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

CAMBIOS EN LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DEL BOSQUE ESCLERÓFILO
DE LA REGIÓN TIPO MEDITERRÁNEA DE CHILE Y SU RELACIÓN CON
FACTORES FISIOGRAFICOS Y ESTRUCTURALES EN UN CONTEXTO DE
SEQUÍA Y OLAS DE CALOR

Tesis presentada como requisito para optar al grado de

Magíster en Recursos Naturales

por:

Benjamín Alejandro Vergara López

Comité de Tesis

Profesor Guía: Dr. Marcelo D. Miranda

Profesores Informantes:

Dra. Cynnamon Dobbs

Dr. Pablo Becerra

Enero 2023

Santiago-Chile

Agradecimientos

Esta tesis se desarrolla bajo el proyecto Basal del Centro de ecología aplicada y sustentabilidad (CAPES, por sus siglas en ingles).

Me gustaría agradecer al Dr. Marcelo Miranda, por recibirme como alumno de tesis, proveerme un proyecto y por su constante e invaluable apoyo. A la Dra. Cynnamon Dobbs, por prestarme la base de datos a partir de la cual se realizó esta investigación, y por su rol como profesora Informante. Y al Dr. Pablo Becerra, también por su rol como profesor informante. A los tres, gracias por su ayuda y sus enseñanzas en la elaboración de este trabajo.

Además, agradecer a los integrantes del Laboratorio de Geomática y Territorio, con quienes tuve el agrado de compartir un lugar de trabajo, ideas y experiencias.

Y, a todos los profesores del programa de magíster del que fui parte, ya que este trabajo fue construido con conocimientos y pasiones que transmitieron a nosotros los alumnos.

Dedicado al conocimiento sobre el bosque esclerófilo chileno

ÍNDICE

Abstract.....	5
Introducción.....	7
Materiales y métodos	10
Resultados	18
Discusión	23
Conclusiones.....	27
Resumen.....	29
Referencias	30

Cambios en la productividad primaria del bosque esclerófilo de la Región tipo Mediterránea de Chile y su relación con factores fisiográficos y estructurales en un contexto de sequía y olas de calor

Benjamín Alejandro Vergara López

Laboratorio de Geomática y Territorio, Departamento de Ecosistemas y Medio ambiente. Pontificia Universidad Católica de Chile

Abstract

Benjamín Vergara. Changes in primary productivity of the sclerophyllous forest of the Mediterranean-type Region of Chile and its relationship with physiographic and structural factors in a context of drought and heat waves. Tesis, *Magíster* en Recursos Naturales, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal, Pontificia Universidad Católica de Chile. Santiago, Chile. 42 pp. Droughts and heat waves are consequences of climate change and global warming, causing changes to forest ecosystems, which in many parts of the world have not been investigated. The objective of this work is to study the behavior of primary productivity of various sclerophyllous forests in the Mediterranean Region of Chile under drought and heat waves, and to identify the ecological factors that influence the process. Leaf Area Index was used as an indicator of productivity, and was measured continuously between 2017 and 2021, which enabled to assess its change. In this period, dry conditions were maintained, and extreme heat waves were experienced. General Linear Models were used to model the relationship of the index and its change with physiographic and structural variables, the floristic composition, and the richness of woody species of the forests. The results indicate that the Leaf Area Index decreased significantly during the period and that the behavior of productivity depends on the physiography of the terrain and the structure of the forest. The most productive

vegetation, which is located on land prone to water accumulation, has greater tree cover, and taller trees, experienced the most negative changes. In contrary, the less productive vegetation even experienced leaf growth during the same period.

Key words: Drought, Heat waves, Primary productivity, Leaf Area Index, Terrain physiography, Forest structure.

Introducción

En el transcurso del siglo XXI se espera que la intensidad, duración y frecuencia de eventos climáticos extremos como las sequías y olas de calor aumenten como efecto del cambio climático y el calentamiento global (IPCC, 2021), especialmente en América del sur y las regiones tipo mediterráneas (Dosio et al., 2018). Esto es preocupante, ya que se sabe que las olas de calor son capaces de producir importantes alteraciones en sistemas socio-ecológicos terrestres y marinos (Frölicher & Laufkötter, 2018; Parmesan et al., 2000). En las ciudades causan estragos en el bienestar humano (Zuo et al., 2015) y en bosques se asocian a la desecación e incendios (Founda et al., 2022; Pollastrini et al., 2019).

Sobre la vegetación, las sequías pueden tener efectos subletales, afectando su fisiología, reproducción y productividad primaria; y efectos letales, llevando a la muerte árboles, arbustos, o bosques. También producen efectos secundarios sobre los ecosistemas, tales como cambios de patrones en la fauna y en la regeneración de especies vegetales (Allen et al., 2010; Breshears et al., 2021). El impacto de la sequía sobre la vegetación puede ser contexto-dependiente, es decir, la respuesta de la vegetación a la perturbación que impone una sequía puede variar según las condiciones de sitio, características intrínsecas de las especies presentes y la forma en la que éstas interactúan entre sí (Grossiord, 2020). Entonces, el nivel de impacto que experimente un bosque bien podría estar relacionado a algunos factores que controlan diversos patrones en la vegetación, tales como la complejidad estructural, la riqueza y composición de especies, rasgos funcionales, atributos de la fisiografía del terreno, tipos de suelo y posición geográfica, entre otros (Armas et al., 2011; Ayma-Romay & Bown, 2019; Bhusal et al., 2021; Grossiord, 2020; Parmesan et al., 2000; Ren et al., 2021).

El cambio en la productividad primaria ha sido propuesto como un buen indicador del efecto de la sequía sobre la vegetación (Grossiord, 2020). Una medida de la productividad primaria en bosques es el Índice de Área Foliar (IAF), el cual corresponde

al área de hojas sobre una determinada área de suelo (Fang et al., 2019). Este índice puede ser utilizado para evaluar el comportamiento de un bosque durante un periodo de sequía y olas de calor ya que da cuenta del área fotosintéticamente activa, cuya variación se traduce directamente en un cambio en la productividad primaria (Gumede et al., 2022). Como el IAF es una medida directa de la biomasa de la vegetación, su cambio es fácil de interpretar, en comparación a lo que ocurre con otros indicadores de la productividad primaria convencionalmente usados, como, por ejemplo, el Índice de Vegetación de Diferencia Normalizada (NDVI por su sigla en inglés).

Sin embargo, aún queda margen para investigar los efectos de las sequías y olas de calor sobre los bosques, si estos son contexto-dependientes, y, más aún, si la interacción entre ambos eventos puede tener efectos compuestos que intensifican los impactos sobre la vegetación (Buma, 2015; Gazol & Camarero, 2022).

En la Región tipo mediterránea de Chile una condición de sequía que comenzó el año 2010, con déficits de precipitaciones medios de entre el 20 y 40% (Garreaud et al., 2020), aún continúa en el año 2022. Durante este periodo se han producido cerca de dos olas de calor por temporada extendida de verano (noviembre-marzo), algunas de las cuales han sido de las más intensas registradas en la historia de la región (Piticar, 2018). Esta región es especialmente vulnerable a las olas de calor debido a tres razones: su extensa urbanización y el efecto de islas de calor; poseer sub-cuencas cerradas; y, a que la influencia marina del Océano Pacífico sobre el clima se debilita hacia el interior del territorio. Más aún, se espera que en el próximo siglo las olas de calor en la región aumenten en frecuencia, duración y magnitud (Piticar, 2018).

En la sección norte-centro de la región, entre los años 2016 y 2019, se registraron tres olas de calor extremas que rompieron en seguidilla los récords históricos de temperaturas máximas: 37.3 °C en diciembre del 2016, 37.4 °C en enero del 2017 y 38.3 °C en enero del 2019 (Demortier et al., 2021). Tras la última se observó a simple vista

un pardeamiento (paso de un color verde a un color café) generalizado del bosque y matorral esclerófilo, el cual se caracteriza por su aspecto siempreverde (Miranda et al., 2020; Miranda, 2021; Smith-Ramírez et al., 2022). Este sorprendente fenómeno sometió a prueba la resiliencia del ecosistema, y funcionó como un gran experimento natural en un laboratorio vivo, del cual los resultados aún no son claros, siendo incierta aún la respuesta de la vegetación.

Este “experimento” merece ser aprovechado para comprender mejor la ecología de los bosques en un contexto de sequía y olas de calor, como, también, para desarrollar una noción de los cambios que podrían experimentar en el futuro. Fruto de una labor de monitoreo que comenzó en 2017 se contó con datos anuales del IAF de 37 parcelas de bosque esclerófilo de la sección norte-centro de la región. En este marco se plantean las siguientes preguntas de investigación: ¿Cuál ha sido el comportamiento del IAF en los bosques esclerófilos de la Región Mediterránea de Chile entre los años 2017 y 2021? Y ¿Es el comportamiento del IAF contexto-dependiente, es decir, varía según la fisiografía del terreno, estructura forestal, composición florística y riqueza de especies leñosas propia de cada bosque? Se hipotetiza que, de forma general, los bosques habrán experimentado un cambio negativo en el IAF entre los años 2017 y 2021, pero que tendrá mayor magnitud en sitios con mayor pendiente, menor cobertura arbórea y menor riqueza de especies leñosas, donde se desarrollan asociaciones florísticas propias.

El objetivo general de este trabajo fue evaluar el comportamiento de la productividad primaria en diversos bosques esclerófilos de la Región Mediterránea de Chile durante un contexto de sequía y olas de calor, y determinar si el comportamiento del IAF es contexto-dependiente. Los objetivos específicos fueron: 1) evaluar el IAF de bosques emplazados en diversas situaciones fisiográficas, con diferente estructura forestal, composición florística y riqueza de especies leñosas, entre los años 2017 y 2021, a través de mediciones anuales y del cambio entre el primer y último año del periodo; 2) identificar variables fisiográficas, estructurales, composiciones florísticas y riquezas de

especies que expliquen las mediciones anuales de IAF y su cambio, usando Modelos Lineales Generalizados.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio es parte de la sección norte-centro de la Región Mediterránea de Chile, y se extiende entre los 32°55' y 34°19' de latitud sur, y entre los 69°47' y 71°43' de longitud oeste.

En el relieve de la región se identifican de oeste a este, como unidades geológicas importantes, la Cordillera de la Costa, el Valle Central y la Cordillera de los Andes, las cuales generan gradientes altitudinales. La Cordillera de la Costa llega a erigirse a alturas por sobre los 2,000.0 msnm, en el Valle Central la altura desciende hasta valores cercanos a los 520 msnm en ciertos puntos y, luego, con la Cordillera de los Andes, la elevación vuelve a ascender hasta llegar a los 6,570.0 msnm en la cumbre más alta. El clima se caracteriza por ser de tipo Mediterráneo Templado con inviernos fríos y húmedos, y una estación de verano seca, que puede ser cálida (Csb) o calurosa (Csa) dependiendo de la localidad (Peel et al., 2007). La Región tipo mediterránea de Chile se caracteriza por experimentar una gran variación interanual de la distribución mensual y cantidad total de las precipitaciones, influenciada principalmente por el anticiclón del Pacífico Sur y el fenómeno El Niño- Oscilación del sur (ESNO o ENSO) (Armesto et al., 2007). El mes con mayores temperaturas corresponde al de enero, mientras que el mes más frío es julio. En el periodo 2010-2021 la temperatura anual media fue de 3.7-17.4 °C y la precipitación anual media fue de 88-507 mm según localidad (Explorador climático, n.d.), en promedio un tercio del volumen de la precipitación anual media antes del comienzo de la sequía el 2010. (Garreaud et al., 2019).

El objeto de estudio fue el bosque esclerófilo de la región. El tipo forestal esclerófilo se distribuye entre los 30°50' y los 38° Sur y varía de forma importante en función de la latitud, longitud y orografía, por lo que los bosques con los que se trabajó corresponden principalmente a aquellos localizados en la distribución norte. De acuerdo a Donoso (1981), es posible diferenciar tres subtipos: el espinal, que posee una fisionomía de sabana, donde *Acacia caven* es la especie arbórea dominante, y que se presenta en los faldeos de ambas cordilleras; bosques mixtos esclerófilos, dominados por las especies arbóreas típicas, tales como *Cryptocarya alba*, *Peumus boldus*, *Quillaja saponaria*, *Lithraea caustica* y *Maitenus boaria*, más un sotobosque, y se ubica en altitudes medias de ambas cordilleras; y los bosques de quebradas, que justamente se ubican en quebradas y riberas, y que están conformados por aquellas especies del esclerófilo con mayor requerimiento hídrico, tales como *Beilschmiedia miersii* y *Persea lingue* (Donoso, 1981). Sin embargo, una clasificación más detallada de las comunidades estudiadas en este trabajo se indica en los pisos vegetacionales de Luebert y Pliscoff (2017). Estos autores diferencian formaciones vegetales en función de una estructura y fisionomía homogénea, junto a una composición florística dominante, que es el resultado de la influencia de condiciones mesoclimáticas y de elevación concretas (Luebert & Pliscoff, 2017). Por ello, la clasificación de la vegetación de la región en función de los pisos vegetacionales es mucho más diversa que aquella propuesta por Donoso (1981) y permite una caracterización más profunda. En el área de estudio existen 13 pisos vegetacionales.

La variabilidad fisiográfica de un paisaje compuesto por cordilleras, valles, laderas y quebradas, como el de la región, tiene un efecto en la variabilidad climática y de las características de la vegetación a escala local (Armesto et al., 2007; Armesto & Martínez, 1978), dando lugar a un ambiente altamente heterogéneo (como Stein et al. (2014) define heterogeneidad ambiental).

Muestreo de la vegetación

Se instalaron y midieron 37 parcelas de muestreo, cada una de 400 m². Estas se localizaron en sectores de la Cordillera de la Costa, el Valle Central y la Cordillera de los Andes, al interior de bosques esclerófilos con cobertura arbórea abierta ([0-33[%), semidensa ([33-66[%) y densa ([66-100]%) categorizados en el Catastro de los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile 2013 (CONAF, 2021) (Fig. 1). Los bosques seleccionados pertenecen a los pisos vegetacionales Bosque espinoso mediterráneo interior de *A. caven* y *Prosopis chilensis* (P32); Bosque espinoso mediterráneo andino de *A. caven* y *Baccharis paniculata* (P33); Bosque esclerófilo mediterráneo costero de *C. alba* y *P. Boldus* (P39); Bosque esclerófilo mediterráneo andino de *Q. saponaria* y *L. caustica* (P41) (Luebert & Pliscoff, 2016) (Tabla 1). A cada parcela se le asignó coordenadas geográficas y fue representada con un punto espacialmente georreferenciado en el Sistema de información geográfica (SIG) QGIS (QGIS Development Team, 2009).

Para analizar el comportamiento de la vegetación durante el periodo de sequía y olas de calor extremas en estudio (2017 al 2021) se observó la productividad primaria año a año y se calculó su cambio. La productividad se cuantificó utilizando el IAF, obtenido de mediciones en terreno.

El IAF se midió con un ceptómetro Accupar LP-80, el cual registra de forma directa la radiación fotosintéticamente activa (RFA o PAR) que intercepta el follaje, y a partir de esta información estima de forma certera el IAF. Los datos de IAF se generaron documentando el índice una vez al año en primavera (21 de septiembre al 21 de diciembre), desde el 2017 al 2021, exceptuando el año 2018. El IAF medido en parcelas se obtuvo calculando el promedio de 4 mediciones en 4 posiciones (norte, este, sur y oeste) dentro de ellas. Las mediciones se llevaron a cabo independiente de la cobertura que se presentara en cada posición.

Fig. 1. Área de estudio. Representación de la localización de las parcelas establecidas en bosques con cobertura arbórea densa ($N = 9$), semidensa ($N = 8$) y abierta ($N = 20$), en la Cordillera de la Costa ($N = 9$), Valle Central ($N = 17$) y Cordillera de los Andes ($N = 11$). Algunas parcelas se superponen por su proximidad.

Tabla 1. Numero de parcelas por clase de cobertura ubicadas en cada piso vegetacional.

<i>Piso vegetacional</i>	<i>Cobertura arbórea</i>		
	<i>Abierta</i>	<i>Semidensa</i>	<i>Densa</i>
P32	3	1	2
P33	8	2	0
P39	1	0	3
P41	8	5	4

El cambio en la productividad se obtuvo por parcela (p), calculando la diferencia del IAF entre los años 2021 y 2017 (ΔIAF), de la siguiente forma (Ecuación 1):

$$\Delta IAF_p = IAF_{2021_p} - IAF_{2017_p} \quad \textbf{Ecuación 1}$$

Un grupo de variables que describen la fisiografía del terreno del área de estudio se derivaron de un Modelo Digital de Elevación (MDE). El MDE utilizado fue el producto DEM ALOS-PALSAR, del satélite ALOS (Advanced Land Observation Satellite) de la Agencia Japonesa de Exploración Aeroespacial (JAXA) (https://www.eorc.jaxa.jp/ALOS/en/alos/sensor/palsar_e.htm). Este ofrece imágenes adquiridas entre los años 2006 y 2011, con una periodicidad de 46 días y una resolución nativa de 12.5 m. El MDE fue descargado directamente desde el Catálogo Nacional de Información Geoespacial de la infraestructura de datos espaciales (IDE) IDEChile (<https://www.ide.cl/>).

Las variables fisiográficas fueron calculadas a partir del MDE utilizando el software SAGA (System of Automated Geoscientific Analyses) (Conrad et al., 2015). El resultado de este proceso fue un conjunto de coberturas en formato ráster de información fisiográfica, las cuales luego fueron exportadas a QGIS para ser interceptadas con los puntos de parcelas. De esta forma se obtuvo un valor por parcela de la elevación, pendiente en grados, exposición de la pendiente (Norte, Este, Sur, Oeste), índice de posición topográfica (TPI) e índice de humedad topográfica (TWI) (Tabla 2).

El TPI compara la elevación de cada píxel de un MDE con la elevación media de un conjunto específico de píxeles que lo rodean, y permite identificar en que posición de una ladera se ubica un píxel. Valores positivos representan cimas, valores negativos representan valles, valores cercanos a 0 representan zonas intermedias de pendiente constante y el valor 0 representa zonas planas (Weiss, 2000). El algoritmo con el que se calcula el TWI permite establecer la dirección de flujo de agua de cada píxel de un MDE

y diferencia zonas de captación, pixeles con la tendencia a recibir agua, y zonas de drenaje, pixeles con la tendencia a evacuar agua que alimentan las zonas de captación. Los pixeles catalogados como zonas de captación rodeados por una gran área de pixeles de drenaje contribuyentes y con baja pendiente son identificados como zonas propensas a la acumulación de agua y representados con valores altos de TWI. Mientras que los pixeles con pendiente elevada son identificados como zonas secas bien drenadas y representadas con valores bajos de TWI (Mattivi et al., 2019).

El año 2017 se midió y registró en terreno variables de la estructura del bosque, la composición florística y la riqueza de especies leñosas en cada parcela. Se obtuvo un valor por parcela del número de vástagos, altura, diámetro a la altura de pecho (DAP) y diámetro de copa, midiendo cada variable en todos los árboles de una parcela y luego calculando el promedio. También se documentó el número de estratos y se midió la cobertura arbórea por parcela usando rangos de altura y estableciendo dos transectos perpendiculares de muestreo, respectivamente. Además de la riqueza total de especies leñosas por parcela se cuantificó de forma separada la riqueza de plantas arbustivas y de plantas arbóreas. Y, la composición florística por parcela recabada es la lista de todas las especies arbustivas y leñosas presentes en una parcela, independiente de su dominancia (Tabla 2).

Estrategia de modelamiento

Para conocer el comportamiento del IAF se calculó la media, mediana y rango del IAF anual y del Δ IAF según cobertura arbórea ([0-33[%; [33-66[%; [66-100]) y considerando todos los datos juntos ([0-100]%). Luego, se comprobó la significancia del Δ IAF experimentado en cada rango de cobertura durante el periodo de estudio. Para ello se realizó una prueba de hipótesis basada en la distribución *t*-student (t-test) para muestras dependientes sobre la diferencia de medias entre las mediciones del IAF del 2017 y el 2021 (Δ IAF medio).

Tabla 2. Variables consideradas en el estudio, muestreadas y registradas en cada parcela.

<i>Tipo de variable</i>	<i>Nombre de variable</i>
Productividad	IAF
Cambio de la productividad	Δ IAF
Posición geográfica	Latitud y Longitud.
Fisiografía del terreno	Exposición, Elevación, Pendiente, TPI y TWI.
Estructura del bosque	Número de vástagos, Altura, DAP, Diámetro de copa, Número de estratos y Cobertura arbórea.
Riqueza de especies leñosas	Riqueza total, Riqueza arbórea y Riqueza arbustiva.
Composición florística	Lithraea caustica, Retanilla trinervia, Quillaja saponaria, Colliguaja odorífera, Podanthus mitiqui, Acacia caven, Trevoa quinquinervia, Baccharis linearis, Cestrum parqui, Cryptocarya alba, Echinopsis chilensis, Kageneckia oblonga, Peumus boldus, Proustia pungens, Porlieria chilensis, Maitenus boaria, Azara celastrina.
Clasificación de la vegetación	Pisos vegetacionales

Nota: Las variables de composición resumen la lista de especies que se encuentran presentes en al menos una de las parcelas. Cada especie fue modelada como una variable binaria que toma el valor “presente” (1) o “ausente” (0) según su ocurrencia en cada parcela.

Para comprobar la contexto-dependencia del IAF se evaluó la relación entre las variables fisiográficas, estructurales, composición y riqueza de especies, como variables predictoras, y las siguientes variables respuesta:

- i) IAF del 2017 al 2021
- ii) Δ IAF

El efecto de las variables predictoras sobre las variables respuesta fue evaluado usando Modelos Lineales Generalizados (GLM). Los modelos resultantes fueron seleccionados minimizando el Criterio de Información de Akaike (AIC), y, después, descartando las variables predictoras menos significativas en base a su p -value hasta obtener un modelo con grados de libertad suficientes.

Estos modelos se construyeron en dos etapas. La primera consistió en modelar la relación del IAF y Δ IAF con las variables fisiográficas y de posición geográfica para dar cuenta del efecto de la fisiografía del terreno y la ubicación. La segunda etapa consistió en modelar los residuales de ambos modelos en función de las variables de estructura, composición, riqueza y piso vegetal. La ventaja de usar los residuales en el segundo modelo por sobre los datos originales de IAF y Δ IAF es expresar la variabilidad de la productividad explicada por las variables de estructura, composición y riqueza, conociendo y excluyendo la influencia que puede tener la fisiografía del terreno y la posición geográfica sobre los datos.

Esta estrategia permite analizar el efecto de un gran grupo de variables predictoras en modelos que poseen pocas observaciones y, por lo tanto, grados de libertad restringidos.

Adicionalmente se elaboró un modelo GLM entre el IAF del 2017 (inicial) y el Δ IAF (cambio), usando como predictor el valor inicial y como respuesta el cambio.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados en el software RStudio (RStudio team, 2020).

Resultados

Comportamiento del IAF

El IAF varió año a año, y el comportamiento fue diverso entre parcelas. Considerando todos los datos de IAF, durante el periodo estudiado se documentó un rango de valores de IAF que fluctuó entre 0 y 4.58 m² de hojas por m² de superficie (m²h*m⁻²s) (Tabla 3). Sin embargo, la media y la mediana difieren. A través de los años la mediana fue como máximo 0.86 m²h*m⁻²s, mientras que la media anual del IAF nunca superó los 1.38 m²h*m⁻²s (Tabla 3). Por lo tanto, la distribución de los valores tiene una asimetría positiva y los datos se concentraron en un rango menor.

La tendencia en la variación del IAF desde el primer al último año fue a la caída. En promedio, desde el 2017 al 2021, el IAF se redujo 0.57 m²h/m²s, y el cambio demostró ser significativo en el t-test (p -value = 0.002) (Tabla 3). El IAF medio se mantuvo relativamente constante hasta la medición en primavera del 2019, y luego se registró una caída en las mediciones de 2020 que se acentuó en 2021 (Tabla 3).

El comportamiento del IAF fue distinto según rangos de cobertura. Las parcelas con [0-33[% de cobertura arbórea experimentaron un menor rango de IAF con valores más bajos, y mostraron un Δ IAF menos negativo que aquellas con [33-66[% y [66-100[% de cobertura arbórea. De hecho, el Δ IAF medio en parcelas con menos de 33% de cobertura fue mínimo (-0.06 m²h*m⁻²s) (Tabla 3). Así, el cambio en el IAF desde el 2017 al 2021 solo fue significativo en condiciones que presentaron al menos 33% de cobertura arbórea, siendo de mayor magnitud en las parcelas con [66-100[% de cobertura (Tabla 3).

Tabla 3. Media, mediana, máximos y mínimos del IAF por año y del Δ IAF, según tipo de cobertura arbórea ([0-33]%; [33-66]%; [66-100]%) y considerando todos los datos ([0-100]% de cobertura arbórea). Las filas sombreadas y con negrita destacan los parámetros calculados usando la totalidad de los datos. También se incluyen los p -value y códigos de significancia de las diferencias de medias del IAF de los años 2017 y 2021 (Δ IAF medio) para cada tipo de cobertura y la totalidad de los datos.

Media	Mediana	Máximo	Mínimo	Cobertura
				IAF 2017
0.29	0.24	1.08	0.01	[0-33]%
1.80	1.70	3.58	0.25	[33-66]%
3.42	3.73	4.56	1.30	[66-100]%
1.38	0.46	4.56	0.01	[0-100]%
				IAF 2019
0.65	0.50	1.84	0.08	[0-33]%
1.49	0.93	4.58	0.46	[33-66]%
2.86	2.48	4.31	1.05	[66-100]%
1.37	0.86	4.58	0.08	[0-100]%
				IAF 2020
0.30	0.16	1.19	0	[0-33]%
0.71	0.57	1.45	0.33	[33-66]%
2.46	2.45	4.47	1.04	[66-100]%
0.92	0.54	4.47	0	[0-100]%
				IAF 2021
0.23	0.08	0.91	0	[0-33]%
0.85	0.43	2.45	0.03	[33-66]%
2.04	1.94	3.44	0.52	[66-100]%
0.80	0.38	3.44	0	[0-100]%
p -value				Δ IAF
0.4457	-0.09	0.69	-0.58	[0-33]%
0.03029	-1.13	0.76	-2.32	[33-66]%
0.02238	-1.10	0.65	-3.39	[66-100]%
0.001817	-0.57**	0.76	-3.39	[0-100]%

Códigos de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Contexto-dependencia del IAF

La primera etapa de la modelación del IAF indica que la fisiografía del terreno tuvo un efecto sobre el IAF. Específicamente, el IAF se relacionó significativamente de manera positiva con el TWI (p -value < 0.001) (Tabla 4). La segunda etapa de la modelación indica que la estructura también desempeñó un rol relevante, ya que la variabilidad del IAF no explicada por el TWI se relacionó significativamente de manera positiva con el porcentaje de cobertura arbórea (p -value < 0.001) (Tabla 4). Así, en los bosques estudiados la medición del IAF consistentemente tomó valores mayores en situaciones con mayor TWI y cobertura arbórea (Fig. 2a y 2b).

Contexto-dependencia del Δ IAF

La primera y segunda etapa de la modelación del Δ IAF indicaron que la fisiografía del terreno y la estructura igualmente afectaron el cambio del índice, el cual dependió del TWI (p -value = 0.027) y de la altura media (p -value = 0.003) (Tabla 4). Sin embargo, en estos casos el Δ IAF se relacionó negativamente con el TWI y la altura media. El Δ IAF fue consistentemente más negativo en situaciones con mayor TWI y donde la vegetación fue en promedio más alta (Fig. 2c y 2d).

Relación entre el IAF inicial y su cambio

El Δ IAF mostró una relación inversa significativa (p -value < 0.001) con el nivel del IAF del año 2017 (Tabla 4). Es decir, las parcelas que experimentaron una mayor reducción en el IAF para el 2021 fueron aquellos que tuvieron un mayor IAF el 2017, que, a la vez, coincidieron con las parcelas con mayor nivel de cobertura (mayor o igual a 33%) (Fig. 2e). Aun así, hubo parcelas que mostraron un cambio positivo, es decir, que en la medición del 2021 registraron un IAF mayor que aquel que presentaban en el 2017. Estas parcelas se caracterizaron por tener niveles de IAF inferiores a $2 \text{ m}^2\text{h}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}$ y por ser en su mayoría bosques con menos de 33% de cobertura arbórea (Fig. 2e).

Tabla 4. Modelos GLM finales de la relación del IAF y Δ IAF con variables de posición, fisiográficas, estructurales, de composición, riqueza y clasificación de la vegetación. Además, está el modelo de la relación entre el IAF inicial y su cambio.

Variable respuesta	Variables predictoras	Coefficientes	Error estándar	t-value	p-value	
IAF	(Intercepto)	-0.01654	0.27956	-0.059	0.953	
	TWI	0.15997	0.03704	4.319	2.88e-05	***
Residuales	(Intercepto)	-1.06830	0.13858	-7.709	1.8e-12	***
	Cobertura arbórea	0.02793	0.00301	9.280	< 2e-16	***
Δ IAF	(Intercepto)	0.4265	0.4620	0.923	0.362	
	TWI	-0.1412	0.0612	-2.308	0.027	*
Residuales	(Intercepto)	0.83677	0.29501	2.836	0.00754	**
	Altura	-0.11990	0.03712	-3.230	0.00269	**
Δ IAF	(Intercepto)	0.14119	0.15355	0.919	0.364	
	IAF 2017	-0.51916	0.07576	-6.853	5.92e-08	***

Códigos de significancia: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Fig. 2. Efecto de las variables relacionadas al IAF (a y b) y al Δ IAF (c y d), seleccionadas por los modelos GLM en dos etapas. Y, efecto del IAF inicial sobre el cambio en el índice al final del periodo (e). Cada punto es una parcela y fueron agrupados en colores según nivel de cobertura.

Discusión

Comportamiento del IAF

La tendencia del IAF a reducirse significativamente durante el periodo de estudio en los bosques de la región es similar a lo que se ha visto en otras partes del planeta donde han ocurrido condiciones similares de deficiencia hídrica y/o temperaturas anormalmente altas (Allen et al., 2010; Breshears et al., 2021; Gazol & Camarero, 2022; Liou & Muluaem, 2019; Pollastrini et al., 2019; Rita et al., 2020). Sin embargo, no es posible concluir que la reducción en el IAF sea un impacto directo de la sequía y olas de calor debido a que en este estudio no se hace un contraste con momentos previos del bosque en las que dichas condiciones no estuviesen presentes, ni se analizan variables climatológicas.

La caída en el IAF no ocurre gradualmente, año a año, sino de forma más abrupta entre las mediciones de primavera del 2019 y 2020, y coincide con el fenómeno de pardeamiento que aconteció en verano del 2019, el cual ha sido mencionado y descrito en diferentes trabajos (Miranda et al., 2020; Miranda, 2021; Smith-Ramírez et al., 2022). En el transcurso de ese año el IAF disminuyó $0.45 \text{ m}^2\text{h}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}$. El IAF cuantifica la densidad del follaje, y decae si las plantas pierden sus hojas, por lo que el cambio negativo en las mediciones entre el 2019 y 2021 marca el momento en el que una gran cantidad de follaje colapsa y se desprende de las ramas. Al menos en este caso, el IAF no permitió anticipar el brusco cambio en la vegetación, sólo cuantificarlo, ya que el índice no muestra ningún síntoma en la vegetación hasta que ocurre el evento.

Contexto-dependencia del IAF y ΔIAF

El comportamiento del IAF demostró ser contexto-dependiente, jugando un rol importante la fisiografía del terreno y la estructura de los bosques. El IAF está relacionado al TWI y a la cobertura arbórea, de tal forma que es más alto donde el TWI y la cobertura es mayor. Valores más altos de TWI se dan en sitios propensos a la acumulación de agua. Esta capacidad la tienen lugares con poca pendiente y que están

rodeados por áreas de drenaje que encausan el agua superficial y subterránea del suelo hacia la zona de acumulación. Un gran ejemplo de lugares con alto TWI son los fondos de quebradas. En cambio, sitios con pendientes elevadas por las cuales drena el agua tienen bajo TWI (Mattivi et al., 2019).

El efecto positivo del TWI sobre la productividad primaria de la vegetación durante el periodo de sequía que ha vivido la Región Mediterránea de Chile ya ha sido descrito por Miranda et al. (2020). En este trabajo se muestra que zonas con mayor TWI fueron capaces de conservar de mejor forma su productividad entre el 2010 y 2017 (Miranda et al., 2020).

Por otra parte, existen diversas investigaciones respecto al acoplamiento entre la cobertura y el IAF. Así, en algunos casos se ha logrado utilizar efectivamente medidas del nivel de abertura del dosel como estimadores del índice (Battuvshin & Menzel, 2022; Rautiainen et al., 2005). En cambio, en otros sistemas se ha observado que el IAF es independiente de dicho factor estructural (Acevedo et al., 2001).

Interesantemente, el Δ IAF mostró una relación lineal inversa al IAF anual, más significativa con el IAF del año inicial (2017). Esto explica que el TWI tuvo un efecto negativo sobre el Δ IAF, y, que, en general, el Δ IAF fue más negativo en aquellas parcelas con mayor cobertura, ya que mayores valores de TWI y cobertura fueron asociados a un mayor IAF inicial. Sin embargo, el modelo que consideró la relación del Δ IAF con variables fisiográficas y estructurales no apuntó a la cobertura como variable predictora significativa, sino a la altura media de los individuos.

En California, EE. UU., se ha estimado que la altura de los árboles es el predictor más fuerte de la mortalidad durante periodos de sequía extrema (Stovall et al., 2019) convirtiendo a la altura en un factor de riesgo. Este fenómeno se asocia a que las sequías prolongadas incrementan la demanda de carbono de las plantas, y árboles más grandes

tienen metabolismos más exigentes, sumado a que árboles más grandes deben “realizar un mayor esfuerzo” para conducir el agua del suelo a la copa, contrarrestando la gravedad y soportando los gradientes hídricos de presión que experimenta la xilema (Stovall et al., 2019).

Considerando que en trabajos en que se estudió la productividad primaria del bosque esclerófilo de la región los resultados indican que el TWI tuvo un efecto positivo en la conservación de la productividad primaria del bosque durante contextos de sequía en periodos anteriores (Miranda et al., 2020) se propone que las condiciones ambientales presentes han presionado al bosque a superar un umbral tras el cual la productividad primaria cambia su comportamiento. El último comportamiento sugiere que la vegetación con mayor IAF, que se caracteriza por encontrarse en sitios con mayor TWI, tener más cobertura arbórea y en promedio individuos más altos, fue la que sufrió los cambios más negativos en el periodo 2017-2021. De esto se puede concluir que existe una mayor probabilidad de que vegetación con estas características sufra pérdidas importantes de biomasa foliar en un contexto de sequía y olas de calor extremas. Por lo tanto, se sugiere considerar altos niveles de IAF como un factor de riesgo o vulnerabilidad.

Potenciales efectos secundarios sobre el ecosistema

Los cambios observados sobre el IAF pueden desencadenar cambios ecosistémicos. Por ejemplo, el IAF puede influir en la composición de especies vegetales bajo el dosel arbóreo (Majasalmi & Rautiainen, 2020), y, tras la pérdida de superficie foliar entre los años 2019 y 2020 es probable que el estrato arbustivo comience a cambiar. Otro aspecto para considerar es que la pérdida de estructuras vegetales, como ramas, hojas y frutos, puede tener un impacto sobre la fauna, que utiliza la biomasa vegetal para la obtención de recursos, protección y movilidad. En el bosque esclerófilo de la Región Mediterránea de Chile se ha documentado una relación positiva entre complejidad estructural de la vegetación y la diversidad de fauna, que se debe a que ambientes estructuralmente más complejos y productivos ofrecen mayor diversidad de microhábitats y alimento, así

permitiendo niveles más altos de especialización (Muñoz-Pedrerros et al., 2010). En contextos de sequía y olas de calor, cuando los árboles se encuentran debilitados, también son usuales los brotes de insectos que se alimentan de la madera o de la corteza, que al ocupar los árboles del bosque aceleran o propician su muerte (Seaton et al., 2020; Wills & Farr, 2017).

Es interesante que el ΔIAF fue distinto entre diferentes niveles de cobertura. Mientras el ΔIAF fue significativamente negativo en bosques con más de 33% de cobertura, el ΔIAF de los bosques con menos de 33% de cobertura fue casi nulo. Más aún, un grupo de parcelas con niveles de cobertura <33%, caracterizados por poseer niveles de IAF menores a $2 \text{ m}^2\text{h}/\text{m}^2\text{s}$, mostró incrementos en el índice al finalizar el periodo. Dicho comportamiento sugiere que las parcelas con bosque más similar al matorral arborescente se han podido adaptar mejor al contexto de sequía y olas de calor que las parcelas con bosque esclerófilo alto. De mantenerse o exacerbarse el comportamiento del IAF, es posible que los matorrales o matorrales arborescentes semejantes expandan su rango de distribución, en la medida que los bosques densos, altos y húmedos, se retraigan a microrefugios fisiográficos que los protejan de la brusquedad de la variabilidad climática (Dobrowski, 2011; Hylander et al., 2015).

Pese a la información disponible sobre los cambios ecosistémicos que han experimentado otros bosques, y a los potenciales cambios que pueden experimentar los de la región, aún existe un gran desconocimiento sobre los cambios taxonómicos y estructurales causados por la desecación progresiva o mortandad de árboles en los bosques luego de olas de calor o la persistente escasez de precipitaciones (Lloret et al., 2022).

Conclusiones

Este trabajo quizás es uno de los primeros en donde se enfatiza la importancia de considerar la ocurrencia de eventos puntuales de calor extremo al hacer un seguimiento del comportamiento de la productividad primaria del bosque esclerófilo de la Región Mediterránea de Chile en un contexto de sequía y olas de calor.

En el periodo de estudio la vegetación experimentó una caída significativa del IAF, lo que se traduce en una reducción en la superficie fotosintéticamente activa, y, por lo tanto, en la productividad primaria del ecosistema. La caída del índice se acentuó de forma sincrónica en gran parte de las parcelas evaluadas entre las mediciones de primavera de 2019 y 2020, coincidiendo con el fenómeno de pardeamiento que experimentó la vegetación el verano de 2019 luego de una ola de calor extrema.

El comportamiento del IAF es contexto-dependiente, y la fisiografía del terreno y la estructura de los bosques son factores relevantes en el desempeño de la productividad primaria. La caída del IAF fue mayor en la vegetación más productiva, que se caracteriza por situarse en zonas donde se acumula humedad gracias a la fisiografía, que posee niveles de cobertura arbórea por sobre el 33%, y donde se desarrollan los árboles de mayor altura. Mientras que algunas formaciones vegetacionales poco productivas, con valores de IAF y coberturas menores a $2\text{m}^2\text{h}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}$ y al 33%, respectivamente, experimentaron alzas en el índice, y por tanto en la productividad primaria.

Los cambios en IAF podrían tener efectos secundarios en los ecosistemas, que repercuten en especies de fauna y composición de especies vegetales del sotobosque. Incluso, si se mantiene el comportamiento del IAF, se podría producir una reconfiguración de los matorrales y bosques esclerófilos altos en el paisaje.

Aunque este estudio da ciertas luces de los procesos que están llevándose a cabo en el ecosistema en el actual contexto de sequía y olas de calor, el esfuerzo es germinal. Aún

queda mucho por entender sobre la ecología del bosque esclerófilo de la Región Mediterránea de Chile, sobre todo en un escenario en el que las olas de calor se intensificarán.

Resumen

La sequía y las olas de calor son componentes del cambio climático y el calentamiento global que pueden generar cambios en los ecosistemas forestales, y en muchas partes del mundo estos no han sido investigados. El objetivo de este trabajo fue estudiar el comportamiento de la productividad primaria de diversos bosques esclerófilos de la Región Mediterránea de Chile durante un contexto de sequía y olas de calor, e identificar factores ecológicos que influyen en el proceso. Para ello, como indicador de la productividad se midió el Índice de Área Foliar entre los años 2017 y 2021, y se calculó su cambio. En dicho periodo se mantuvieron condiciones de sequía y se experimentaron olas de calor extremas. Se usaron modelos GLM para modelar la relación del índice y su cambio con variables fisiográficas, estructurales, composición florística y la riqueza de especies leñosas de los bosques. Los resultados indican que el Índice de Área Foliar se redujo significativamente en el periodo de estudio y que el comportamiento de la productividad depende de la fisiografía del terreno y la estructura del bosque. La vegetación más productiva, que se localiza en terrenos propensos a la acumulación de agua, posee mayor cobertura arbórea, e individuos arbóreos más altos, experimentó los cambios más negativos, mientras que la vegetación menos productiva incluso experimentó incrementos en el índice.

Palabras clave: Sequía, Olas de calor, Productividad primaria, Índice de Área Foliar, Fisiografía del terreno, Estructura forestal.

Referencias

- Acevedo, M., Monteleone, S., Ataroff, M., & Estrada, C. (2001). Aberturas del dosel y espectro de la luz en el sotobosque de una selva nublada andina de Venezuela. *CIENCIA*, 9(2), 165–183.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J. H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A., & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 660–684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Armas, C., Rodríguez-Echeverría, S., & Pugnaire, F. I. (2011). A field test of the stress-gradient hypothesis along an aridity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 22(5), 818–827. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01301.x>
- Armesto, J. J., & Martínez, J. A. (1978). Relations Between Vegetation Structure and Slope Aspect in the Mediterranean Region of Chile. In *Source: Journal of Ecology* (Vol. 66, Issue 3). <https://about.jstor.org/terms>
- Armesto, J. J., Arroyo, M. T. K., & Hinojosa Opazo, L. (2007). The mediterranean environment of Central Chile. In *The physical geography of South America* (pp. 184–199). <https://repositorio.uchile.cl/handle/2250/120061>
- Ayma-Romay, A. I., & Bown, H. E. (2019). Biomass and dominance of conservative species drive above-ground biomass productivity in a mediterranean-type forest of Chile. *Forest Ecosystems*, 6(1). <https://doi.org/10.1186/s40663-019-0205-z>
- Battuvshin, G., & Menzel, L. (2022). Adjusting line quantum sensing to improve leaf area index measurements and estimations in forests. *MethodsX*, 9. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2022.101805>
- Berard, G. M., Cloutis, E. A., & Mann, P. (2017). Leaf reflectance and transmission properties (350-2500 nm): Implications for vegetation indices. *Journal of Near*

- Infrared Spectroscopy, 25(2), 138–144.
<https://doi.org/10.1177/0967033516686043>
- Bhusal, N., Lee, M., Lee, H., Adhikari, A., Han, A. R., Han, A., & Kim, H. S. (2021). Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species. *Science of the Total Environment*, 779. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146466>
- Breshears, D. D., Fontaine, J. B., Ruthrof, K. X., Field, J. P., Feng, X., Burger, J. R., Law, D. J., Kala, J., & Hardy, G. E. S. J. (2021). Underappreciated plant vulnerabilities to heat waves. *New Phytologist*, 231(1), 32–39. <https://doi.org/10.1111/nph.17348>
- Buma, B. (2015). Disturbance interactions: Characterization, prediction, and the potential for cascading effects. *Ecosphere*, 6(4). <https://doi.org/10.1890/ES15-00058.1>
- CONAF. (2021). Catastro de los Recursos Vegetacionales Nativos de Chile al año 2020. Departamento de Monitoreo de Ecosistemas Forestales. 76 p.
- Conrad, O., Bechtel, B., Bock, M., Dietrich, H., Fischer, E., Gerlitz, L., Wehberg, J., Wichmann, V., and Böhner, J. (2015): System for Automated Geoscientific Analyses (SAGA) v. 2.1.4, *Geosci. Model Dev.*, 8, 1991-2007, doi:10.5194/gmd-8-1991-2015. Download.
- Demortier, A., Bozkurt, D., & Jacques-Coper, M. (2021). Identifying key driving mechanisms of heat waves in central Chile. *Climate Dynamics*, 57(9–10). <https://doi.org/10.1007/s00382-021-05810-z>
- Dobrowski, S. Z. (2011). A climatic basis for microrefugia: The influence of terrain on climate. In *Global Change Biology* (Vol. 17, Issue 2, pp. 1022–1035). <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02263.x>
- Donoso, C. (1981). Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Proyecto CONAF/PNUD/FAO.
- Dosio, A., Mentaschi, L., Fischer, E. M., & Wyser, K. (2018). Extreme heat waves under 1.5 °c and 2 °c global warming. *Environmental Research Letters*, 13(5). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab827>

- Explorador Climatico. (n.d.). Recuperado el 2 de mayo, 2023, desde <https://explorador.cr2.cl/>
- Fang, H., Baret, F., Plummer, S., & Schaepman-Strub, G. (2019). An Overview of Global Leaf Area Index (LAI): Methods, Products, Validation, and Applications. In *Reviews of Geophysics* (Vol. 57, Issue 3, pp. 739–799). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1029/2018RG000608>
- Founda, D., Katavoutas, G., Pierros, F., & Mihalopoulos, N. (2022). The Extreme Heat Wave of Summer 2021 in Athens (Greece): Cumulative Heat and Exposure to Heat Stress. *Sustainability* (Switzerland), 14(13). <https://doi.org/10.3390/su14137766>
- Frölicher, T. L., & Laufkötter, C. (2018). Emerging risks from marine heat waves. In *Nature Communications* (Vol. 9, Issue 1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03163-6>
- Garreaud, R. D., Boisier, J. P., Rondanelli, R., Montecinos, A., Sepúlveda, H. H., & Veloso-Aguila, D. (2020). The Central Chile Mega Drought (2010–2018): A climate dynamics perspective. *International Journal of Climatology*, 40(1), 421–439. <https://doi.org/10.1002/joc.6219>
- Gazol, A., & Camarero, J. J. (2022). Compound climate events increase tree drought mortality across European forests. *Science of the Total Environment*, 816. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151604>
- Grossiord, C. (2020). Having the right neighbors: how tree species diversity modulates drought impacts on forests. In *New Phytologist* (Vol. 228, Issue 1, pp. 42–49). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/nph.15667>
- Gumede, N., Mutanga, O., & Sibanda, M. (2022). Mapping leaf area index of the Yellowwood tree species in an Afromontane mistbelt forest of southern Africa using topographic variables. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*, 27. <https://doi.org/10.1016/j.rsase.2022.100778>
- Hylander, K., Ehrlén, J., Luoto, M., & Meineri, E. (2015). Microrefugia: Not for everyone. *Ambio*, 44(1), 60–68. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0599-3>

- IPCC. (2021). IPCC: Climate Change 2021: The Physical Science Basis (Summary for Policymakers). Cambridge University Press. In Press., Sixth Assesment Report.
- Liou, Y. A., & Muluaem, G. M. (2019). Spatio-temporal assessment of drought in Ethiopia and the impact of recent intense droughts. *Remote Sensing*, 11(15). <https://doi.org/10.3390/rs11151828>
- Luebert, F. & Pliscoff, P. (2016). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile / Bioclimatic and vegetational synopsis of Chile [Data set]. In Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria. <https://doi.org/10.5281/zenodo.60800>
- Luebert, F. & Pliscoff, P. (2017). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Segunda edición. Editorial Universitaria, Santiago.
- Lloret, F., Jaime, L. A., Margalef-Marrase, J., Pérez-Navarro, M. A., & Batllori, E. (2022). Short-term forest resilience after drought-induced die-off in Southwestern European forests. *Science of the Total Environment*, 806. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150940>
- Majasalmi, T., & Rautiainen, M. (2020). The impact of tree canopy structure on understory variation in a boreal forest. *Forest Ecology and Management*, 466. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118100>
- Mattivi, P., Franci, F., Lambertini, A., & Bitelli, G. (2019). TWI computation: a comparison of different open source GISs. *Open Geospatial Data, Software and Standards*, 4(1). <https://doi.org/10.1186/s40965-019-0066-y>
- Miranda, A., Lara, A., Altamirano, A., di Bella, C., González, M. E., & Julio Camarero, J. (2020). Forest browning trends in response to drought in a highly threatened mediterranean landscape of South America. *Ecological Indicators*, 115. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106401>.
- Miranda, M. (20 de octubre de 2021). Efecto de la sequía y el cambio climático en el Bosque Esclerófilo en Chile. Charla Ingeniería Forestal, Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal de la Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. <https://www.youtube.com/watch?v=C83Uw0FIWJg>.

- Muñoz-Pedrerros, A., Fletcher, S., Yáñez, J., & Sánchez, P. (2010). Diversidad de micromamíferos en tres ambientes de la Reserva Nacional Lago Peñuelas, Región de Valparaíso, Chile. *Guayana*, 74(1), 1–11.
- Parmesan, C., Root, T. L., & Willig, M. R. (2000). Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 81(3). [https://doi.org/10.1175/1520-0477\(2000\)081<0443:IOEWAC>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0477(2000)081<0443:IOEWAC>2.3.CO;2)
- Peel, M. C., Finlayson, B. L., & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. In *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss (Vol. 4)*. www.hydrol-earth-syst-sci-discuss.net/4/439/2007/
- Piticar, A. (2018). Changes in heat waves in Chile. *Global and Planetary Change*, 169. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2018.08.007>
- Pollastrini, M., Puletti, N., Selvi, F., Iacopetti, G., & Bussotti, F. (2019). Widespread Crown Defoliation After a Drought and Heat Wave in the Forests of Tuscany (Central Italy) and Their Recovery—A Case Study From Summer 2017. *Frontiers in Forests and Global Change*, 2. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2019.00074>
- QGIS Development Team (2009). Sistema de información geográfica QGIS. Abierto Fundación Fuente Geoespacial. URL enlace.
- Rautiainen, M., Stenberg, P., & Nilson, T. (2005). Estimating Canopy Cover in Scots Pine Stands. *Silva Fennica Research Notes*, 39(1), 137–142.
- Ren, S., Yang, Q., Liu, H., Shen, G., Zheng, Z., Zhou, S., Liang, M., Yin, H., Zhou, Z., & Wang, X. (2021). The driving factors of subtropical mature forest productivity: Stand structure matters. *Forests*, 12(8). <https://doi.org/10.3390/f12080998>
- Rita, A., Camarero, J. J., Nolè, A., Borghetti, M., Brunetti, M., Pergola, N., Serio, C., Vicente-Serrano, S. M., Tramutoli, V., & Ripullone, F. (2020). The impact of drought spells on forests depends on site conditions: The case of 2017 summer heat wave in southern Europe. *Global Change Biology*, 26(2), 851–863. <https://doi.org/10.1111/gcb.14825>
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

- Seaton, S., Matusick, G., & Hardy, G. (2020). Within-tree Distribution and Survival of the Eucalyptus Longhorned Borer *Phoracantha semipunctata* (Coleoptera: Cerambycidae) in a Mediterranean-Type Ecosystem. *Insects*, 11(4), 225. <https://doi.org/10.3390/insects11040225>
- Smith-Ramírez, C., Bustamante-Sánchez, M., Salinas, F., Pérez-Quezada, J., Díaz, I., Zorondo, F., Guerrero, M., Vargas, S., Delpiano, C., Miranda, A., Pohl, N., & Ovalle, J. (2022, January 7). IEB-Chile. ¿Que Perdemos Las Personas Cuando Se Secan Los Bosques?: La Urgencia de Levantar Políticas Publicas Para La Naturaleza.
- Stein, A., Gerstner, K., & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. In *Ecology Letters* (Vol. 17, Issue 7, pp. 866–880). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stovall, A. E. L., Shugart, H., & Yang, X. (2019). Tree height explains mortality risk during an intense drought. *Nature Communications*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12380-6>.
- Weiss, A. D. (2000). Topographic position and landform analysis. http://www.jennessent.com/downloads/tpi-poster-tnc_18x22.pdf.
- Wills, A. J., & Farr, J. D. (2017). Gumleaf skeletoniser *Uraba lugens* (Lepidoptera: Nolidae) larval outbreaks occur in high rainfall Western Australian jarrah (*Eucalyptus marginata*) forest after drought. *Austral Entomology*, 56: 424–432. doi: 10.1111/aen.12255.
- Wu, J., & Cheng, Y. (2022). Spatial analysis and model construction of NDVI Based on meteorological data. *MATEC Web of Conferences*, 355. <https://doi.org/10.1051/matecconf/202235503040>
- Zuo, J., Pullen, S., Palmer, J., Bennetts, H., Chileshe, N., & Ma, T. (2015). Impacts of heat waves and corresponding measures: A review. *Journal of Cleaner Production*, 92, 1–12. <https://doi.org/10.1016/j.jclepro.2014.12.078>