



PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DE CHILE  
FACULTAD DE AGRONOMÍA E INGENIERÍA FORESTAL  
DIRECCIÓN DE INVESTIGACIÓN Y POST GRADO  
MAGÍSTER EN RECURSOS NATURALES

EFFECTO DE LA EXCLUSIÓN DE HERBÍVOROS, INCENDIOS Y TIPO DE  
PARCHE DE VEGETACIÓN SOBRE LA REGENERACIÓN NATURAL DE LA  
VEGETACIÓN LEÑOSA DE CHILE CENTRAL

Tesis presentada como requisito para optar al grado de

*Magister en Recursos Naturales*

por:

Pia Valeria Droguett Rojas

Comité de tesis

Profesor guía: Dr. Pablo Becerra Osses

Profesores informantes:

Dra. Rosanna Ginocchio

Dra. Gloria Montenegro

Marzo, 2019

Santiago-Chile

## **Agradecimientos**

Este trabajo fue financiado gracias al proyecto “Evaluación de técnicas pasivas y activas para la recuperación del bosque esclerófilo de Chile central” 007/2013, del Fondo de investigación del Bosque Nativo de CONAF, liderado por Pablo Becerra Osses, Cecilia Smith Ramírez y Eduardo Arellano.

Quisiera agradecer a mi profesor guía Pablo Becerra por su confianza y por el gran apoyo otorgado en este proceso, dándome la oportunidad de trabajar en un proyecto con tanto sentido para nuestro ecosistema. Por su motivación por el bosque nativo y su ardua labor en la investigación del mismo.

Agradezco de sobremanera a mi familia, pilares fundamentales sin los cuales no hubiese sido posible llegar hasta aquí, en especial a María Patricia Rojas, mi madre, por ser parte de este viaje y ser fundamental en cada etapa de mi vida.

Finalmente, agradezco a Sylvain Boissier por incentivar me, creer y confiar en mi en cada momento.

*A Dios y a los seres que habitan la tierra.*

## ÍNDICE GENERAL

RESUMEN.....	8
1. INTRODUCCIÓN.....	9
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
2.1 Área de estudio.....	12
2.2 Diseño experimental.....	13
2.3 Muestreo de datos.....	14
2.4 Análisis de datos.....	14
3. RESULTADOS.....	15
3.1 Variables ambientales.....	15
3.2 Regeneración.....	20
3.2.1 Regeneración vía germinación de semillas .....	20
3.2.2 Regeneración vegetativa .....	24
4. DISCUSIÓN.....	29
5. RESÚMEN.....	35
6. BIBLIOGRAFÍA.....	36

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Ubicación geográfica y precipitación de cada año experimental (Fuente datos de precipitación: <a href="http://snia.dga.cl">http://snia.dga.cl</a> ) .....	13
<b>Tabla 2.</b> Resultados estadísticos (GLM, se muestran valores de P) de la humedad de suelo de invierno y verano, radiación fotosintéticamente activa (PAR) y volumen de hierbas.....	16
<b>Tabla 3.</b> Resultados estadísticos (GLM, se muestran los valores de P) de los efectos de los factores Incendio, Parche de vegetación y Herbivoría, y sus interacciones sobre la abundancia de plantas y riqueza de especies de la regeneración.....	21
<b>Tabla 4.</b> Promedio de abundancia de plantas (N°/plot) regeneradas vía semilla por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal, Bosque), condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado) y por tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión).....	23
<b>Tabla 5.</b> Promedio de abundancia de cepas con regeneración vegetativa por especie por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal, Bosque), condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado) y por tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión).....	26

## ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Diagrama correspondiente al diseño experimental realizado.....14

**Figura 2.** Porcentaje de humedad de suelo de invierno y verano por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo), condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado) y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.....17

**Figura 3.** Radiación fotosintéticamente activa (PAR) por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.....18

**Figura 4.** Volumen de hierbas por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.....19

**Figura 5.** Abundancia de plantas y riqueza de especies de la regeneración vía semilla por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión).

Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado. Asteriscos indican diferencias entre tratamientos de herbivoría por tipo de parche de vegetación y condición de incendio separadamente. ....22

**Figura 6.** Abundancia de plantas y riqueza de especies de la regeneración vegetativa por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.....28

**Effect of herbivory, fire and vegetation patch-type on natural regeneration of woody vegetation of central Chile**

Pia Droguett; Pablo Becerra.

**Abstract**

Pia Droguett and Pablo Becerra. Effect of herbivory, fire and vegetation patch-type on natural regeneration of woody vegetation of central Chile. Tesis, Magister en Recursos Naturales, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. 42 pp. Mediterranean ecosystems of the world and particularly, central Chile, have experienced several disturbances, that could limit regeneration and recovery of woody vegetation. This thesis evaluates the effects of the vegetation patch-type, fires and herbivory of livestock and rabbits on the regeneration of woody species of central Chile. A three-factor experiment was carried out, including fire (burned vs unburned), herbivory (exclusion vs control), and vegetation patch-type: open sites, scrubs and espinal (tall-height scrubs) (both of them corresponding to pioneer woody vegetation) and tree patches (remaining native trees). We selected five localities in an area that was burned in 2014, and other similar area remained unburned. In each exclusion and plot control, species composition and number of plants per species (<0.5m height) coming from germination and resprouting were measured. Environmental variables such as herb volume, soil moisture and PAR were also evaluated. Results show that the levels of regeneration coming from seeds are extremely low and that exclusions would only benefit in shrubs and tree patches. In contrast, resprouting was very abundant in many species in shrubs espinal and tree patches and it was not affected by herbivory. Results suggest that passive strategies, such as herbivore exclusion may be useful but not sufficient to restore woody vegetation.

**Keywords: Central Chile, herbivory, fires, regeneration, restoration, succession.**

## 1. INTRODUCCIÓN

La conservación y restauración de las comunidades vegetales está fuertemente determinada por la regeneración natural de las especies nativas que las componen (Grubb 1977; Vieira y Scariot 2006; García y Zamora 2003). La regeneración de plantas puede ocurrir vía germinación de semillas y/o a través de rebrotes vegetativos, dependiendo de la capacidad de las especies leñosas para rebrotar desde cepas o raíces. La regeneración vía semilla puede ser más importante para procesos de recolonización de especies en áreas donde no están presentes, mientras que la regeneración vegetativa puede ser más relevante en procesos de recuperación post-perturbación de la vegetación (Keeley y Zedler 1978; Bond y Midgley 2001; García y Zamora 2003). Diversos factores pueden afectar la composición, abundancia y diversidad de la regeneración. Por ejemplo, los de tipo abiótico como el patrón de precipitaciones y temperaturas (Holmgren et al. 2001; Gutiérrez et al. 2000; Cochrane et al. 2015; Saura-Mas et al. 2015; Martínez-Vilalta y Lloret 2016), interacciones con otras plantas (Fuentes et al. 1984; Callaway 1992; Gómez-Aparicio et al. 2005), herbivoría (Quinn 1986), perturbaciones como talas e incendios (Hobbs y Huenneke 1992; García y Zamora 2003) y características propias de las especies (Enright et al. 2014).

La mayoría de los ecosistemas forestales del mundo han recibido algún tipo de perturbación a lo largo de la historia (Lepart y Debussche 1992). Como consecuencia, muchos bosques han perdido superficie debido a la sustitución para uso agrícola o asentamientos humanos, y en las áreas remanentes la cobertura arbórea y leñosa se ha reducido debido a sobreexplotación, la ocurrencia de incendios, introducción de ganado, entre otros (Lepart y Debussche 1992). En ecosistemas semiáridos, típicamente la historia de perturbaciones ha transformado áreas de bosques originalmente continuos, a mosaicos de parches de vegetación (Lepart y Debussche 1992; Cohn et al. 2015). Si bien en diversos países la tala de bosques se ha detenido de manera importante, en la actualidad, su recuperación prácticamente no ocurre, y peor aún, los procesos de degradación no se han detenido, principalmente debido a la frecuente ocurrencia de incendios forestales (Certini 2005; Shakesby 2011; Sturrock et al. 2011; MacDicken et al. 2016). Adicionalmente, en bosques de climas semiáridos es típica la presencia de ganado y otros herbívoros exóticos (e.g. conejos, roedores), los cuales también inhiben su recuperación e incluso incrementan su degradación (Zamora et al. 2001; Holmgren, 2002). Si bien existen estudios que documentan la importancia de la cobertura leñosa,

incendios y herbivoría exótica en los procesos de regeneración y recuperación de las comunidades vegetales de bosques de climas semiáridos, muy pocos trabajos han evaluado el efecto de estos factores simultáneamente, de manera de conocer no solo sus efectos generales, sino también sus interacciones.

La cobertura leñosa puede tener efectos tanto positivos como negativos en la regeneración de especies leñosas dependiendo, por ejemplo, de las condiciones abióticas de los ecosistemas (Gómez-Aparicio et al. 2005; Callaway 2007; Maestre et al. 2009). En ecosistemas con fuertes restricciones abióticas, por ejemplo hídricas, los efectos de la cobertura leñosa serían mayoritariamente positivos (Bertness y Callaway 1994; Padilla y Pugnaire 2006; Barchuk et al. 2005; Gómez-Aparicio et al. 2005; Zou et al. 2005; Biao et al. 2011). Holmgren et al. (1997) propusieron que la facilitación debería ocurrir cuando el mejoramiento de la disponibilidad de un recurso bajo el dosel supera el costo de los efectos negativos. Si la limitación de agua es un factor estresante, los efectos positivos que genera el sombreado de las plantas al disminuir las altas temperaturas e incrementar la humedad de suelo, prevalecerán sobre los efectos negativos que se producen al reducirse la luminosidad, produciendo facilitación (Holzapfel y Mahall 1999; Maestre et al. 2009; Callaway 2007; Prider y Facelli 2004). Sin embargo, también se han documentado efectos negativos del dosel leñoso sobre la regeneración de especies leñosas bajo condiciones ambientales extremadamente estresantes, como por ejemplo durante años muy secos en ambientes áridos (Maestre et al. 2006, 2009; Biao et al. 2011). También se ha documentado que los efectos del dosel leñoso pueden depender de características de las especies, de la etapa del ciclo de vida de las especies beneficiarias y nodrizas (Callaway y Walker 1997; Liancourt et al. 2005; Maestre et al. 2009), así como del estado de desarrollo (fisionomía, cobertura y altura) de los parches leñosos (puesto que determinan los patrones espaciales de luz y humedad bajo el dosel) (Blank y Carmel 2012; Barchuk et al. 2005).

Por otro lado, los incendios han sido especialmente relevantes para la alteración del paisaje vegetal en ecosistemas áridos y semiáridos. Los patrones de recuperación de la vegetación post-incendio pueden ser muy complejos y variados dependiendo de una gran cantidad de factores (Trabaud 1994; Montenegro et al. 2004; Bon y Keeley 2005; Baeza et al. 2007; Pausas et al. 2009; Silva et al. 2011; Arnan et al. 2013). En algunos ecosistemas semiáridos el fuego estimula la germinación de semillas, por ejemplo, en el Chaparral de California (Keeley y Zedler 1978; Brown 1993), mientras

que en otros el fuego no parece facilitar la germinación, como en Chile central (Muñoz y Fuentes 1989). Además, el impacto y recuperación de la vegetación post-incendio puede depender de varios factores, tales como las condiciones abióticas del hábitat, el tipo de parche de vegetación incendiado y la presencia de herbívoros, entre otros. (Hogenbirk y Wein 1991; Gómez-Gonzalez y Cavieres 2009, Cohn et al. 2015; te Best et al. 2015).

La herbivoría ha sido históricamente documentada como un factor importante para la regeneración de especies vegetales (Grime 1977; Quinn 1986; Wilson et al. 2006). En ecosistemas semiáridos, varios trabajos han mostrado efectos negativos de la herbivoría sobre la regeneración de especies leñosas (Mills 1983; Frazer y Davis 1988; Callaway 1992; Zamora et al. 2001; Holmgren et al. 2006), lo cual sería incluso más relevante en este tipo de ecosistemas debido a la menor velocidad de crecimiento de las especies vegetales (Egli 1998; Vesik y Westoby 2001). Adicionalmente, los efectos de la herbivoría pueden depender de la ocurrencia de incendios o de la cobertura leñosa. Por ejemplo, Moreno y Oechel (1991) sugieren que los efectos negativos de la herbivoría sobre la regeneración de *Adenostoma fasciculatum* se vieron incrementados con la intensidad del fuego. Cuevas et al. (2013) observaron que el reclutamiento y sobrevivencia de plántulas bajo dosel de arbustos nodriza excluidos de herbívoros fue mayor que en sitios abiertos con y sin herbívoros en la zona norte-centro de Chile.

Chile central ha recibido fuertes perturbaciones en los últimos siglos. Tal como en los otros ecosistemas de tipo mediterráneo del mundo, los ecosistemas nativos de Chile central han sido masivamente sustituidos por agricultura y áreas urbanas (Schulz et al. 2010). En las zonas con vegetación silvestre remanente, las áreas de bosque continuo se han transformado en mosaicos de parches de vegetación leñosa y herbácea de variada fisionomía. En la actualidad típicamente es posible encontrar al menos 4 grandes tipos de parches de vegetación: parches arbóreos de bosque esclerófilo remanente de diferentes superficies, parches de especies arbustivas pioneras de mediana o baja altura en áreas degradadas, parches de árboles pioneros en zonas degradadas, principalmente de *Acacia caven*, y sitios abiertos dominados por praderas (Fuentes et al. 1984, 1995; Fuentes y Muñoz, 1995). Esta heterogeneidad en la cobertura leñosa tiene fuerte influencia en la regeneración y recuperación de la vegetación de Chile central (Armesto y Pickett 1985). Si bien hay algunas especies leñosas que pueden regenerar en sitios abiertos y praderas, la mayoría de las especies leñosas nativas de este tipo de ecosistema requieren de un dosel leñoso que reduzca el estrés hídrico

(Fuentes et al. 1984; Becerra et al. 2011). Por otro lado, en la actualidad los incendios siguen siendo una importante causa de perturbación de la vegetación silvestre de Chile central (Montenegro et al, 2004; Segura et al, 1998; Armesto et al. 2009). La vegetación de Chile central aparentemente no posee plantas adaptadas al fuego en términos de presencia de mecanismos de regeneración vía semilla dependiente de incendios (Armesto y Pickett 1985; Montenegro et al. 2004; Gómez-González et al. 2017). Sin embargo, el matorral chileno tiene una alta capacidad de brotación desde tocones remanentes de perturbaciones tales como incendios, talas o ramoneo de ganado (Montenegro et al. 1983; Segura et al. 1998; Montenegro et al. 2004; Armesto et al. 2009). Adicionalmente, diferentes estudios desarrollados en Chile central han mostrado que la herbivoría generada por ganado y conejos sería un importante factor limitante de la regeneración (Fuentes et al. 1984; Holmgren 2002; Holmgren et al. 2006; Morales et al. 2015).

Dado el estado actual de degradación de los ecosistemas de tipo Mediterráneos del mundo y Chile, se hace necesaria la implementación de medidas de restauración que permitan recuperar la vegetación nativa. La exclusión de ganado y en general de herbívoros de tamaño mediano y grande puede ser una estrategia importante de restauración pasiva (Aronson y van Andel 2006). Para conocer la efectividad de esta estrategia de restauración, se debe evaluar el impacto que tendrían estas medidas de exclusión en la regeneración de especies (Clewel y Rieger 1997; Ciccarese et al. 2012). Dadas las posibles interacciones que pueden producirse entre estos factores, idealmente la evaluación de la efectividad de la exclusión de herbívoros debiera realizarse bajo diferentes condiciones de incendio y parche de vegetación.

Por este motivo el objetivo de este trabajo fue evaluar los efectos conntos del tipo de parche de vegetación, de la ocurrencia reciente de incendios y de la herbivoría de ganado y conejos sobre la regeneración de especies leñosas en la zona central de Chile.

## **2. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudio**

El estudio correspondió a un experimento que incluyó cinco sitios distribuidos entre los 33°30' y 34°30' S en la zona central de Chile (Tabla 1). Estos sitios abarcan diferentes condiciones climáticas del bosque esclerófilo (Luebert y Pliscoff, 2006). Sin

embargo, el clima general dominante es de tipo Mediterráneo, con una gran estacionalidad, marcada por un período de sequía en verano, y un periodo frío con precipitaciones en invierno, cuya duración y magnitud aumenta de norte a sur (Tabla 1). En cada uno de los 5 sitios hubo un incendio durante el verano del 2014. Sin embargo, en todos ellos se mantuvo una zona no incendiada.

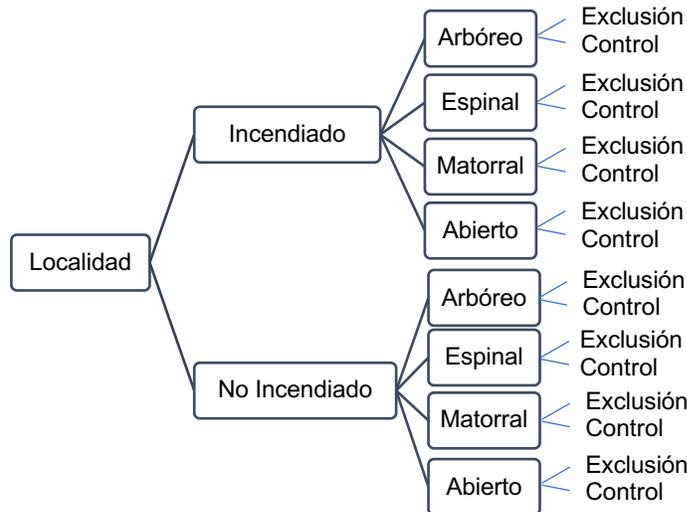
**Tabla 1.** Ubicación geográfica y precipitación de cada año experimental (Fuente datos de precipitación: <http://snia.dga.cl>).

Localidad	Latitud (S)	Longitud (O)	Estación meteorológica más cercana	Precipitación (mm)	
				Julio 2014 – Junio 2015	Julio 2015 – Junio 2016
Rinconada	33°30'24"	70°52'51"	Río Mapocho Rinconada de Maipú	82,4	153,8
El Peral	33°34'08"	70°30'46"	Quebrada de Macul	178,7	452,2
Llancay	33°51'20"	71°26'48"	Los Guindos	216,6	550,8
San Vicente	34°04'18"	71°22'03"	Cocalán	241,5	433
Santa Amelia	34°24'37"	71°17'28"	Millahue	288,8	697

## 2.2 Diseño experimental

En cada localidad seleccionada se instalaron parcelas de exclusión de herbívoros de 3 x 4 m, constituidas por polines rodeados de malla de gallinero de 0,8 metros de alto y alambres de púas en la parte superior. En las proximidades de cada exclusión se instaló una parcela permanente sin exclusión de herbívoros de 3 x 4 m (control experimental), en base a tubos de PVC. Además, en cada localidad se caracterizaron cuatro tipos de parche de vegetación (encontradas en cada una de las cinco localidades): Abierto (solo hierbas), Matorral (con arbustos mayoritariamente < 2m alto), Espinal (dominados por *A. caven* entre 2-4 m alto) y Arbóreo (dominados por *Lithrea caustica* o *Quillaja saponaria* > 4m alto). Los parches de matorral y espinal, así como los de bosque tuvieron superficies aproximadas entre 20 m<sup>2</sup> y 50 m<sup>2</sup>. Los sitios abiertos variaron entre 50 y 200 m<sup>2</sup>. De esta manera, tanto exclusiones como plots control fueron establecidos en cada condición de incendio y tipo de parche de vegetación dentro de las cinco localidades. De esta forma, se estableció un experimento de tres factores: incendio (dos

niveles, incendiado vs no incendiado), herbivoría (exclusión vs control), parches de vegetación (abierto, matorral, espinal y arbóreo).



**Figura 1.** Diagrama correspondiente al diseño experimental realizado.

### 2.3 Muestreo de datos

Las exclusiones fueron instaladas en mayo de 2014 (tres meses después de los incendios). Si bien se realizaron 3 monitoreos de regeneración, en este estudio se presentan los análisis provenientes de datos registrados en primavera de 2016. En cada monitoreo se contabilizaron todos los individuos de todas las especies leñosas con una altura  $<0.5$  m que ya hayan superado una estación seca. Por ello, se excluyeron plántulas recién germinadas en primavera de 2016, las cuales en su totalidad aún presentan cotiledones. La regeneración proveniente de semillas fue contabilizada por individuo, mientras que la regeneración proveniente de rebrote vegetativo se contabilizó cuantificando el número de cepas con al menos un rebrote vegetativo.

Por otra parte, se caracterizaron variables ambientales de cada condición experimental. Se evaluó la humedad de suelo, la luminosidad y el volumen de la estrata herbácea. La humedad de suelo fue estimada a través del método gravimétrico. Para esto se colectaron muestras de suelo (aproximadamente a 5 cm de profundidad) en todas las exclusiones y plots control en el verano e invierno de los años 2015 y 2016 (dos mediciones por estación, obteniendo un promedio entre ambas mediciones) obteniendo un total de 80 muestras de suelo. La luminosidad se estimó mediante un

sensor de radiación fotosintéticamente activa (PAR) (Delta-Track), el cual se dispuso a aproximadamente a 10 cm sobre el suelo en Verano (Febrero) del 2015, en un día completamente despejado, en cada exclusión y plot control. El volumen de la estrata herbácea se evaluó multiplicando la cobertura por la altura en cada exclusión y plot control dividiendo el producto por 100. De esta manera, la primera se evaluó de forma visual obteniendo un porcentaje del 0 al 100% (considerando solo porcentajes múltiplos de 10) de cubrimiento del total de la superficie de la parcela, mientras que la altura se midió en 4 puntos internos de cada exclusión y plot control los cuales se promediaron para obtener solo un registro de altura por parcela.

## **2.4 Análisis de datos**

Se calcularon dos variables para la regeneración de especies leñosas, diferenciado entre aquellas provenientes de semilla y vegetativa: abundancia total de plantas (combinando todas las especies), y riqueza de especies. La comparación de estas variables de regeneración, así como de variables ambientales de humedad de suelo (de invierno y verano), PAR (de verano) y el volumen de hierbas (de primavera), entre condiciones experimentales de cada factor (parche de vegetación, incendio y herbivoría), se realizó a través de modelos lineales generalizados (GLM) y test a posteriori LSD. En el caso de las variables de regeneración y de las variables ambientales se empleó una distribución binomial negativa y función link "identity". Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software R, versión 3.1.3 (R Core Team, 2016), y los paquetes gtats, glm2, Rcmdr, Hmisc, Rmisc y agricolae (de Mendiburu, 2016).

## **3 RESULTADOS**

### **3.1 Variables ambientales**

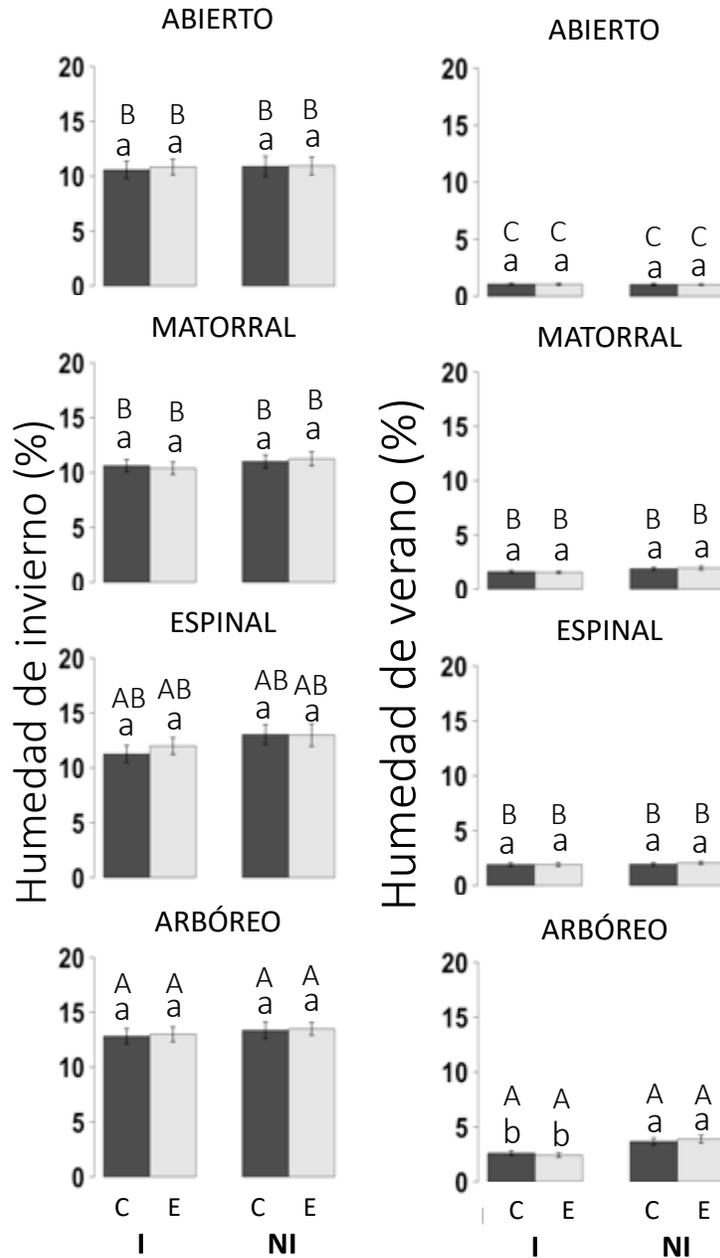
La humedad del suelo de invierno varió significativamente sólo entre tipos de parche de vegetación, mientras que la humedad del suelo de verano fue significativamente diferente entre condiciones de incendio y parches de vegetación, así como la interacción entre incendio y parche (Tabla 2). Aunque no se realizaron test estadísticos para comparar la humedad del suelo entre verano e invierno, esta última fue

mucho mayor que la de verano en cualquier condición de incendio, parche de vegetación o herbivoría (Fig. 2). Durante invierno, tanto en sitios incendiados como no incendiados, la humedad del suelo en parches arbóreos fue mayor que en parches de matorral y sitios abiertos, mientras que la humedad en el espinal no difirió significativamente de ningún tipo de parche. Tampoco hubo diferencias entre sitios abiertos y parches de matorral (Fig. 2). En verano, tanto en sitios incendiados como no incendiados, la humedad del suelo en parches arbóreos fue mayor que en todos los otros tipos de parche. Además, la humedad del suelo no difirió entre parches de matorral y espinal, pero en ambos fue mayor que en sitios abiertos (Fig. 2). Sólo en los parches arbóreos, la humedad del suelo fue mayor en las zonas no incendiadas que en las incendiadas (Fig. 2).

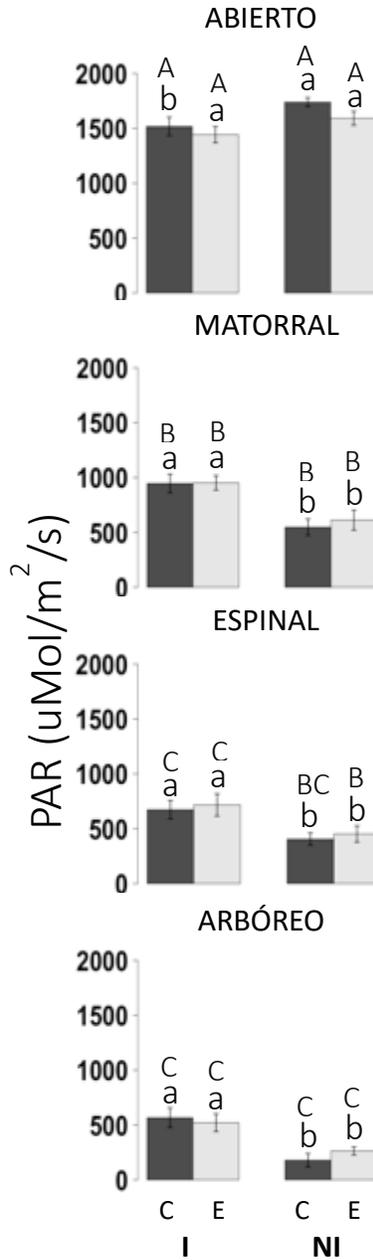
La radiación PAR presentó diferencias significativas entre condiciones de incendio y entre parches de vegetación, al igual que la interacción entre ambos factores (Tabla 1). En ambas condiciones de incendio, la PAR fue mayor en sitios abiertos que todos los tipos de parche de vegetación. En zonas incendiadas, en parches de matorral la PAR fue mayor que en el espinal y el bosque, sin embargo, en zonas no incendiadas, en parches de matorral fue sólo mayor que en el bosque, y no difirió del espinal (Fig. 3). Además, la radiación PAR en zonas incendiadas fue mayor que en zonas no incendiadas en todos los parches con cobertura leñosa, excepto en sitios abiertos, donde en plots control esta fue mayor en zonas no incendiadas, sin embargo, en plots con exclusión de herbívoros no mostró diferencias significativas entre condiciones de incendio (Fig. 3).

**Tabla 2.** Resultados estadísticos (GLM, se muestran valores de P) de la humedad de suelo de invierno y verano, radiación fotosintéticamente activa (PAR) y volumen de hierbas

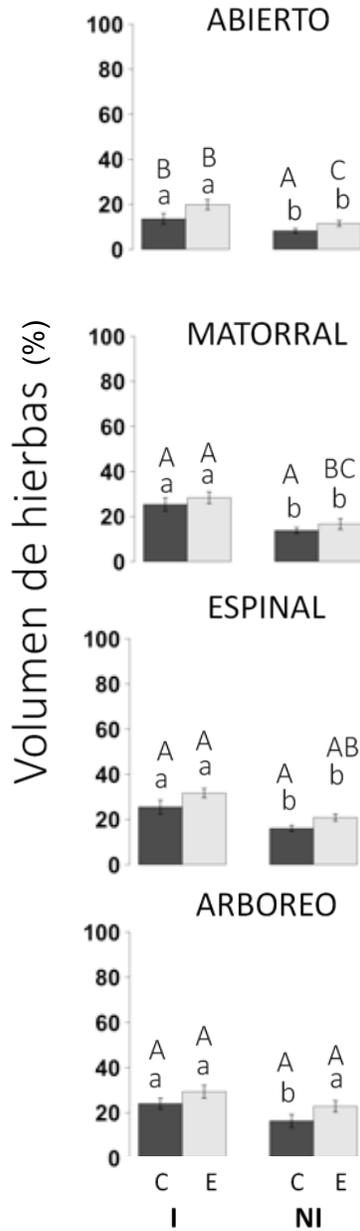
	Humedad del suelo invierno	Humedad del suelo verano	PAR	Volumen de hierbas
Incendio	0,068	<0,01	<0,01	<0,01
Parche	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
Herbivoría	0,664	0,941	0,985	<0,01
Incendio*Parche	0,751	<0,01	<0,01	0,434
Incendio*Herbivoría	0,853	0,366	0,408	0,643
Parque*Herbivoría	0,991	0,989	0,741	0,647
Parche*Herbivoría*Incendio	0,941	0,957	0,610	0,956



**Figura 2.** Porcentaje de humedad de suelo de invierno y verano por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo), condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado) y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.



**Figura 3.** Radiación fotosintéticamente activa (PAR) por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.



**Figura 4.** Volumen de hierbas por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.

El volumen de hierbas difirió significativamente entre parches de vegetación, condiciones de incendio y tratamientos de herbivoría (Tabla 2). Las pruebas a posteriori comparando tratamientos de herbivoría por condición de incendio y parche de vegetación, no mostraron diferencias significativas, aunque en general, en todos los tipos de parche y en ambas condiciones de incendio hubo un mayor volumen de hierbas dentro de las exclusiones que en los plots control (Fig. 4). En sitios incendiados el volumen de hierbas fue significativamente menor en sitios abiertos que en los otros tipos de parche (Fig. 4). En los sitios no incendiados y sólo en los plots control, el volumen de hierbas no mostró diferencias significativas entre tipos de parches. En cambio, en las exclusiones el volumen de hierbas fue significativamente mayor en parches arbóreos que en matorral y sitios abiertos, y en los espinales fue mayor que en los sitios abiertos (Fig. 4). Además, en todos los tipos de parche excepto en las exclusiones de parches arbóreos, hubo significativamente más volumen de hierbas en sitios incendiados que en no incendiados.

## **3.2 Regeneración**

### **3.2.1 Regeneración vía germinación de semillas**

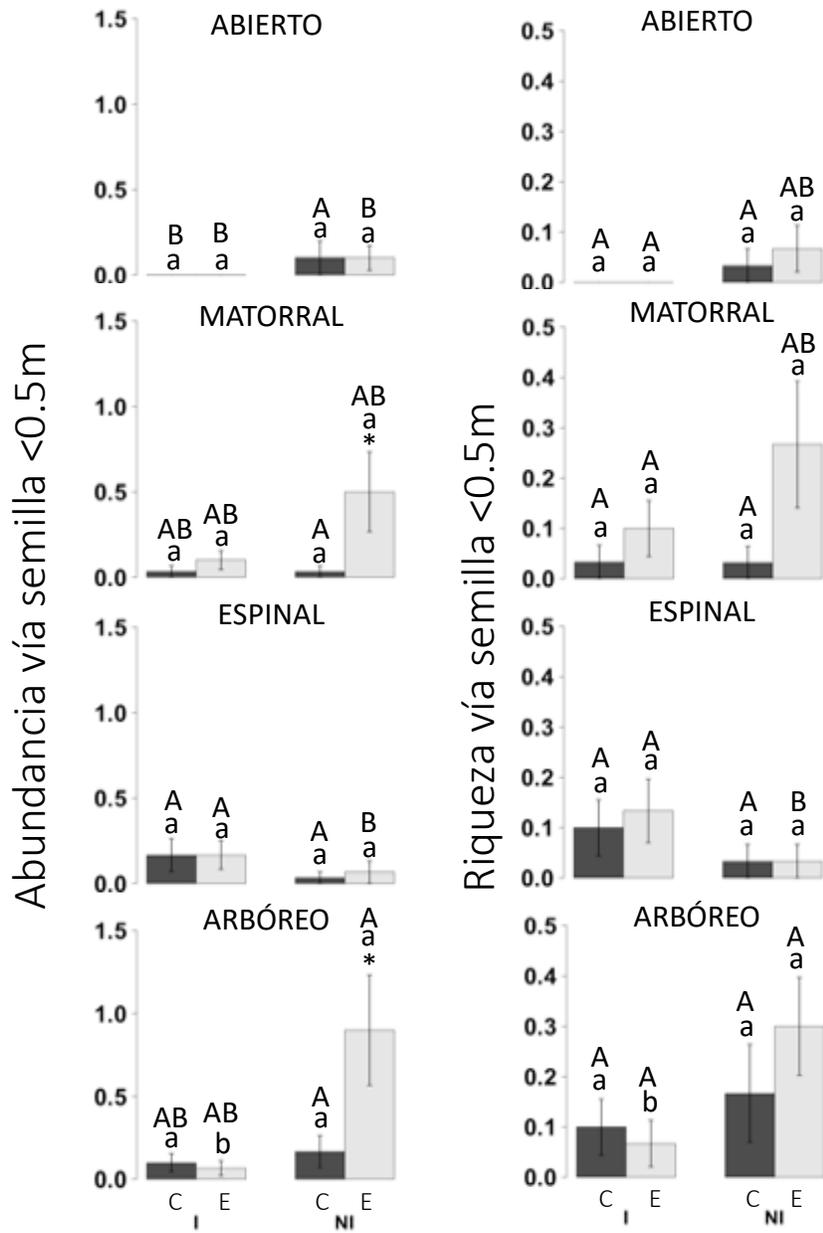
Tanto el efecto del parche, incendio, herbivoría, así como la interacción entre incendio y parche tuvieron efectos significativos en la abundancia de plantas (Tabla 3). Sin embargo, al analizar las pruebas a posteriori, la abundancia fue significativamente mayor en parcelas excluidas de herbívoros que en plots control sólo en los sitios no incendiados de parches de matorral y arbóreos (Fig. 5). Además, sólo en parches arbóreos y dentro de exclusiones, la abundancia de plantas fue significativamente mayor en zonas no incendiadas que en incendiadas (Fig. 5). En zonas no incendiadas, y dentro de las exclusiones de herbívoros, la abundancia de plantas fue significativamente mayor en parches arbóreos que en sitios abiertos y parches de espinal, mientras que fuera de las exclusiones no hubo diferencias entre tipos de parche (Fig. 5). En zonas incendiadas la abundancia de la regeneración vía semilla fue significativamente mayor en parches de espinal que en sitios abiertos tanto dentro como fuera de las exclusiones (Fig. 5), y no hubo diferencias entre los otros tipos de parche de vegetación.

Por otro lado, el tipo de parche, incendio, herbivoría, así como la interacción entre incendio y parche tuvieron efectos significativos en la riqueza de especies de la

regeneración vía semilla (Tabla 3). Sin embargo, al analizar las pruebas a posteriori, no se observaron efectos de la herbivoría en ninguna combinación de condición de incendio y parche de vegetación, aunque nuevamente en zonas no incendiadas la riqueza de especies en las exclusiones fue más alta (pero no significativamente) que en plots control en los parches de matorral y arbóreos (Fig. 5). También en este caso, la riqueza de especies fue significativamente mayor en zonas no incendiadas que en incendiadas en los parches arbóreos dentro de las exclusiones (Fig. 5). Dentro de las zonas no incendiadas y dentro de las exclusiones de herbívoros, la riqueza de especies fue significativamente mayor en parches arbóreos que en parches de espinal y sitios abiertos (Fig. 5). En zonas incendiadas no hubo diferencias de riqueza de especies entre parches de vegetación (Fig. 5).

**Tabla 3.** Resultados estadísticos (GLM, se muestran los valores de P) de los efectos de los factores Incendio, Parche de vegetación y Herbivoría, y sus interacciones sobre la abundancia de plantas y riqueza de especies de la regeneración.

	Regeneración vía semilla		Regeneración vegetativa	
	Abundancia de plantas	Riqueza de especies	Abundancia de plantas	Riqueza de especies
Incendio	<0,01	0,027	0,563	0,042
Parche	<0,01	<0,01	<0,01	<0,01
Herbivoría	0,038	0,022	0,626	0,197
Incendio*Parche	0,018	0,035	0,025	<0,01
Incendio*Herbivoría	0,280	0,337	0,748	0,349
Parque*Herbivoría	0,133	0,447	0,106	0,689
Parche*Herbivoría*Incendio	0,668	0,999	0,571	0,054



**Figura 5.** Abundancia de plantas y riqueza de especies de la regeneración vía semilla por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado. Asteriscos indican diferencias entre tratamientos de herbivoría por tipo de parche de vegetación y condición de incendio separadamente.

Al analizar la regeneración vía semilla separadamente por especie, en general se observa que en varias especies, su presencia y abundancia aumenta a medida que aumenta la cobertura vegetal (Tabla 4). La única especie regenerando en sitios abiertos fue *A. caven*, lo cual ocurrió en zonas no incendiadas. *Maytenus boaria* fue la única especie regenerando tanto en parches de matorral, espinal como arbóreos, y, además, la que obtuvo mayores valores de abundancia. Hubo pocas especies compartidas entre los parches de matorral y espinal, y en cambio, la similitud fue mayor entre los parches de matorral y arbóreos. Especies como *C. alba*, *S. latifolius*, *C. odorifera* y *L. caustica* sólo regeneraron bajo parches arbóreos. Por otro lado, en todos los tipos de parche de vegetación, varias especies que están regenerando vía semilla, lo hacen principalmente en las áreas no incendiadas. La excepción es *T. trinervis*, *M. hastulata* y *B. linearis* que sólo regeneran en zonas incendiadas (Tabla 4). Algunas especies, tales como *A. caven*, *Q. saponaria*, *P. boldus*, *B. linearis* y *C. odorifera* solo regeneran en condiciones excluidas de herbívoros (Tabla 4).

**Tabla 4.** Promedio de abundancia de plantas (N°/plot) regeneradas vía semilla por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal, Bosque), condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado) y por tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión).

<i>Especies</i>	ABIERTO		MATORRAL				ESPINAL				BOSQUE						
	NI		I		NI		I		NI		I		NI		I		
	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	
<i>Acacia caven</i>	0,1																
<i>Proustia cuneifolia</i>													0,07				
<i>Trevoa trinervis</i>									0,01	0,08							0,03
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>							0,02										
<i>Baccharis linearis</i>							0,02										0,03
<i>Kageneckia oblonga</i>							0,03						0,07	0,03			
<i>Baccharis paniculata</i>																	
<i>Maytenus boaria</i>					0,21		0,02					0,05		0,03			

<i>Podanthus mitiqui</i>	0,08	0,02	0,03
<i>Peumus boldus</i>	0,03		
<i>Quillaja saponaria</i>	0,03		0,24
<i>Colliguaja odorifera</i>			0,07
<i>Eupatorium salvia</i>		0,03	0,03
<i>Lithraea caustica</i>			0,03
<i>Cestrum parqui</i>		0,01	0,03
<i>Cryptocarya alba</i>			0,03
<i>Schinus latifolius</i>			0,02 0,03

### 3.2.2 Regeneración vegetativa

En general, en todas las condiciones de parche, incendio y herbivoría se observaron cepas con al menos un rebrote, generando valores de abundancia de regeneración en torno a una cepa por plot (Fig. 6). La abundancia de cepas con rebrote vegetativo varió significativamente entre tipos de parche de vegetación, y la interacción entre parche e incendio también fue significativa (Tabla 3). La herbivoría no tuvo efectos significativos en la abundancia de cepas con rebrote en ninguna condición de parche e incendio (Fig. 6). Sólo en los parches de espinal y fuera de las exclusiones, la abundancia de cepas con rebrote fue significativamente mayor en zonas incendiadas que en no incendiadas. En zonas no incendiadas y dentro de las exclusiones, la abundancia de cepas con rebrote fue significativamente mayor en parches de matorral que en todos los otros tipos de parche, pero fuera de las exclusiones no hubo diferencias entre parches (Fig. 6). En zonas incendiadas, y dentro de las exclusiones de herbívoros hubo significativamente más cepas con rebrote en parches de matorral que en sitios abiertos, pero no hubo diferencias con los otros tipos de parche (Fig. 6). Fuera de las exclusiones el número de cepas con rebrote fue significativamente mayor en parches de matorral que en sitios abiertos y parches de bosque (Fig. 6)

La riqueza de especies en la regeneración vegetativa (en las cepas con rebrote vegetativo) varió significativamente entre tipos de parche de vegetación y condiciones de incendio, y además, la interacción entre estos dos factores fue significativa (Tabla 3). Adicionalmente, la interacción entre los tres factores fue marginalmente significativa (Tabla 3). La herbivoría no tuvo efectos significativos en la riqueza de especies de la regeneración vegetativa en ninguna condición de parche e incendio (Fig. 6). Solo en los parches de espinal y fuera de las exclusiones, la riqueza de especies de cepas con rebrotes vegetativo fue significativamente mayor en zonas incendiadas que en no incendiadas (Fig. 6). En zonas no incendiadas y fuera de las exclusiones, la riqueza de especies fue significativamente mayor en parches arbóreos y de matorral que en sitios abiertos, la riqueza de especies de parches de matorral que la de espinales, y ninguna diferencia significativa fue observada entre parches arbóreos y espinales, y entre espinales y sitios abiertos (Fig. 6). Similarmente, en zonas no incendiadas dentro de las exclusiones, la riqueza de especies en cepas con rebrote vegetativo fue significativamente mayor en parches arbóreos y de matorral que en sitios abiertos, pero en este caso la riqueza de especies en parches de matorral no difirió de la de parches de espinal. En zonas incendiadas, tanto dentro como fuera de las exclusiones, la riqueza de especies de la regeneración vegetativa fue significativamente mayor en parches de matorral que en sitios abiertos, y no hubo diferencias entre parches arbóreos, de espinal y matorral (Fig. 6).

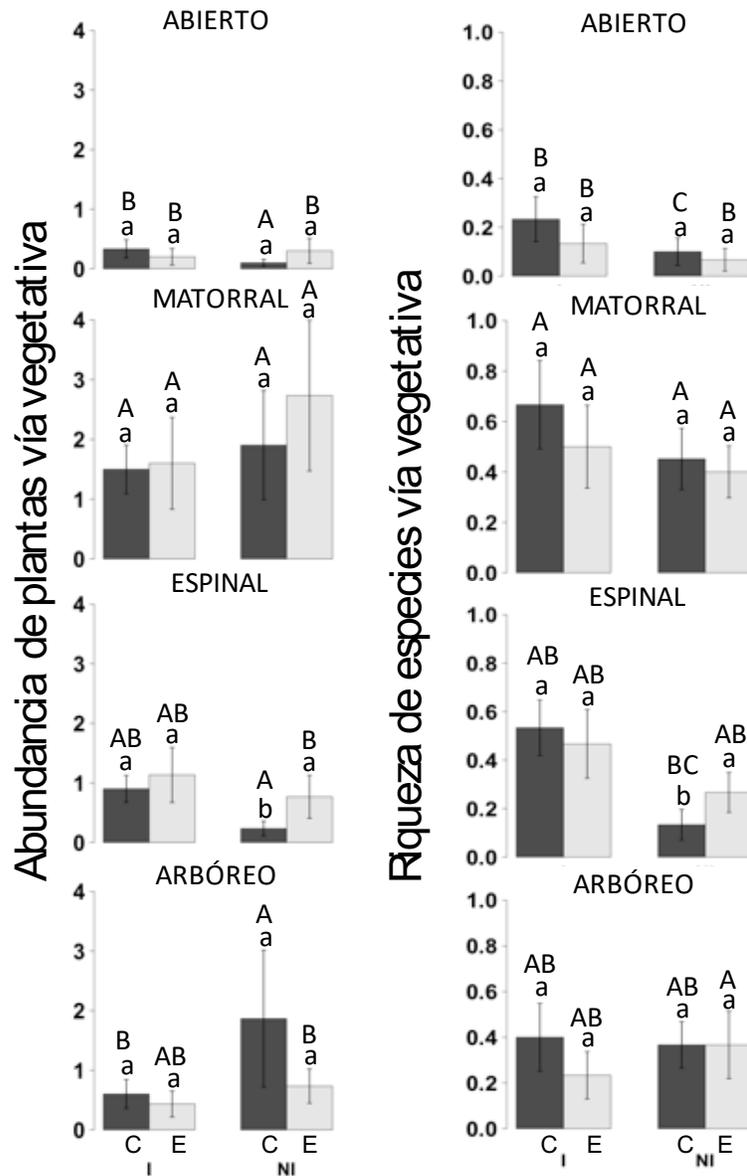
Al analizar las especies regeneradas vegetativamente, se observaron algunas especies, principalmente arbóreas, que regeneraron sólo en parches arbóreos, tales como *Q. saponaria*, *P. boldus*, *M. boaria*, *A. chilensis* (Tabla 5), probablemente de rebrotes de los mismos individuos que se incendiaron. También se observaron especies (*A. caven*, *P. cuneifolia*, *T. trinervis*) que están regenerando tanto en parches de matorral, espinal, como en parches arbóreos. Además, varias de estas especies están también regenerando en sitios clasificados como abiertos, es decir, que al momento de la instalación del experimento no presentaban ninguna estructura leñosa (Tabla 5). También hay otras especies, principalmente arbustivas, tales como *P. mitiqui*, *C. odorifera*, *S. gilliesii*, *S. ligustrinum*, que sólo regeneraron en parches de matorral y espinal, pero no en parches arbóreos (Tabla 5). Por otro lado, varias especies se observaron regenerando sólo en áreas incendiadas de los diferentes tipos de parche, por ejemplo, *B. linearis*, *B. paniculata*, *E. pulverulenta*, *P. mitiqui*, *C. odorifera*, *Q.*

*saponaria*, *E. salvia* (Tabla 5). No hubo especies que estuviesen regenerando vegetativamente sólo en plots excluidos de herbívoros (Tabla 5).

**Tabla 5.** Promedio de abundancia de cepas con regeneración vegetativa por especie por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal, Bosque), condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado) y por tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión).

Especies	ABIERTO				MATORRAL				ESPINAL				BOSQUE				
	NI		I		NI		I		NI		I		NI		I		
	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	E	C	
<i>Acacia Caven</i>		0,03	0,03	0,10	0,08	0,06	0,02	0,05			0,16	0,05					0,05
<i>Proustia cuneifolia</i>	0,30	0,07			1,69	1,31	0,38	0,17	0,07	0,16			0,10	0,02			
<i>Baccharis lanceolata</i>			0,03		0,21				0,43	0,00		0,03					
<i>Trevoa trinervis</i>			0,09	0,06	0,10	0,14	0,57	0,52		0,03	0,29	0,21	0,12	0,05	0,14	0,26	
<i>Muehlenbeckia hastulata</i>			0,00				0,12	0,14	0,20		0,37	0,08			0,06	0,05	
<i>Baccharis linearis</i>			0,03	0,06				0,05				0,08					0,03
<i>Kageneckia oblonga</i>				0,03		0,11						0,03	0,19	0,10			
<i>Baccharis paniculata</i>				0,06								0,08					
<i>Maytenus boaria</i>														0,02			
<i>Podanthus mitiqui</i>							0,05	0,14			0,11						
<i>Peumus boldus</i>														0,02	0,08	0,03	
<i>Quillaja saponaria</i>																	0,26
<i>Colliguaja odorifera</i>												0,05					
<i>Solanum ligustrinum</i>									0,07								
<i>Satureja gilliesii</i>						0,06											
<i>Escallonia pulverulenta</i>												0,03					

<i>Eupatorium salvia</i>										0,11
<i>Cestrum parqui</i>						0,08	0,08	0,07	0,13	0,03
<i>Aristotelia chilensis</i>										0,05



**Figura 6.** Abundancia de plantas y riqueza de especies de la regeneración vegetativa por tipo de parche (Abierto, Matorral, Espinal y Arbóreo) por condición de incendio (I: incendiado y NI: no incendiado), y tratamiento de herbivoría (C: control y E: exclusión). Diferentes letras mayúsculas y minúsculas indican, respectivamente, diferencias estadísticamente significativas (LSD test,  $P < 0,05$ ), entre parches por tipo de condición de incendio y herbivoría, y entre condiciones de incendio, por tipo de parche y tratamiento de herbivoría por separado.

#### 4. DISCUSIÓN

La regeneración vía semilla registrada en este estudio fue aquella observada en primavera de 2016, y por ello correspondieron a plantas que debieron germinar en 2014 o 2015, o incluso antes en el caso de especies de muy lento crecimiento en altura (< 0,5m en 2016), y por ello son plantas que ya pasaron al menos un verano. Esto no significa que estén completamente establecidas, pero al menos, que ya pudieron sobrevivir una estación seca. Además, la regeneración observada pudo haber estado fuertemente influenciada por la disponibilidad de semillas, y ésta por la producción y dispersión de semillas (Jiménez y Armesto 1992; Armesto et al. 1995). Asimismo, es importante recalcar que hubieron factores que no fueron registrados en este estudio como la severidad del incendio, la composición de especies herbáceas, variable edáficas y microclimáticas en los sitios, además del registro de los depredadores de semillas. Los anterior probablemente provocó la alta variabilidad de valores de abundancia y riqueza de especies observada, incluso dentro de una misma condición de parche de vegetación, incendio, y herbivoría. Por ejemplo, en un determinado tipo de parche, condición de incendio y exclusión, un plot de monitoreo pudo estar cerca o bajo un parche de individuos con alta producción de semillas, mientras que otro plot de iguales condiciones, en un parche de baja o nula producción de semillas. A pesar de estos factores de variabilidad, se observaron patrones y diferencias entre condiciones experimentales que sugieren un rol importante tanto del tipo de parche de vegetación, incendio como de herbivoría, en la regeneración de especies leñosas.

La exclusión de herbívoros como ganado y conejos tuvo un efecto positivo en la regeneración vía semilla, pero esto dependió de la condición de incendio y parche de vegetación. La abundancia, y también la riqueza de especies (aunque no significativamente), fueron negativamente afectadas por la herbivoría, pero sólo en áreas no incendiadas y sólo en parches arbóreos y de matorral. Trabajos anteriores respecto al efecto de los conejos sobre las plantas leñosas de esta región de Chile habían observado una mayor depredación en áreas abiertas o con baja cobertura leñosa que en zonas con mayor densidad de bosques (Fuentes et al. 1983). En cambio, nuestros resultados indican que este efecto puede ser más complejo. Si bien nuestros resultados no pueden diferenciar entre efectos de ganado y conejos, el efecto conjunto de ambos tipos de herbívoros parece ser importante sólo en parches de matorral y arbóreos. Esto

puede estar relacionado al patrón de uso de parches de vegetación por parte del ganado y conejos. Los conejos aparentemente están empleando mayormente parches con una mayor cobertura de una estrata baja ( $< 1\text{m}$ ), tales como los de matorral, por ejemplo, para un mejor refugio contra depredadores (Jaksic y Fuentes, 1991). En cambio, el ganado normalmente usa mayormente parches arbóreos para descansar y protegerse de altas temperaturas y sol del verano (Harvey y Haber, 1998). Probablemente en este caso el efecto del ganado no solo es a través del ramoneo, sino también del pisoteo de plantas. En cambio, la herbivoría es menor en áreas con menor cobertura de estratas menores ( $< 1\text{m}$ ), tales como sitios abiertos y espinales. En este sentido, los sitios abiertos pueden ser poco usados por los conejos debido a mayor riesgo de depredación (Lombardi et al. 2003; Jaksic y Fuentes, 1991). Similarmente, parches de espinal tienen una baja cobertura de las estratas más bajas ( $< 1\text{m}$ ) (Ovalle et al. 1990), lo cual probablemente genera un ambiente menos protegido para los conejos, y quizás menos usado por el ganado para descansar debido a la mayor radiación que traspasa su dosel. Interesantemente, el efecto de la herbivoría sobre la regeneración vía semilla se diluye en áreas incendiadas. Es posible que la abundancia de conejos disminuya después de incendios debido a mortalidad, y que el ganado, y también conejos, no retornen y usen menos áreas recientemente incendiadas. Nuestros resultados sugieren que esto aún estaría ocurriendo dos años y medio después de los incendios. Por otra parte, ni la abundancia ni riqueza de especies de cepas con rebrotes vegetativos fue afectada por la herbivoría. Los rebrotes de cepas en general tienen un crecimiento más rápido que las plántulas (Bond y Midgley, 2001), lo cual puede hacerlas más resistentes al ramoneo en general, o pisoteo de ganado. Además, incluso la existencia de ramoneo o pisoteo probablemente no genera la mortalidad de las cepas, las cuales al menos durante un periodo de tiempo, pueden continuar produciendo nuevos rebrotes (Hoffmann y Alliende, 1982; Bond y Midgley, 2001).

La regeneración tanto vía semilla como vegetativa variaron entre condiciones de incendio, pero esta variación dependió del tipo de parche de vegetación y de la exclusión de herbívoros. Sólo en parches arbóreos, y con exclusión de herbívoros, la abundancia y riqueza de especies de la regeneración vía semilla fueron mayores en áreas no incendiadas que en incendiadas. Esto es consistente con la reducción de la humedad del suelo en áreas incendiadas respecto de las no incendiadas, lo cual ocurrió sólo en los parches arbóreos. También se observó una mayor radiación PAR (y con ello

probablemente mayores valores de temperatura, especialmente máximas) en zonas incendiadas respecto a las no incendiadas, pero esto ocurrió en todos los tipos de parche, excepto sitios abiertos. Similarmente, los incendios generaron un incremento significativo en el volumen de la estrata herbácea en todos los parches y condiciones de exclusión de herbívoros (excepto en parches arbóreos dentro de exclusiones). Los incendios frecuentemente también producen un incremento en la disponibilidad de nutrientes cuando se quema la materia orgánica no descompuesta (Trabaud 1994; Litton y Santelices 2003; DeBano 1991). Sin embargo, en sitios abiertos, los parches de matorral o espinal no tuvieron diferencias de regeneración entre sitios con y sin incendio, sugiriendo que la radiación PAR, las hierbas o la disponibilidad de nutrientes por sí solos no tuvieron un rol importante en la regeneración vía semilla. Esto sugiere que los efectos que generan los incendios en la regeneración post-incendio están fuertemente, y quizás principalmente, determinados por la reducción de la humedad del suelo producida probablemente por la disminución de la cobertura de dosel. Por otra parte, los incendios no afectaron negativamente a la regeneración vegetativa en ningún tipo de parche de vegetación y condición de exclusión de herbívoros. Incluso, los incendios generaron un incremento en la abundancia y riqueza de especies rebrotando vegetativamente, aunque solo en los parches de espinal. Estos resultados sugieren que en general, en todos los sitios donde había una especie leñosa antes del incendio, después de ocurrido el incendio, se produce regeneración vegetativa igualando rápidamente a la que ocurre en sitios no incendiados. La flora leñosa de Chile central ha sido reconocida por su capacidad para rebrotar vegetativamente, especialmente después de perturbaciones como incendios o talas (Araya y Ávila, 1981; Montenegro et al. 1983; Montenegro y Ginocchio 1995). Sin embargo, nuestros resultados además indican que, dos años y medio después de un incendio, los niveles tanto de abundancia como de diversidad de la regeneración vegetativa logra equiparar e incluso superar a la de áreas no incendiadas, aunque también históricamente degradadas.

La regeneración vía semilla como vegetativa variaron entre parches de vegetación, pero esta variación dependió de la condición de incendio y de la exclusión de herbívoros. Sólo en zonas no incendiadas y dentro de exclusión de herbívoros, tanto la abundancia como riqueza de especies de la regeneración vía semilla fueron mayores en parches arbóreos que en los otros tipos de parche, aunque no difirió estadísticamente con los parches de matorral. Esto puede estar relacionado a la mayor humedad del suelo

en parches arbóreos que en los otros tipos de parche de vegetación durante el verano (Becerra y Bustamante 2011; Becerra y Montenegro 2013). Incluso, también en invierno hubo mayor humedad del suelo en parches arbóreos que en sitios abiertos. Esto sugiere la ocurrencia de efectos de facilitación generado por parches arbóreos sobre la regeneración, lo cual es un fenómeno común en regiones de clima semiárido (Barchuk et al. 2005; Gómez-Aparicio et al. 2005; Becerra y Montenegro 2013). En cambio, fuera de las exclusiones no hubo diferencias entre tipos de parche de vegetación, probablemente por la baja regeneración que ocurre especialmente en parches arbóreos y de matorral cuando no hay exclusión de herbívoros. Similarmente, en zonas incendiadas no hubo fuertes diferencias de regeneración vía semilla entre parches de vegetación. Sin embargo, en zonas incendiadas también hubo mayor humedad del suelo en parches arbóreos o de matorral y espinal que en sitios abiertos, probablemente debido a la sombra que genera el rebrote vegetativo que rápidamente ocurre post-incendio en estos parches. A pesar de esto, es posible que la mayor radiación (y probablemente temperatura) que ocurre en áreas incendiadas haya impedido una mayor regeneración vía semilla en parches con alguna cobertura leñosa que en sitios abiertos. Estos resultados sugieren que perturbaciones como incendios o herbivoría alteran las interacciones entre plantas, en este caso de facilitación. Otros trabajos han observado resultados similares. Chaneton et al (2010), mostraron que la presión por herbivoría sobre plántulas de *Austrocedrus* bajo arbustos de *D. articulata* redujo la supervivencia de plántulas alterando el rol facilitador de los arbustos, puesto que estos últimos servían como refugio para insectos en condiciones estresantes. Por otra parte, la abundancia y riqueza de especies de la regeneración vegetativa fue en general mayor en parches arbóreos, de espinal o de matorral, que sitios abiertos, aunque esto dependió de la condición de incendio y exclusión de herbivoría. Sorprendentemente, en sitios abiertos tanto de zonas incendiadas como no incendiadas, es decir, en sitios donde ninguna estructura leñosa fue observada al momento de comenzar el experimento, dos años y medio después de iniciado el experimento, se presentaron rebrotes vegetativos, aunque aún en menor magnitud que donde había o hay actualmente un parche leñoso. Esto sugiere que en áreas donde aparentemente sólo se observa una cubierta herbácea, después de algún tiempo puede ocurrir regeneración vegetativa. Más aún, esto no fue modulado por la herbivoría, sugiriendo que no se requieren tratamientos de exclusión para el éxito de este rebrote.

Las únicas especies regenerando en sitios abiertos fueron aquellas que frecuentemente han sido consideradas como pioneras (Fuentes et al. 1984; Armesto y Picket 1985). Estas especies se caracterizan por tener una alta producción y dispersión de semillas y ser tolerantes a condiciones hostiles como sitios xéricos y con alta intensidad lumínica (Armesto y Picket 1985). Entre las especies pioneras observadas se encuentran aquellas que llegan a formar parches de matorral (*Baccharis spp*), y la principal que forma espinales (*Acacia caven*). Esta última fue la única especie capaz de germinar vía semilla en sitios abiertos (aunque sólo en sitios no incendiados), y fue una de las especies que más regeneraron vegetativamente en sitios abiertos tanto incendiados como no incendiados. Así, la existencia de regeneración de especies pioneras en sitios abiertos (aunque solo en sitios no incendiados en el caso de regeneración vía semilla) sugiere que puede estar ocurriendo un avance sucesional y con ello recuperación de una estrata leñosa.

Adicionalmente, en parches de matorral se observaron varias especies regenerando, sin embargo, muy pocas de éstas y en niveles muy bajos de abundancia correspondieron a especies arbóreas de etapas sucesionales más avanzadas (*P. boldus*, *M. boaria*, *Q. saponaria*). En contraste, en parches de espinal, no se observó regenerando prácticamente ninguna especie arbórea sucesionalmente más avanzada. Esto sugiere que los parches de matorral son mejores facilitadores de procesos de avance sucesional que parches de espinal. Sin embargo, es en sitios incendiados se encontraron especies sucesionalmente más intermedias regenerando vegetativamente en parches de espinal. En cambio, en áreas incendiadas las especies arbóreas sucesionalmente más avanzadas regeneran vegetativamente casi exclusivamente bajo un dosel arbóreo.

Con fines de restauración de la vegetación, la implementación de exclusión de ganado y conejos podría beneficiar sólo la regeneración vía germinación de especies leñosas. Sin embargo, este efecto positivo de la exclusión sólo ocurre en parches de matorral y bosque, es pequeño en magnitud, y no parece suficiente como para asegurar una recuperación de la regeneración proveniente de reproducción sexual tanto en áreas incendiadas como no incendiadas. Por ello, este tipo de técnica de restauración pasiva no sería suficiente para la restauración de la regeneración proveniente de germinación de semillas y no es necesaria para la regeneración vegetativa. Por consiguiente, se

sugiere aplicar estrategias activas, en conjunto con técnicas más pasivas, para la restauración de la regeneración proveniente de reproducción sexual en Chile central.

**Efecto de la exclusión de herbívoros, incendios y tipo de parche de vegetación  
sobre la regeneración natural de la vegetación leñosa de Chile central**

Pia Droguett; Pablo Becerra.

**Resumen**

Pia Droguett y Pablo Becerra. Efecto de la exclusión de herbívoros, incendios y parche de vegetación sobre la regeneración natural de la vegetación leñosa de Chile central. Tesis, Magister en Recursos Naturales, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. 42 pp. Históricamente los ecosistemas mediterráneos del mundo y particularmente de Chile central, han experimentado diversas perturbaciones que podrían afectar y limitar la regeneración y recuperación de la vegetación leñosa. En esta tesis se evaluaron los efectos del tipo de cobertura vegetal, la ocurrencia de incendios y la herbivoría de ganado y conejos sobre la regeneración de especies leñosas en la zona central de Chile. Se desarrolló un experimento de tres factores, incluyendo incendio (incendiado vs no incendiado), herbivoría (exclusión vs control), y cuatro tipos de parches vegetacionales (sitio abierto, matorral, espinal y parches arbóreos). En cada exclusión y plot control se evaluó la composición de especies y número de plantas (<0,5 m de altura) por especie de la regeneración vía semilla y vegetativa. Además, se midieron variables ambientales como el volumen de hierbas, humedad del suelo y la radiación PAR. Los resultados muestran que los niveles de regeneración vía semilla son extremadamente bajos y que las exclusiones la beneficiarían sólo en parches de matorral y bosque. En cambio, la regeneración vegetativa es abundante en diversas especies en parches de matorral, espinal y arbóreos, y no fue afectada por la herbivoría. En conclusión, estrategias pasivas de restauración tales como la exclusión de herbívoros fueron útiles pero no suficientes para recuperar la vegetación de Chile central.

**Palabras clave: Chile central, herbivoría, incendios, regeneración, restauración, sucesión.**

## 6. REFERENCIAS

Álvarez, S. (2008). Caracterización florística y proposición de una tipología de la vegetación para la precordillera andina de Santiago. *Memoria para optar al título de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad de Chile*, 87.

Araya, S., & Ávila, G. (1981). Rebrote de arbustos afectados por el fuego en el matorral chileno. In *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* (Vol. 14, pp. 107-113).

Armesto, J., & Pickett, S. (1985). A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 58, 9-17.

Armesto, J. J., Vidiella, P. E., & Jiménez, H. E. (1995). Evaluating causes and mechanisms of succession in the mediterranean regions in Chile and California. In *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia* (pp. 418-434). Springer, New York, NY.

Armesto, J. J., Bustamante-Sanchez, M. E., Diaz, M. F., Gonzales, M. E., Holz, A., Nunez-Avila, M. C., & Smith-Ramirez, C. (2009). Fire disturbance regimes, ecosystem recovery and restoration strategies in Mediterranean and temperate regions of Chile. *Fire Effects on Soils and Restoration Strategies. Science Publishers, Enfield, New Hampshire*, 537-567.

Anan, X., Quevedo, L., & Rodrigo, A. (2013). Forest fire occurrence increases the distribution of a scarce forest type in the Mediterranean Basin. *Acta oecologica*, 46, 39-47.

Aronson, J., & van Andel, J. (2006). *Challenges for ecological theory* (pp. 223-233). Blackwell Publishing: Oxford, UK.

Arroyo, M. (1999). Criterios e indicadores para la conservación de la biota de los ecosistemas mediterráneos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 72(4), 473-474.

Baeza, M. J., Valdecantos, A., Alloza, J. A., & Vallejo, V. R. (2007). Human disturbance and environmental factors as drivers of long-term post-fire regeneration patterns in Mediterranean forests. *Journal of Vegetation Science*, 18(2), 243-252.

Barchuk, A. H., Valiente-Banuet, A., & Díaz, M. P. (2005). Effect of shrubs and seasonal variability of rainfall on the establishment of *Aspidosperma quebracho-blanco* in two edaphically contrasting environments. *Austral ecology*, 30(6), 695-705.

Becerra, P. I., & Bustamante, R. O. (2011). Effect of a native tree on seedling establishment of two exotic invasive species in a semiarid ecosystem. *Biological invasions*, 13(12), 2763-2773.

Becerra, P. I., & Montenegro, G. (2013). The widely invasive tree *Pinus radiata* facilitates regeneration of native woody species in a semi-arid ecosystem. *Applied Vegetation Science*, 16(2), 173-183.

- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, 9(5), 191-193.
- Biaou, S. S., Holmgren, M., Sterck, F. J., & Mohren, G. M. (2011). Stress-Driven Changes in the Strength of Facilitation on Tree Seedling Establishment in West African Woodlands. *Biotropica*, 43(1), 23-30.
- Blank, L., & Carmel, Y. (2012). Woody vegetation patch types affect herbaceous species richness and composition in a Mediterranean ecosystem. *Community Ecology*, 13(1), 72-81.
- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 20(7), 387-394.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology & evolution*, 16(1), 45-51.
- Brown, N. A. C. (1993). Promotion of germination of fynbos seeds by plant-derived smoke. *New Phytologist*, 123(3), 575-583.
- Cabello, A. (1990). Propagación de especies perteneciente a los bosques esclerófilos y espinosos de la zona central de Chile. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Departamento de Silvicultura. Universidad de Chile. Apuntes Docentes, 3, 56-74.
- Callaway, R. M. (1992). Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology*, 73(6), 2118-2128.
- Callaway, R. M., & Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- Callaway, R. M. (2007). *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer Science & Business Media.
- Certini, G. (2005). Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, 143(1), 1-10.
- Chaneton, E. J., Noemi Mazía, C., & Kitzberger, T. (2010). Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe-woodland ecotone. *Journal of Ecology*, 98(2), 488-497.
- Ciccarese, L., Mattsson, A., & Pettenella, D. (2012). Ecosystem services from forest restoration: thinking ahead. *New Forests*, 43(5-6), 543-560.
- Clewell, A., & Rieger, J. P. (1997). What practitioners need from restoration ecologists. *Restoration Ecology*, 5(4), 350-354
- Cochrane, J. A., Hoyle, G. L., Yates, C., Wood, J., & Nicotra, A. B. (2015). Climate warming delays and decreases seedling emergence in a Mediterranean ecosystem. *Oikos*, 124(2), 150-160.

Cohn JS, Di Stefano J, Christie F, Cheers G, York A. (2015). How do heterogeneity in vegetation types and post-fire age-classes contribute to plant diversity at the landscape scale? *Forest Ecology and Management* 346: 22–30.

Cuevas, J. G., Silva, S. I., Leon-Lobos, P., & Ginocchio, R. (2013). Nurse effect and herbivory exclusion facilitate plant colonization in abandoned mine tailings storage facilities in north-central Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86(1).

DeBano, L. F. (1991). The effect of fire on soil properties. Proceedings—Management and productivity of western montane forest soils. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-280. Ogden, UT: US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station.

Dirección General de Agua (DGA). En *información Oficial Hidrometeorológica y de Calidad de Aguas* (12 de Noviembre de 2015). *Recuperado de* <http://snia.dga.cl/BNAConsultas/reportes>.

Egli, B. R. (1998). Effects of grazing on the natural forest of western Crete. *Ecological basis of livestock grazing in Mediterranean ecosystems. EUR*, 18308, 103a106.

Enright, N. J., Fontaine, J. B., Lamont, B. B., Miller, B. P., & Westcott, V. C. (2014). Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. *Journal of Ecology*, 102(6), 1572-1581.

Figueroa, J. A., Castro, S. A., Marquet, P. A., & Jaksic, F. M. (2004). Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Revista Chilena de Historia Natural*, 77, 465-483.

Figueroa, J. A., Teillier, S., & Jaksic, F. M. (2004). Composition, size and dynamics of the seed bank in a mediterranean shrubland of Chile. *Austral Ecology*, 29(5), 574-584.

Frazer, J. M., & Davis, S. D. (1988). Differential survival of chaparral seedlings during the first summer drought after wildfire. *Oecologia*, 76(2), 215-221.

Fuentes, E. R., Jaksic, F. M., & Simonetti, J. A. (1983). European rabbits versus native rodents in central Chile: effects on shrub seedlings. *Oecologia*, 58(3), 411-414.

Fuentes, E. R., Otaiza, R. D., Alliende, M. C., Hoffmann, A., & Poiani, A. (1984). Shrub clumps of the Chilean matorral vegetation: structure and possible maintenance mechanisms. *Oecologia*, 62(3), 405-411.

Fuentes, E. R., Montenegro, G., Rundel, P. W., Arroyo, M. T. K., Ginocchio, R., & Jaksic, F. M. (1995). Functional approaches to biodiversity in the Mediterranean-type ecosystems of central Chile. In *Mediterranean-Type Ecosystems* (pp. 185-232). Springer Berlin Heidelberg.

Fuentes, E. R., & Muñoz, M. R. (1995). The human role in changing landscapes in central Chile: implications for intercontinental comparisons. *Ecology and Biogeography of Mediterranean Ecosystems in Chile, California and Australia*, 401-417.

- Gaertner, M., Den Breeyen, A., Hui, C., & Richardson, D. M. (2009). Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 33(3), 319-338.
- García, D., & Zamora, R. (2003). Persistence, multiple demographic strategies and conservation in long-lived Mediterranean plants. *Journal of Vegetation Science*, 14(6), 921-926.
- Gómez-Aparicio, L., Gómez, J. M., Zamora, R., & Boettinger, J. L. (2005). Canopy vs. soil effects of shrubs facilitating tree seedlings in Mediterranean montane ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 16(2), 191-198.
- Gómez-González, S., Sierra-Almeida, A., & Cavieres, L. A. (2008). Does plant-derived smoke affect seed germination in dominant woody species of the Mediterranean matorral of central Chile?. *Forest Ecology and Management*, 255(5-6), 1510-1515.
- Gómez-González, S., & Cavieres, L. A. (2009). Litter burning does not equally affect seedling emergence of native and alien species of the Mediterranean-type Chilean matorral. *International Journal of Wildland Fire*, 18(2), 213-221.
- Gómez-González, S., Paula, S., Cavieres, L. A., & Pausas, J. G. (2017). Postfire responses of the woody flora of Central Chile: Insights from a germination experiment. *PloS one*, 12(7), e0180661.
- Gutiérrez, J. R., Arancio, G., & Jaksic, F. M. (2000). Variation in vegetation and seed bank in a Chilean semi-arid community affected by ENSO 1997. *Journal of Vegetation Science*, 11(5), 641-648.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.
- Harvey, C. A., & Haber, W. A. (1998). Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry systems*, 44(1), 37-68.
- Hobbs, R. J., & Huenneke, L. F. (1992). Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation biology*, 6(3), 324-337.
- Hoffmann, A. J., & Alliende, C. (1982). Impact of trampling upon the vegetation of Andean areas in Central Chile. *Mountain Research and Development*, 189-194.
- Hogenbirk, J. C., & Wein, R. W. (1991). Fire and drought experiments in northern wetlands: a climate change analogue. *Canadian Journal of Botany*, 69(9), 1991-1997.
- Holmgren, M., Scheffer, M., & Huston, M. A. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1966-1975.

- Holmgren, M., Segura, A. M., & Fuentes, E. R. (2000). Limiting mechanisms in the regeneration of the Chilean matorral—Experiments on seedling establishment in burned and cleared mesic sites. *Plant Ecology*, 147(1), 49-57.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J. R., & Mohren, G. M. (2001). El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(2), 89-94.
- Holmgren M. (2002). Exotic herbivores as drivers of plant invasion and switch to ecosystem alternative states. *Biological Invasions* 4:25–33.
- Holmgren, M., López, B., Gutiérrez, J., & Squeo, F. (2006). Herbivory and plant growth rate determine the success of El Niño Southern Oscillation-driven tree establishment in semiarid South America. *Global Change Biology*, 12, 2263-2271.
- Holzappel, C., & Mahall, B. E. (1999). Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80(5), 1747-1761.
- Jaksic, F. M., & Fuentes, E. R. (1991). Ecology of a successful invader: the European rabbit in central Chile. *Biogeography of mediterranean invasions*, 273-284.
- Jiménez, H. & Armesto, J. J., (1992) Importance of the soil seed bank of disturbed sites in Chilean matorral in early secondary succession. *Journal of Vegetation Science* 3: 579-586.
- Keeley, J. E., & Zedler, P. H. (1978). Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *American Midland Naturalist*, 142-161.
- Lepart, J., & Debussche, M. (1992). Human impact on landscape patterning: Mediterranean examples. In *Landscape boundaries* (pp. 76-106). Springer New York.
- Liancourt, P., Callaway, R. M., & Michalet, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86(6), 1611-1618.
- Litton, C. M., & Santelices, R. (2003). Effect of wildfires on soil physical and chemical properties in a *Nothofagus glauca* forest, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 529-542.
- Lombardi, L., Fernández, N., Moreno, S., & Villafuerte, R. (2003). Habitat-related differences in rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) abundance, distribution, and activity. *Journal of Mammalogy*, 84(1), 26-36.
- Luebert, F., & Pliscoff, P. (2006). *Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile*. Santiago: Editorial Universitaria.
- MacDicken, K., Jonsson, Ö., Piña, L., Maulo, S., Contessa, V., Adikari, Y., Garzuglia, M., Lindquist, E., & D'Annunzio, R. (2016). In *Global Forest Resources Assessment 2015: how are the world's forests changing?*. Recuperado de <http://www.fao.org/3/a-i4793e.pdf>.

Maestre, F. T., Valladares, F., & Reynolds, J. F. (2006). The stress-gradient hypothesis does not fit all relationships between plant–plant interactions and abiotic stress: further insights from arid environments. *Journal of Ecology*, 94(1), 17-22.

Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199-205.

Martínez-Vilalta, J., & Lloret, F. (2016). Drought-induced vegetation shifts in terrestrial ecosystems: The key role of regeneration dynamics. *Global and Planetary Change*, 144, 94-108.

de Mendiburu F. (2016). *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*.

Mills, J. N. (1983). Herbivory and seedling establishment in post-fire southern California chaparral. *Oecologia*, 60(2), 267-270.

Mohamed-Yasseen, Y., Barringer, S. A., Splittstoesser, W. E., & Costanza, S. (1994). The role of seed coats in seed viability. *The Botanical Review*, 60(4), 426-439.

Montenegro, G., Avila, G., & Schatte, P. (1983). Presence and development of lignotubers in shrubs of the Chilean matorral. *Canadian Journal of Botany*, 61(6), 1804-1808.

Montenegro, G., & Ginocchio, R. (1995). Ecomorphological characters as a resource for illustrating growth-form convergence in matorral, chaparral, and mallee. In *Ecology and biogeography of Mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia* (pp. 160-176). Springer, New York, NY.

Montenegro, G., Ginocchio, R., Segura, A., Keely, J. E., & Gomez, M. (2004). Fire regimes and vegetation responses in two Mediterranean-climate regions. *Revista chilena de historia natural*, 77(3), 455-464.

Morales N, P Becerra, E Arellano, Gilabert H. (2015). Effect of large and small herbivores on seed and seedling survival of *Beilschmiedia miersii*. *Bosque* 36(1):127-132.

Moreno, J. M., & Oechel, W. C. (1991). Fire intensity and herbivory effects on postfire resprouting of *Adenostoma fasciculatum* in southern California chaparral. *Oecologia*, 85(3), 429-433.

Muñoz, M. R., & Fuentes, E. R. (1989). Does fire induce shrub germination in the Chilean matorral?. *Oikos*, 177-181.

Olivares, A., Johnston, M., & Contreras, X. (1994). Influencia del estrato arbóreo en la reserva de semillas del suelo. *Simiente (Chile)*, 64, 248-253.

Olivares, A., Johnston, M., & Contreras, X. (1998). Régimen pluviométrico del secano interior de la Región metropolitana. *Avances Produc. Animal.* , 23:35-43.

- Ovalle, C., Aronson, J., Del Pozo, A., & Avendano, J. (1990). The espinal: Agroforestry systems of the Mediterranean—type climate region of Chile. *Agroforestry Systems*, 10(3), 213-239.
- Padilla, F. M., & Pugnaire, F. I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(4), 196-202.
- Pausas, J. G., Llovet, J., Rodrigo, A., & Vallejo, R. (2009). Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin?—A review. *International journal of wildland fire*, 17(6), 713-723.
- Prider, J. N., & Facelli, J. M. (2004). Interactive effects of drought and shade on three arid zone chenopod shrubs with contrasting distributions in relation to tree canopies. *Functional Ecology*, 18(1), 67-76.
- Quinn, R. D. (1986). Mammalian herbivory and resilience in Mediterranean-climate ecosystems. *Resilience in mediterranean-type ecosystems*, 113-128.
- R Core Team. (2016). A Language and Environment for Statistical Computing.
- Red Meteorológica de INIA. (12 de Noviembre de 2015). Recuperado de <http://agromet.inia.cl/estaciones.php>.
- Rodríguez, R., Matthei, O., & Quezada, M. (1983). Flora arbórea de Chile Editorial de la Universidad Concepción.
- Saura-Mas, S., Bonas, A., & Lloret, F. (2015). Plant community response to drought-induced canopy defoliation in a Mediterranean Quercus ilex forest. *European journal of forest research*, 134(2), 261-272.
- Segura, A. M., Holmgren, M., Anabalón, J. J., & Fuentes, E. R. (1998). The significance of fire intensity in creating local patchiness in the Chilean matorral. *Plant Ecology*, 139(2), 259-264.
- Schulz, J. J., Cayuela, L., Echeverria, C., Salas, J., & Benayas, J. M. R. (2010). Monitoring land cover change of the dryland forest landscape of Central Chile (1975–2008). *Applied Geography*, 30(3), 436-447.
- Shakesby, R. A. (2011). Post-wildfire soil erosion in the Mediterranean: review and future research directions. *Earth-Science Reviews*, 105(3-4), 71-100.
- Silva, J. S., Vaz, P., Moreira, F., Catry, F., & Rego, F. C. (2011). Wildfires as a major driver of landscape dynamics in three fire-prone areas of Portugal. *Landscape and Urban Planning*, 101(4), 349-358.
- Sturrock, R. N., Frankelb, S. J., Brownc, A. V., Hennond, P. E., Kliejunasb, J. T., Lewise, K. J., Worralf, J. J., & Woodsg, A. J. (2011). Climate change and forest diseases. *Plant Pathology*, 60(1), 133-149.

te Beest, M., Mpandza, N. J., & Olff, H. (2015). Fire and simulated herbivory have antagonistic effects on resistance of savanna grasslands to alien shrub invasion. *Journal of Vegetation Science*, 26(1), 114-122.

Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 893-921.

Trabaud, L. (1994). The effect of fire on nutrient losses and cycling in a *Quercus coccifera* garrigue (southern France). *Oecologia*, 99(3-4), 379-386.

Vesk, P. A., & Westoby, M. (2001). Predicting plant species' responses to grazing. *Journal of Applied Ecology*, 38(5), 897-909.

Vieira, D. L., & Scariot, A. (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14(1), 11-20.

Walkowiak, A., Henriquez, C. A., & Serey, I. (1996). Bird frugivory and the fate of seeds of *Cryptocarya alba* (Lauraceae) in the Chilean matorral. *Revista Chilena de Historia Natural*, 69, 357-363.

Wilson D., W. Rusco, L. Burrows, L. McElrea, and D. Choquenot. (2006). An experimental study of the impacts of understory forest vegetation and herbivory by red deer and rodents on seedling establishment and species composition in Waitutu Forest, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 30: 191-207.

Zamora, R., Gómez, J. M., Hódar, J. A., Castro, J., & García, D. (2001). Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a Mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *Forest Ecology and Management*, 144(1), 33-42.

Zou, C. B., Barnes, P. W., Archer, S., & McMurtry, C. R. (2005). Soil moisture redistribution as a mechanism of facilitation in savanna tree–shrub clusters. *Oecologia*, 145(1), 32-40.

