Moderada	NQM1-10A	1900	2013	114	4	0	0,58	
		NQM1-10B	1900	2013	114	4	0	0,58	
		NQM1-16A	1900	2013	114	4	1	0,50	
NQM1-16B		1900	2013	114	4	4	0,19	cofecha con A	
NQM1-17A		1900	2013	114	4	0	0,42		
NQM1-17B		1900	2013	114	4	2	0,45		
NQM1-19A		1900	2013	114	4	1	0,45		
NQM1-19B		1920	2013	94	4	2	0,35		
NQM1-1A		1900	2013	114	4	0	0,49		
NQM1-1B		1900	2013	114	4	2	0,33		
NQM1-24A		1900	2013	114	4	3	0,37		
NQM1-24B		1900	2013	114	4	3	0,27	no hay mejor posición	
NQM1-25A		1900	2013	114	4	0	0,47		

NQM1-25B	1900	2013	114	4	2	0,35	
NQM1-40A	1900	2013	114	4	3	0,33	
NQM1-40B	1900	2013	114	4	0	0,53	
NQM1-41A	1900	2013	114	4	1	0,44	
NQM1-41B	1900	2013	114	4	1	0,36	
NQM1-42A	1900	2013	114	4	0	0,56	
NQM1-42B	1900	2013	114	4	0	0,55	
NQM1-43A	1910	2013	104	4	0	0,48	
NQM1-43B	1910	2013	104	4	0	0,43	
NQM1-44A	1900	2013	114	4	1	0,49	
NQM1-44B	1920	2013	94	4	0	0,39	
RCM1-12B	1900	2013	114	4	2	0,37	
RCM1-13A	1900	2013	114	4	0	0,64	
RCM1-13B	1900	2013	114	4	0	0,59	
RCM1-15A	1900	2013	114	4	0	0,50	
RCM1-15B	1900	2013	114	4	1	0,43	
RCM1-16A	1900	2013	114	4	4	0,30	descartar
RCM1-16B	1900	2013	114	4	2	0,33	
RCM1-20A	1900	2013	114	4	0	0,52	
RCM1-20B	1900	2013	114	4	2	0,34	
RCM1-29A	1900	2013	114	4	3	0,29	descartar
RCM1-29B	1900	2013	114	4	4	0,22	descartar
RCM1-3A	1900	2013	114	4	0	0,58	
RCM1-3B	1900	2013	114	4	0	0,53	
RCM1-40A	1900	2013	114	4	2	0,21	cofecha con B
RCM1-40B	1900	2013	114	4	1	0,41	
RCM1-41A	1900	2013	114	4	4	0,26	no hay mejor posición
RCM1-41B	1900	2013	114	4	4	0,22	descartar
RCM1-42A	1900	2013	114	4	1	0,47	
RCM1-42B	1920	2013	94	4	0	0,60	
RCM1-43A	1900	2013	114	4	1	0,46	
RCM1-43B	1900	2013	114	4	0	0,65	
RCM1-44B	1900	2013	114	4	1	0,34	
RCM1-45A	1900	2013	114	4	0	0,59	
RCM1-45B	1900	2013	114	4	4	0,22	cofecha con A
RCM1-9A	1900	2013	114	4	2	0,37	
RCM1-9B	1900	2013	114	4	3	0,34	
RCM2-14A	1900	2013	114	4	1	0,48	
RCM2-14B	1900	2013	114	4	2	0,39	
RCM2-16A	1900	2013	114	4	3	0,32	no hay mejor posición
RCM2-16B	1900	2013	114	4	3	0,25	descartar
RCM2-17A	1900	2013	114	4	0	0,66	
RCM2-17B	1900	2013	114	4	1	0,47	
RCM2-19A	1940	2013	74	3	0	0,46	
RCM2-19B	1950	2013	64	2	1	0,40	
RCM2-1A	1900	2013	114	4	0	0,54	

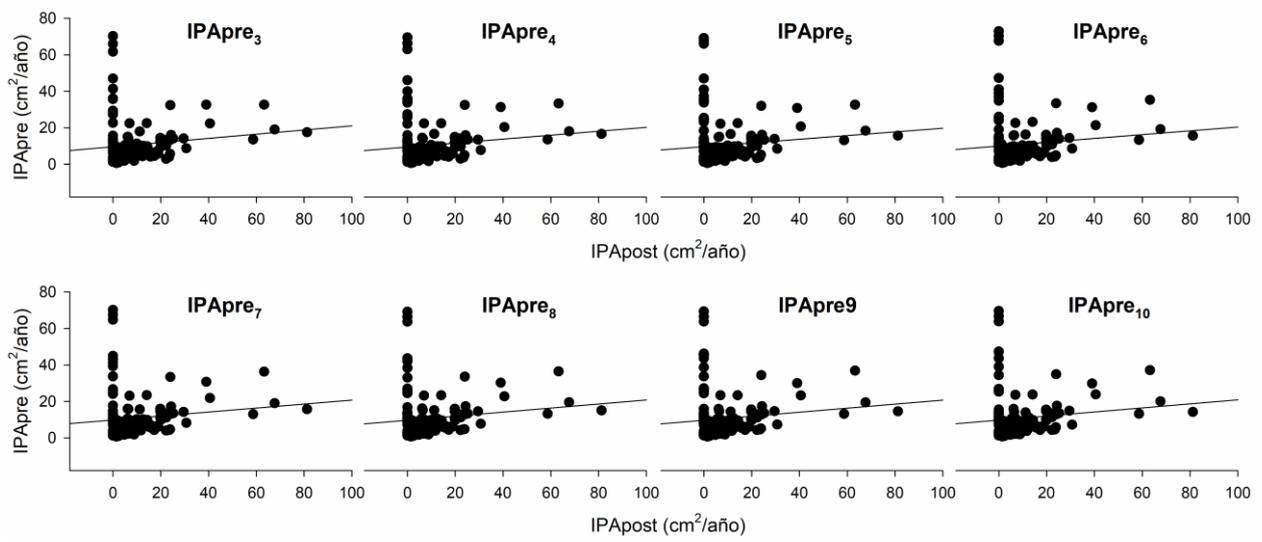
RCM2-1B	1900	2013	114	4	0	0,52	
RCM2-22A	1900	2013	114	4	0	0,64	
RCM2-22B	1900	2013	114	4	0	0,59	
RCM2-24A	1900	2013	114	4	1	0,38	
RCM2-24B	1900	2013	114	4	1	0,39	
RCM2-25A	1900	2013	114	4	4	0,14	no hay mejor posición
RCM2-25B	1900	2013	114	4	4	0,10	descartar
RCM2-26A	1900	2013	114	4	0	0,56	
RCM2-26B	1900	2013	114	4	0	0,42	
RCM2-3A	1900	2013	114	4	0	0,66	
RCM2-3B	1900	2013	114	4	0	0,62	
RCM2-40A	1900	2013	114	4	0	0,65	
RCM2-40B	1900	2013	114	4	0	0,63	
RCM2-41A	1900	2013	114	4	4	0,21	descartar
RCM2-41B	1900	2013	114	4	1	0,46	
RCM2-4A	1900	2013	114	4	0	0,63	
RCM2-4B	1900	2013	114	4	0	0,61	
RCM2-8A	1900	2013	114	4	0	0,53	
RCM2-8B	1900	2013	114	4	0	0,76	
RCM2-9A	1900	2013	114	4	1	0,36	
RCM2-9B	1900	2013	114	4	4	0,10	cofecha con A

Baja	NQB.-40A	1900	2013	114	4	1	0,43	
	NQB.-40B	1900	2013	114	4	0	0,47	
	NQB.-41A	1900	2013	114	4	0	0,41	
	NQB.-41B	1900	2013	114	4	0	0,46	
	NQB.-42A	1900	2013	114	4	2	0,34	
	NQB.-42B	1900	2013	114	4	2	0,41	
	NQB.-43A	1900	2013	114	4	1	0,43	
	NQB1-13A	1900	2013	114	4	0	0,59	
	NQB1-13B	1900	2013	114	4	0	0,65	
	NQB1-19A	1900	2013	114	4	2	0,34	
	NQB1-19B	1900	2013	114	4	1	0,41	
	NQB1-22A	1906	2013	108	4	0	0,47	
	NQB1-22B	1910	2013	104	4	0	0,55	
	NQB1-24A	1900	2013	114	4	0	0,58	
	NQB1-24B	1900	2013	114	4	0	0,60	
	NQB1-26A	1900	2013	114	4	1	0,44	
	NQB1-26B	1900	2013	114	4	0	0,47	
	NQB1-29A	1900	2013	114	4	0	0,49	
	NQB1-29B	1900	2013	114	4	0	0,57	
	NQB1-40A	1907	2013	107	4	3	0,27	no hay mejor posición
	NQB1-40B	1900	2013	114	4	1	0,46	
	NQB1-41B	1900	2013	114	4	1	0,47	
	NQB1-42A	1920	2013	94	4	4	0,22	no hay mejor posición
	NQB1-42B	1900	2013	114	4	2	0,25	cofecha con A

RCB1-14A	1944	2013	70	3	3	0,29	cofecha con B
RCB1-14B	1900	2013	114	4	0	0,49	
RCB1-40A	1900	2013	114	4	1	0,43	
RCB1-40B	1904	2013	110	4	0	0,51	
RCB1-41A	1900	2013	114	4	0	0,48	
RCB1-41B	1913	2013	101	4	0	0,38	
RCB1-42A	1900	2013	114	4	0	0,58	
RCB1-42B	1900	2013	114	4	0	0,39	
RCB1-43A	1900	2013	114	4	1	0,51	
RCB1-43B	1900	2013	114	4	0	0,42	
RCB1-44A	1900	2013	114	4	0	0,63	
RCB1-44B	1900	2013	114	4	0	0,66	
RCB2-15A	1900	2013	114	4	0	0,51	
RCB2-15B	1900	2013	114	4	2	0,33	
RCB2-16A	1900	2013	114	4	0	0,62	
RCB2-16B	1900	2013	114	4	0	0,60	
RCB2-17A	1900	2013	114	4	0	0,56	
RCB2-17B	1900	2013	114	4	0	0,64	
RCB2-18A	1900	2013	114	4	0	0,54	
RCB2-18B	1900	2013	114	4	0	0,46	
RCB2-27A	1900	2013	114	4	0	0,72	
RCB2-27B	1900	2013	114	4	0	0,59	
RCB2-29A	1900	2013	114	4	0	0,43	
RCB2-29B	1900	2013	114	4	0	0,58	
RCB2-40A	1900	2013	114	4	0	0,73	
RCB2-40B	1900	2013	114	4	0	0,49	
RCB2-41B	1900	2013	114	4	0	0,60	
RCB2-42A	1900	2013	114	4	0	0,50	
RCB2-42B	1900	2013	114	4	0	0,60	
RCB2-43A	1900	2013	114	4	0	0,66	
RCB2-43B	1900	2013	114	4	0	0,64	
RCB2-44A	1900	2013	114	4	0	0,62	
RCB2-44B	1900	2013	114	4	0	0,48	
RCB2-4A	1900	2013	114	4	0	0,48	
RCB2-4B	1900	2013	114	4	0	0,43	
RCB2-8A	1900	2013	114	4	0	0,57	
RCB2-8B	1900	2013	114	4	1	0,54	

SEV	Severidad
ID	Identificación de la muestra: sitio (RC/NQ) + severidad (A/M/B) + n° parcela – árbol + radio (A/B)
Intervalo	años de inicio y fin de la serie (se excluyó el crecimiento post-incendio para el cofechado)
Años	cantidad de años de la serie
Segmentos	cantidad de segmentos de 25 años
Flags	cantidad de segmentos con posibles errores
Correlación	coeficiente de correlación con la serie maestra, generada considerando todas las muestras del grupo
Observaciones	detalles del cofechado (tipo de error, cofechado con la otra serie del individuo) y registro de descarte

ANEXO VI: Correlación entre el crecimiento medio post-incendio (IPAp_{post}) y el crecimiento radial medio pre-incendio en períodos de 3 a 10 años (IPAp_{re3} a IPAp_{re10}).



ANEXO VII: Modelos binomiales predictivos de la ocurrencia de anillos ausentes, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test), R^2 de Tjur y área bajo la curva ROC (AUC). Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.

ANILLOS AUSENTES

logit AA/sinAA ~ SEV / CQ / FQ ...

	Modelo *	LR test (<i>p</i>)	R² Tjur	AUC	AIC
M1	SEV <i>0,144</i>	<i>0,144</i>	0,05	0,62	113
M2	CQ <i><0,001</i>	<0,001	0,33	0,82	87
M3	FQ <i>0,001</i>	0,001	0,12	0,7	104
M4	DAP <i>0,390</i>	<i>0,39</i>	0,01	0,56	114
M5	ABi <i>0,416</i>	<i>0,416</i>	0,01	0,56	114
M6	PS <i>0,463</i>	<i>0,463</i>	0,02	0,58	115
M7	TC <i>0,038</i>	<i>0,038</i>	0,07	0,59	110
M8	IPApr <i>0,241</i>	<i>0,241</i>	0,02	0,51	113
M9	PCCpre <i>0,599</i>	<i>0,599</i>	<0,01	0,55	114
M10	NCc <i>0,001</i>	0,001	0,1	0,67	104
M11	NCT <i>>0,001</i>	>0,001	0,15	0,72	104
M12	D <i>0,440</i>	<i>0,44</i>	<0,01	0,56	114
M13	AB <i>0,572</i>	<i>0,572</i>	<0,01	0,54	114
M14	rDAP <i>0,124</i>	<i>0,124</i>	0,03	0,59	112
M15	rAB <i>0,114</i>	<i>0,114</i>	0,03	0,58	112
M16	δD <i>0,142</i>	<i>0,142</i>	0,03	0,58	112
M17	δAB <i>0,065</i>	<i>0,065</i>	0,04	0,58	111
M18	CQ + NCc <i><0,001 0,002</i>	<0,001	0,42	0,88	79
M19	CQ + NCT <i><0,001 <0,001</i>	<0,001	0,43	0,88	78
M20	CQ + rAB <i><0,001 0,072</i>	<0,001	0,36	0,84	85
M21	CQ + NCc + rAB <i><0,001 0,006 0,298</i>	<0,001	0,42	0,89	80

* Significancia estadística de los factores a partir de LR tests

Se presenta el ajuste de todos los modelos simples y de los modelos multifactoriales con significancia estadística.

ANEXO VIII: Modelos binomiales negativos predictivos del porcentaje de cambio en el crecimiento, con sus indicadores de ajuste: Likelihood Ratio test (LR test) y R^2 de Efron. Valores de probabilidad, asociados a significancia estadística, se presentan en cursiva; variables y modelos significativos, en negrita.

PORCENTAJE DE CAMBIO EN EL CRECIMIENTO

log PCC ~ SEV / CQ / FQ ...

	Modelo *	LR test (p)	R² Efron	AIC
M1	SEV <i>0,912</i>	<i>0,912</i>	<0,01	800
M2	CQ <i>0,014</i>	<i>0,014</i>	0,11	792
M3	FQ <i>0,343</i>	<i>0,343</i>	<0,01	798
M4	DAP <i>0,851</i>	<i>0,851</i>	<0,01	798
M5	ABi <i>0,780</i>	<i>0,78</i>	<0,01	798
M6	PS <i>0,589</i>	<i>0,589</i>	0,01	799
M7	TC <i>0,002</i>	<i>0,002</i>	0,07	788
M8	IPApré <i>0,030</i>	<i>0,03</i>	0,06	794
M9	PCCpre <i>0,050</i>	<i>0,05</i>	0,07	795
M10	NCc <i>0,608</i>	<i>0,608</i>	<0,01	798
M11	NCT <i>0,504</i>	<i>0,504</i>	<0,01	798
M12	D <i>0,896</i>	<i>0,896</i>	<0,01	798
M13	AB <i>0,896</i>	<i>0,896</i>	<0,01	798
M14	rDAP <i>0,859</i>	<i>0,859</i>	<0,01	798
M15	rAB <i>0,697</i>	<i>0,697</i>	<0,01	798
M16	δ D <i>0,474</i>	<i>0,474</i>	<0,01	798
M17	δ AB <i>0,328</i>	<i>0,328</i>	0,01	798
M18	CQ + TC <i>0,011 0,002</i>	<0,001	0,21	784
M19	CQ + PS <i>0,006 0,256</i>	<i>0,025</i>	0,13	793
M20	CQ + IPApré <i>0,002 0,004</i>	<0,001	0,22	768
M21	CQ + PCCpre <i>0,013 0,027</i>	<i>0,004</i>	0,19	789
M22	CQ + TC + PS <i>0,004 0,001 0,150</i>	<0,001	0,24	784
M23	CQ + TC + IPApré <i>0,004 0,006 0,014</i>	<0,001	0,31	779

M24	CQ + TC + PCCpre 0,010 0,004 0,060	<0,001	0,27	782
M25	CQ + TC + PS + IPApré <0,001 0,005 0,049 0,004	<0,001	0,34	777
M26	CQ + TC + PS + PCCpre 0,004 0,002 0,119 0,048	<0,001	0,31	782

* Significancia estadística de los factores a partir de LR tests

Se presenta el ajuste de todos los modelos simples y de los modelos multifactoriales con significancia estadística.