

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE



UNIVERSIDAD DE CHILE -FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO

“EFECTO DE LA FACILITACIÓN EN EL BOSQUE  
ESCLERÓFILO, MEDIADA POR NODRIZAS DE  
*PEUMUS BOLDUS* Y *CRYPTOCARYA ALBA* EN UN  
ESCENARIO DE INCENDIOS, CHILE”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente

**SARINA ISABELLA SCALIA ESPINOZA**

Directora del Seminario de Título: Dra. Milen A. Duarte Muñoz

Co-Director: Dr. Ramiro O. Bustamante Araya

Noviembre 2021  
Santiago - Chile



## INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por la candidata:

**SARINA ISABELLA SCALIA ESPINOZA**

“EFECTO DE LA FACILITACIÓN EN EL BOSQUE ESCLERÓFILO, MEDIADA POR NODRIZAS DE *PEUMUS BOLDUS* Y *CRYPTOCARYA ALBA* EN UN ESCENARIO DE INCENDIOS, CHILE”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

*Dra. Milen Duarte Muñoz*  
**Directora Seminario de Título**

---

*Dr. Ramiro Osciel Bustamante Araya*  
**Profesor Patrocinante**

---

### **Comisión Revisora y Evaluadora**

*Dr. Luis Felipe Hinojosa*  
**Presidente Comisión**

---

*Dra. Mary Therese Kalin Hurley*  
**Evaluadora**

---

Santiago de Chile, Noviembre 2021

## **AGRADECIMIENTOS**

En primera instancia agradezco al Laboratorio de Ecología Geográfica, al profesor Ramiro por generar siempre espacios de confianza y compañerismo, a mi tutora Milen gracias por toda la paciencia y el apoyo en especial por la gestión de recursos del Plan de Conservación de la Biodiversidad de Alhué para este estudio. A todas y todos mis compañeras y compañeros de laboratorio en especial a Estefy y Ronny. Un especial agradecimiento a Diego, Nicolás, Fabian, Jael, Belén y Gabriel por acompañarme y ayudarme en los terrenos y a Federico por su conocimiento en estadística. Al Herbario EIF y su curador el profesor Nicolás García por ayudarme a identificar y conservar muestras. A Nicolás Lavandero por la voluntad y ayuda para identificar muestras. Agradezco profundamente a mi madre Aurora por apoyarme y brindarme sustento para superar mis etapas académicas, preocuparse y cuidarme pese a todas las adversidades. A mis hermanos queridos Antonio y Benjamín por siempre recibirme con un gran abrazo y sonrisa. A la Tita por educarme con el corazón y el cucharón, a la Paty y la Claudia por el cariño y el apoyo que me han dado desde la infancia. A mis compañeras y compañeros Gabriel, Dalila, Ailan, David, Daniela, Gustavo y Carlos por apañarnos siempre durante los años de universidad y por compartir momentos que voy a atesorar toda mi vida. A la selección de voleibol JGM con quienes logré entrenar la mente y el cuerpo para lograr objetivos trabajando en equipo en donde conocí a Begoña a quien agradezco personalmente por acogerme y darme aliento los últimos años de mi período dentro de la universidad. Dedico parte de este seminario a todas las compañeras y compañeros que han sufrido de acoso sexual, abuso de poder y violación dentro de la universidad y que no han visto la justicia que merecen, las y los acompaño en acto y pensamiento como así se da a entrever que la colaboración, como la facilitación, es una de las interacciones más importantes de una comunidad para sobrevivir ante la adversidad.

## ÍNDICE DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS .....	1
ÍNDICE DE CONTENIDO.....	2
ÍNDICE DE TABLAS .....	3
ÍNDICE DE FIGURAS .....	4
1 RESUMEN .....	5
2 INTRODUCCIÓN.....	7
2.1 Hipótesis .....	10
3 MATERIALES Y MÉTODO .....	12
3.1 <i>Sitio de estudio</i> .....	12
3.2 Metodología .....	12
3.2.1 Cobertura vegetal.....	13
3.2.2 Condiciones microclimáticas.....	16
3.3 Análisis.....	18
3.3.1 Plantas de dosel .....	18
4 RESULTADOS.....	22
4.1 <i>Aporte de las nodrizas a la riqueza de la comunidad</i> .....	22
4.2 <i>Intensidad de la interacción</i> .....	23
4.3 <i>Microclima</i> .....	28
5 DISCUSIÓN .....	30
6 CONCLUSIONES .....	33
7 REFERENCIAS .....	34
8 ANEXOS .....	39
8.1 Anexo 1: Abundancia de arbustos y árboles.....	39
8.2 Anexo 2: Contribuciones de variables micro climáticas .....	40
8.3 Anexos 3: Valores de la desviación estándar, varianzas y varianzas acumuladas de los componentes principales .....	41

## ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1: MODELO DE ESTUDIO .....	13
TABLA 2: NÚMERO TOTAL DE ESPECIES PRESENTES EN CADA SITIO SEGÚN CONDICIÓN.....	23
TABLA 4: RESULTADOS DEL MODELO LINEAR MIXTO .....	24
TABLA 4: COMPONENTES PRINCIPALES.....	29

## ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1: PROTOCOLO DE MUESTREO .....	15
FIGURA 2: IMAGEN REFERENCIAL DE LA METODOLOGÍA DE CAMPO PARA LA COBERTURA VEGETAL.....	16
FIGURA 3: ZONAS DE MUESTREO DENTRO DEL SITIO.....	17
FIGURA 4: IMAGEN REFERENCIAL DE LA METODOLOGÍA DE CAMPO PARA VARIABLE MICROCLIMÁTICA DE TEMPERATURA.....	18
FIGURA 5: CURVA DE ACUMULACIÓN DE ESPECIES.....	22
FIGURA 6: BOXPLOT DEL ÍNDICE DE INTERACCIÓN RELATIVA PARA LAS NODRIZAS SEGÚN TRATAMIENTO.....	24
FIGURA 7: BOXPLOT DEL ÍNDICE DE INTERACCIÓN RELATIVA PARA CADA ESPECIE EN LA COMUNIDAD CONTROL ASOCIADA A PEUMUS BOLDUS. ....	25
FIGURA 8: BOXPLOT DEL ÍNDICE DE INTERACCIÓN RELATIVA PARA CADA ESPECIE EN LA COMUNIDAD INCENDIADA ASOCIADA A PEUMUS BOLDUS.....	26
FIGURA 9: BOXPLOT DEL ÍNDICE DE INTERACCIÓN RELATIVA PARA CADA ESPECIE EN LA COMUNIDAD CONTROL ASOCIADA A CRYPTOCARYA ALBA.....	27
FIGURA 10: BOXPLOT DEL ÍNDICE DE INTERACCIÓN RELATIVA PARA CADA ESPECIE EN LA COMUNIDAD INCENDIADA ASOCIADA A CRYPTOCARYA ALBA. ....	28
FIGURA 11: ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES DE VARIABLES MICROCLIMÁTICAS.....	29

## 1 RESUMEN

El bosque mediterráneo de Chile central se encuentra amenazado por diversos factores antrópicos, dentro de los que destacan los incendios forestales. Desde la teoría de la sucesión ecológica, se ha documentado que la recuperación post fuego en este ecosistema utiliza mecanismos adaptativos por rebrote o dispersión y germinación de semillas inducidas por altas temperaturas, entonces, se espera que mecanismos como la facilitación opere de forma lenta, hacia estados sucesionales más avanzados. La facilitación por nodrizas, o efecto nodriza, da cuenta de especies que facilitan el establecimiento de plántulas de otras especies bajo o entre su dosel, ya que ofrecen condiciones más favorables para la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas en oposición al suelo desnudo. En este trabajo, se evalúa la facilitación por nodrizas, mediante el estudio de las diferencias en riqueza y cobertura vegetal entre zonas abiertas y bajo dosel de arbustos que potencialmente pueden actuar como nodrizas como *Cryptocarya alba* y *Peumus boldus*, en sitios perturbados por incendios recientes y sitios control en Alhué, región Metropolitana, Chile. Para ello, se realizaron 15 transectas de 50 x 10 (m) en cada sitio, tanto en ladera de exposición norte (LN) como ladera de exposición sur (LS), estudiando la diversidad y abundancia de plantas en los parches bajo peumo, bajo boldo y en espacios abiertos. Además, para comparar las características de microhábitat en estos tres tipos de parches, se midieron variables climáticas como temperatura (°C) mediante sensores, la humedad como el porcentaje de agua relativa a 10 (cm) de la superficie del suelo y radiación mediante el porcentaje de dosel tanto para sitios abiertos como para sitios bajo dosel. Los análisis de riqueza y abundancia (mediante cobertura) se realizaron mediante curvas de rarefacción.

Los resultados permiten concluir que tanto la especie *P. boldus* como *C. alba* contribuyen positivamente a la riqueza de la comunidad de plantas, aportando

significativamente al número de especies y abundancia de la comunidad. Este efecto es menor en sitios post incendio que en sitios control, lo que puede explicarse por la pérdida de biodiversidad y, por tanto, de las interacciones biológicas producto del fuego.

Por otra parte, la intensidad de la facilitación entre las nodrizas estudiadas y la comunidad de plantas es mayor en sitios control, lo que puede explicarse por la lenta recuperación de la comunidad de plantas post incendio.

En relación a las variables microclimáticas medidas, si bien no hay resultados categóricos, los resultados sugieren algún grado de diferenciación microclimática entre sitios bajos nodriza y abiertos.

Concluimos que la facilitación es una interacción clave para la abundancia de especies del matorral esclerófilo de Chile central. Sin embargo, perturbaciones como los incendios, afectan este tipo de interacciones positivas entre plantas, y dicha interacción no logra compensar el efecto negativo de los incendios sobre la diversidad vegetal en el corto plazo.



## 2 INTRODUCCIÓN

La facilitación ecológica es un tipo de interacción que se da entre especies, donde al menos uno de los participantes se ve beneficiado (Bruno et al., 2003; Callaway, 2007; Stachowicz, 2001). Este tipo de interacción se ha estudiado en diferentes ecosistemas como por ejemplo en zonas áridas, alpinas, bosques mediterráneos y tropicales (Cavieres y col., 2014; Cavieres & Badano, 2009; Holzapfel & Mahall, 1999; Choler y col. 2001; Franco & Nobel, 1989; Scholten y col., 1981; Tielbörger & Kadmon, 2000). El estudio de la facilitación se ha concentrado en evaluar su efecto entre pares de especies, o con foco en pocas especies, y últimamente se ha evidenciado su efecto a nivel comunitario (Chu y col. 2008; Correia y col., 2010; Duarte y col. 2021). Se ha demostrado que la facilitación, tiene efectos positivos sobre la riqueza y diversidad de especies dentro de comunidades, tanto sobre la diversidad taxonómica, funcional y filogenética (Vega-Álvarez y col. 2019, Duarte y col. 2021).

Los mecanismos por los cuales se genera la facilitación pueden ser de tipo directo o indirecto. Los directos, son aquellos donde se observan efectos de una especie sobre otra, mientras que los indirectos dan cuenta de interacciones mediadas otras especies como plantas parásitas, hongos, animales, microbios y otras plantas dentro del mismo nivel trófico (Callaway, 2007). Un mecanismo de facilitación directa es la generación de condiciones ambientales idóneas para otros individuos, tanto a nivel con-específico como sobre otras especies. Se ha demostrado que la facilitación puede actuar modificando la temperatura, y la precipitación, variables que afectan inequívocamente la productividad general (Kikvidze y col. 2005). Por ejemplo, en condiciones xéricas, las copas de los árboles pueden interceptar y condensar agua, formando microhábitats más húmedos; la sombra generada por los doseles puede

mantener los tejidos de las plantas por debajo de las temperaturas letales, disminuyendo los costos de respiración, reduciendo la radiación ultravioleta y aumentando la humedad del suelo debido a la menor demanda de evaporación (Callaway 2007). En climas más cálidos, las temperaturas del subdosel no solo son más frías que la temperatura ambiente, sino que también son más estables; la sombra parece ser crucial para muchas plantas en cuanto a su morfología, tanto a escala local como particularmente en las primeras etapas de desarrollo y establecimiento (Callaway 2007; Hajek 1989; Peñaloza y col. 2001). En un estudio sobre las interacciones en sitios con distintos niveles de perturbación se concluyó que la facilitación es más frecuente en los sitios muy y medianamente perturbado y en los sitios pocos perturbados la competencia fue más frecuente (Salmeron & Greada 2018). Una de las relaciones que discutieron Santiago-García y col. en 2008 es que los árboles nodriza brindan sombra, provocando una disminución de la temperatura del suelo y del aire y mejorando la disponibilidad de agua y nutrientes del suelo, lo que estaría contribuyendo a disminuir el estrés ambiental y generando condiciones para que eventuales incendios tengan una menor intensidad.

El matorral esclerófilo de Chile central se encuentra inmerso en una región climática mediterránea. Allí, la flora vascular terrestre alcanza cerca de 2500 especies, donde el 50% de ellas es endémica y el 25% son además endémicas estrictas de la zona mediterránea de Chile (Cowling y col. 1996). Sin embargo, la acción antrópica ha amenazado fuertemente este ecosistema (Alaniz y col. 2016), siendo nombrado un hotspot de biodiversidad (Arroyo et y col. 1999, Arroyo y col. 1999, Myers y col. 2000), debido a que su riqueza y endemismo se han visto perturbados, y su hábitat disminuido por diferentes factores antrópicos como lo son incendios, tala rasa, actividades mineras, plantaciones forestales, especies invasoras, agroindustria y ganadería, y factores ambientales como la sequía (Fuentes 1990, Garreaud y col. 2017). A escala ecológica, estos factores han generado una homogeneización de la

estructura, composición y función de los ecosistemas. (MacDougall y col. 2013), lo que ha llevado a una pérdida de las condiciones de microhábitat y la diversidad que ellos albergan.

Una manera de observar los cambios que se generan en los ecosistemas es a través de su dinámica y el estudio de la sucesión ecológica. En las zonas mediterráneas de California, Sudáfrica, sur de Australia y Europa mediterránea, el cambio sucesional está generalmente relacionado con la recuperación de la vegetación después de incendios, a través de mecanismos adaptativos para resistir la ocurrencia de fuegos naturales periódicos, como son los rebrotes de restos de raíces y germinación de semillas inducidas por las altas temperaturas, por lo que en éstas condiciones no es estrictamente necesario el mecanismo de facilitación dentro del proceso sucesional (Armesto y Pickett, 1985). No obstante, las especies de la región mediterránea de Chile no están adaptadas a la presencia de incendios periódicos (Montenegro y col. 2004), por lo que se ha discutido que los mecanismos de regeneración vegetativa se deben mayormente a adaptaciones antiguas, relacionadas con las perturbaciones volcánicas de los Andes, unos 30.000 años antes de la llegada del humano a la zona (Fuentes y col. 1994). Por lo tanto, la facilitación en el ecosistema mediterráneo de Chile central podría ser un mecanismo crucial en el proceso sucesional, permitiendo que se establezcan plántulas y comience el proceso de recuperación de sitios perturbados (Armesto y Pickett, 1985). La sucesión se inicia con la llegada de especies colonizadoras sombras intolerantes como especies del género *Acacia*, *Lithraea*, *Muehlenbeckia* y *Baccharis* las cuales pueden germinar y establecerse en los espacios abiertos; una vez establecidas estas especies generan un dosel y actúan como plantas nodriza al reducir la mortalidad de las plántulas por sequedad en verano y la herbivoría por conejos y ganado doméstico (Fuentes & Simonetti 1982, Del Pozo y col. 1989) facilitando así el establecimiento de otras especies sucesionales tardías como son *Quillaja saponaria*, *Cryptocarya alba*, *Peumus boldus* y *Beilschmiedia*

*miersii*. A su vez éstas mismas facilitan la sobrevivencia de plántulas al generar un efecto nodriza bajo sus doseles (Armesto y Pickett 1985, Fuentes y col. 1986).

Este ciclo sucesional podría verse afectado por los incendios forestales, los que se han visto incrementados de forma significativa en las últimas tres décadas, tanto en frecuencia como en la extensión (Montenegro y col. 2004). La evidencia indica que el 55,77% de la superficie total incendiada desde el año 1984 hasta el 2019 corresponde a Bosques nativo, mientras las Praderas y matorrales y Terrenos agrícolas representan un 27,78% y 15,68% respectivamente (Quinto reporte MA, MMA 2019). Dentro del bosque nativo quemado, un 26,95% corresponde al tipo esclerófilo (Quinto reporte MA, MMA 2019). Los incendios, podrían aumentar la frecuencia de parches en estado sucesional temprano, reduciendo los estados sucesionales más tardíos. Por lo que, en este escenario, la facilitación es una interacción cada vez más importante en este tipo de ecosistemas. En este escenario, la facilitación podría ser un mecanismo importante para las comunidades naturales, pudiendo atenuar el efecto de los incendios sobre la riqueza y abundancia de especies.

## **2.1 Hipótesis**

Los incendios sobre el bosque tendrían un efecto homogeneizador de las condiciones abióticas al reducir la cobertura vegetal y por lo tanto disminuir el contraste entre condiciones microclimáticas bajo nodrizas y espacios abiertos. Por lo que se espera que:

- a) En sitios donde no han ocurrido incendios recientes, se encuentren mayor riqueza de especies bajo nodrizas que en parches abiertos.
- b) En sitios donde ha ocurrido un incendio reciente, no haya diferencias en riqueza y cobertura de especies entre parches bajo nodrizas y parches abiertos.

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE  
CHILE

- c) Se espera que el microclima bajo el dosel de los arbustos sea distinto al de los sitios abiertos.
- d) Se espera que la intensidad de la facilitación sea mayor en sitios no incendiados que en sitios incendiados.

### 3 MATERIALES Y MÉTODO

#### 3.1 *Sitio de estudio*

Este estudio se llevó a cabo en el Fundo el Membrillo en la comuna de Alhué, provincia de Melipilla, región Metropolitana de Santiago (34° 1'34.96"S, 70°59'18.43"O), a una altura de 350 m.s.n.m. El sitio se ubica en la zona climática tipo mediterránea de la cordillera de la costa en Chile central, con una precipitación media anual de 481 mm y temperatura media anual de 15 °C según la estación climática de Melipilla la cual se encuentra 33.69°S 71.22°O a 175m s.n.m. (<http://explorador.cr2.cl>, 27/10/2020). La vegetación asociada es de tipo esclerófila correspondiente al piso vegetacional bosque esclerófilo de *Peumus boldus* y *Cryptocarya alba* (Luebert y Pliscoff, 2006).

Los incendios en el sitio de estudio tienen una antigüedad de 1 año (enero y febrero 2018), ambos fueron mayores a 1 ha, la duración del incendio fue de 6 días. Las intensidades de los incendios fueron distintas, en uno el fuego consumió casi toda la vegetación y la primera capa de suelo quedando solo los troncos de algunos árboles en pie. En el otro la intensidad fue menor ya que en algunas partes el dosel no se alcanzó a quemar por completo.

#### 3.2 Metodología

Para evaluar si los incendios modulan la intensidad de la facilitación en el bosque esclerófilo, se consideró un área donde el incendio actuó como evento de perturbación reciente (menor a 2 años). El modelo de estudio (Tabla 1) son los parches bajo las potenciales nodrizas *P. boldus* y *C. alba*, y parches de sitios abiertos cercanos, en los escenarios ambientales quemado y no quemado (control), y tanto

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE

en la ladera de exposición sur como norte. Para evaluar la facilitación, se obtuvieron datos de cobertura de reclutas bajo las potenciales nodrizas y en sitios abiertos de cada transecta, además de variables micro climáticas como la temperatura, %volumen de agua y luminosidad. La selección de estas dos especies se basó en que son las más abundantes del sitio de estudio. Los resultados de este primer análisis se encuentran en el Anexo 1.

Tabla 1: Modelo de estudio utilizado para la obtención de información donde se midió la cobertura (C) y variables micro climáticas (M) para distintas laderas.

	Ladera de exposición sur (LES)	Ladera de exposición norte (LES)
<b>Control</b>	C: 15 transectas (0,75 ha) M: <i>P. boldus</i> , <i>C. alba</i> y abierto	C: 15 transectas (0,75 ha) M: <i>P. boldus</i> , <i>C. alba</i> y abierto
<b>Post incendio</b>	C: 15 transectas (0,75 ha) M: <i>P. boldus</i> , <i>C. alba</i> y abierto	C: 15 transectas (0,75 ha) M: <i>P. boldus</i> , <i>C. alba</i> y abierto

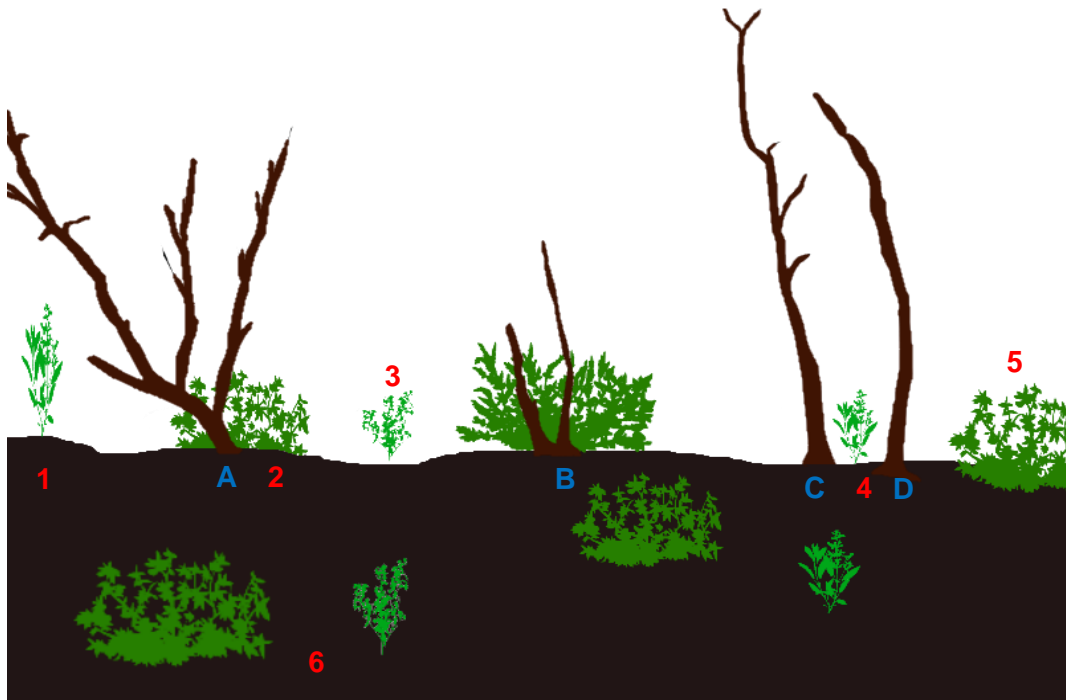
Si bien el estudio fue realizado en dos laderas (sur y norte), la variabilidad entre ellas no fue considerada ya que no se desarrollaron predicciones en cuanto a esta posible fuente de variación. En los modelos estadísticos utilizados para analizar los datos, las laderas fueron consideradas bloques.

### 3.2.1 Cobertura vegetal

Para evaluar la cobertura vegetal de las dos especies de potenciales nodrizas dentro de la comunidad, se llevó a cabo un muestreo en el mes de enero del año 2019. En dicho muestreo se evaluó la diversidad y abundancia de especies tanto bajo las potenciales nodrizas como fuera ellas, y en sitios afectados por incendios recientes (tratamiento) como sin afectación de incendios recientes (control). Se consideró a una planta como recluta si ésta tiene un tamaño menor que  $\frac{1}{4}$  del tamaño del adulto completamente desarrollado y mayor que 1 año de edad, sin alcanzar la etapa reproductiva. Según Alcántara y col. 2019 los reclutas deben considerarse

como individuos independientes, por lo que se debe tener cuidado con no contar los brotes vegetativos como reclutas en el caso de especies con capacidad de rebrote. Se consideraron dos tipos de plantas de dosel o nodrizas: (1) plantas de dosel con ramas que crecen a menos de 1,5 m sobre el suelo y tengan contacto físico con las plantas reclutas o tenga una fuerte influencia directa en cualquier planta que se reclute debajo, se considera que interactúa con la planta de dosel (Figura 1, reclutas 1 y 2 bajo planta de dosel A ) y (2) plantas que tienen las primeras ramas por sobre lo 1,5 m desde el suelo se considera que un recluta interactúa cuando tiene contacto con el tronco (Figura 1, recluta 4 bajo planta dosel C y D) o está a una distancia máximo de 1 m (Figura 1, recluta 5 y planta de dosel D) (Alcántara y col. 2019). A partir de esta definición de nodriza potencial y según los criterios antes mencionados, se definieron los espacios abiertos y semiabiertos como aquellas áreas lo suficientemente alejadas de las plantas de dosel mayores a 1 m desde el tronco y sin ramas por encima del recluta (Figura 1, recluta 6) y mayores a 1 m desde el tronco y sin ramas de dosel a menos de 1,5 m por sobre el recluta respectivamente (Figura 1, recluta 3) (Alcántara y col. 2019).





*Figura 1: protocolo de muestreo para potenciales nodrizas (plantas de dosel) y reclutas en sitios quemados y control. Donde 1 y 2 son plantas reclutas bajo plantas de dosel A; 3 es una planta recluta en lugar semiabierto; B planta de dosel con germinación vegetativa; 4 es planta recluta por planta dosel C y D; 5 es planta recluta de planta dosel D y 6 es planta recluta de lugar abierto. Fuente: elaboración propia, basada en Alcántara et al. 2019.*

Se escogieron dos zonas incendiadas y dos zonas control (sin incendio) (Figura 3). En cada zona, se realizaron transectas de 10 x 50 mts obteniendo un total 30 transectas por zona. En cada transecta se midieron los parches abiertos y bajo dosel. Luego se midió la cobertura de especies en cada parche, con una grilla de PVC de 1 m<sup>2</sup> como lo indica la figura 2.

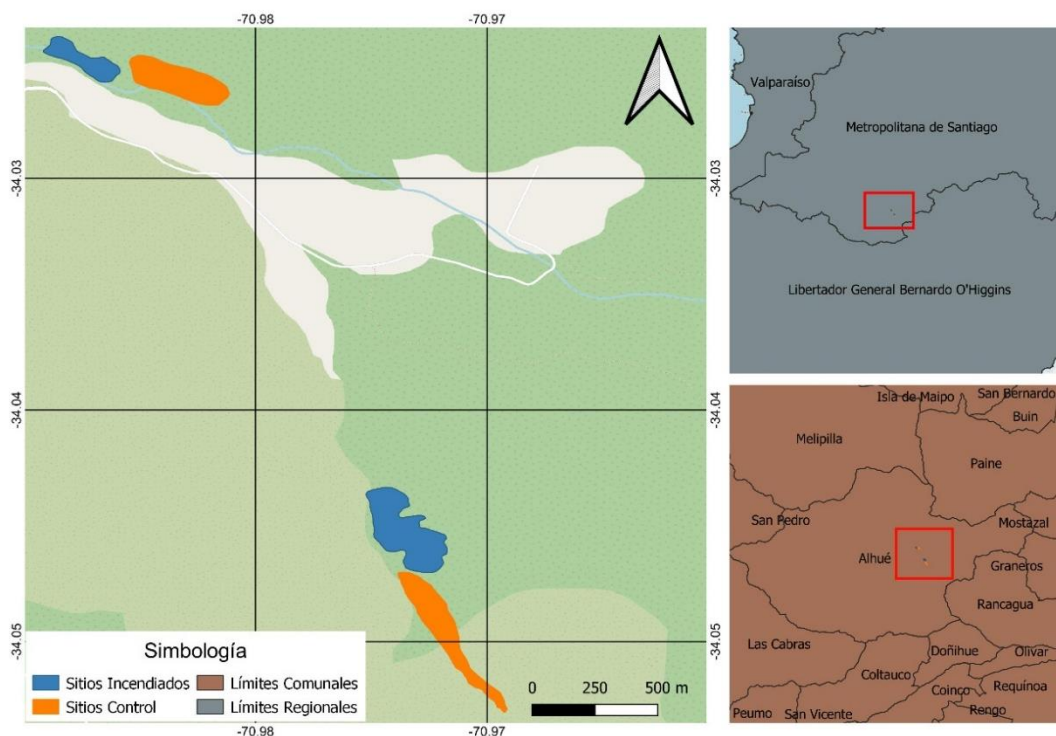


Figura 2: imagen referencial metodología de campo para la obtención de los datos de cobertura. Fuente: propia.

### 3.2.2 Condiciones microclimáticas

El % volumen de agua y la luminosidad se midieron una vez para los meses de enero, marzo, junio, agosto y noviembre del año 2019, buscando representar la variabilidad climática estacional. Se consideraron tomar datos de estas variables cada 2 meses. Para caracterizar las condiciones microclimáticas, se midió la temperatura del aire, el contenido de agua del suelo y la luminosidad. Para ello, se seleccionaron al azar parches distribuidos dentro de cada zona, en dos sitios quemados y dos no quemados (ver figura 3) en donde se ubicaron 2 individuos de *P. boldus*, 2 individuos de *C. alba* y dos zonas abiertas para cada una. Para las variables de temperatura se usaron sensores iButton modelo (DS1921G), instalados a 10 cm del suelo en una pequeña caseta abierta, para proteger de la lluvia (figura 4). Los sensores se

calibraron para medir cada media hora, y se activaron entre los meses de enero 2019 y noviembre del mismo año. Para la variable de humedad se midió el contenido de agua del suelo usando un Reflectómetro de dominio de tiempo (TDR), el que se calibro para el tipo de suelo del lugar, el cual presenta un porcentaje de materia orgánica y otro porcentaje de materia inorgánica como rocas y otros minerales; en cuanto a la luminosidad se midió el porcentaje de cobertura del dosel como un proxy de la luminosidad, utilizando fotografías del dosel tomadas a 10 cm del suelo y luego procesadas en la aplicación Canopeo (Patrignani y Ochsner, 2015) en donde los datos se procesan para estimar la cobertura del dosel verde fraccionada (FGCC) la cual es una variable clave de diagnóstico para estimar el desarrollo del dosel, la interceptación de luz y la distribución de la evapotranspiración. Los datos de humedad y luminosidad fueron obtenidos el 6 de enero, 25 de marzo, 20 de junio, 28 agosto y 27 de noviembre del año 2019.



*Figura 3: Zonas de muestreo dentro del sitio. Las zonas en color naranja corresponden a zonas control y zonas en color azul a zonas incendiadas. Fuente: elaboración propia.*





Figura 4: Imagen referencial de la metodología de campo para la obtención de datos microclimáticos. Caseta con el sensor instalado a 10 cm del suelo, calibrados para medir la temperatura del aire.

Fuente: propia.

### 3.3 Análisis

#### 3.3.1 Plantas de dosel

Para caracterizar el sitio de estudio, se calculó la densidad relativa de *P. boldus* y *C. alba*, según la siguiente ecuación:

$$\text{Densidad relativa nodrizas} = \frac{\text{n}^\circ \text{ de nodrizas de la especie}}{\text{n}^\circ \text{ de nodrizas de todas las especie}} * 100 \quad (1)$$

Donde el n° de nodrizas de la especie corresponde al total de individuos de una especie nodriza dentro del total de transectas en las 4 zonas de muestreo, el n° de nodrizas de todas las especies corresponde al número total de individuos nodrizas contabilizados en las 4 zonas de muestreo.

### **3.3.1.1 Microclima**

Para caracterizar el microclima bajo el dosel de las nodrizas y en lugares abiertos se realizó un análisis de componentes principales (ACP), compuesto por los datos microclimáticos de temperatura, humedad y luminosidad obtenidos en terreno. Los datos obtenidos fueron procesados para obtener las variables de entrada para los componentes principales:

- a) Promedio temperatura mensual para los meses de enero a noviembre 2019
- b) Rango de temperatura mensual
- c) Temperatura promedio del trimestre más cálido
- d) Temperatura promedio del trimestre más frío
- e) Humedad de enero, verano (% volumen de agua, TDR)
- f) Humedad de agosto, invierno (% volumen de agua, TDR)
- g) Luz para los meses de marzo, junio, agosto y noviembre (inversa cobertura de dosel)

En relación a la temperatura, debido a que algunos sensores no fueron relocalizados en terreno (pérdida de equipos), se trabajó con la información de 6 estaciones para *Cryptocarya alba* (Ca), 8 para *Peumus boldus* (Pb) y 7 para lugares abiertos (A), dando un total de 21 sensores.

### **3.3.1.2 Riqueza**

En relación con el potencial aporte que tienen los microhábitats bajo nodrizas a la diversidad de la comunidad, se comparó la riqueza total de la comunidad (parches bajo dosel y abiertos) y la riqueza en los parches abiertos (Cavieres & Badano, 2009).

Para ello, se generaron curvas de acumulación de especies (Heck Jr et al., 1975), tanto para la riqueza total de la comunidad bajo los doseles de las especies nodrizas como para la riqueza de especies en parches abiertos. Estas curvas muestran el esfuerzo de muestreo necesario para aumentar una estimación asintótica de la riqueza de especies (Gotelli & Colwell, 2001). Debido a que la cobertura de los parches no es igual entre microhábitats, se utilizaron técnicas de rarefacción y extrapolación para construir estas curvas (Colwell & Coddington, 1994), con intervalos de confianza de 95%, y las curvas fueron extrapoladas hasta 50 muestras. Las curvas se consideraron significativamente diferentes cuando sus intervalos de confianza no se superpusieron una vez que se alcanzaron las asíntotas (Gotelli & Colwell, 2001, Duarte y col., 2021).

### **3.3.1.3 Índice de interacción relativa**

Para medir la interacción entre las plantas de dosel y sus reclutas se utilizó el índice de interacción relativa (IIR, de ahora en adelante (Armas, Ordiales y Pugnaire, 2004)), el cual mide la intensidad de la interacción a través de la biomasa u otras métricas como crecimiento o reproducción de las plantas (Armas, Ordiales y Pugnaire, 2004), y tiene valores que van de [-1, +1], que es -1 que es 0 y que es +1. Para este estudio se utilizó el porcentaje de cobertura como un proxy de la biomasa de las plantas con el cual se calculó la intensidad de la interacción entre la nodriza y la planta recluta, para ello se comparó la cobertura del recluta creciendo bajo dosel con la cobertura del recluta creciendo en sitios abiertos, tanto para zonas control e incendiadas. La ecuación (2) da cuenta de la operación matemática realizada para el cálculo de IIR.

$$IIR_N = \frac{C \text{ bajo dosel}_R - C \text{ sitio abierto}_R}{C \text{ bajo dosel}_R + C \text{ sitio abierto}_R} \quad (2)$$

Donde  $IIR_N$  corresponde al índice de interacción de la nodriza “N”,  $C$  bajo dosel  $R$  corresponde a la cobertura de la recluta “R” bajo el dosel de la nodriza “N” y  $C$  sitio abierto corresponde a la cobertura de la misma recluta “R” en sitio abierto.

Dado que los datos no tiene una distribución ajustada a la normal según el análisis estadístico Shapiro-Wilks mediante la función `shapiro.test()` (para *P. boldus* en sitio control  $W = 0.82$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ; en sitio post incendio  $W = 0.88$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ; para *C. alba* en sitio control  $W = 0.80$ ,  $p\text{-value} < 0.01$  y en sitio post incendio  $W = 0.89$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ) se realizó una prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov de dos muestras con la función `ks.test()` para medir el efecto de los tratamientos sobre IIR y luego se generó un modelo lineal mixto utilizando la función `lmer` en el paquete `lme4` para R (Bates y col, 2014) para ver las diferencias entre los tratamientos.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Aporte de las nodrizas a la riqueza de la comunidad

Según los resultados de las curvas de rarefacción de especies y dado que, en los sitios quemados los intervalos de confianza se sobreponen, tanto *C. alba* como *P. boldus* no aportan riqueza a la comunidad total. Por el contrario, dado que en los sitios control (sin incendios) los intervalos de confianza no se tocan, tanto *C. alba* como *P. boldus* aportan a la riqueza de la comunidad de forma significativa ya que como se observan los intervalos no se tocan ni se cruzan (figura 5).

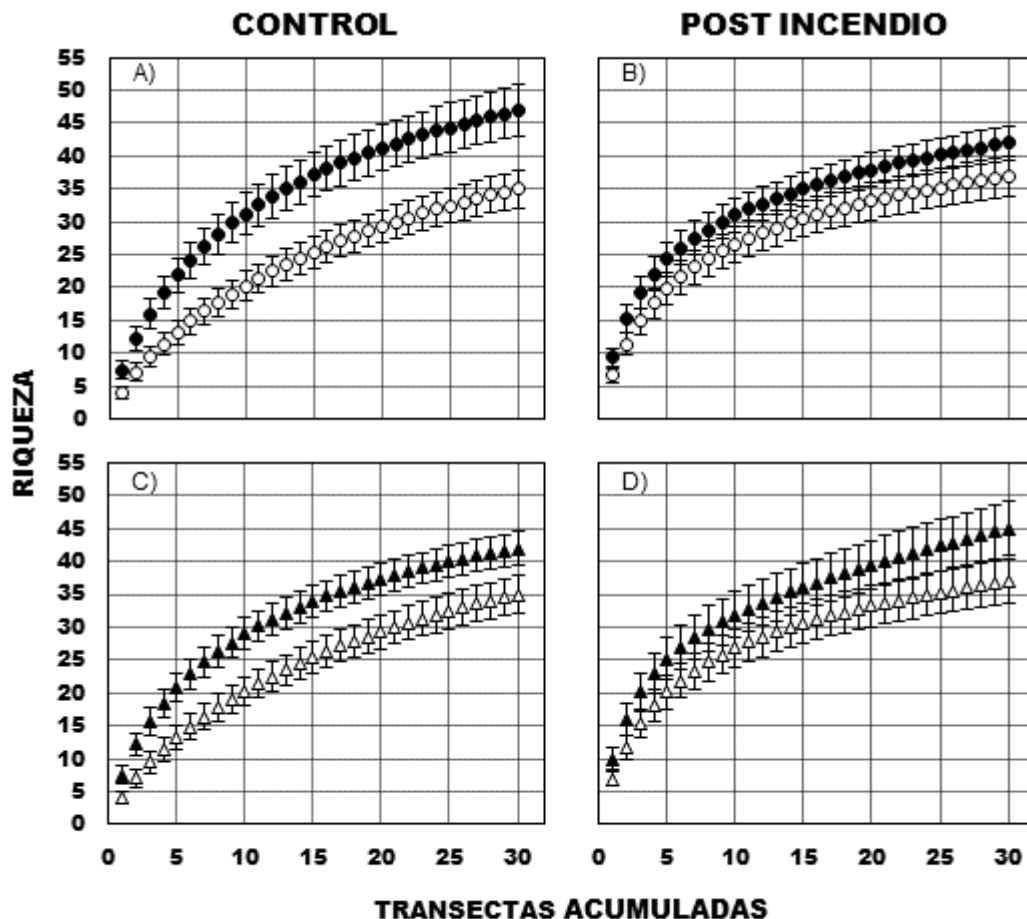


Figura 5: Curva de acumulación de especies. Se indica la riqueza de especies con relación a las transectas acumuladas. Las variables en círculo negro corresponden a la riqueza de la comunidad de *Peumus boldus* (A y B), y las variables en triángulos negros corresponden a la riqueza aportada por



*Cryptocarya alba* (C y D) los marcadores blancos en forma de círculo y triángulo corresponden a riqueza solo en sitios abiertos. Los intervalos de confianza de la rarefacción se muestran para cada dato.

En relación a la riqueza por parche (Tabla 2), bajo *P. boldus* se observaron un total de 47 especies, mientras que, bajo el mismo parche, pero en sitio post incendio el número total de especies fue de 42. Bajo *C. alba*, el número total de especies fue de 42, mientras que en condiciones post incendio fue de 45 (Tabla 2). En términos del cambio de riqueza dada por los parches bajo nodriza, *P. boldus* incrementa la riqueza en un 14% en sitios no perturbados y 6% en sitios perturbados, mientras que *C. alba* incrementa la riqueza en un 4% en sitios no perturbados y 10% en sitios perturbados con respecto a la comunidad sin las nodrizas (sitios abiertos).

Tabla 2: Número total de especies presentes en cada sitio (*Peumus boldus*, Abierto, *Cryptocarya alba*) según condición (Control, quemado)

Condición	<i>Peumus boldus</i>	Abierto	<i>Cryptocarya alba</i>
Control	47	35	42
Post incendio	42	37	45

#### 4.2 Intensidad de la interacción

Los resultados del modelo lineal mixto indican que la intensidad de la facilitación, medida como IIR, disminuye significativamente en los sitios incendiados, tanto para *P. boldus* ( $t = -3.67$ ,  $p < 0.05$ , fig. 6 izq.) como para *C. alba* ( $t = -2.88$ ,  $p < 0.05$ , Fig 6 der.). En la tabla 3 se encuentran los resultados del modelo lineal mixto para los valores de IIR y los tratamientos. En las figuras 7, 8, 9 y 10 se encuentran los resultados del IIR de cada especie recluta bajo las comunidades de *Peumus boldus* y *Cryptocarya alba* para cada tratamiento.

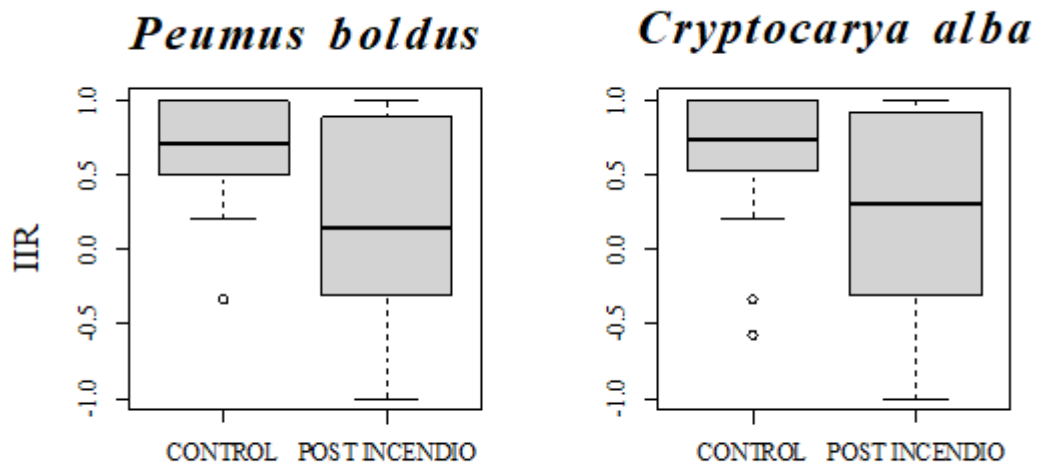


Figura 6: Boxplot del índice de interacción relativa (IIR) para las nodrizas *Peumus Boldus* y *Cryptocarya alba* según tratamiento control/post incendio.

Tabla 3: Resultados del modelo lineal mixto para los valores del IIR según los tratamientos control y post incendio.

	Estimado	Error estándar	df	Valor de t	p
<b>Intercepto</b>	0.67	0.18	1.39	3.66	0.11
<b>Tratamiento Post incendio</b>	-0.53	0.14	57	-3.67	0.000539

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE

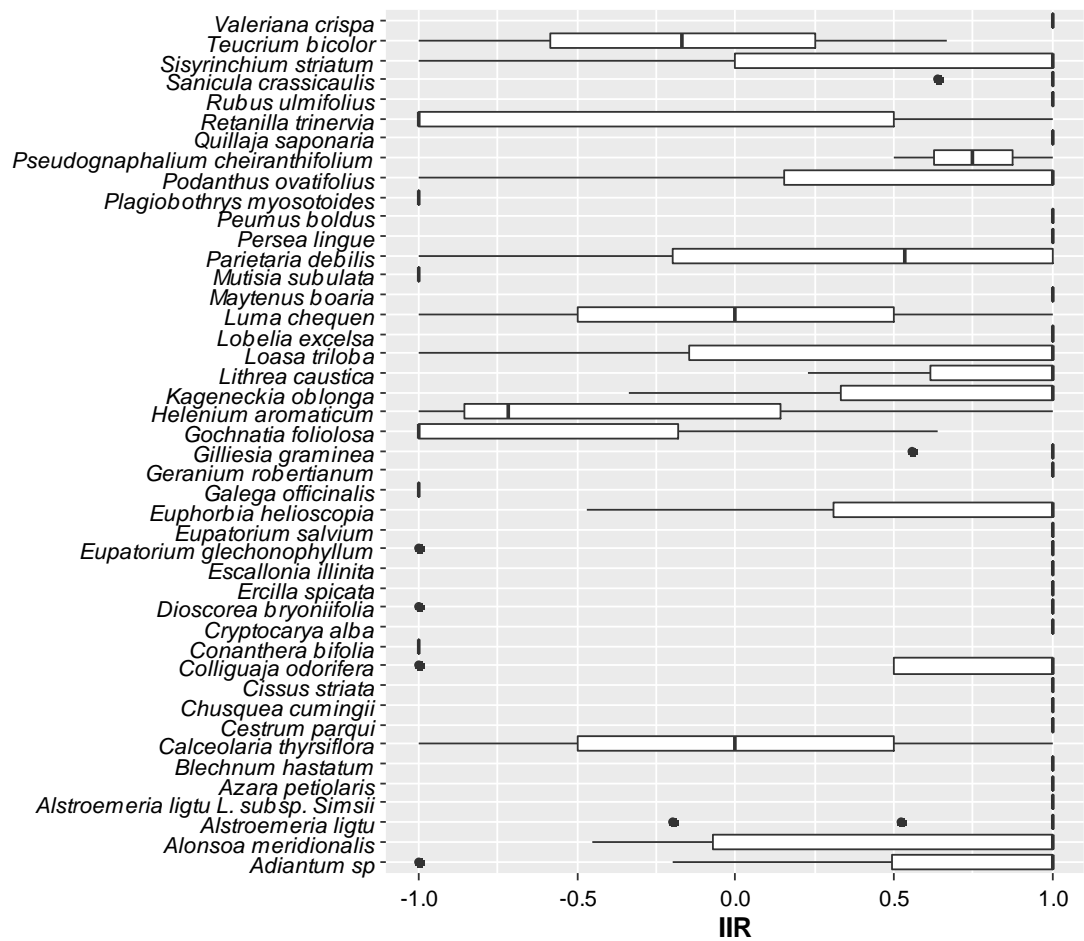


Figura 7: Boxplot del Índice de interacción relativa (IIR) para cada especie dentro de la comunidad control asociada a la nodriza *Peumus boldus*.

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE

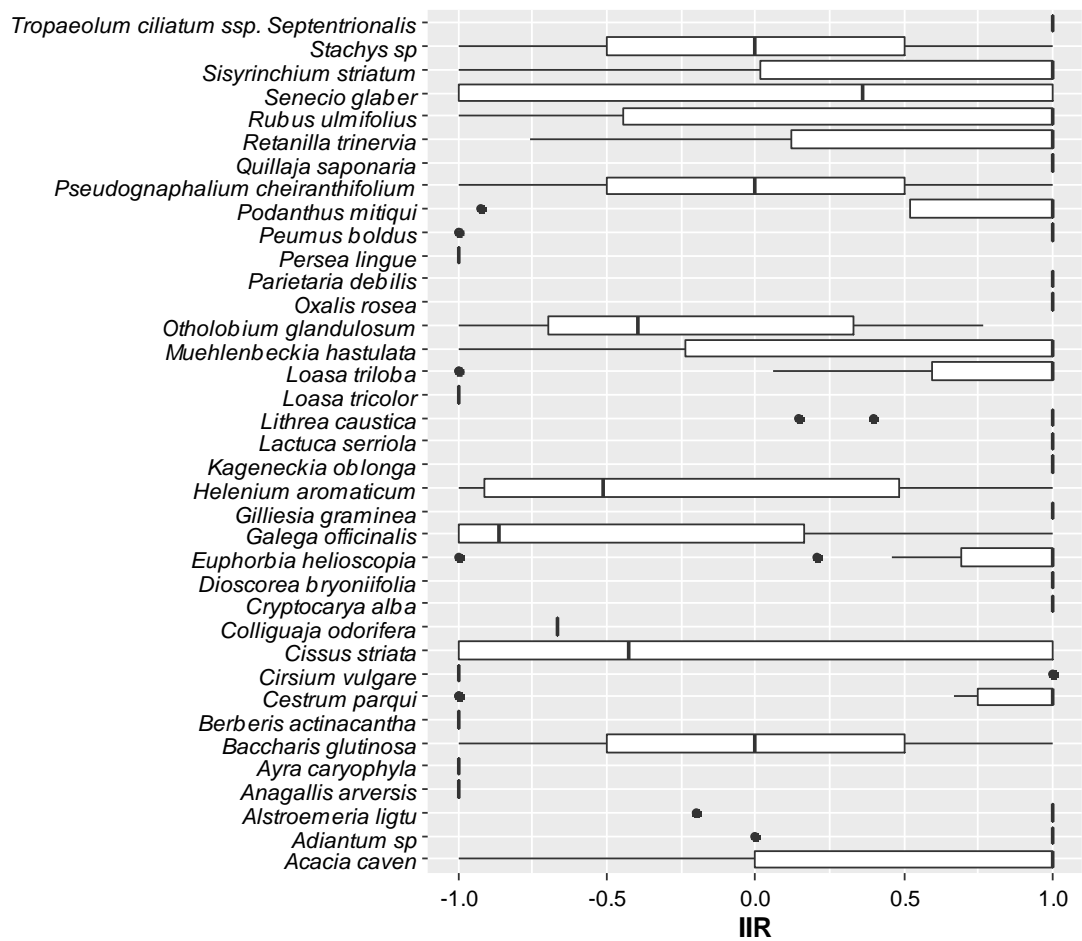


Figura 8: Boxplot del Índice de interacción relativa (IIR) para cada especie dentro de la comunidad incendiada asociada a la nodriza *Peumus boldus*.

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE

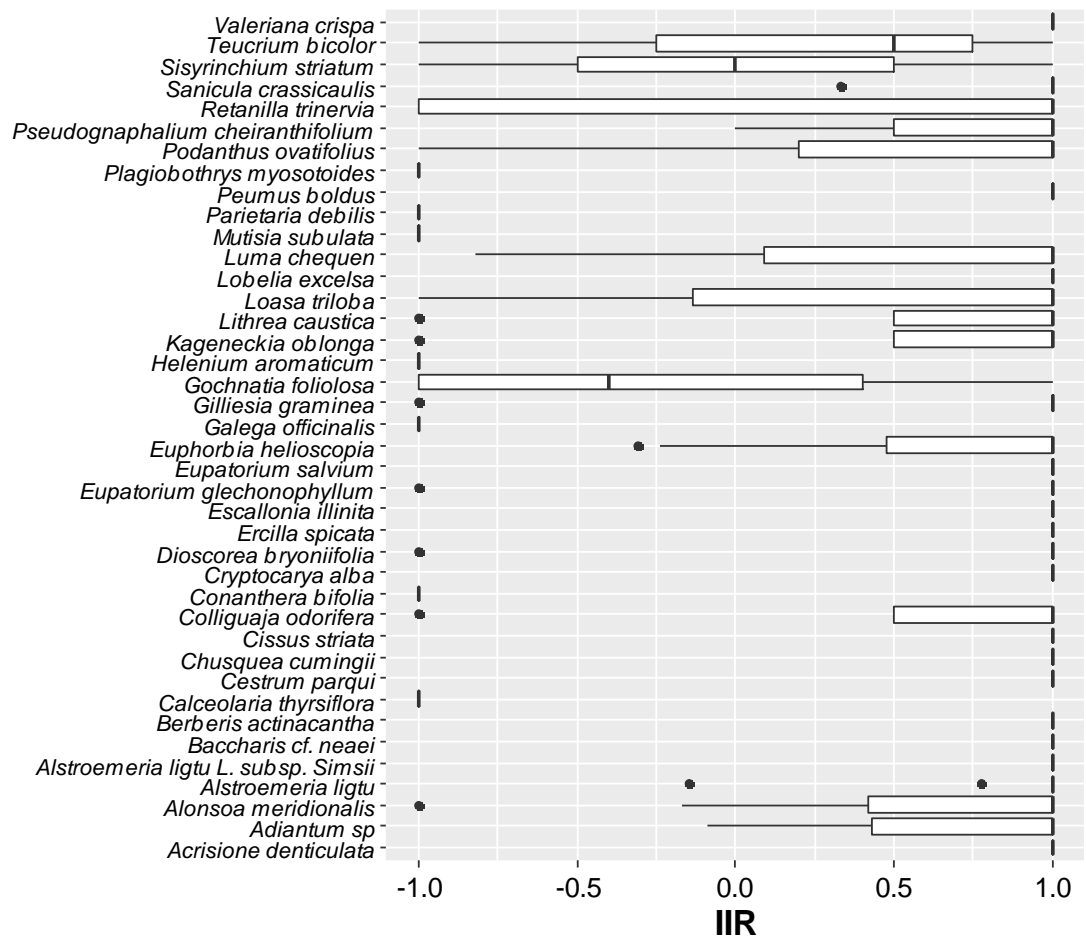


Figura 9: Boxplot del Índice de interacción relativa (IIR) para cada especie dentro de la comunidad control asociada a la nodriza *Cryptocarya alba*.

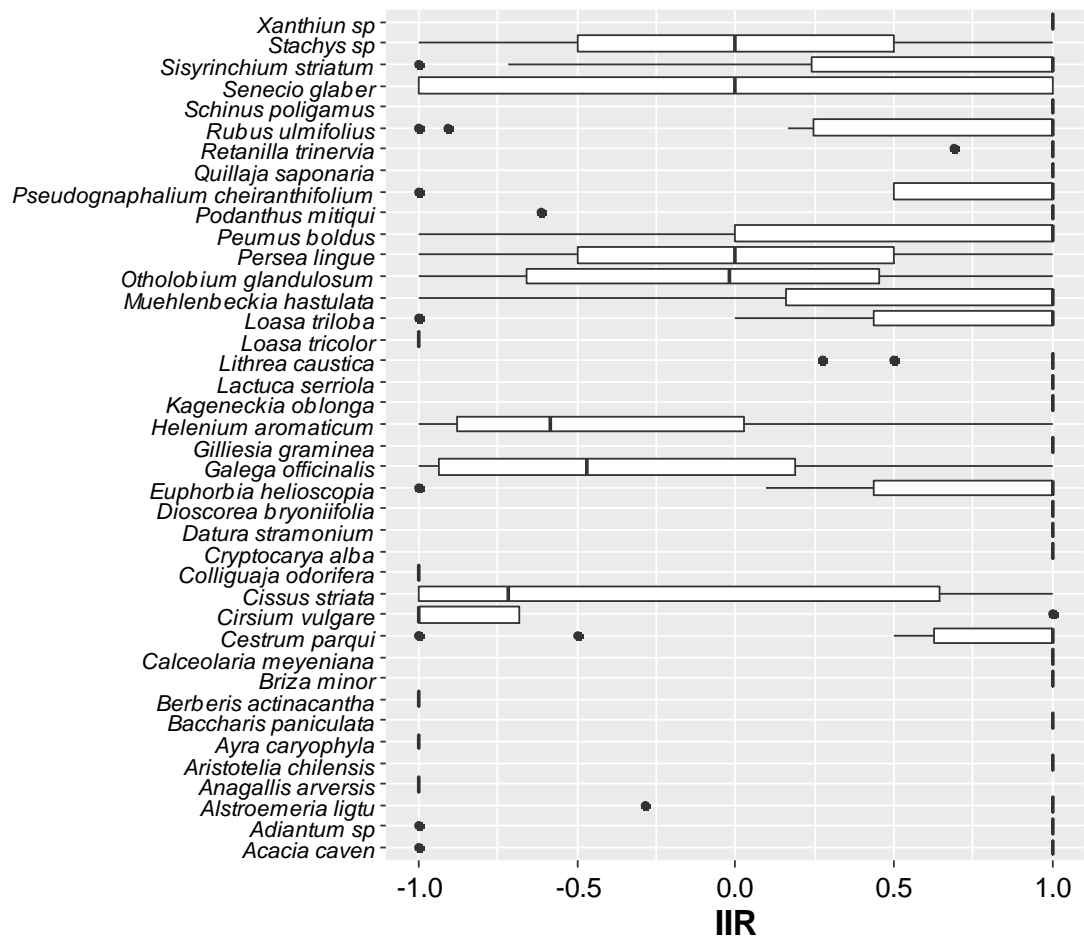


Figura 10: Boxplot del Índice de interacción relativa (IIR) para cada especie dentro de la comunidad incendiada asociada a la nodriza *Cryptocarya alba*.

### 4.3 Microclima

Los resultados del análisis de componentes principales indican que, si bien no se observa una diferenciación total entre los microclimas bajo *C. alba* y *P. boldus*, y entre éstas y los sitios abiertos, las características microclimáticas en los sitios abiertos son más acotadas que aquellas bajo dosel, e incluso hay características microclimáticas bajo dosel que no existen en sitios abiertos. Por otra parte, puede observar que para *P. boldus* las condiciones micro climáticas postincendio son más acotadas que en ambientes sin incendio (Figura 11). En la tabla 4 se pueden observar las contribuciones de los cuatro primeros componentes principales con su respectiva

varianza. Las contribuciones de cada variable respecto al PCA se encuentran de forma extendida en la figura del anexo 2 y 3.

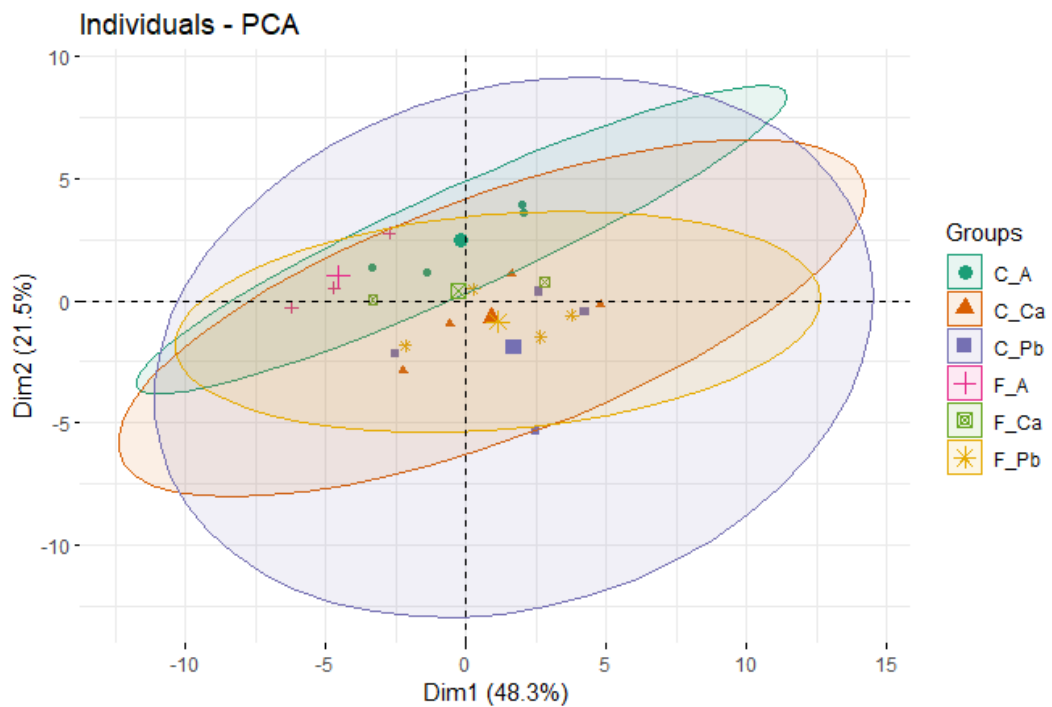


Figura 11: Análisis de componentes principales de variables microclimáticas en condiciones sin incendio en sitios abiertos (C\_A, círculos verdes), bajo la nodriza *Cryptocarya alba* (C\_Ca, triángulos rojos) y la nodriza *Peumus boldus* (C\_Pb, cuadrados morados); en condiciones postincendio en sitios abiertos (F\_A, cruz rosada), bajo la nodriza *Cryptocarya alba* (F\_Ca, cuadro verde) y bajo la nodriza *Peumus boldus* (F\_Pb, asterisco amarillo).

Tabla 4: Componentes principales, varianzas y varianzas acumuladas asociadas a la figura 11

	PC1	PC2	PC3	PC4
<b>Desviación estándar</b>	3.1078	2.0754	1.5763	1.08897
<b>Proporción de la varianza</b>	0.4829	0.2154	0.1242	0.05929
<b>Proporción acumulada</b>	0.4829	0.6983	0.8225	0.88181

## 5 DISCUSIÓN

Respondiendo a nuestras predicciones, en sitios donde han ocurrido incendios recientes no hay diferencias significativas en riqueza entre parches bajo nodrizas y abiertos, mientras que en sitios sin incendios recientes la diferencia en riqueza entre parches es significativa. Por otra parte, también según lo predicho, la intensidad de la facilitación es menor en sitios incendiados que en sitios sin incendio. No se encontraron diferencias claras entre el microclima de los parches bajo nodriza y parches abiertos. Por lo tanto, si bien las nodrizas estructuran a las comunidades de plantas estudiadas, los incendios forestales podrían homogeneizar los microhábitats bajo las plantas nodrizas y fuera de ellas.

Se ha descrito que la facilitación juega un rol importante en la estructura y la diversidad de especies dentro de las comunidades, ya que mitigan factores de mortalidad, lo cual se intensifica en ambientes estresantes (Cavieres & Badano 2009, Vega-Álvarez y col. 2019). Nuestros resultados muestran que el aporte en diversidad de especies por parte de las nodrizas es significativo, no obstante que los incendios pueden aminorar este efecto. En parte, esto podría explicarse ya que el clima de tipo Mediterráneo en Chile es el único lugar en el mundo donde este tipo climático no genera incendios naturales (Cowling y col. 1996), lo que podría generar un retardo evolutivo para las interacciones de facilitación que allí se generan. Esta hipótesis requeriría de nuevos ensayos, incorporando el componente filogenético a los estudios de facilitación e incendios en Chile central.

La diversidad de un ecosistema puede estar sustentada por sólo unas pocas especies o una pequeña cantidad de especies, (Ives & Carpenter 2007). En este estudio para los ambientes no perturbados se encontraron 14 especies creciendo exclusivamente bajo los doseles de *P. boldus* y *C. alba*, (un 29% del total de especies) mientras que en condiciones de perturbación por incendio sólo 11 especies



crecen exclusivamente bajo estos dos árboles, (un 23% de total de especies). Esto significa que, aunque la facilitación decrece bajo condiciones de incendios forestales, estas plantas nodrizas aún tienen la capacidad de sustentar más especies que las que existirían en su ausencia y sobre todo en el escenario actual en donde estos efectos sobre las interacciones de facilitación podrían verse incrementados al disminuir las lluvias invernales, fenómeno que ha ocurrido consistentemente los últimos 10 años (Garreaud y col. 2017), en particular en la zona central de Chile. Esto podría explicarse por la generación de nichos climáticos específicos. Sin bien la temperatura del suelo, humedad del suelo y la luminosidad bajo el dosel de *C. alba*, *P. boldus* y en sitios abiertos no presentan diferencias significativas, en el análisis de componentes principales es posible ver que hay condiciones micro climáticas bajo los doseles que no se encuentran en sitios abiertos. Estas condiciones podrían facilitar la construcción de nichos permitiendo la coexistencia de más especies dentro de la comunidad. Esta observación se condice con lo propuesto por Michalet y col. (2006) en donde predicen que la facilitación promueve la diversidad de especies en comunidades con severidad media alta expandiendo los nichos ecológicos de especies competitivas intolerantes al estrés. A su vez *P. boldus* tiene una mayor amplitud en las variables micro climáticas que las de *C. alba*, lo que se podría relacionar con la ocurrencia de cinco especies que crecen sólo bajo el dosel de *P. boldus* en sitios control, estas son: *Azara petiolaris*, *Blechnum hastatum*, *Geranium robertianum*, *Maytenus boaria* y *Plagiobothrys myosotoides*. En el caso de *C. alba*, el aporte de especies en los sitios control es de tres especies *Acrisione denticulata*, *Baccharis cf. Neaei* y *Plagiobothrys myosotoides*. Además, se encontraron cinco especies que crecen bajo ambos doseles, pero no en sitios abiertos, éstas son: *Cestrum parqui*, *Ercilla spicata*, *Escallonia illinita*, *Alstroemeria ligtu L. subsp. simsii* y *Valeriana crispa*. En sitios perturbados por el incendio el aporte en cuanto a riqueza dentro de la comunidad que hace *P. boldus* es de tres especies *Baccharis glutinosa*,

*Oxalis rosea* y *Tropaeolum ciliatum* ssp. *septentrionalis*. En cambio, *Cryptocarya alba* aporta con siete especies: *Aristotelia chilensis*, *Baccharis paniculata*, *Briza minor*, *Calceolaria meyeniana*, *Datura stramonium*, *Schinus poligamus* y *Xanthium* sp. Todo esto sugiere que a pesar de que a nivel comunitario los efectos de ambas especies pueden ser similares, difieren sustantivamente en la composición de especies que logran establecerse bajo su dosel tanto en ausencia como en presencia de incendios. La especificidad de las interacciones de facilitación a nivel comunitario ha sido reportada previamente en Chile central (Duarte y col. 2021), y da cuenta de la potencial existencia de diversos mecanismos en la interacción misma. Además del microclima, otros mecanismos podrían explicar la diferencia en diversidad entre sitios bajo nodriza y abiertos, como el aporte nutricional de las nodrizas, las micorrizas especie-específicas de cada especie, y las especies que podrían asociarse e interactuar en la facilitación.

En cuanto a las limitaciones del estudio, al trabajar con un experimento natural, el efecto de la herbivoría que ha sido estudiada como relevante para el matorral esclerófilo (Jaksic y col., 1979; Simonetti & Fuentes, 1982) no fue controlada pudiendo alterar los resultados si existen preferencias de consumo sobre ciertas especies afectando así los patrones de dominancia.

El presente estudio, pretende ser un aporte a los estudios de facilitación y el efecto que los incendios tienen sobre dicha interacción. Sugerimos realizar estudios más focalizados hacia la comprensión de los mecanismos que estarían explicando la facilitación y su respuesta frente a incendios. Por ejemplo, estudiar la composición de la hojarasca del suelo, y el rol que juegan las micorrizas en los procesos de regeneración del matorral de Chile central. Complementar con esta información, será clave para orientar acciones de restauración del matorral, utilizando técnicas provenientes en la sucesión ecológica como una solución basada en la naturaleza.

## 6 CONCLUSIONES

Concluimos entonces que las dos plantas leñosas más abundantes del matorral esclerófilo generan efectos positivos sobre la riqueza de especies. Este efecto se ve disminuido significativamente en condiciones de perturbación por incendio, disminuyendo además la intensidad de la facilitación entre dichas leñosas y las plantas facilitadas. Se destaca el rol que juegan *Peumus boldus* y *Cryptocarya alba* como especies claves del ecosistema.

Los mecanismos últimos que subyacen a la facilitación son aún poco conocidos y deberían ser sujeto de investigaciones posteriores.

## 7 REFERENCIAS

- Alaniz, A. J., Galleguillos, M., & Perez-Quezada, J. F. (2016). Assessment of quality of input data used to classify ecosystems according to the IUCN Red List methodology: The case of the central Chile hotspot. *Biological Conservation*, 204, 378-385.
- Alcántara, J. M., Garrido, J. L., Montesinos-Navarro, A., Rey, P. J., Valiente-Banuet, A., & Verdú, M. (2019). Unifying facilitation and recruitment networks. *Journal of Vegetation Science*, 30(6), 1239-1249.
- Armas, C., Ordiales, R., & Pugnaire, F. I. (2004). Measuring plant interactions: a new comparative index. *Ecology*, 85(10), 2682-2686.
- Arroyo, M.T.K., R. Rozzi, J.A. Simonetti, P. Marquet & M. Salaberry (1999) Central Chile. In (R.A. Mittermeier, N. Myers, P. Robles Gil & C. Goettsch Mittermeier, eds), "Hotspots: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecorregions", pp. 161-171. CEMEX, México
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Bruno, J. F., Stachowicz, J. J., & Bertness, M. D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(3), 119-125.
- Cavieres, L. A., & Badano, E. I. (2009). Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level?. *Journal of Ecology*, 97(6), 1181-1191.
- Cavieres, L. A., Brooker, R. W., Butterfield, B. J., Cook, B. J., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., ... & Anthelme, F. (2014). Facilitative plant interactions and climate simultaneously drive alpine plant diversity. *Ecology Letters*, 17(2), 193-202.

- Callaway, R. M. (2007). Positive interactions and interdependence in plant communities. Springer Science & Business Media.
- Choler, P., Michalet, R., & Callaway, R. M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82(12), 3295-3308.
- Chu, C. J., Maestre, F. T., Xiao, S., Weiner, J., Wang, Y. S., Duan, Z. H., & Wang, G. (2008). Balance between facilitation and resource competition determines biomass–density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 11(11), 1189-1197.
- Correia, C. M. B., Dias, A. T. C., & Scarano, F. R. (2010). Plant-plant associations and population structure of four woody plant species in a patchy coastal vegetation of Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Botany*, 33(4), 607-613.
- Cowling, R. M., Rundel, P. W., Lamont, B. B., Arroyo, M. K., & Arianoutsou, M. (1996). Plant diversity in Mediterranean-climate regions. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(9), 362-366.
- Del Pozo, A. H., Fuentes, E. R., Hajek, E. R., & Molina, J. D. (1989). Zonación microclimática por efecto de los manchones de arbustos en el matorral de Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62, 85-94.
- Duarte, M., Verdú, M., Cavieres, L. A., & Bustamante, R. O. (2021). Plant–plant facilitation increases with reduced phylogenetic relatedness along an elevation gradient. *Oikos*, 130(2), 248-259.
- Franco, A. C., & Nobel, P. S. (1989). Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology*, 870-886.
- Fuentes, E. R. (1990). Landscape change in Mediterranean-type habitats of Chile: patterns and processes. In *Changing landscapes: an ecological perspective* (pp. 165-190). Springer, New York, NY.

ESCUELA DE PREGRADO – FACULTAD DE CIENCIAS – UNIVERSIDAD DE CHILE

- Fuentes, E. R., Segura, A. M., & Holmgren, M. (1994). Are the responses of matorral shrubs different from those in an ecosystem with a reputed fire history?. In *The role of fire in Mediterranean-type ecosystems* (pp. 16-25). Springer, New York, NY.
- Fuentes, E. R., & Simonetti, J. A. (1982). Plant patterning in the Chilean matorral: are the roles of native and exotic mammals different. *Proc Sym Dyn Man Medit Ecosys. Gen Tech Rep PSW-58 USDA For Scr, Berkeley, CA*, 227–233.
- Garreaud, R. D., Alvarez-Garreton, C., Barichivich, J., Boisier, J. P., Christie, D., Galleguillos, M., ... & Zambrano-Bigiarini, M. (2017). The 2010–2015 megadrought in central Chile: impacts on regional hydroclimate and vegetation. *Hydrology and earth system sciences*, 21(12), 6307-6327.
- Holzapfel, C., & Mahall, B. E. (1999). Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave Desert. *Ecology*, 80(5), 1747-1761.
- Ives, A. R., & Carpenter, S. R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *science*, 317(5834), 58-62.
- Jaksic, F. M., Fuentes, E. R., & Yañez, J. L. (1979). Spatial distribution of the Old World rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in central Chile. *Journal of Mammalogy*, 60(1), 207–209.
- Quinto Reporte del Estado del Medio Ambiente, Ministerio Medio Ambiente Gobierno de Chile 2019.
- Levine, J. M. (1999). Indirect facilitation: evidence and predictions from a riparian community. *Ecology*, 80(5), 1762-1769.
- Luebert, F., & Pliscoff, P. (2006). Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria.

- MacDougall, A. S., McCann, K. S., Gellner, G., & Turkington, R. (2013). Diversity loss with persistent human disturbance increases vulnerability to ecosystem collapse. *Nature*, 494(7435), 86.
- Michalet, R., Brooker, R. W., Cavieres, L. A., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Pugnaire, F. I., ... & Callaway, R. M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities?. *Ecology Letters*, 9(7), 767-773.
- 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.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853-858.
- Patrignani, A., & Ochsner, T. E. (2015). Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. *Agronomy Journal*, 107(6), 2312-2320.
- Salmeron Lopez, A., & Geada Lopez, G. (2018). Interactions among plants in a coastal dry forest in east Cuba. *Bosque*, 39(2), 347-356.
- Santiago-Garcia, R. J., Colon, S. M., Sollins, P., & Van Bloem, S. J. (2008). The role of nurse trees in mitigating fire effects on tropical dry forest restoration: a case study. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 37(7), 604-608.
- Stachowicz, J. J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities: positive interactions play a critical, but underappreciated, role in ecological communities by reducing physical or biotic stresses in existing habitats and by creating new habitats on which many species depend. *Bioscience*, 51(3), 235-246.

- Tielbörger, K., & Kadmon, R. (2000). Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology*, 81(6), 1544-1553.
- Vega-Álvarez, J., García-Rodríguez, J. A., & Cayuela, L. (2019). Facilitation beyond species richness. *Journal of Ecology*, 107(2), 722-734.



## 8 ANEXOS

### 8.1 Anexo 1: Abundancia de arbustos y árboles

Utilizando la ecuación (1) se calculó la abundancia relativa de las nodrizas con un total de 18 especies arbóreas y arbustivas. Las nodrizas más abundantes son el peumo (*Cryptocarya alba*) con un 35,5% y el boldo (*Peumus boldus*) con un 27,4%.

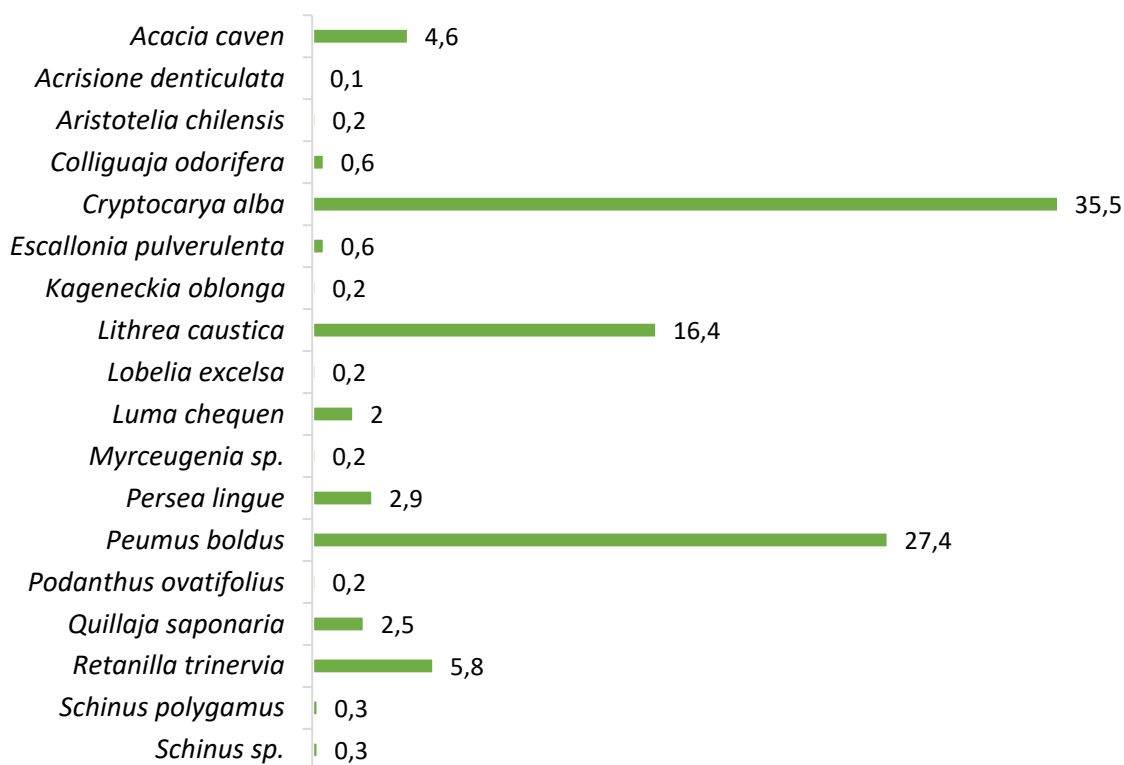


Figura I: Porcentaje de abundancia relativa de nodrizas para sitios quemados y control.

## 8.2 Anexo 2: Contribuciones de variables micro climáticas

Contribuciones de variables micro climáticas

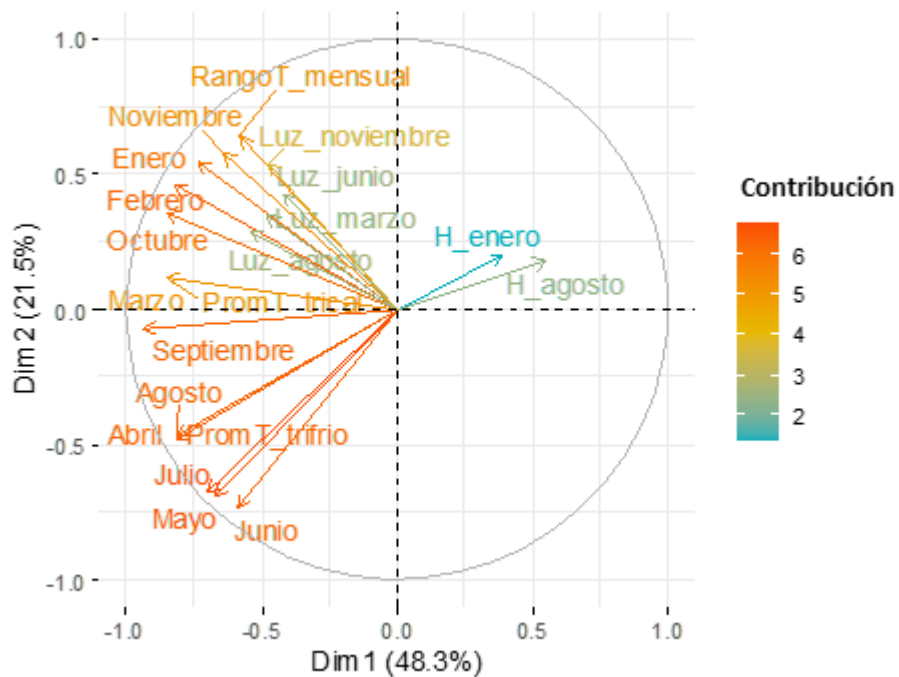


Figura II: Contribuciones de cada variable respecto al análisis PCA de la figura 7.

**8.3 Anexos 3: Valores de la desviación estándar, varianzas y varianzas acumuladas de los componentes principales**

Tabla I: Componentes principales, varianzas y varianzas acumuladas asociadas a la figura 11

	<b>Desviación estándar</b>	<b>Proporción de la varianza</b>	<b>Proporción acumulada</b>
<b>PC1</b>	3.11	0.48	0.48
<b>PC2</b>	2.08	0.22	0.70
<b>PC3</b>	1.58	0.12	0.82
<b>PC4</b>	1.09	0.06	0.88
<b>PC5</b>	0.83	0.03	0.92
<b>PC6</b>	0.69	0.02	0.94
<b>PC7</b>	0.58	0.02	0.96
<b>PC8</b>	0.58	0.02	0.97
<b>PC9</b>	0.46	0.01	0.98
<b>PC10</b>	0.35	0.01	0.99
<b>PC11</b>	0.28	0.00	0.99
<b>PC12</b>	0.25	0.00	1.00
<b>PC13</b>	0.15	0.00	1.00
<b>PC14</b>	0.11	0.00	1.00
<b>PC15</b>	0.09	0.00	1.00
<b>PC16</b>	0.07	0.00	1.00
<b>PC17</b>	0.03	0.00	1.00
<b>PC18</b>	0.02	0.00	1.00
<b>PC19</b>	0.00	0.00	1.00
<b>PC20</b>	0.00	0.00	1.00