

# Reclutamiento de especies leñosas en bosques tropicales expuestos a incendios: una revisión

K. Ocampo-Zuleta<sup>1,2,\*</sup>, S. Bravo<sup>3</sup>

(1) Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis, Subdirección Científica, Línea de Investigación en Restauración Ecológica. Cl. 63 #68-95, Bogotá, Colombia.

(2) Instituto de Ciencias Ambientales y Evolutivas, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

(3) Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero. Av. Belgrano (s) 1912. (4200) Santiago del Estero, Argentina

\* Autor de correspondencia: K. Ocampo Zuleta [[korinaocampo@zuleta@gmail.com](mailto:korinaocampo@zuleta@gmail.com)]

> Recibido el 11 de octubre de 2018 - Aceptado el 28 de diciembre de 2018

**Ocampo-Zuleta, K., Bravo, S. 2019. Reclutamiento de especies leñosas en bosques tropicales expuestos a incendios: una revisión. *Ecosistemas* 28(1):106-117. Doi.: 10.7818/ECOS.1642**

Los incendios forestales han sido percibidos durante las primeras décadas del siglo pasado como un evento de consecuencias siempre negativas para el ambiente. Esta percepción ha variado desde entonces, con el avance de estudios de ecología de fuego en diferentes ecosistemas del planeta y la consideración de los diversos parámetros que definen el régimen de fuego (frecuencia, intensidad, severidad, estacionalidad y extensión). El fuego es una perturbación ecológica clave para la dinámica natural de ecosistemas propensos al fuego (*fire-prone ecosystems*), donde las especies poseen adaptaciones y/o estrategias para resistir, tolerar y/o persistir a su régimen de fuego natural. La persistencia a nivel poblacional que depende de la capacidad de establecer nuevos individuos a partir de bancos de semillas (reclutamiento). El objetivo de esta revisión fue analizar los antecedentes en relación al reclutamiento de especies leñosas de bosques tropicales, en cuanto a los cambios ambientales en el ambiente postfuego y rasgos seminales que podrían influir en la germinación y el establecimiento de plántulas en el ambiente postfuego. La eficiencia en el reclutamiento varía según la intensidad del fuego, la tolerancia de las semillas al shock térmico y la aptitud para germinar y establecer plántulas en el ambiente postfuego. Factores como la producción y dispersión de semillas, y la predación son claves para el éxito del reclutamiento en estos ambientes. Esta revisión logrará ayudar con la planificación y el monitoreo de tareas de restauración ecológica en áreas en bosques tropicales afectados por fuegos de distinto origen.

**Palabras clave:** ecología del fuego; estrategias ecológicas; rasgos funcionales; restauración ecológica postfuego

**Ocampo-Zuleta, K., Bravo, S. 2019. Recruitment of woody species in tropical forests exposed to wildlandfires: an overview. *Ecosistemas* 28(1):106-117. Doi.: 10.7818/ECOS.1642**

The wildfires have been perceived during the first decades of the last century as an event with negative consequences for the environment. This perception has changed since then, with the advance of studies of fire ecology in different ecosystems of the planet and the consideration of the various parameters that define the fire regime (frequency, intensity, severity, seasonality and extension). Fire is a key ecological disturbance to the natural dynamics of fire-prone ecosystems, where species have adaptations and/or strategies to resist, tolerate and/or persist in their natural fire regime. Persistence at a population level that depends on the ability to establish new individuals from seed banks (recruitment). The objective of this review was to analyze the antecedents in relation to the recruitment of woody species from tropical forests, in terms of environmental changes in the postfire environment and seminal traits that could influence the germination and establishment of seedlings in the postfire environment. The efficiency in the recruitment varies according to the intensity of the fire, the tolerance of the seeds to the thermal shock and the aptitude to germinate and establish seedlings in the postfire environment. Factors such as seed production and dispersion, and predation are key to the success of recruitment in these environments. This review will help with the planning and monitoring of ecological restoration tasks in areas of tropical forests affected by fires of different origins.

**Key words:** fire ecology; ecological strategies; functional traits; postfire ecological restoration

## Introducción

La conservación de ecosistemas naturales es una creciente preocupación a escala global debido a cambios acelerados en el uso de la tierra, relacionados al aumento de población mundial, y al cambio climático que se observa en distintas regiones del planeta. Entre las señales de cambio climático, numerosas organizaciones mundiales han alertado sobre el aumento en la recurrencia y severidad de incendios, relacionados a intensificación de sequías, a la caída de rayos y a una creciente población en áreas de interfaz urbano rural ([Romero-Ruiz et al. 2009](#); [Alencar et al. 2015](#)).

El fuego es una perturbación natural que genera cambios en la distribución de los principales biomas del mundo y en la estructura de la vegetación ([Bond et al. 2005](#); [Hardesty et al. 2005](#)). Como evento ecológico, interviene en el ciclo de nutrientes, en el mantenimiento de hábitats para la conservación de la biodiversidad y en la renovación de comunidades que se encuentran senescentes o en un estado degradado de baja productividad ([White 1979](#); [Attiwill 1994](#); [Krebs et al. 2010](#); [Pérez-Cabello et al. 2011](#); [Bodí et al. 2012](#)).

El abordaje del estudio del fuego como perturbación ecológica, ha sido una de las más prolíficas líneas de investigación en las últimas décadas y las mismas abarcan distintos parámetros del régimen

de fuego: frecuencia, intensidad, severidad, estación de ocurrencia y extensión de las quemadas (Brown et al. 2004; Chen 2006; Krebs et al. 2010; Parra-Lara y Bernal-Toro 2010; Kunst 2011; Pausas 2012; Lawes et al. 2016; Bond y Keane 2016). El estudio de los regímenes de fuego naturales e históricos, en comunidades dependientes y/o tolerantes al fuego, ha permitido identificar cambios temporales, espaciales en su frecuencia y severidad, su efecto en la biodiversidad, en las emisiones de carbono por pérdida de biomasa (Cavero y Edezza 1999) y en las modificaciones del ambiente físico con posterioridad a su ocurrencia (Mataix-Solera y Guerrero 2007, Rosero-Cuesta y Osorio-Giraldo 2013).

La alteración de los regímenes de fuego puede provocar cambios relevantes en la biodiversidad, en los servicios ecosistémicos y comprometer la capacidad de resiliencia de los ecosistemas (Parra-Lara y Bernal-Toro 2010; Palmer et al. 2018). Son 200 ecoregiones a escala global identificadas como prioritarias en la conservación (Olson y Dinerstein 1998; Hardesty et al. 2005); de ellas el 53 % son dependientes del fuego (Hardesty et al. 2005; Shlisky et al. 2007). En los ecosistemas propensos al fuego (*fire-prone ecosystems*), éste actúa como un agente selectivo que determina la presencia de rasgos que le otorgan a las plantas resistencia al shock térmico (Gómez-González et al. 2017), y suelen estar presentes especies que dependen de él para completar sus ciclos de vida y otras que toleran el fuego sin ser reproductivamente dependientes (Turner 2010; Kunst 2011; Bond y Keane 2016). Un componente importante de la resiliencia de ecosistemas propensos al fuego es la capacidad de establecer nuevos individuos a partir de semillas, lo cual es un aspecto clave en especies leñosas en las cuales la edad de madurez reproductiva suele ser mayor. Por ello, en los bosques el proceso de reclutamiento postfuego es de largo plazo (Keeley y Fotheringham 2000; Caí et al. 2013) aunque puede ocurrir la recuperación de la biomasa a través de rebrotes.

El objetivo de esta revisión fue analizar los antecedentes en relación al reclutamiento de especies leñosas de bosques tropicales, en cuanto a los cambios ambientales en el ambiente postfuego y rasgos seminales que podrían influir en la germinación y el establecimiento de plántulas en el ambiente postfuego. Esta revisión se centrará en las restricciones abióticas, en la disponibilidad de nutrientes y micrositios que podrían limitar el reclutamiento post-fuego, además de establecer cómo los caracteres seminales y los rasgos funcionales de especies podrían afectar, aspectos en donde las tareas de restauración ecológica se tornan muchas veces imprescindibles para estimular la resiliencia de los ecosistemas degradados.

## El reclutamiento en bosques tropicales

Los bosques tropicales albergan al menos dos tercios de la biodiversidad terrestre (Gardner et al. 2009). Se encuentran en grandes áreas de América Central y del Sur, África, India, Sudeste de Asia y Australia (Gerhardt y Hytteborn 1992; Khruana y Singh 2001; Gardner et al. 2009). Actualmente, estos bosques se ven afectados por incendios forestales que generan una pérdida rápida de biodiversidad, por lo que su tasa de regeneración es menor comparada con la frecuencia de estos eventos (Schwartzman et al. 2000). Es por esto que es importante conocer cómo es la dinámica de regeneración de estos bosques ante agentes como el fuego.

El reclutamiento es un mecanismo que evidencia la capacidad de recuperación de un bosque a diferentes perturbaciones, manteniendo la estabilidad ecológica a través de la fecundidad y el crecimiento de nuevos individuos de las especies que componen el ecosistema, permitiendo la regeneración natural por vía sexual. Esta estrategia permite el mantenimiento de la variabilidad genética de las poblaciones y la composición especies, particularmente en especies sin adaptaciones para resistir al fuego (Astrup et al. 2008; Lloret 2012; Acker et al. 2015). La capacidad de rebrote, común en muchas especies de angiospermas, les permite mantener poblaciones después de los incendios a pesar de tener un reclutamiento escaso en los primeros años posteriores al evento, y restablecer la

biomasa consumida. Sin embargo, limita la variabilidad de las poblaciones y la colonización de nuevas áreas, sobre todo en comunidades de especies reclutadoras o germinadoras poco eficientes, con bancos de semillas escasos, inhibición de la germinación y/o disminución de la supervivencia de las plántulas en el ambiente postfuego (Rodrigo et al. 2004; Blackhall et al. 2015; Lucas-Borja et al. 2016).

Las plantas pueden clasificarse por sus rasgos funcionales y las estrategias que emplean para restablecerse postfuego pueden ser: rebrotadoras (R+S-), reclutadoras (S+R-), facultativas (R+S+) o no presentar estrategias para sobrevivir al evento (R-S-) (Pausas et al. 2004a; Pausas 2012). Cada estrategia y sus variaciones están asociadas a particularidades en el uso de los recursos y su posible permanencia frente a diferentes tipos de estrés ambiental (Martín-López et al. 2007; de la Riva et al. 2014). La eficiencia del reclutamiento de las especies luego de una perturbación requiere una serie de características funcionales, tales como la capacidad de germinar y establecer plántulas en un ambiente usualmente modificado en cuanto a sus perfiles térmicos, lumínicos, de nutrientes y de competencia (Knox y Clarke 2006). La máxima adaptación de una especie al fuego queda de manifiesto cuando las fases reproductivas dependen de su ocurrencia, induciendo la floración, la liberación de semillas, de conos serótipos o la germinación de las semillas por efecto del shock térmico (Araújo et al. 2013; Burger y Bond 2015; Lawes et al. 2016; Bond y Keane 2016).

Los antecedentes consideran especies reclutadoras eficientes a aquellas que presentan elevada inflamabilidad, altas tasas de producción de semillas, germinación y crecimiento de las plántulas en presencia del régimen de fuego natural (Bond y Midgley 2003; Pausas 2012; Burger y Bond 2015). Las especies reclutadoras acumulan simientes en bancos de semillas del suelo o en bancos aéreos, los cuales resisten al shock térmico, el cual puede romper la dormición o estimular la germinación a través de la eliminación de inhibidores termolábiles o el depósito de productos químicos resultantes de la combustión (Pausas 2012). Otra característica de las especies reclutadoras es la mayor asignación de recursos al crecimiento de las raíces de sus plántulas, mayores tasas de crecimiento y menores edades de madurez reproductiva (Lavorel y Garnier 2002; Bond y Midgley 2003).

La limitación en el reclutamiento puede involucrar aspectos vinculados con la fecundidad, las fuentes semilleras, elevadas tasas de deterioro de las semillas (pérdida de viabilidad, degradación ambiental), barreras o inhibidores de la germinación (dormición y alelopatías), y fragilidad de las plántulas, frente a condiciones climáticas y sinergismo entre disturbios (Turner et al. 1998; Tilman 2004; Ursa y Sibold 2016). Las primeras hipótesis sobre las restricciones al reclutamiento contemplaban el bajo suministro de semillas, un número reducido de árboles semilleros o baja capacidad de dispersión de semillas como posibles causas. Más tarde, se plantearon hipótesis sobre la variación en la distribución y calidad de los micrositios como causa del fracaso de recolonización en bosques luego de eventos de disturbios como el fuego (Eriksson y Ehrlén 1992; Clark et al. 1998).

Las hipótesis actuales analizan la problemática del reclutamiento de especies en el contexto de cambio climático, la alteración en el patrón y sinergismo entre disturbios los cuales afectarían los legados biológicos (disponibilidad de semillas en bancos) y físicos (micrositios apropiados, luz, temperaturas, disponibilidad de agua entre otros) que son determinantes (Sarris y Koutsias 2014; Johnstone y Chapin 2006). Este último enfoque plantea que los disturbios pueden conducir a cambios permanentes en un ecosistema incrementando su vulnerabilidad a la degradación y la posibilidad de pérdida de ecosistemas muy degradados (Keeley y Zedler 1978; Schaffhauser et al. 2012; Seidl et al. 2016).

La perturbación generada en la vegetación luego de incendios forestales severos puede incluir cambios en las estructuras poblacionales, interrupción de los procesos reproductivos, disminución de la variabilidad genética, incremento de la susceptibilidad a pla-

gas y enfermedades, hasta la pérdida de algunas interacciones biológicas y ecológicas (Parra-Lara y Bernal-Toro 2010). La alteración en el curso normal de los procesos reproductivos es quizás una de las mayores preocupaciones cuando el fuego ingresa al bosque, ya que se trata de especies perennes, con ciclos de vida más largos que las especies herbáceas, con procesos de madurez reproductiva que suelen tardar varios años (Holmes y Newton 2004). El desafío de la conservación de bosques propensos al fuego es la capacidad de sostener las poblaciones de las especies que las componen, frente a la recurrencia del fuego típica dentro de su régimen natural (Turner et al. 2003; Cai et al. 2013).

La topografía y el clima local son factores determinantes de la intensidad del fuego (Shakesby y Doerr 2006), y éstos a su vez pueden influir en el reclutamiento a través de la pérdida de biomasa y los efectos sobre el suelo. La intensidad y severidad del fuego podrían considerarse como indicadores de la capacidad para reclutar, si se dispone de información sobre la tolerancia al shock térmico y a los cambios ambientales postfuego (Ryan 2002; Keeley et al. 2005; Johnstone y Chapin 2006; Keeley 2009). Esta tolerancia varía ampliamente entre especies y dentro de una misma especie, frente a diferentes intensidades de fuego (Neary et al. 1999; Moody y Martin 2001; Vesk y Westoby 2004; Pérez-Cabello et al. 2006). Por ejemplo, los regímenes de fuego de severidad mixta (superficie, antorcha y corona) dan como resultado un reclutamiento heterogéneo, puesto que están supeditados a la disponibilidad y tolerancia de las semillas, las trayectorias de sucesión, factores del paisaje y legados de vegetación previos al incendio (Pausas et al. 2004b; Johnstone et al. 2010; Cai et al. 2013). Esto justifica la necesidad de conocimiento sobre los aspectos claves para el reclutamiento de las especies y de las estrategias más eficientes para la restauración activa de ecosistemas degradados.

## Cambios abióticos en el ambiente postfuego y sus efectos en el reclutamiento

Tanto los cambios bióticos como abióticos que ocurren en áreas quemadas guardan estrecha relación con la intensidad del fuego y el grado de adaptación de las especies. Esta relación define la severidad del fuego, es decir, los efectos directos e indirectos sobre los seres vivos (Keeley 2009). En comunidades con especies profundamente adaptadas al fuego, los cambios suelen ser menores en eventos de baja intensidad o en quemadas prescritas, mientras en comunidades sensibles al fuego, aún aquellos de baja intensidad pueden resultar letales. Los efectos indirectos del fuego suelen manifestarse a medio y largo plazo, e incluyen la alteración en disponibilidad de nutrientes, compactación del suelo, mayor riesgo de desecación, competencia con especies invasoras, reducción de la lluvia de semillas y aumento de la herbivoría, entre otros. Todos ellos de manera aislada o sinérgica pueden representar dificultades para el reclutamiento en estas áreas quemadas (Benitez-Malvido et al. 2005). A continuación, se abordarán brevemente los cambios en el medio físico que podrían afectar directamente la germinación en áreas recientemente quemadas:

### Térmico

Los bosques afectados por incendios forestales se vuelven más calurosos, secos y luminosos debido a la eliminación de gran parte de la estructura aérea de las plantas. Los suelos oscurecidos por las cenizas aumentan la absorción de radiación y las temperaturas superficiales en horas del día (Bradstock y Auld 1995), acentúan la amplitud térmica diaria (Liyanaage et al. 2016) y la evaporación de agua del suelo (Montorio et al. 2014). De acuerdo al volumen de biomasa removida por el fuego, lo que constituye en sí mismo un indicador de severidad, podrían verse afectadas las tasas de evapotranspiración y por ende el ciclo del agua dentro del ecosistema (Keller et al. 2006). Estas condiciones pueden inhibir o disminuir la germinación de las semillas por intolerancia a la desecación, limitar la imbibición, la germinación y el crecimiento de las plántulas (Cóbar-Carranza et al. 2016).

Más allá de los cambios en el entorno físico, la tolerancia particular de las especies al shock térmico durante el fuego determinará la disponibilidad de propágulos para reclutar. La tolerancia a las altas temperaturas combinada al efecto de otras variables ambientales (luz, disponibilidad de agua y nutrientes, distribución de semillas en el perfil del suelo, entre otros) determinarán la germinación, el crecimiento y establecimiento exitoso de plántulas (Auld y O'Connell 1991; Neary et al. 1999; Franzese y Ghermandi 2012).

En especies leñosas nativas de ecosistemas semiáridos se ha determinado la estrecha relación del establecimiento de plántulas con la temperatura (Funes et al. 2009), con lo cual podría suponerse que los incrementos en las temperaturas típicas del ambiente postfuego podrían estimular la germinación como un choque térmico. Las semillas de muchas especies leñosas han evolucionado para resistir las temperaturas de los incendios, adquiriendo mecanismos para aumentar su germinación y reclutamiento después del incendio (Gómez-González et al. 2017).

### Lumínico

El incremento en la radiación, debido a eliminación de biomasa por el fuego, suele estimular el crecimiento y la supervivencia de plántulas de muchas especies forestales, sobre todo aquellas consideradas pioneras (Nicotra et al. 1999; Montgomery y Chazdon 2002; Turner et al. 2003; Granados y López 2008; Araújo et al. 2013). La calidad de la luz controla la germinación mediante la conversión del fitocromo (Smith 1982; Roy y Sonie 1992) y puede cambiar el espectro de luz que llega al banco de semillas del suelo (Roy y Sonie 1992). Las especies reclutadoras parecen establecer exitosamente plántulas en el ambiente postfuego, con superficies de suelo expuestas a mayor radiación. Sus plántulas presentan características como tasas de crecimiento elevadas, baja masa foliar, elevada concentración de nitrógeno en las hojas, tallo con leño de baja densidad (Falster y Westoby 2005) y suelen formar bancos de plántulas (Vivian y Cary 2012). La respuesta al cambio en la radiación en áreas quemadas no puede ser generalizada ya que es dependiente de su flora, de la tasa a la cual se recupera la cobertura arbórea (Hoffman et al. 2012) y del rol de la luz en la germinación de las especies (fotoblastismo) (Dalling et al. 1997).

En especies del Cerrado brasileño se ha determinado que el reclutamiento postfuego es prácticamente independiente de la luz (Christensen y Müller 1975; Baskin et al. 1998; Silveira y Fernandes 2006). En bosques chaqueños semiáridos, cinco especies de *Acacia* coexisten con una elevada tolerancia para germinar bajo diferentes condiciones de luz y disponibilidad de agua (Venier et al. 2013) lo que sugiere su carácter de pioneras. En bosques secos tropicales de Nicaragua los incendios pueden aumentar el reclutamiento, puesto que el fuego crea un espacio adecuado para la germinación en términos de luz, para especies como *Swietenia humilis* y *Guaiaecum sanctum* (Otterstrom et al. 2006).

### Hídrico

Los incendios forestales de alta severidad pueden desencadenar cambios en el ciclo hidrológico del área quemada, como el aumento en las tasas de escorrentía (DeBano 2000; Robichaud et al. 2000; Moody y Martin 2001; Prats et al. 2012), a causa de la pérdida de cobertura superficial y la reducción en la infiltración por la hidrofobicidad típica de las cenizas (Prosser y Williams 1998; Inbar et al. 1998; Benavides-Solorio y MacDonald 2001). Variables de peso en el ciclo hidrológico como la capacidad de transportación, la retención del agua, la estructura y la erodabilidad del suelo suelen verse alterados después de un evento de fuego, dependiendo del grado de remoción y/o consumo de biomasa (Neary et al. 1999; Shakesby y Doerr 2006; Pérez-Cabello et al. 2011, Tálamo et al. 2016). En áreas con pendiente, el exceso de escorrentía puede ser una causa importante de pérdida de semillas lo que puede afectar el reclutamiento (Quintanilla 2000).

La resistencia de la capa hidrofóbica aumenta con la intensidad del fuego, debido al calentamiento de las diferentes fracciones de partículas del suelo (arena, limo y arcillas) y al consumo de la materia orgánica (DeBano 2000; Keeley 2009; Prats et al. 2012). En fuegos subterráneos, considerados casi siempre como muy severos, la combustión de la materia orgánica del suelo reduce la estabilidad de los agregados y aumenta de manera significativa la hidrofobicidad (Shakesby y Doerr 2006; Varela et al. 2010).

## Edáficos

La descomposición de la materia orgánica ocurre en fuegos severos a causa de la oxidación del hierro (Keeley 2009), se producen cambios en los minerales arcillosos y por ende sobre las propiedades físicas y químicas (Neary et al. 1999; Bodí et al. 2012; Giorgis et al. 2013). Luego de este tipo de incendios, los suelos pueden mostrar una caída en la fertilidad durante un período variable de tiempo, perjudicando la actividad microbiana y aumentando el pH (Abril et al. 2005; Chen 2006; Bond y Keane 2016).

Los fuegos superficiales y los prescritos suelen ser de baja intensidad, por lo que los cambios en el suelo son transitorios (Mataix-Solera et al. 2011) y generalmente afectan los primeros 2.5 cm del suelo (González et al. 2001). Estos fuegos pueden aumentar el contenido de nitrógeno, materia orgánica y la diversidad microbiana, pero disminuyen el pH y los carbonatos después de la combustión (Certini 2005; Mataix-Solera et al. 2009; Vega et al. 2013), lo que podría incrementar la fertilidad del suelo (Lucas-Borja et al. 2016). No obstante, el fuego prescrito disminuye la capa orgánica del suelo en bosques de *Pinus*, reduciendo la disponibilidad de agua para las plántulas y afectando el reclutamiento (Lucas-Borja et al. 2012). De lo antes expresado, surge que los efectos sobre el suelo son dependientes de la intensidad y frecuencia de los fuegos y de los niveles de nutrientes y materia orgánica previos al disturbio.

La erosión y pérdida de suelo postfuego dependen además del régimen de precipitación del área quemada y el relieve (Moody y Martin 2001; Pausas et al. 2008). La erosión es más pronunciada a corto tiempo desde el evento y en áreas con pendiente (Tálamó et al. 2016) y la recuperación de la estabilidad del suelo depende de la tasa de recubrimiento de la vegetación a expensas del rebrote de ejemplares vivos de las diferentes especies, y del reclutamiento de nuevos individuos (Lloret 2004).

Los fuegos subterráneos suelen considerarse severos dado que queman la capa de humus lo cual provoca efectos negativos sobre el suelo y la muerte de árboles de gran porte (Bauer et al. 2010). La mortalidad en estos casos se debe a una combinación de daños a la estructura de las plantas y a la esterilización del suelo ya que altera las poblaciones microbianas (Keeley y Fotheringham 2000).

## Condicionantes para el reclutamiento postfuego

### Disponibilidad de nutrientes

Durante un incendio, hay pérdida de algunos nutrientes volátiles como el nitrógeno (N) (Neary et al. 1999; Pyke et al. 2010; Bodí et al. 2012), mientras que hay incremento en el potasio (K), el fósforo (P), el calcio (Ca) y el magnesio (Mg) (Araújo et al. 2013). Los umbrales de temperatura que alcanza el suelo durante un incendio determinan los nutrientes, propiedades y/o procesos que resultan afectados (Rosero-Cuesta y Osorio-Giraldo 2013). Los elementos más sensibles son aquellos que cambian a temperaturas de 100 °C, cómo los microorganismos (bacterias, hongos y micorrizas), las raíces de las plantas y las semillas. Los de sensibilidad media incluyen a los que se afectan entre los 100 a 400 °C e incluye a sulfuros, materia orgánica y propiedades dependientes de ella como la porosidad y estabilidad de agregados. Los elementos de baja sensibilidad suelen ser cationes (calcio, magnesio, potasio) y otros minerales como el manganeso y los clays (Neary et al. 2005). La recuperación de los nutrientes del suelo, particularmente del N, puede ser pausada en algunos ecosistemas de regiones semiáridas donde las tasas de descomposición son lentas por cuestiones

climáticas. Los niveles de recuperación de biomasa y de las características climáticas influyen en la descomposición (Neary et al. 1999).

En regiones de las zonas andinas de sudamérica, las variables químicas presentan cambios significativos después de un incendio, los más drásticos se concentran en la disminución de la materia orgánica, N y carbono orgánico (CO), y cuya recuperación es lenta (Camargo-García et al. 2012; Fernández-Méndez et al. 2016).

### Disponibilidad de micrositos

Los micrositos representan espacios menos alterados por el fuego, hábitats apropiados para la germinación, para el crecimiento, la supervivencia de las plántulas y para escapar de los depredadores, cuya abundancia y características dependen de la estructura de la vegetación (Ordóñez et al. 2004). La disponibilidad de micrositos tiene un efecto tanto o más importante que la cantidad de semillas viables (Jordano et al. 2002; Münzbergová y Herben 2005). En ellos, los cambios en los niveles de radiación, temperatura, disponibilidad de agua, nutrientes y hojarasca suelen estar atemperados, influyendo positivamente en la germinación y el establecimiento de las plántulas (Molofsky y Augspurger 1992; Astrup et al. 2008). Por este motivo, la interacción entre la disponibilidad y calidad de micrositos, la cantidad de semillas, la proximidad y abundancia de árboles semilleros, se consideran determinantes para el reclutamiento (Clark et al. 1999; Turner et al. 2003; Astrup et al. 2008). El conocimiento de estos aspectos representa una información clave al valorar la recuperación potencial de la vegetación con posterioridad al fuego. El fuego puede introducir cambios en la estructura del hábitat y crear una mayor disponibilidad de micrositos, pero la habilidad de la población para crecer es un atributo dependiente de la especie (Franzese y Ghermandi 2012). La capacidad de dispersión que le permita ocupar los nuevos sitios y producir el número suficiente de semillas representan los desafíos a nivel de especie, en hábitats disturbados (Münzbergová y Herben 2005).

## Caracteres seminales determinantes del éxito del reclutamiento postfuego

El éxito del reclutamiento en áreas quemadas se evidencia con el crecimiento vigoroso de las plántulas y éste es el objetivo primordial en tareas de restauración activa en áreas degradadas. Las variables consideradas indicadoras de la calidad de plántulas en tareas de restauración son: altura y diámetro del tallo, peso de la raíz, relación raíz/tallo, nivel de nutrientes y resistencia a la sequía y a heladas (Grossnickle 2012). Sin embargo, el efecto de los cambios abióticos sobre estos atributos serán determinantes para lograr el establecimiento exitoso en áreas quemadas y restablecer la dinámica natural de las diferentes poblaciones.

### Dormición

Los rasgos como las cubiertas seminales duras y la dormición juegan un rol clave para mantener la viabilidad y para reclutar en el ambiente postfuego (Silveira y Fernández 2006). La dormición es común entre especies de ecosistemas propensos al fuego, y suelen formar bancos de semillas persistentes que mantienen su viabilidad por un número variable de años (Liyang y Ooi 2016).

El shock térmico contribuye en algunas especies a romper la dormición física impuesta por cubiertas seminales duras, sin embargo, puede no ser suficiente para desnaturalizar sustancias químicas inhibitorias de la germinación (Bell et al. 1993). Ooi et al. (2014), Moreira y Pausas (2012) consideran como facultativa la dormancia en aquellas especies con umbrales térmicos bajos para ruptura de la dormición y le otorgan el carácter de *dormancia pirogénica obligada* cuando estos umbrales corresponden a las temperaturas alcanzadas sólo durante incendios. Los casos de especies con germinación de semillas estimuladas por fuego son comunes en el sur de Australia, Sudáfrica y unos escasos ejemplos en Sudamérica (Montenegro et al. 2004).

Un incendio de intensidad moderada en zonas áridas y semiáridas puede generar una reducción en el reclutamiento por afectación del banco de semillas (Kremer et al. 2014; Wright y Fensham 2016; Lucas-Borja et al. 2016; Gómez-González et al. 2017). Sin embargo, las quemaduras prescritas en las cuales la intensidad del fuego suele ser estrechamente controlada, pueden favorecer el reclutamiento de nuevos individuos en algunas especies de *Pinus* (Certini 2005; Hiers et al. 2007; Prévosto et al. 2012; Castoldi et al. 2013; Shappell y Koontz 2015). De acuerdo a la intensidad y el tiempo de exposición, el fuego puede promover la dispersión de semillas (lo cual es típico en conos serotinos), mejorar la permeabilidad del tegumento y destruir inhibidores de la germinación presentes en el suelo, pero este abanico de potencialidades varía ampliamente entre las comunidades vegetales y entre las especies que las componen (Roy y Sonie 1992; Nuñez y Calvo 2000).

La germinación estimulada por shock térmico se ha identificado en diferentes ecosistemas propensos al fuego del mundo (Moreira et al. 2010). El humo y/o productos derivados de leños carbonizados, en forma de aerosol o solución acuosa pueden también romper la dormancia de las semillas en especies de Australia Occidental y Sudáfrica (Keeley y Fotheringham 1998; Crosti et al. 2006). A pesar de que Abella (2009) y Dixon et al. (2009), opinan que la estimulación de la germinación por humo, en ecosistemas propensos al fuego, es independiente de la estrategia de regeneración, la forma de vida, la masa de la semilla y el mecanismo de dispersión; Mojzes et al. (2015) opinan que la respuesta al humo es evolutivamente neutra y que no guarda una correlación estrecha con el fuego. Otro aspecto menos estudiado, es la presencia de sustancias inhibitorias de la germinación en el suelo, que el fuego o sustancias procedentes del carbón podrían ayudar a eliminar y promover de esta manera el reclutamiento de nuevos individuos (Espínola y Rodríguez 2010, Parra-Lara y Bernal-Toro 2010).

### Viabilidad de semillas

La viabilidad de las semillas varía dependiendo de la edad, la especie, la densidad de masa y las condiciones climáticas durante la floración y fructificación (Vega 2003). El mantenimiento de la viabilidad de las semillas en el banco del suelo o el banco aéreo es clave para el reclutamiento en áreas quemadas. La intensidad del fuego regula la respuesta de los bancos de semillas al disturbio a través de la mortalidad de los propágulos, los cambios en el ambiente físico y la liberación de recursos (luz, espacio, agua y nutrientes) (Franzese y Ghermandi 2012). En bosques de Indonesia, los incendios severos pueden dañar hasta un 85 % las semillas que permanecen en la capa superficial del suelo, mientras que para las que se encuentran en los primeros 1,5 cm del suelo, la afectación es del 60 % (Van Nieuwstadt et al. 2001; Costa et al. 2017). En quemaduras experimentales en bosques del Chaco semiárido en Argentina, con fuego de severidad media a elevada, no se observó reclutamiento a partir de semillas ubicadas en hojarasca, lo que sugiere que la capacidad de enterramiento de los propágulos en el suelo y el mantenimiento de la viabilidad más de una estación de crecimiento es esencial para poder reclutar (Bravo et al. 2018). Los bancos de semillas persistentes, de especies tolerantes al shock térmico suelen presentar una germinación escalonada posterior al evento de fuego (Gómez-González et al. 2017) cuando latencia y/o dormición se rompe por estímulos relacionados a él (Knox y Clarke 2006; Mojzes et al. 2015).

En especies con bancos de semillas aéreos, las mismas están contenidas en conos serotinos y mantienen la viabilidad más de una temporada de crecimiento. La serotinia es un rasgo reproductivo que representa una estrecha adaptación de las especies al reclutamiento de nuevos individuos en el ambiente postfuego. Entre las especies que presentan este rasgo, como *Pinus halepensis*, *P. brutia* y *P. pinaster*, las brácteas de los conos seminíferos están selladas entre sí con una resina que solo se abre y libera las semillas luego de un incendio. Este perfecto acople de la estación de quemaduras con la fenología reproductiva, es quizás el rasgo más relevante de la evolución de la vegetación con el fuego (Pausas 2012).

El grado de serotinia está ligado a diferentes aspectos del régimen de fuego, especialmente, la intensidad, el tamaño y el periodo de recurrencia de los incendios (Vega 2003). Cuando los intervalos entre incendios son más cortos que el tiempo requerido para acumular un banco de semillas aéreo, su reclutamiento puede fallar (Pausas et al. 2008).

Las especies estimuladas por fuego parecen estar filogenéticamente relacionadas a clados de Cistáceas, Fabáceas, Proteáceas, Malváceas, y algunas Ramnáceas, mientras que las especies tolerantes suelen ser más numerosas (Montenegro et al. 2004). Tanto rebrotadoras como reclutadoras necesitan de bancos de semillas persistentes existentes antes del fuego (Paula y Pausas 2008), que les otorga la capacidad de recargar sus bancos en el intervalo entre incendios y mantener la viabilidad luego del shock térmico (Ribeiro et al. 2015). Entre especies cuya fenología reproductiva coincide con la temporada de fuego, la producción de semillas viables puede verse restringida por limitaciones de la polinización y daño de flores, propias de mortalidad sincrónica o la pérdida de gran parte de la estructura aérea, de gran número de individuos como produce el fuego. Adicionalmente, la disponibilidad limitada de agua durante el periodo de maduración podría reducir la proporción de semillas viables producidas (Bell et al. 1993; Parra-Lara y Bernal-Toro 2010).

### Rasgos seminales

La variabilidad de rasgos seminales (tamaño, color, peso, y demás) entre plantas y poblaciones de una misma especie se conoce como polimorfismo o heteromorfismo (Venable 1985). Esta variación permitiría la germinación en nichos de regeneración inherentemente variables como los que caracterizan al ambiente postfuego (Liyanage et al. 2016). El color y el tamaño de las semillas son los rasgos más estudiados en relación con la germinación (Baskin et al. 1998). En especies del Cerrado de Brasil, se ha determinado que semillas más grandes tienen mayores tasas de supervivencia luego del shock térmico, aunque dependen también del rango de temperaturas y tiempo de exposición (Ribeiro et al. 2015).

La tolerancia a temperaturas elevadas como las ocurridas durante un incendio dependen del hábito de crecimiento, y si se encuentran aisladas o protegidas en el interior de frutos (Lloret 2004, Ernst et al. 2015), o si se trata de especies de bosques o áreas abiertas (Ribeiro et al. 2015). En especies del género *Lotus*, se ha comprobado un mayor porcentaje de germinación y mayores temperaturas promedios de germinación entre semillas de cubierta oscura, lo cual ha sido atribuido a una mayor permeabilidad al agua (Bhatt et al. 2016), al oxígeno (Liu et al. 2007) y a la mayor resistencia que otorgan los compuestos fenólicos responsable de esa coloración. Estos compuestos les darían una mayor resistencia a la degradación, propia de ambientes más expuestos como las áreas quemadas, aunque no se han encontrado trabajos en relación a esta temática.

### Tasa de crecimiento de plántulas

El ambiente postfuego está caracterizado por una menor disponibilidad de alimentos para predadores, con lo cual las semillas y las plántulas pueden verse expuestas a mayores riesgos (Lloret 2004). Elevadas tasas de crecimiento de plántulas y edades tempranas de madurez reproductiva son claves para lograr el establecimiento exitoso en ecosistemas propensos al fuego, ya que determinan la posibilidad de alcanzar tamaños con cierto grado de resistencia y recargar los bancos de semillas en los periodos entre incendios (Paula y Pausas 2008). En el estadio de plántula, los mecanismos morfo-anatómicos y fisiológicos de ajuste a las condiciones ambientales (mayor sequedad, irradiancia y temperaturas, entre otras), regulan la velocidad a la que se alcanza el tamaño umbral de resistencia al fuego (Hanley et al. 2001), y cómo se supera la competencia por recursos en el caso de un gran pulso germinativo postfuego (Tyler y D'Antonio 1995).

La densidad total de plántulas puede ser significativamente más alta en zonas húmedas, debido a que no se tienen restricciones en el aporte de agua o a la baja intensidad del fuego (Benwell 1998); mientras que, en bosques secos, la calidad del sitio o estrés ambiental, pueden producir una disminución en densidad de plántulas progresiva en el tiempo (Benwell 1998; Khruana y Singh 2001). Las especies reclutadoras crecen rápidamente, asignan recursos para una maduración temprana, tienden a producir mayor proporción de semillas viables posterior al fuego que las especies rebrotadoras (Bell et al. 1993) y suelen mostrar una alta supervivencia de plántulas (Gurvich et al. 2005). En comunidades dominadas por rebrotadoras, la edad de maduración secundaria (el tiempo que tardan los rebrotes en alcanzar la fase reproductiva) determinará el éxito para recargar los bancos de semillas en el período entre incendios (Hoffman y Solbrig 2003).

## Grupos funcionales de leñosas y potencial de reclutamiento

La restauración ecológica de áreas quemadas en zonas de climas tropicales plantea el desafío de delinear medidas destinadas a recuperar las estructuras dañadas de las especies rebrotadoras y a facilitar el reclutamiento de las especies sensibles, que se recuperan exclusivamente a partir del banco de semillas (Accatino et al. 2016; Lawes et al. 2016). Rebrotadoras y reclutadoras, presentan distintas tolerancias, requerimientos y adaptaciones para afrontar los cambios en la disponibilidad de recursos luego de los incendios forestales (Lloret y Vilá 2003; Lipoma et al 2017). Las especies facultativas con potencialidad de rebrotar y reclutar serán quizás las más promisorias, siendo importante en todos los casos el reclutamiento para mantener la diversidad genética de las poblaciones (Lamont y Wiens 2003; Bond y Midgley 2003; Pausas y Kealey 2014).

El rebrote a partir de órganos aéreos podría esperarse luego de fuegos de baja a media severidad (Moreira et al. 2012; Bravo et al. 2014), dependiendo del tamaño, localización y protección del banco de yemas de las especies que componen la comunidad (Cavero y Ederra 1999; Klimesová y Klimes 2008; Bravo et al. 2018). Especies con mayor tasa de crecimiento suelen presentar mayor vigor de brotación, dependiendo del nivel de reservas subterráneas y la edad de la planta (Wells 1962; Gurvich et al. 2005). La potencialidad de recuperar el tamaño mínimo de la planta necesario para florecer, fructificar y recargar los bancos de semillas depende del vigor del rebrote y de las condiciones ambientales en las estaciones de crecimiento siguientes al fuego (Bond y Midgley 2003; Lawes et al. 2016). Fuegos de elevada severidad producen la mortalidad de la estructura aérea (*top-kill*) lo que obliga a un rebrote basal, cuyo crecimiento es usualmente más lento que el de brotes epicórmicos (Bravo et al. 2018). De lo expresado se desprende que, la recuperación de una comunidad dominada por rebrotadoras requerirá de una gestión forestal preventiva que disminuya la probabilidad de incendios de alta intensidad o comportamiento extremo y mantenga la frecuencia de fuego dentro un rango aceptable para la reestructuración de la parte aérea entre incendios.

Las especies reclutadoras estrictas son más propensas a la extinción local si el fuego supera el umbral de tolerancia a shock térmico (Keeley y Zedler 1978; Bond y Keane 2016). Por lo tanto, especies con bancos de semillas persistentes, con alta densidad de propágulos en el interior del suelo o en el banco aéreo, podrían reclutar exitosamente en el ambiente postfuego. Altas tasas de crecimiento aumentan el "fitness" de estas especies, para aprovechar la liberación de recursos y evitar la elevada predación de semillas en el suelo (Paula y Pausas 2008; Pausas 2012).

La proporción de especies rebrotadoras y reclutadoras varían a lo largo de gradientes ambientales y con la frecuencia de disturbios (Bellingham y Sparrow 2000; Bond y Midgley 2003, Clarke et al. 2015). En general, a medida que la frecuencia e intensidad de disturbios aumentan, ocurre una selección cada vez mayor hacia la estrategia de rebrote sobre el reclutamiento por semilla (Lawes

et al. 2016). Una frecuencia de fuego que supere la resiliencia de las rebrotadoras puede conducir a una homogeneización de la vegetación, los árboles pueden ser eliminados de un área considerable y la dispersión se convierte en un factor limitante, sobre todo en especies con propágulos grandes (Wells 1962, Lamont et al. 1993, Dalling et al. 1998). Retana et al. (2002), Rodrigo et al. (2004) y Arnan et al. (2007), resaltan el papel relevante de las especies reclutadoras en la recuperación de la estructura y composición pre-disturbio en comunidades de leñosas. Según estos autores, una elevada proporción de especies reclutadoras promueve una más rápida recuperación de la comunidad inicial, tanto más exitosa cuanto más eficiente sea la estrategia reclutadora, la que se traduce en una gran producción de semillas, buena capacidad de dispersión y una buena germinación en el ambiente postfuego. La **Tabla 1** resume los caracteres funcionales propios de las especies reclutadoras, también llamadas, germinadoras en diferentes trabajos sobre esta temática.

Las características de los bancos de semillas representan información privilegiada al momento de encarar tareas de restauración. Aunque se espera que bosques de climas estacionales formen bancos persistentes y semillas con mecanismos de dormición, estos rasgos de la biología reproductiva no siempre se encuentran representados en las especies claves de las unidades de vegetación que se desean restaurar. La composición de especies del banco de semillas puede diferir ampliamente de la vegetación en pie, por lo tanto, la ausencia en el banco de semillas de las especies dominantes de la comunidad, plantea la necesidad de medidas de restauración activas (Salazar et al. 2011, Lipoma et al. 2017).

El tiempo entre la dispersión y la germinación suele ser un carácter muy variable entre las especies y puede representar una vía importante de pérdida de semillas por predación, la cual puede verse incrementada en el ambiente postfuego por los cambios en la disponibilidad de recursos (Salazar et al. 2018). Todas estas consideraciones, sugieren que en áreas de bosques tropicales podrían ser necesarias medidas de restauración ajustadas a la fenología de las especies, a vectores de dispersión y dinámica de bancos de semillas para recuperar la diversidad y la estructura previa al disturbio.

## Recomendaciones para el éxito de procesos de restauración postfuego

### Evaluación del ambiente postfuego

Las evaluaciones ambientales de áreas quemadas, previas a las tareas de restauración, deberían considerar de manera estricta la frecuencia de fuego natural dentro del área, la dinámica de la vegetación y el tiempo desde el último incendio (Shlisky et al. 2007). Así también, el mapeo de parches de diferente severidad podría contribuir a una mayor eficiencia en la restauración (Robichaud et al. 2009; Pérez-Cabello 2011). Es recomendable identificar variables cuantitativas relacionadas al comportamiento de fuego como la altura de carbonización, altura de cicatrices de fuego, porcentaje de perímetro de fuste afectado, de porcentaje de copa dañada, entre otros, que guíen un plan flexible de restauración según el grado de afectación (Wright y Fensham 2016). Este plan debería contemplar la respuesta potencial de la comunidad considerando el balance de especies rebrotadoras/reclutadoras, potencial de rebrote, porcentaje de la estructura aérea muerta, hábito de dispersión, distancias a parches no quemados entre otros factores (Beyers 2004). En áreas con pendientes, la estabilización del suelo para reducir la erosión; la ampliación de las estructuras de paso de agua para evitar derrumbes y podrían prevenir la pérdida de semillas por escurrimiento (Robichaud et al. 2009; Bond 2016, Tálamo et al. 2016).

La intervención humana y el sinergismo entre disturbios dentro de un área recientemente quemada pueden alterar de manera significativa el recubrimiento natural postfuego y/o las tareas de restauración (Mauri y Pons 2016). La exclusión del ganado en áreas

**Tabla 1.** Caracteres funcionales de especies reclutadoras. Tomado y modificado de Pausas (2012).**Table 1.** Functional characteristics of seeder species. Taken and modified of Pausas (2012).

Caracteres funcionales	Nivel	Fuentes de información
Persistencia	Poblacional	Hodgkinson 1998; Pausas 2012
Longevidad	Corta	Benwell 1998; Pausas 2012
Edad de maduración	Temprana	Pate et al. 1990; Pausas 2012
Tasa de crecimiento	Rápida	Pate et al. 1990; Pausas 2012
Inflamabilidad	Elevada	Pausas 2012; Burger y Bond 2015; Littell et al. 2016
Relación biomasa radical/biomasa aérea	Baja	Pate et al. 1990; Pausas 2012
Sistema radical	Superficiales y ramificadas	Pate et al. 1990; Pausas 2012
Tamaño y tipo de diáspora	Pequeño y seco	Pausas 2012; Romero Saritama y Pérez-Ruiz 2016
Vector de dispersión de las semillas	Anemocoria y zoocoria	Hardesty et al. 2006; Pausas 2012; Salazar et al. 2018
Distancia de dispersión	Corta	Hardesty et al. 2006; Pausas 2012
Longevidad banco de semilla	Mayor a 1 año	Auld et al. 2000; Keeley y Fotheringham 2000; Salazar et al. 2011; Pausas 2012
Germinación estimulada por fuego	Calor/humo	Lamont et al. 1993; Crosti et al. 2006; Pausas et al. 2004a; Pausas 2012; Gómez-González et al. 2017; Ernst et al. 2015
Momento de germinación	Primera estación de crecimiento postfuego	Benwell 1998; Auld et al. 2000; Salazar et al. 2011; Pausas 2012
Producción de semillas	Elevada	Lamont et al. 1993; Auld et al. 2000; Pausas 2012
Fecundidad	Elevada	Lamont y Wiens 2003; Pausas 2012
Tolerancia a la sombra	Baja	Astrup et al. 2008; Pausas 2012; Araújo et al. 2013
Respuesta a la sequía	Tolerancia	Dokrak et al. 2004; Pausas et al. 2004a; Pausas 2012; Sarris y Koutsias 2014; Littell et al. 2016
Eficiencia en el uso del agua	Elevada	Pausas et al. 2004a; Pausas 2012
Solapamiento entre generaciones	Baja	Green 1989; Pausas 2012

quemadas favorece a la recuperación de la capa de hojarasca sobre el suelo y preserva las plántulas del pisoteo. Así también, la evaluación de la presencia de predadores de semillas y plántulas podría ser necesario para establecer un control oportuno (Khruana y Singh 2001). El aprovechamiento forestal intensivo en áreas quemadas ha sido durante mucho tiempo considerado una medida apropiada para reducir los costos de reforestación. Sin embargo, se ha demostrado que la mortalidad de plántulas en estos escenarios es mayor que en áreas manejadas de manera más conservativa, dejando la mayor parte de la biomasa *in situ* (Leverkus et al. 2012). Esto podría atribuirse a la pérdida excesiva de agua por evaporación de suelo desnudo y/o al menor aporte de nutrientes producto de la remoción de la biomasa. Mauri y Pons (2016) consideran que la corta para extracción de madera postfuego reduce significativamente el reclutamiento de especies por semillas. Sin embargo, la carga de combustibles muertos plantea la necesidad de una gestión preventiva de la ocurrencia de más incendios. La paradoja del fuego, plantea la posibilidad de quemadas prescritas como una herramienta de restauración, ya sea para controlar o promover el restablecimiento de determinadas especies (Pyke et al. 2010).

Cualquiera sea la combinación de tratamientos postfuego, para los diversos objetivos que contemplan las tareas de restauración, como la continuidad del hábitat, conservación de biodiversidad, calidad del agua, uso recreativo, entre otros, requiere del monitoreo constante de la efectividad y los impactos ecológicos a largo plazo (Robichaud et al. 2009).

### Medidas para estabilización de los componentes físicos

Las medidas posteriores a la extinción de los incendios corresponden a la estabilización de los componentes físicos del ecosistema, como el suelo y los procesos hidrológicos (Robichaud et al. 2009). Hay hábitats críticos que incluyen prados, áreas ribereñas, afloramientos, entre otros, en los cuales la distribución de madera muerta y la conservación de los sistemas radicales de grandes árboles pueden proporcionar refugios y disminuir la exposición de fauna relacionada a estos hábitats, minimizando los impactos adversos (Napper 2006; Noss et al. 2006). En otros hábitats, las medidas más comunes suelen ser: *Mulching o enmiendas*: que proporcionan cobertura inmediata del suelo protegiéndolo de la erosión, el golpeteo de la lluvia y la pérdida de nutrientes, lo cual favorece la emergencia de plántulas (Larsen et al. 2007; Prats et al. 2012). Se recomienda proporcionar una cobertura del suelo del 60 % para que sean efectivos (Beyers 2004; Napper 2006; Robichaud et al. 2009; Prats et al. 2012). Riechers et al. (2008) y Fernández et al. (2011), encontraron que el mulch de pastos es más efectivo que el de madera, debido a su amplia disponibilidad y bajo costo aunque mencionan su desventaja con los vientos fuertes.

*Barreras de erosión*: reducen la longitud de la pendiente, ralentizan la escorrentía superficial y atrapan el sedimento. La instalación de troncos, rollos de fibra o sacos de arena mejoran la infiltración evitando la desagregación del suelo generada por las lluvias (Napper 2006; Larsen et al. 2007).

**Control de especies invasoras:** se propone la eliminación o control de especies perjudiciales o invasoras en el área quemada por medio de métodos de extracción manual, mecánicos, biológicos y químicos (Napper 2006; Noss et al 2006). Esto evita que ocupen espacios importantes para el establecimiento de las especies reclutadoras.

### Monitoreo del reclutamiento postfuego

El desafío de quienes encaran las actividades de rehabilitación y/o restauración en áreas quemadas consiste en reconocer los cambios ambientales producidos, identificar estrategias y evaluar el potencial regenerativo natural de las comunidades vegetales en el ambiente postfuego (Bradshaw 1996; Shoo y Catterall 2013). Por ello, estas acciones inician con el reconocimiento de las características del ciclo de vida de las especies y de las estrategias de regeneración (Dalling y Hubbell 2002; Brown et al. 2004). La identificación del papel de diferentes grupos funcionales de especies en la dinámica natural de la vegetación permitirá comprender y evaluar la potencialidad de medidas pasivas o activas de restauración (Keeley y Zedler 1978; Meli et al. 2017).

Durante las primeras etapas de la restauración de áreas quemadas, es probable que haya más condicionantes que oportunidades para el reclutamiento de plántulas (Pywell et al. 2002). Las especies con una mayor capacidad de colonización podrán arribar tempranamente a los micrositios con mayores posibilidades de establecimiento (Pywell et al. 2003) mientras que las especies con una distancia de dispersión de semillas limitada puede ver su reclutamiento restringido (Pausas et al. 2008; Caí et al. 2013). En este último caso, podrían ser necesarias medidas activas de restauración como enriquecimiento del banco de plántulas (Astrup et al. 2008; Espínola y Rodríguez 2010). Así también, las tareas destinadas a la incorporación de materia orgánica, que generen mejores condiciones hidrológicas y reduzcan el riesgo de erosión, contribuyen creando micrositios de mejor calidad para el reclutamiento (Camargo-García et al. 2012). El conocimiento de la dinámica poblacional para el reclutamiento permitirá aumentar las probabilidades de éxito, limitando la mortalidad de plántulas en estadíos tempranos (Jordano et al. 2002; Pérez-Cabello et al. 2011; Torres et al. 2015). La inclusión de estrategias de silvicultura que favorezcan el crecimiento, como podas y mantenimiento de árboles semilleros y la creación de micrositios para el reclutamiento, contribuirán de manera significativa con la regeneración natural (Brown et al. 2004; Nava-Sosa et al. 2010; Ocampo-Zuleta 2019).

La identificación de ecosistemas de referencia permite guiar de manera más eficiente la incorporación o reintroducción de especies nativas como estrategia de restauración ecológica (Ruiz-Jaén y Aide 2005). Esta promueve la facilitación de los procesos de sucesión vegetal, a través de técnicas similares a la regeneración natural, que se orienten a la formación de comunidades más resilientes (Jaksic y Fariña 2015).

### Conclusiones

Los incendios forestales constituyen un evento ecológico en los ecosistemas de bosques tropicales, en los que generan cambios en la diversidad, que pueden ser temporales en comunidades de especies con estrategias eficientes de regeneración postfuego. La eficiencia en el reclutamiento, como una de las estrategias esenciales para el mantenimiento de las poblaciones y su diversidad genética, varía según la intensidad del fuego, la tolerancia de las semillas al shock térmico y la aptitud para germinar y establecer plántulas en el ambiente postfuego. Factores como la producción y dispersión de semillas, y la predación son claves para el éxito del reclutamiento en estos ambientes. Las actividades de restauración ecológica en áreas quemadas implican tareas de estabilización y buffer de los cambios físicos producidos por el fuego, la evaluación de la regeneración natural y la siembra de propágulos de especies nativas deseadas, para acelerar el retorno de la vegetación en sitios donde no ésta no es posible.

Esta revisión concentra esfuerzos en la identificación de la vulnerabilidad de los bosques tropicales en términos de afectación por incendios, asimismo, presenta las estrategias que se podrían implementar para la recomposición de estos ecosistemas, que se caracterizan por su gran provisión de servicios ecosistémicos.

### Agradecimientos

Al Jardín Botánico de Bogotá José Celestino Mutis por su apoyo a través del proyecto de inversión 1121 de la Subdirección Científica.

### Referencias

- Abella, S. 2009. Smoke-cued emergence in plant species of ponderosa pine forests: contrasting greenhouse and field results. *Fire Ecology* 5:22-37.
- Abril, A., Bartfeld, P., Bucher, E. 2005. The effect of fire and overgrazing disturbances on soil carbon balance in the Dry Chaco forest. *Forest Ecology and Management* 206:399-405.
- Accatino, F., Wiegand, K., Ward, D., De Michele, C. 2016. Trees, grass, and fire in humid savannas—The importance of life history traits and spatial processes. *Ecological Modelling* 320:15-144.
- Acker, S., Boetsch, J., Bivin, M., Whiteaker, L., Cole, C., Philippi, T. 2015. Recent tree mortality and recruitment in mature and old growth forests in western Washington. *Forest Ecology and Management* 336:109-118.
- Alencar, A., Brando, P., Asner, G., Putz, F. 2015. Landscape fragmentation, severe drought, and the new Amazon forest fire regime. *Ecological Applications* 25(6):1493-1505.
- Araújo, G., Amaral, A., Bruna, E., Vasconcelos, H. 2013. Fire drives the reproductive responses of herbaceous plants in a Neotropical swamp. *Plant Ecology* 214:1479-1484.
- Anan, X., Rodrigo, A., Retana, J. 2007. Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness. *Journal of Vegetation Science* 18(1):111-122.
- Astrup, R., David, K., Hall, E. 2008. Recruitment limitation in forests: Lessons from an unprecedented mountain pine beetle epidemic. *Forest Ecology and Management* 256: 1743-1750.
- Attiwill, P. 1994. The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management. *Forest Ecology and Management* 63:247-300.
- Auld, T., O'Connell, M. 1991. Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. *Australian Journal of Ecology* 16:53-70.
- Auld, T., Keith, D., Bradstock, R. 2000. Patterns in longevity of soil seed banks in fire-prone communities of south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany* 48:539-548.
- Baskin, C., Baskin, J., Van-Auken, O. 1998. Role of temperature in dormancy break and/or germination of autumn-maturing achenes of eight perennial Asteraceae from Texas, U.S.A. *Plant Species Biology* (13):13-20.
- Bauer, G., Speck, T., Blömer, J., Bertling, J., Speck, O. 2010. Insulation capability of the bark of trees with different fire adaptation. *Journal of Materials Science* 45:5950-5959.
- Bell, D., Plummer, J., Taylor, S. 1993. Seed Germination Ecology in South-western Western Australia. *Botanical Review* 59(1):24-73.
- Benavides-Solorio, J., MacDonald, L. 2001. Post-fire runoff and erosion from simulated rainfall on small plots, Colorado Front Range. *Hydrological Processes* 15:2931-2952.
- Bellingham, P., Sparrow, A. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *OIKOS* 89(2):409-416.
- Benitez-Malvido, J., Martínez-Ramos, M., Camargo, J., Ferraz, I. 2005. Responses of seedling transplants to environmental variations in contrasting habitats of Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21:397-406.
- Benwell, A. 1998. Post-fire Seedling Recruitment in Coastal Heathland in Relation to Regeneration Strategy and Habitat. *Australian Journal of Botany* 46:75-101.
- Beyers, J. 2004. Post-fire seeding for erosion control: effectiveness and impacts on native plant communities. *Conservation Biology* 18(4):947-956.

- Bhatt, A., Gairola, S., El-Keblawy, A. 2016. Seed colour affects light and temperature requirements during germination. *Revista de Biología Tropical* 64(2):483-492.
- Blackhall, M., Raffaella, E., Veblen, T. 2015. Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico. *Ecología Austral* 25:1-10.
- Bodí, M., Cerdá, A., Mataix-Solera, J., Doerr, S. 2012. Efectos de los incendios forestales en la vegetación y el suelo en la cuenca mediterránea: revisión bibliográfica. *Boletín de la asociación de Geógrafos Españoles* 58:33-55.
- Bond, W. 2016. Ecological effects of fires. En: *Encyclopedia of Biodiversity, Volume 2*. pp. 745-753. US Forest Service. Missoula, MT, Estados Unidos.
- Bond, W., Keane, R. 2016. Fires, ecological effects of. Module in Life Sciences. *Elsevier* 1-11.
- Bond, W., Midgley, J. 2003. The Evolutionary Ecology of Sprouting in Woody Plants. *International Journal of Plant Sciences* 164(3):103-114.
- Bond, W., Woodward, F., Midgley, G. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165:525-538.
- Bradstock, R., Auld, T. 1995. Soil Temperatures During Experimental Bushfires in Relation to Fire Intensity: Consequences for Legume Germination and Fire Management in South-Eastern Australia. *Journal of Applied Ecology* 32(1):76-84.
- Bradshaw, A. 1996. Underlying principles of restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53(Suppl.1):3-9.
- Bravo, S., Kunst, C., Leiva, M., Ledesma, R. 2014. Response of hardwood tree regeneration to surface fires, western Chaco region, Argentina. *Forest Ecology and Management* 326:36-45.
- Bravo, S., Abdala, R., del Corro, F., Ibáñez-Moro, V., Santacruz-García, A., Loto, D., Ojeda, F. 2018. Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios. En: Giménez, A., Bolzón, G. (eds.). *Los bosques y el futuro consolidando un vínculo permanente en educación forestal*. pp. 127-150. Universidad Nacional de Santiago del Estero, Argentina – Universidad Federal de Paraná, Brasil.
- Brown, R., Agee, J., Franklin, J. 2004. Forest Restoration and Fire: Principles in the Context of Place. *Conservation Biology* 18(4):903-912.
- Burger, N., Bond, W. 2015. Flammability traits of Cape shrubland species with different post-fire recruitment strategies. *South African Journal of Botany* 101:40-48.
- Cai, W., Yang, J., Liu, Z., Hu, Y., Weisberg, P. 2013. Post-fire tree recruitment of a boreal larch forest in Northeast China. *Forest Ecology and Management* 307:20-29.
- Camargo-García, J., Dossman, M., Rodríguez, J., Arias, L., Galvis-Quintero, J. 2012. Cambios en las propiedades del suelo, posteriores a un incendio en el Parque Nacional Natural de Los Nevados, Colombia. *Acta Agronómica* 61(2):151-165.
- Castoldi, E., Quintana, J., García, M., Molina, J. 2013. Early post-fire plant succession in slash-pile prescribed burns of a sub-Mediterranean managed forest. *Plant Ecology and Evolution* 146:272-278.
- Cavero, R., Edder, A. 1999. Evolución de la composición florística post-fuego en un carrascal de Navarra (España). *Pirineos* 153-154:61-100.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143(1):1-10.
- Chen, Z. 2006. Effects of fire on major forest ecosystem processes: An overview. *Chinese Journal of Applied Ecology* 17(9):1726-1732.
- Christensen, N., Muller, C. 1975. Effects of fire on factors controlling plant growth in *Adenostoma* Chaparral. *Ecological Monographs* 45(1):29-55.
- Clark, J., Macklin, E., Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in Southern Appalachian Forest. *Ecological Monographs* 68(2):213-235.
- Clark, J., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., Hillerislamers, J., Lichten, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation forest. *American Journal of Botany* 86(1):1-16.
- Clarke, P., Bell, D., Lawes, M. 2015. Testing the shifting persistence niche concept: plant resprouting along gradients of disturbance. *The American Naturalist* 185(6):747-755.
- Cóbar-Carranza, A., García, R., Pauchard, A., Peña, E. 2016. Efecto de la alta temperatura en la germinación y supervivencia de semillas de la especie invasora *Pinus contorta* y dos especies nativas del sur de Chile. *Bosque* 36(1):53-60.
- Costa, M., De Menezes, L., Nascimento, M. 2017. Post-fire regeneration in seasonally dry tropical forest fragments in southeastern Brazil. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences* 89(4):2687-2695.
- Crosti, R., Ladd, P., Dixon, K., Piotto, B. 2006. Post-fire germination: The effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin. *Forest Ecology and Management* 221:306-312.
- Dalling, J., Hubbell, S. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90:557-568.
- Dalling, J., Swaine, M., Garwood, N. 1997. Soil seed bank community dynamics in seasonally moist lowland tropical forest, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 13:659-680.
- Dalling, J., Swaine, M., Garwood, N. 1998. Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest. *Ecology* 79(2):564-578.
- DeBano, L. 2000. The role of fire and soil heating on water repellency in wildland environments: a review. *Journal of Hydrology*, 231-232:195-206.
- de la Riva, E., Pérez Ramos, I., Navarro Fernández, C., Olmo, M., Marañón, T., Villar, R. 2014. Rasgos funcionales en el género *Quercus*: estrategias adquisitivas frente a conservativas en el uso de recursos. *Ecosistemas* 23(2):82-89.
- Dixon, K., Merritt, D., Flematti, G., Ghisalberti, E. 2009. Karrikinolide – a phytoreactive compound derived from smoke with applications in horticulture, ecological restoration and agriculture. *Acta Horticulturae* 813:155-170.
- Dokrak, M., Utis, K., Hiroshi, T., Tohru, N. 2004. Effects of drought and fire on seedling survival and growth under contrasting light conditions in a seasonal tropical forest. *Journal of Vegetation Science* 15:691-700.
- Eriksson, O., Ehrlén, J. 1992. Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91:360-364.
- Ernst, R., Morici, E., Estelrich, H., Muiño, W., Ruiz, M. 2015. Efecto de la quema controlada sobre el banco de semillas de gramíneas en diferentes parches del bosque de caldén en la región semiárida central Argentina. *Revista Archivos de Zootecnia* 64(247):245-254.
- Espínola, N., Rodríguez, H. 2010. Efecto de los incendios forestales sobre la emergencia de semillas de tres especies forestales nativas en condiciones *in vitro*. *Investigación Agraria* 12(1):29-34.
- Falster, D., Westoby, M. 2005. Tradeoffs between height growth rate, stem persistence and maximum height among plant species in a post-fire succession. *OIKOS* 111:57-66.
- Fernández, C., Vega, J., Jiménez, E., Fonturbel, M. 2011. Effectiveness of three postfire treatments at reducing soil erosion in Galicia (NW Spain). *International Journal of Wildland Fire* 20:104-114.
- Fernández-Méndez, F., Velasco-Salcedo, V., Guerrero-Contecha, J., Galvis, M., Viana-Neri, A. 2016. Recuperación ecológica de áreas afectadas por un incendio forestal en la microcuenca Tintales (Boyacá, Colombia). *Colombia Forestal* 19(2):143-160.
- Franzese, J., Ghermandi, L. 2012. Effect of fire on recruitment of two dominant perennial grasses with different palatability from semi-arid grasslands of NW Patagonia (Argentina). *Plant Ecology* 213(3):471-481.
- Funes, G., Díaz, S., Venier, P. 2009. La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología Austral* 19:129-138.
- Gardner, T., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R., Harvey, C., Peres, C., Sodhi, N. 2009. Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters* 12:561-582.
- Gerhardt, K., Hytteborn, H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests – an introduction. *Journal of Vegetation Science* 3(3):361-364.
- Giorgis, M., Cingolani, A., Cabido, M. 2013. El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 48(3-4):493-513.
- Gómez-González, S., Paula, S., Cavieres, L., Pausas, J. 2017. Postfire responses of the woody flora of Central Chile: Insights from a germination experiment. *PLOS ONE* 12(7):e0180661.
- González, C., Studdert, G., Kunst, C., Albanesi, A. 2001. Comportamiento de algunas propiedades del suelo en una sámana del Chaco Semiárido Occidental bajo distintas frecuencias de fuego. *Ciencia del Suelo* 19(2):92-100

- Granados, D., López, G. 1998. Ecología del fuego. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 4(1):193-206.
- Green, D. 1989. Simulated Effects of fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio* 82(2):139-153.
- Grossnickle, S. 2012. Why seedlings survive: influence of plant attributes. *New Forests* 43:711-738.
- Gurvich, D., Enrico, L., Congolani, A. 2005. Linking plant functional traits with post-fire sprouting vigour in woody species in central Argentina. *Austral Ecology* 30:789-796.
- Hanley, M., Fenner, M., Ne'eman, G. 2001. Pregermination heat shock and seedling growth of fire-following Fabaceae from four Mediterranean-climate regions. *Acta Oecologica* 22:315-320.
- Hardesty, J., Myers, R., Fulks, W. 2005. Fire, ecosystems and people: a preliminary assessment of fire as a global conservation Issue. *Fire Management* 22(4):78-87.
- Hardesty, B., Hubbell, S., Bermingham, E. 2006. Genetic evidence of frequent long-distance recruitment in a vertebrate-dispersed tree. *Ecology Letters* 9:516-525.
- Hiers, J., O'Brien, J., Will, R., Mitchell, R. 2007. Forest floor depth mediates understory vigor in xeric *Pinus palustris* ecosystems. *Ecological Applications* 17:806-814.
- Hodgkinson, K. 1998. Sprouting success of shrubs after fire: height-dependent relationships for different strategies. *Oecologia* 115:64-72.
- Hoffmann, W., Solbrig, O. 2003. The role of topkill in the differential response of savanna woody plants to fire. *Forest Ecology and Management* 180:273-286.
- Hoffman, C., Morgan, P., Mell, W., Parsons, R., Strand, E., Cook, S. 2012. Numerical simulation of crown fire hazard following bark beetle-caused mortality in lodgepole pine forests. *Journal of Forest Science* 58(2):178-188.
- Holmes, P. Newton, R. 2004. Patterns of seed persistence in South African fynbos. *Plant Ecology* 172(1):143-158.
- Inbar, M., Tamir, M., Wittenberg, L. 1998. Runoff and erosion processes after a forest fire in Mount Carmel, a Mediterranean area. *Geomorphology* 24:17-33
- Jaksic, F., Fariña, J. 2015. Wildland fires, succession and ecological restoration in context. *Anales Instituto Patagonia* 43(1):23-34.
- Johnstone, J., Chapin, S. 2006. Effects of soil burn severity on post-fire tree recruitment in boreal forest. *Ecosystems* 9:14-31.
- Johnstone, J., Hollingsworth, T., Chapin, F., Mack, M. 2010. Changes in fire regime break the legacy lock on successional trajectories in Alaskan boreal forest. *Global Change Biology* 16:1281-1295.
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T., Arroyo, J. 2002. Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas* 11(1):83-92.
- Keeley, J. 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 18:116-126.
- Keeley, J., Fotheringham, C. 1998. Smoke induced seed germination in California Chaparral. *Ecology* 79(7):2320-2336
- Keeley, J., Fotheringham, C. 2000. Role of fire in regeneration from seed. En: Fenner, M. (ed.). *Seeds: The Ecology of regeneration in plant communities*, pp. 311-330. CAB International. Los Angeles, CA, Estados Unidos.
- Keeley, J., Zedler, P. 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *American Midland Naturalist* 99(1):142-161.
- Keeley, J., Fotheringham, C., Baer-Keeley, M. 2005. Determinants of post-fire recovery and succession in Mediterranean-climate shrublands of California. *Ecological Applications* 15:1515-1534.
- Keller, T., Tracy, C., Zhou, A. 2006. Structural response of liquid-cooled GFRP slabs subjected to fire – Part I: Material and post-fire modeling. *Composites: Part A*, 37:1286-1295
- Khruana, E., Singh, J. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28(1):39-52.
- Klimesová, J., Klimes, L. 2008. Clonal growth diversity and bud banks in the Czech flora: an evaluation using the CLO-PLA3 database. *Preslia* 80:255-275.
- Knox, K., Clarke, P. 2006. Fire season and intensity affect shrub recruitment in temperate sclerophyllous woodlands. *Oecologia* 149:730-739.
- Krebs, P., Pezzatti, G., Mazzoleni, S., Talbot, L., Conedera, M. 2010. Fire regime: history and definition of a key concept in disturbance ecology. *Theory in Biosciences* 129:53-69.
- Kremer, N., Halpern, C., Antos, J. 2014. Conifer reinvasion of montane meadows following experimental tree removal and prescribed burning. *Forest Ecology and Management* 319(1):128-137.
- Kunst, C. 2011. Ecología y el uso del fuego en la región Chaqueña Argentina: una revisión. *Boletín del CIDEU* 10:81-105.
- Lamont, B., Wiens, D. 2003. Are seed set and speciation rates always low among species that resprout after fire, and why? *Evolutionary Ecology* 17:277-292.
- Lamont, B., Witkowski, E., Enright, N. 1993. Post-fire litter microsites: safe for seeds, unsafe for seedlings. *Ecology* 74(2):501-512.
- Larsen, I., MacDonald, L., Brown, A., Rough, D., Welsh, M., Pietraszek, J., et al. 2007. Causes of post-fire runoff and erosion: water repellency, cover, or soil sealing? *Soil Science Society of America Journal* 73(4):1393-1407.
- Lavorel, S., Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lawes, M., Keith, D., Bradstock, R. 2016. Advances in understanding the influence of fire on the ecology and evolution of plants: a tribute to Peter J. Clarke. *Plant Ecology* 217:597-605.
- Leverkus, A., Puerta-Piñero, C., Guzmán-Álvarez, J. 2012. Post-fire salvage logging increases restoration costs in a Mediterranean mountain ecosystem. *New Forests* 43(5-6):601-613.
- Lipoma, L., Funes, G., Díaz, S. 2017. Fire effects on the soil seed bank and post-fire resilience of a semi-arid shrubland in central Argentina. *Austral Ecology* 1-10.
- Littell, J., Peterson, D., Riley, K., Liu, Y., Luce, C. 2016. A review of the relationships between drought and forest fire in the United States. *Global Change Biology* 1-17.
- Liu, Z., Yan, Q., Li, X., Ma, J., Ling, X. 2007. Seed mass and shape, germination and plant abundance in a desertified grassland in northeastern Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments* 69(2):198-211.
- Liyanage, G., Ooi, M. 2016. Do dormancy-breaking temperature thresholds change as seeds. *Seed Science Research* 1-11.
- Liyanage, G., Ayre, D., Ooi, M. 2016. Seedling performance covaries with dormancy thresholds: maintaining cryptic seed heteromorphism in a fire-prone. *Ecology* 97(11):3009-3018.
- Lloret, F. 2004. Régimen de incendios y regeneración. En: Valladares, F. (ed.). *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. pp. 101-126. Madrid, España.
- Lloret, F. 2012. Vulnerabilidad y resiliencia de ecosistemas forestales frente a episodios extremos de sequía. *Ecosistemas* 21(3):85-90.
- Lloret, F., Vila, M. 2003. Diversity patterns of plant functional types in relation to fire regime and previous land use in Mediterranean woodlands. *Journal of Vegetation Science* 14:387-398.
- Lucas-Borja, M., Fonseca-Fidalgo, T., Linares, J., García-Morote, F., López-Serrano, F. 2012. Does the recruitment pattern of Spanish black pine (*Pinus nigra* Arn ssp. *salzmannii*) change the regeneration niche over the early life cycle of individuals? *Forest Ecology and Management* 284:93-99.
- Lucas-Borja, M., Madrigal, J., Candel-Pérez, D., Jiménez, E., Moya, D., de las Heras, J., et al. 2016. Effects of prescribed burning, vegetation treatment and seed predation on natural regeneration of Spanish black pine (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii*) in pure and mixed forest stands. *Forest Ecology and Management* 378:24-30.
- Martín-López, B., González, J., Díaz, S., García-Llorente, M. 2007. Biodiversidad y bienestar humano: el papel de la diversidad funcional. *Ecosistemas* 16(3):69-80.
- Mataix-Solera, J., Guerrero, C. 2007. Efecto de los incendios forestales en las propiedades edáficas. En: Mataix-Solera, J. (ed.). *Incendios Forestales, Suelos y Erosión Hídrica*. pp. 5-40. Universidad Miguel Hernández, Alicante, España.
- Mataix-Solera, J., Guerrero, C., García-Orenes, F., Bárcenas, G., Torres, M. 2009. Forest fire effects on soil microbiology. En: Cerdà, A., Robichaud, P. (Eds.). *Fire Effects on Soils and Restoration Strategies*. pp. 133-175. Science Publishers Inc., Enfield. Alicante, España.

- Mataix-Solera, J., Cerdá, A., Arcenegui, V., Jordán, A., Zavala, L. 2011. Fire effects on soil aggregation: A review. *Earth-Science Reviews* 109:44-60.
- Mauri, E., Pons, P. 2016. Fichas de buenas prácticas para la gestión forestal postincendio. <http://anifog.wix.com/anifog>. Proyecto Anifog, Universitat de Girona. 116 pp. Universitat de Girona, Girona, España.
- Meli, P., Holl K., Rey-Benayas, J., Jones, H., Jones, P., Montoya, D. 2017. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLoS ONE* 12(2): e0171368.
- Moody, J., Martin, P. 2001. Initial hydrologic and geomorphic response following a wildfire in the Colorado Front Range. *Earth Surface Processes and Landforms* 26:1049-1070.
- Mojzes, A., Csontos, P., Kalapos, T. 2015. Is the positive response of seed germination to plant-derived smoke associated with plant traits? *Acta Oecologica* 65-66:24-31.
- Molofsky, J., Augspurger, C. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73(1):68-77.
- Montenegro, G., Ginocchio, R., Segura, A., Keeley, J., Gómez, M. 2004. Regímenes de incendios y respuestas de la vegetación en dos regiones de clima Mediterráneo. *Revista Chilena de Historia Natural* 77:455-464.
- Montgomery, R., Chazdon, R. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131:165-174.
- Montorio, R., Pérez-Cabello, F., García, A., Vlassova, L., de la Riva, J. 2014. La severidad del fuego: revisión de conceptos, métodos y efectos ambientales. En: Arnáez, J., González, P., Lasanta, T., Lorenzo, B. *Geoecología, cambio ambiental y paisaje*. pp. 427-440. Consejo Superior de Investigaciones Científicas, CSIC, Instituto Pirenaico de Ecología, Universidad de La Rioja, España.
- Moreira, B., Tormo, J., Estrelles, E., Pausas, J. 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany* 105:627-635.
- Moreira, B., Pausas, J. 2012. Tanned or Burned: The Role of Fire in Shaping Physical Seed Dormancy. *PLoS ONE* 7(12):1-8.
- Moreira, B., Tavsanoğlu, C., Pausas, J. 2012. Local versus regional intraspecific variability in regeneration traits. *Oecologia* 168(3):671-677.
- Münzbergová, Z., Herben, T. 2005. Seed, dispersal, microsite, habitat and recruitment limitation: identification of terms and concepts in studies of limitations. *Oecologia* 145:1-8.
- Napper, C. 2006. Burned area emergency response treatments catalog. 266 p. USDA Forest Service. San Dimas, CA, Estados Unidos.
- Nava-Sosa, I., Lindig-Cisneros, R., Del-Val, E., Lara-Cabrera, I. 2010. Limitaciones para el establecimiento de plántulas en arenales de origen volcánico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87:51-59.
- Neary, D., Klopatek, C., DeBano, L., Ffolliot, P. 1999. Fire effects on below-ground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management* 122:51-71.
- Neary, D., Ryan, K., DeBano, L. 2005. Wildland fire in ecosystems: effects of fire on soils and water. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol.4. 250 p. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT, Estados Unidos.
- Nicotra, A., Chazdon, R., Iriarte, S. 1999. Spatial heterogeneity of light and wood seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80(6):1908-1926.
- Noss, R., Franklin, J., Baker, W., Schoennagel, T., Moyle, P. 2006. Managing fire-prone forests in the western United States. *Frontiers Ecology Environment* 4(9):481-487.
- Nuñez, M., Calvo, L. 2000. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management* 131:183-190.
- Ocampo-Zuleta, K. 2019. Modelo descriptivo de restauración ecológica en zonas afectadas por incendios forestales e invasión de retamo espinoso en los Cerros Orientales de Bogotá. *Acta Biológica Colombiana* 24(1):225-236.
- Ooi, M., Denham, A., Santana, V., Auld, T. 2014. Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. *Ecology and Evolution* 4(5):656-671.
- Olson, D., Dinerstein, E. 1998. The Global 200: a representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* 12:502-515.
- Ordóñez, J., Franco, S., Retana, J. 2004. Limitation of the recruitment of *Pinus nigra* in a gradient of post-fire environmental conditions. *Écoscience* 11(3):296-304.
- Otterstrom, S., Schwartz, W., Velázquez-Rocha, I. 2006. Responses to fire in selected tropical dry forest trees. *Biotropica* 38(5):592-598.
- Palmer, H., Denham, A., Ooi, M. 2018. Fire severity drives variation in post-fire recruitment and residual seed bank size of Acacia species. *Plant Ecology* 219(5):527-537.
- Parra-Lara, Á., Bernal-Toro, F. 2010. Incendios de cobertura vegetal y biodiversidad: una mirada a los impactos y efectos ecológicos potenciales sobre la diversidad vegetal. *El Hombre y la Máquina* (35):67-81.
- Pate, J., Froend, R., Bowen, B., Hansen, A., Kuo, J. 1990. Seedling growth and storage characteristics of seeder and resprouter species of Mediterranean-type ecosystems of S.W. Australia. *Annals of Botany* 65:585-601.
- Paula, S., Pausas, J. 2008. Burning seeds: germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *Journal of Ecology* 96:543-552.
- Pausas, J. 2012. Incendios Forestales, una introducción a la ecología del fuego. CSIC y Catarata, Alicante, España.
- Pausas, J., Keeley, J. 2014. Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist* 204:55-65.
- Pausas, J., Bradstock, R., Keith, D., Keeley, J. 2004a. Global change of terrestrial ecosystems. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* 85(4):1085-1100.
- Pausas, J., Ribeiro, E., Vallejo, R. 2004b. Post-fire regeneration variability of *Pinus halepensis* in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 203:251-259.
- Pausas, J., Llovet, J., Rodrigo, A., Vallejo, R. 2008. Are wildfires a disaster in the Mediterranean basin? –A review. *International Journal of Wildland Fire* 17:713-723.
- Pérez-Cabello, F., Fernández, J., Llovería, R., García-Martín, A. 2006. Mapping erosion-sensitive areas after wildfires using fieldwork, remote sensing, and geographic information systems techniques on a regional scale. *Journal of Geophysical Research – Biogeosciences*, 111:G04S10.
- Pérez-Cabello, F., Echeverría, M., de la Riva, J., Ibarra, P. 2011. Apuntes sobre los efectos de los incendios forestales y restauración ambiental de áreas quemadas. Estado de la cuestión y principios generales. *Geographicalia* 59-60:295-308.
- Prats, S., MacDonald, L., Monteiro, M., Ferreira, A., Coelho, C., Keizer, J. 2012. Effectiveness of forest residue mulching in reducing post-fire runoff and erosion in a pine and a eucalypt plantation in north-central Portugal. *Geoderma* 191:115-124.
- Prévosto, B., Amandier, L., Quesney, T., De Boisgelin, G., Ripert, C. 2012. Regenerating mature Aleppo pine stands in fire-free conditions: Site preparation treatments matter. *Forest Ecology and Management* 282:70-77.
- Prosser, I., Williams, L. 1998. The effect of wildfire on runoff and erosion in native *Eucalyptus* forest. *Hydrological Processes* 12:251-265.
- Pyke, D., Brooks, M., D'Antonio, C. 2010. Fire as a Restoration Tool: A Decision Framework for Predicting the Control or Enhancement of Plants Using Fire. *Restoration Ecology* 18(3):274-284.
- Pywell, R., Bullock, J., Hopkins, A., Walker, K., Sparks, T., Burke, M., Peel, S. 2002. Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. *Journal of Applied Ecology* 39(2):294-309.
- Pywell, R., Bullock, J., Roy, D., Warman, L., Walker, K., Rothery, P. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40(1):65-77.
- Quintanilla, V. 2000. Influencia del fuego en el desequilibrio ecológico de la vegetación en la zona mediterránea de Chile: casos de estudio. *Investigaciones Geográficas Chile* 34:1-14.
- Retana, J., Espelta, J., Habrouk, A., Ordóñez, J., Solà-Morales, F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Écoscience* 9(1):89-97.
- Ribeiro, L., García, Q., Müller, M., Munné-Bosh, S. 2015. Tissue-specific hormonal profiling during dormancy release in macaw palm seeds. *Physiologia Plantarum* 153(4):627-642.
- Riechers, G., Beyers, J., Robichaud, P., Jennings, K., Kreutz, E., Moll, J. 2008. Effects of three mulch treatments on initial post-fire erosion in North-Central Arizona. En: Narog, Marcia, G. (tech. coord.). *Proceedings of the 2002*

- fire conference: managing fire and fuels in the remaining wildlands and open spaces of the Southwestern United States. Gen. Tech. Rep. PSW-GTR-189, Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Research Station, Albany, CA, Estados Unidos. 363 p.
- Robichaud, P., Beyers, J., Neary, D. 2000. Evaluating the effectiveness of postfire rehabilitation treatments. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR63. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, CO, Estados Unidos.
- Robichaud, P., Lewis, S., Brown, R., Ashmun, L. 2009. Emergency post fire rehabilitation treatment effects on burned area ecology and long-term restoration. *Fire Ecology* 5(1):115-128.
- Rodrigo, A., Retana, J., Pico, F. 2004. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. *Ecology* (85):716-729.
- Romero-Ruiz, M., Etter, A., Sarmiento, A., Tansey, K. 2009. Spatial and temporal variability of fires in relation to ecosystems, land tenure and rainfall in savannas of northern South America. *Global Change Biology* 16:2013-2023.
- Romero Saritama, J., Pérez Ruiz, C. 2016. Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de ecología tropical* 64(2):859-873.
- Rosero-Cuesta, J., Osorio-Giraldo, I. 2013. Efectos de los incendios forestales en las propiedades del suelo. Estado del arte. *Cuaderno Activa* 5:59-67.
- Roy, J., Sonie, L. 1992. Germination and population dynamics of *Cistus* species in relation to fire. *The Journal of Applied Ecology* 29(3):647-655.
- Ruiz-Jaén, M., Aide, Mitchell. 2005. Vegetation structure, species diversity, and ecosystem processes as measures of restoration success. *Forest Ecology and Management* 218:159-173.
- Ryan, K. 2002. Dynamic interactions between forest structure and fire behavior in boreal ecosystems. *Silva Fennica* 36(1):13-39.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A., Miralles-Wilhelm, F. 2011. Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-banks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Science Research* 21(2):103-116.
- Salazar, A., Maschinski, J., Possley, J., Heineman, K. 2018. Seed germination of 53 species from the globally imperiled pine rockland ecosystem of South Florida, USA: effects of storage, phylogeny and life-history traits. *Seed Science Research* 28(1):82-92.
- Sarris, D., Koutsias, N. 2014. Ecological adaptations of plants to drought influencing the recent fire regime in the Mediterranean. *Agricultural and Forest Meteorology* 184:158-169.
- Schaffhauser, A., Curt, T., Véla, E., Tatoni, T. 2012. Fire recurrence effects on the abundance of plants grouped by traits in *Quercus suber* L. woodlands and maquis. *Forest Ecology and Management* 282:157-166.
- Schwartzman, S., Moreira, A., Nepstad, D. 2000. Rethinking Tropical Forest Conservation: Perils in Parks. *Conservation Biology* 14(5):1351-1357.
- Seidl, R., Spies, T., Peterson, D., Stephens, S., Hicke, J. 2016. Searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology* 53:120-129.
- Shakesby, R., Doerr, S. 2006. Wildfire as a hydrological and geomorphological agent. *Earth-Science Reviews* 74:269-307.
- Shappell, L., Koontz, S. 2015. Fire reintroduction increased longleaf pine (*Pinus palustris* L.) recruitment and shifted pine demographics in a long-unburned xeric sandhill assemblage. *Forest Ecology and Management* 354:344-352.
- Shoo, L., Catterall, C. 2013. Stimulating Natural Regeneration of Tropical Forest on Degraded Land: Approaches, Outcomes, and Information Gaps. *Restoration Ecology* 21(6):670-677.
- Silveira, F., Fernandes, G. 2006. Effect of light, temperature and scarification on the germination. *Seed Science and Technology* 34:585-592.
- Shlisky, A., Waugh, J., González, P., González, M., Manta, M., Santoso, H., et al. 2007. *Fire, ecosystems and people: threats and strategies for global biodiversity conservation*. GFI Technical Report 2007-2. The Nature Conservancy, Arlington, VA, Estados Unidos.
- Smith, H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. *Annual Review of Plant Physiology* 33:481-518.
- Tálamo, Á., Bermúdez, R., Garibaldi, L., Chávez, A. 2016. Erosión y escorrentía en respuesta a lluvias simuladas e incendios en bosques secos de montaña. *Ciencia del suelo* 34(1):105-111.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: a stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS*, 101(30):10854-10861.
- Torres, R., Giorgis, M., Trillo, C., Volkmann, L., Demaio, P., Heredia, J., Reinson, D. 2015. Supervivencia y crecimiento de especies con distinta estrategia de vida en plantaciones de áreas quemadas y no quemadas: un estudio de caso con dos especies leñosas en el Chaco Serrano, Argentina. *Ecología Austral* 25:135-143.
- Turner, M. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91(10):2833-2844.
- Turner, M., Baker, W., Peterson, C., Peet, R. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1(6):511-523.
- Turner, M., Romme, W., Reed, R., Tuskan, G. 2003. Post-fire aspen seedling recruitment across the Yellowstone (USA) Landscape. *Landscape Ecology* 18:127-140.
- Tyler, C., D'Antonio, C. 1995. The effects of neighbors on the growth and survival of shrub seedlings following fire. *Oecologia* 102:255-264.
- Ursa, A., Sibold, J. 2016. Climate and seed availability initiate alternate post-fire trajectories in a lower subalpine forest. *Journal of Vegetation Science* 1-14.
- Van Nieuwstadt, M., Sheil, D., Kartawinata, K. 2001. The ecological consequences of logging in the burned forests of East Kalimantan, Indonesia. *Conservation Biology* 15(4):1183-1186.
- Varela, M., Benito, E., Keizer, J. 2010. Effects of wildfire and laboratory heating on soil aggregate stability of pine forest in Galicia: the role of lithology, soil organic matter content and water repellency. *Catena* 83:127-134.
- Vega, J. 2003. Regeneración del género *Pinus* tras incendios. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales* 15:59-68.
- Vega, J., Fontúrbel, M., Merino, A., Fernández, C., Ferreira, A., Jiménez, E. 2013. Testing the ability of visual indicators of soil burn severity to reflect changes in soil chemical and microbial properties in pine forests and shrubland. *Plant Soil* 369:73-91.
- Venable, L. 1985. The evolutionary ecology of seed heteromorphism. *The American Naturalist* 126(5):577-595.
- Venier, P., Cabido, M., Mangeaud, A., Funes, G. 2013. Crecimiento y supervivencia de plántulas de cinco especies de *Acacia* (Fabaceae), que coexisten en bosques secos neotropicales de Argentina, en distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua. *Revista de Biología Tropical* 61(2):501-514.
- Vesk, P., Westoby, M. 2004. Sprouting ability across diverse disturbances and vegetation types worldwide. *Journal of Ecology* 92:310-320.
- Vivian, L. Cary, G. 2012. Relationship between leaf traits and fire-response strategies in shrub species of a mountainous region of south-eastern Australia. *Annals of Botany* 109:197-208.
- Wells, P. 1962. Vegetation in Relation to Geological Substratum and Fire in the San Luis Obispo Quadrangle, California. *Ecological Monographs* 32(1):79-103.
- White, P. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review* 45:229-299.
- Wright, B., Fensham, R. 2016. Relationships between fire severity and recruitment in arid grassland dominated by the obligate-seeding soft spinifex (*Triodia pungens*). *International Journal of Wildland Fire* 25(12):1264-1272.