

Sustitución de comunidades y concentración de nutrientes en plantas tras incendios forestales en una cuenca subárida del S.E. de España

J. Antonio Carreira,¹ F. Xavier Niell¹ y Alfredo Asensi²

1. Departamento de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos, s/n. 29071 Málaga.

2. Departamento de Biología Vegetal. Facultad de Ciencias. Universidad de Málaga. Campus de Teatinos s/n. 29071 Málaga.

Key Words: carbon, nitrogen, phosphorus, ecophysiological strategies, forest fires, semi-arid zones, Sierra de Almijara, *Brachypodium retusum*, *Cistus clusii*, *Genista spartioides*, *Juniperus oxycedrus*, *Rosmarinus officinalis*.

Abstract. *Communities replacement and concentration of nutrients in plants after forest fires in a subarid basin of S.E. Spain.* Specific plant communities replacement in a subarid basin (Sierra de Almijara, S.E. Spain) is described related with internal concentration of C, N and compartmental P in several post-fire representative and dominant species. Plots were burnt 1, 6, 12 and 30 years before respectively, because fire is a recurrent phenomenon in that mediterranean shrublands. *Juniperus oxycedrus* is typical of the advanced stages of succession and presents low concentration of P and N, specially in old plants. *Genista spartioides* minimizes C:N ratio due to its symbiotic activity; and *Cistus clusii* shows an active cumulative metabolism specially in that concerning the phosphorus retention. In the frame of the general theory of succession, *C. clusii* takes advantages of its ability to internalize high concentration of phosphate and *Fabaceae* of N accumulation. A dilution effect is detected in plants which are characteristic of the vegetation at the end of recolonization.

Resumen. Se describe la sustitución de comunidades tras incendios en una cuenca subárida (Sierra de Almijara, S.E. España), en relación con las concentraciones de carbono, nitrógeno y varios compartimentos de fósforo en tejidos de 5 especies de plantas representativas, en parcelas incendiadas hace 1, 6, 12 y 30 años respectivamente. El fuego se presenta de modo recurrente en estos matorrales mediterráneos. *Juniperus oxycedrus*, propia de formaciones de monte alto y de etapas avanzadas de la sucesión, presenta bajas concentraciones de P y N, especialmente en plantas viejas. *Genista spartioides* minimiza el índice C:N debido a su actividad simbiótica; y *Cistus clusii* muestra un activo metabolismo acumulador especialmente en lo que se refiere a la retención de fósforo. En el marco de la teoría general de la sucesión, *C. clusii* obtendría ventajas de su habilidad para internalizar altas concentraciones de fosfato y especies de la familia *Fabaceae* de su capacidad de acumulación de nitrógeno. En plantas características de las fases finales de la recolonización, se ha detectado un efecto de dilución de los nutrientes internos a medida que transcurre el tiempo tras el incendio.

Introducción

La Sierra de Almijara (Málaga, España) se encuentra localizada en la porción más litoral de la Zona Interna de las Cordilleras Béticas. Se trata de un conjunto montañoso, fuertemente fracturado y compartimentado a causa de la orogénesis alpina, formado básicamente por mantos de corrimiento de gran envergadura. Esta sierra, al igual que la de Tejeda, contigua a ella, pertenece desde un punto de vista tectónico al denominado Complejo Alpujarride, que presenta un zócalo paleozoico metamorfozido y una zona superior con potentes dolomias marmóreas triásicas que constituyen la cobertura del Complejo Alpujarride.

Biogeográficamente, esta sierra se incluye dentro del subsector Almijarrense (sector Malacitano-Almijarrense, provincia corológica Bética), ampliamente caracterizado por un conjunto de táxones endémicos (dolomitófitos) y de series de vegetación y comunidades particulares ligadas a estos biotopos (Nieto & Cabezudo 1988; Rivas-Martínez et al. 1987). Desde el punto de vista bioclimático, la sierra participa de la existencia de un extenso piso termomediterráneo con ombroclima seco; mesomediterráneo, con menor extensión en sus variantes u horizontes cálido medio y superior; supramediterráneo en altitudes elevadas e incluso del oromediterráneo, muy restringido a las altas cumbres y con marcado carácter topográfico en la mayoría de los casos. En líneas generales, se trata de un territorio donde la recurrencia de incendios ha motivado la práctica desaparición de la vegetación potencial correspondiente a los mencionados pisos bioclimáticos, adquiriendo por ello gran preponderancia las etapas de sustitución y degradación.

El estudio de las relaciones existentes entre la recurrencia de incendios y la instalación y posterior dinamismo de las comunidades vegetales, ha sido abordado desde diversos puntos de vista. La fitosociología clásica o sigma-tista ha sido utilizada para describir el dinamismo de la vegetación tras incendios forestales (Trabaud 1970). Son frecuentes los estudios encaminados al conocimiento de los efectos del fuego en la estimulación del crecimiento, germinación y rebrote (Whittaker & Gimighan 1962, Christensen & Muller 1975, Keeley & Zedler 1978, Casal et al. 1984, Keeley 1987, Malanson & Trabaud 1988, entre muchos otros) o aquellos destinados al estudio de los patrones de acumulación de biomasa, recubrimiento, facetado y desarrollo de la estructura vertical de la vegetación (Hanes 1971, Naveh 1974, Trabaud & Lepart 1980, Keeley & Keeley 1981, Casal et al. 1984, Abril et al. 1987, entre otros). Menos abundantes, aunque no escasos, son los estudios que hacen referencia a los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes y la erosión tras incendios (Christensen 1973, St John & Rundel 1976, Debanó 1976, Debanó & Conrad 1978, Raison 1979, Rundel & Parsons 1980, Díaz-Fierros 1982, Canadell & Fontanillas 1987, entre otros).

Nuestro interés reside en el establecimiento de relaciones entre los índices de abundancia y el proceso de sustitución de comunidades vegetales por

un lado, y las relaciones estequiométricas C:N:P en especies de éstas por otro, con objeto de caracterizar estrategias, en términos de uso de nutrientes, a las que atribuir comportamientos particulares como colonizadoras tras el fuego.

Material y métodos

Para la realización del estudio se eligieron tres parcelas incendiadas hacía 1, 6 y 12 años respectivamente, así como una parcela de referencia, no incendiada al menos en los últimos 30 años; todas ellas en la solana de la Sierra de Almijara (Málaga, S.E. de España) y localizadas entre 300 y 500 metros de altitud sobre el nivel del mar. Se incluyen en el piso bioclimático termomediterráneo (17-19 °C de temperatura media anual, y ausencia de heladas), con ombroclima seco (no superándose los 600 mm de pluviosidad anual), siguiendo los criterios establecidos para el área por Nieto & Cabezudo (1988). Con el fin de garantizar la necesaria homogeneidad, se eligieron parcelas situadas en pequeñas subcuencas colindantes del río Torrox, similares en orientación y pendiente, y todas ellas sobre sustratos dolomíticos (Tablas 1 y 2), siendo los suelos del tipo de las rendsinas, con cierta variación en su grado de desarrollo debido al intervalo de tiempo que hayan estado sometidos a procesos de rejuvenecimiento por erosión tras el incendio forestal (Carreira 1988).

Tanto en estas parcelas como en el conjunto de la sierra, en su piso termomediterráneo, se efectuaron inventarios fitosociológicos con objeto de conocer la estructura y dinamismo de la vegetación del territorio. La vegetación potencial corresponde a la serie de los encinares termófilos béticos sobre materiales ricos en bases (*Smilaci mauritanicae* - *Querceto rotundifoliae* S.) en su variante almijarensis sobre sustratos dolomíticos. En la actualidad, estos encinares han desaparecido prácticamente, siendo por ello predominantes las etapas de sustitución y degradación.

En ombroclima seco, la primera etapa de sustitución es el monte alto de lentiscos, palmitos, etc. (*Bupleurum gibraltari* - *Pistacietum lentisci*). En áreas donde aún existe un desarrollo edáfico considerable y con preferencia en biotopos húmedos es el piornal caracterizado, entre otros táxones, por *Lavandula dentatae* y *Genista spartioides* subsp. *retamoides* (*Lavandulo dentatae*-*Genistetum retamoidis*), la formación más característica. Desde un punto de vista dinámico, a estos piornales les suceden los matorrales, formaciones que, cuando se trata de suelos derivados de mármoles y dolomías, están muy bien caracterizados por la presencia del endemismo *Ulex parviflorus* subsp. *rivasgodayanus* (*Cisto clusii*-*Ulicetum rivasgodayanii*).

En cada parcela de muestreo se efectuaron análisis de fósforo, nitrógeno y carbono en tejidos de plantas. La toma de muestras para los análisis se realizó el 15 de Julio de 1987. En base a la información extraída de los inventarios fitosociológicos se seleccionaron las siguientes especies:

Tabla 1. Comparación parcial de los inventarios fitosociológicos de las parcelas incendiadas hace 1 año (A), 6 años (B), 12 años (C) y de referencia (D, no incendiada en los últimos 30 años). R, rebrota de cepa, rizoma o raíz. Bb, rebrota de bulbo. G, germinación a partir de semillas de carácter pirófito. H, herbáceas en sentido amplio, especies sin carácter pirófito pero presentes en el banco de semillas y que aprovechan la falta de cobertura vegetal a consecuencia del incendio.

	Parcela			
	D	C	B	A
Altitud	350	480	480	450
Orientación	S	E	E	E
Pendiente	15	45	30-40	45
Cobertura	90	85	50-60	10
Roca madre	mármoles dolomit.	mármoles dolomit.	mármoles dolomit.	mármoles dolomit.
Área invent.	150	100	100	100
N. especies	42	40	36	51
Especies de <i>Quercetea ilicis</i>				
<i>Pistacia lentiscus</i> (R)	2.2	1.2	—	—
<i>Buxus balearicae</i> (R)	2.2	2.3	—	+2
<i>Juniperus oxycedrus</i> (R)	2.1	2.3	+2	+1
<i>Bupleurum gibralt.</i> (R, H)	1.2	—	—	—
<i>Chamaerops humilis</i> (R)	1.2	2.2	1.2	—
<i>Smilax aspera</i> (R)	+2	—	—	—
<i>Rhamnus lycioides</i> (R)	+1	1.2	—	—
<i>Quercus coccifera</i> (R)	+	2.2	—	—
<i>Daphne gnidium</i> (R)	+	+2	1.2	1.2
<i>Pistacia terbinthus</i> (R)	—	+2	—	—
<i>Asparagus stipularis</i> (R)	—	1.1	1.1	+1
Especies de <i>Ononido-Rosmarinetea</i>				
<i>Genista retamoides</i> (R)	1.2	2.3	—	+2
<i>Ulex rivisgodayanus</i> (G)	2.2	2.3	3.3	2.1
<i>Rosmarinus officinalis</i> (G)	1.1	2.2	3.3	1.1
<i>Cistus clusii</i> (G)	+1	2.2	1.2	+1
<i>Asperula hirsuta</i> (H)	1.2	1.2	1.2	+1
<i>Satureja graeca</i> (R, G)	1.1	1.2	1.1	1.1
<i>Helichrysum stoechas</i> (H)	+1	1.1	1.2	+
<i>Phlomis purpurea</i> (R, G)	+	1.2	2.2	—
<i>Thymus baeticus</i> (G, R)	—	1.2	+2	—
<i>Ononis viscosa</i> (R, H)	—	—	1.1	—
<i>Teucrium luteum</i> (G)	—	—	2.2	—
Compañeras y otras (terófitos dolomitofitos):				
<i>Brachyp. retusum</i> (R)	2.2	3.4	2.3	1.2
<i>Anthyllis plumosa</i> (H)	1.2	—	+	+
<i>Arrhenatherum album</i> (Bb)	1.1	1.1	—	—
<i>Paronichia suffrutic.</i> (R, H)	1.2	+	—	+1
<i>Dianthus malacitan.</i> (R, G)	+	+2	—	1.1
<i>Cistus albidus</i> (G)	—	1.2	1.1	+
<i>Phagnalon rupestris</i> (H)	—	+2	1.2	—
<i>Andryala ragusina</i> (H, R)	—	+2	—	—
<i>Linaria saturejoides</i> (G)	—	—	—	1.1
<i>Iris xiphium</i> (Bb)	—	—	—	+1

A: Etapa inicial de regeneración del aulagar de *Cisto clusii* - *Ulicetum rivisgodayanii*, con presencia de la mayoría de sus especies características, y un gran número de terófitos y otras especies oportunistas.

B: *Cisto clusii* - *Ulicetum rivisgodayanii*, Nieto & Cabezudo, 1987, (*Saturejo-Corydorthymion*, *Rosmarinetea*, *Ononido-Rosmarinetea*). Localidad, bajo Puerto del Collado, Sierra de Almijara (UTM: 30s UF 1676).

C: Se observa una mezcla de especies características de *Bupleuro gibraltari* - *Pistacietum lentisci*; *Lavandulo dentatae* - *Genistetum retamoidis* y *Cisto clusii* - *Ulicetum rivisgodayanii*. Localidad: bajo Puerto del Collado, Sierra de Almijara (UTM: 30s UF 1676).

D: *Bupleuro gibraltari* - *Pistacietum lentisci*, Martínez Parras, Peinado & ALCARAZ (1985) subas. *Buxetosum balearicae*. Nieto & Cabezudo (1988), (*Asparago-Rhamnion oleoidis*, *Pistacio* - *Rhamnetalia alaterni*, *Quercetea ilicis*). Localidad: Barranco Colailla de Cazadores, Sierra de Almijara (UTM: 30s UF 2471).

Tabla 2. Variación de la concentración de distintos compartimentos de fósforo interno en tejidos de varias especies de plantas en un gradiente de edad inducido por incendios forestales en una cuenca subárida del S.E. de España (Sierra de Almirajara). PSRi: Fósforo soluble reactivo interno. PSNRi: Fósforo sol. no reactivo interno. PSTi: Fósforo soluble total interno. PPi: Fósforo particulado interno. (Datos en mg fósforo/gramos de peso seco). Parcelas A, B, C y D: 1, 6, 12 y 30 años tras incendio respectivamente.

Especie	Parcela	PSRi ($\times 10^{-2}$)	PSNRi ($\times 10^{-2}$)	PSTi ($\times 10^{-2}$)	PPi ($\times 10^{-2}$)	
<i>Juniperus oxycedrus</i>	A	48.36 \pm 3.41	12.40 \pm 6.82	60.76 \pm 3.41	55.49 \pm 0.31	
		23.25 \pm 1.86	10.54 \pm 4.34	33.79 \pm 2.48	30.38 \pm 1.24	
	hojas	C	32.24 \pm 2.79	12.40 \pm 0.31	44.64 \pm 2.48	40.92 \pm 1.55
		D	39.37 \pm 3.72	1.86 \pm 0.31	41.23 \pm 3.72	43.71 \pm 5.27
	ramas (2.5-7.5 mm \varnothing)	A	38.44 \pm 1.24	21.08 \pm 2.48	59.52 \pm 1.24	43.40 \pm 3.72
		B	15.81 \pm 3.10	15.50 \pm 0.62	31.00 \pm 3.72	13.33 \pm 0.93
		C	38.13 \pm 5.27	3.10 \pm 0.62	41.54 \pm 5.89	20.77 \pm 3.41
		D	15.50 \pm 0.93	5.27 \pm 0.31	20.77 \pm 1.24	10.54 \pm 0.31
<i>Genista spartioides</i>	A	49.12 \pm 0.93	23.25 \pm 5.27	72.54 \pm 6.51	32.24 \pm 3.10	
	B	33.48 \pm 3.41	5.89 \pm 5.58	39.37 \pm 8.99	22.01 \pm 1.55	
	ramas (2.5-7.5 mm \varnothing)	C	37.82 \pm 4.65	19.53 \pm 0.93	57.35 \pm 5.58	34.10 \pm 0.93
	D	33.79 \pm 0.31	14.26 \pm 1.86	48.05 \pm 2.17	29.45 \pm 2.17	
<i>Rosmarinus officinalis</i>	A	50.53 \pm 5.89	33.17 \pm 0.62	83.70 \pm 6.51	45.26 \pm 4.03	
		29.76 \pm 0.62	38.75 \pm 5.27	68.51 \pm 5.89	31.31 \pm 0.93	
	hojas	C	30.69 \pm 2.17	20.77 \pm 3.72	51.46 \pm 1.55	22.94 \pm 5.89
		D	25.73 \pm 2.79	32.55 \pm 6.51	58.28 \pm 3.72	35.34 \pm 0.62
	ramas (2.5-7.5 mm \varnothing)	A	29.14 \pm 0.93	29.76 \pm 1.55	58.90 \pm 2.48	29.45 \pm 1.55
		B	26.04 \pm 2.17	19.84 \pm 0.62	45.88 \pm 4.03	12.40 \pm 0.93
		C	31.93 \pm 2.17	17.36 \pm 3.41	49.29 \pm 5.58	20.46 \pm 0.93
		D	32.24 \pm 4.03	17.36 \pm 1.24	49.60 \pm 2.79	16.12 \pm 1.55
<i>Cistus clusii</i>	A	53.94 \pm 2.48	8.68 \pm 2.48	62.31 \pm 4.96	66.65 \pm 3.42	
	B	51.15 \pm 1.24	17.67 \pm 0.31	68.82 \pm 1.55	71.92 \pm 7.44	
	hojas	C	35.65 \pm 0.31	23.87 \pm 0.62	59.52 \pm 0.93	79.36 \pm 14.88
	D	45.88 \pm 2.79	31.62 \pm 5.27	77.50 \pm 2.48	77.19 \pm 6.20	
ramas (2.5-7.5 mm \varnothing)	A	37.20 \pm 1.24	23.87 \pm 0.62	61.07 \pm 7.75	32.55 \pm 1.55	
	B	41.85 \pm 5.58	26.35 \pm 2.17	68.51 \pm 7.75	26.97 \pm 0.62	
	C	31.31 \pm 3.41	27.28 \pm 7.44	58.59 \pm 4.03	24.80 \pm 0.93	
	D	49.29 \pm 6.20	30.07 \pm 0.93	79.36 \pm 7.13	20.77 \pm 3.72	
<i>Brachypodium retusum</i>	A	27.59 \pm 1.55	24.49 \pm 4.03	52.08 \pm 5.58	40.30 \pm 7.13	
	B	33.17 \pm 1.24	29.76 \pm 7.13	62.93 \pm 8.37	42.16 \pm 3.72	
	C	36.58 \pm 0.62	31.62 \pm 0.31	68.20 \pm 0.31	41.23 \pm 0.31	
	D	27.90 \pm 0.31	36.27 \pm 0.62	64.17 \pm 0.01	42.47 \pm 3.72	

Juniperus oxycedrus L.: representante habitual en formaciones de monte alto (*Pistacio-Rhamnetalia alaterni*), que presenta importantes tasas de rebrote tras incendios forestales. Si bien existían otras especies (*Quercus coccifera*, *Rhamnus lycioides*, *Buxus balearica*) con mayor eficacia rebrotadora, *J. oxycedrus* era la especie más regularmente representada en las parcelas.

Genista spartioides Spach. subsp. *retamoides* (Cosson) Rivas Goday & Rivas Martínez: representante habitual en formaciones de pinoal, que caracteriza

a la asociación *Lavandulo dentatae-Genistetum retamoidis*, R. Goday & R. Martínez (1968). Cabría esperar que como leguminosa aportase datos relevantes en relación al nitrógeno. Posee buenas tasas de rebrote tras incendios. *Rosmarinus officinalis* L.: especie de amplio espectro, propia de matorrales de *Ononido-Rosmarinetea* es un germinador obligado tras incendios forestales.

Cistus clusii Dunal.: de *Ononido-Rosmarinetea* es característica de la asociación *Cisto clusii-Ulicetum rivasgodayanii* Nieto & Cabezudo (1988). Dicha asociación se encuentra muy extendida en zonas del territorio sometidas a incendios recurrentes. Es un germinador obligado tras incendios forestales. *Brachypodium retusum* (Pers.) Beauv.: representante del estrato herbáceo y compañera habitual en formaciones de matorral, bajo el que forma densas macollas.

De cada especie y en cada parcela se analizaron separadamente hojas y ramas, excepto para *B. retusum* en la que se tomó la parte aérea completa de la planta. Se pretendía obtener un conjunto de muestras que representase el patrón fisiológico base en cada especie y parcela, a la vez que permitiera la comparación de unas con otras, el criterio de recolección fue el siguiente: se tomaron siempre ramas de 7.5 mm de diámetro (un diámetro mayor excluía las plantas de la parcela recién incendiada). Se obtenía una muestra compuesta de todas las hojas de esa rama, a excepción de una porción de 5 cm por debajo de las yemas terminales. Esta zona es la que presenta más rápida respuesta a factores ambientales puntuales (por ejemplo, producción de brotes con crecimiento rápido inducidos por condiciones climáticas favorables transitorias). Puesto que el objetivo del trabajo se refiere a patrones generales de respuesta a largo plazo, esa porción apical, que podría introducir variancia adicional, era desechada. Para eliminar la variabilidad intraparcelsaria se tomaron las muestras siguiendo transectos aleatorios hasta obtener suficiente cantidad de material (250-500 gramos), que fue secado (104 °C, 24 horas), homogeneizado (en molinillo comercial) y almacenado en congelador.

Para el fraccionamiento de distintos compartimentos internos de fósforo (fósforo soluble reactivo, PSRi; no reactivo, PSNRi; soluble total, PSTi; particulado, PPi y fósforo total, PTi) se tomaron 2-3 mg del material molido, completándose la homogeneización por trituración intensa en mortero de vidrio con unas gotas de agua destilada, añadiendo a continuación 30-40 ml más. Se procedió al filtrado con filtros Whatman GF/C. Una alícuota del filtrado fue analizada directamente por el método del verde malaquita (Fernández et al. 1985) empleando un autoanalizador Technicon II, obteniéndose la fracción PSRi. Otra alícuota y los filtros era digeridos separadamente por el método de Sommer & Nelson (1972) y tras la determinación por el método del verde malaquita se obtuvieron las fracciones PSTi y PPi. La diferencia entre PSTi y PSRi es la fracción PSNRi. La fracción PTi es la suma de PSTi y PPi. La toma de muestras y el protocolo de análisis del fósforo

se realizó por duplicado. Para la medida del carbono y nitrógeno totales internos (CTi y NTi) se empleó un autoanalizador elemental Perkin-Elmer Mod. 240-C.

Resultados

Dinamismo de la vegetación

Tras un incendio forestal se produce una rápida respuesta de la vegetación, mediada por la biomasa subterránea y el banco de semillas. Al año del incendio (Tabla 1, inventario A) aparecen elementos de monte alto (*Juniperus oxycedrus*) y piornal (*Genista spartioides* subsp. *retamoides*) con estrategias de rebrote, de matorral (*Ulex rivasgodayanus*, *Cistus clusii*, *Rosmarinus officinalis*, *Satureja graeca*) germinadores obligados, pirófitos (*Daphne gnidium*), geófitos (*Iris xiphium*), así como numerosas especies oportunistas y terófitos propios de arenas dolomíticas (*Linaria saturejoides*, *Andryala ragusina*).

A los 6 años (Tabla 1, inventario B), se ha instalado un aulagar de *Cisto clusii-Ulicetum rivasgodayanii*, comunidad que ha manifestado un marcado carácter colonizador. A los 12 años del incendio (Tabla 1, inventario C), tales aulagares comienzan a enriquecerse en *G. spartioides* y elementos propios de monte alto, yendo hacia el restablecimiento de una vegetación del tipo de la que aparece en la parcela de referencia (Tabla 1, inventario D). En la Figura 1 se muestra un esquema simplificado con la posición de las parcelas en el proceso de reemplazo e imbricación de comunidades vegetales que se ha descrito, y su relación con la frecuencia de incendios, nivel de erosión y tipo de suelo.

Fósforo interno

En la Figura 2A se muestran las variaciones de PTi y en la Tabla 2 las de PSRi, PSNRi, PSTi y PPi; en las distintas especies y parcelas consideradas. Fósforo en plantas de monte alto. Los rebrotes contienen cantidades de PTi máximas (104.78×10^{-2} mg PTi/g peso seco en *G. spartioides*, 116.25×10^{-2} y 102.92×10^{-2} mg PTi/g peso seco en hojas y ramas de 2.5 - 7.5 mm de diámetro en *J. oxycedrus*). Las concentraciones internas de fósforo disminuyen a medida que transcurre el tiempo tras el incendio, hasta 77.50×10^{-2} , 84.94×10^{-2} y 31.31×10^{-2} mg PTi/g peso seco respectivamente (Figura 2A). Los valores mínimos, aparentemente discordantes, en la parcela incendiada hace 6 años se correlacionan con mínimos en la disponibilidad de fósforo en el suelo (Carreira 1988).

Las concentraciones de PTi en ramas de *J. oxycedrus* son del 11, 31, 27 y 63 % menos de las que hay en hojas a los 1, 6, 12 años tras el incendio y

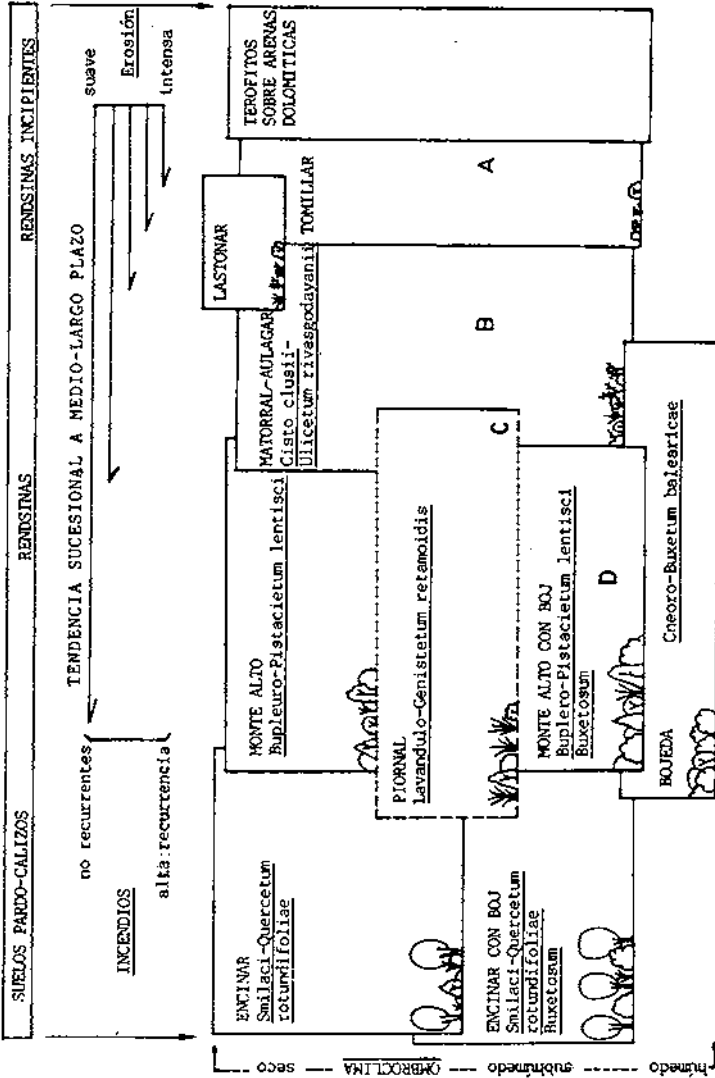


Figura 1. Esquema simplificado del proceso de reemplazo e imbricación de comunidades vegetales tras incendios forestales en el piso termomediterráneo de la Sierra de Almirajara (Sur de España), y su relación con la frecuencia de éstos, intensidad de erosión y tipo de suelo. (Las letras A, B, C y D representan la posición de las parcelas de muestreo en dicho esquema).

parcela de referencia, respectivamente. Esto se interpretaría en términos de una progresiva diferenciación entre estructuras productivas y ricas en nutrientes (hojas), frente a otras ricas en carbono y con funciones más relacionadas con la organización del espacio (tallos).

Es general la existencia de niveles más elevados de PSTi que de PPi, con relaciones que pueden acercarse al doble en todas las especies. La excepción está representada por las hojas de *J. oxycedrus* (y *C. clusii*) donde se observan concentraciones similares de ambas fracciones, presumiblemente de-

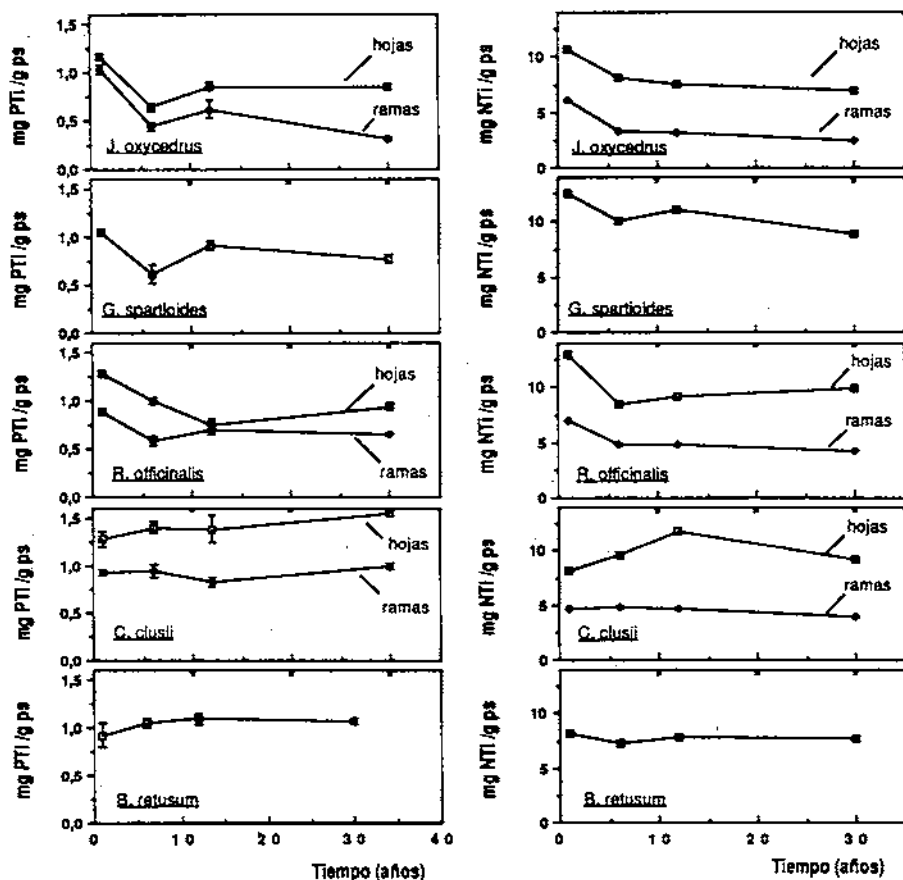


Figura 2. Variación de la concentración de fósforo total, PTi (Fig. 2A) y nitrógeno total, NTi (Fig. 2B) en tejidos de *Juniperus oxycedrus* y *Genista spartioides* (características de vegetación de monte alto y piornal), *Rosmarinus officinalis* y *Cistus clusii* (características de vegetación de matorral), así como en *Brachypodium retusum* (de porte herbáceo); en un gradiente de edad inducido por incendios forestales en una cuenca subárida del S.E. de España (Sierra de Almirajara).

bido a un activo metabolismo que se relacionaría con mucho fósforo en membranas.

Siempre hay más PSRi que PSNRi. Mientras que las concentraciones de PSRi oscilan entre 20×10^{-2} y 50×10^{-2} mg PSRi/g peso seco en hojas de *J. oxycedrus* (valores algo menores en ramas), el PSNRi no suele superar los 20×10^{-2} mg PSNRi/g peso seco.

Fósforo en plantas de matorral. Las concentraciones de PTi son significativamente mayores que en plantas de monte alto ($p < 0.05$, U de Mann Whitney, véase Tabla 3).

R. officinalis manifiesta también la disminución de las concentraciones de PTi a medida que transcurre el tiempo tras el incendio, aunque con carácter menos marcado (desde 128.96×10^{-2} a 93.62×10^{-2} mg PTi/g peso seco en hojas; y desde 88.35×10^{-2} a 65.72×10^{-2} mg PTi/g peso seco en ramas). Las concentraciones de PSTi representan alrededor del doble de las de PPI, tanto en hojas como en ramas. En tallos, las concentraciones de PSRi (oscilando alrededor de 30×10^{-2} mg PSRi/g peso seco) siguen siendo mayores que las de PSNRi, incrementándose la diferencia en plantas que viven en superficies más recuperadas. En hojas no sucede así y ello puede ser una pista que nos conduzca a consideraciones de índole fisiológica en términos de intercambios intensos entre fosfato (PSRi), y compuestos orgánicos pequeños y solubles de carácter energético del tipo del ATP (fracción PSNRi).

Tabla 3. Valores de probabilidad de error asociados a la aceptación de H1 aplicando la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney.

H1			p
PTi especies de matorral (<i>C. clusii</i> , <i>R. officinalis</i>)	>	PTi especies de monte alto (<i>J. oxycedrus</i> , <i>G. spartioides</i>)	< 0.05
PTi tejidos <i>C. clusii</i>	>	PTi tejidos <i>J. oxycedrus</i>	0.05
»	>	PTi tejidos <i>G. spartioides</i>	0.04
»	>	PTi tejidos <i>R. officinalis</i>	0.05
PTi tejidos <i>B. retusum</i>	>	PTi tejidos <i>J. oxycedrus</i>	0.04
»	>	PTi tejidos <i>G. spartioides</i>	0.03
»	>	PTi tejidos <i>R. officinalis</i>	0.05
C/N tejidos <i>J. oxycedrus</i>	>	C/N tejidos <i>R. officinalis</i>	0.13
»	>	C/N tejidos <i>C. clusii</i>	0.19
»	>	C/N tejidos <i>B. retusum</i>	0.04
C/N tejidos <i>G. spartioides</i>	<	C/N tejidos <i>J. oxycedrus</i>	0.01
»	<	C/N tejidos <i>R. officinalis</i>	0.02
»	<	C/N tejidos <i>C. clusii</i>	0.05
»	<	C/N tejidos <i>B. retusum</i>	0.02

Los resultados referentes a *C. clusii* son notablemente distintos. Las concentraciones de PTi son significativamente mayores que en el resto de las especies no herbáceas (Tabla 3). Otro aspecto a resaltar es la acumulación de PTi en el tiempo, siendo máximo en la parcela de referencia: 154.69×10^{-2} y 99.82×10^{-2} mg PTi/g peso seco en hojas y ramas respectivamente (Fig. 2A). Estos son los valores más elevados registrados en dichos tejidos.

Fósforo en herbáceas. El PTi en *B. retusum* se mantiene relativamente elevado y constante a lo largo de toda la sucesión, como corresponde a la fisiología activa de una herbácea que renueva su biomasa aérea anualmente (Fig. 2A).

Nitrógeno interno

En la Figura 2.B se representan los valores de nitrógeno total (NTi) a lo largo de la sucesión en tejidos de las especies consideradas. De nuevo aparece la pauta de minimización en especies características de formaciones de monte alto. Partiendo de valores altos en áreas recién incendiadas (10.7 y 6.1 mg NTi/g peso seco en hojas y tallos de *J. oxycedrus*, 12.6 mg NTi/g peso seco en *G. spartioides*), se alcanzan mínimos en etapas avanzadas de la sucesión. Sin embargo, *C. clusii* y *B. retusum* mantienen e incluso aumentan sus niveles de NTi a medida que transcurre el tiempo tras incendio (Fig. 2.B).

Índices de relación de nutrientes en plantas

En la Figura 3 se muestra una representación combinada de las relaciones C:N, C:P y N:P en los tejidos de las 5 especies consideradas. Ramas y hojas se segregan con claridad.

Relaciones C:N. *G. spartioides* se separa del resto de las especies con valores de C:N significativamente menores (Tabla 3) que oscilan entre 45 y 67. Su capacidad de fijación biológica de N₂ atmosférico le permite mantener en sus tejidos concentraciones relativas de nitrógeno elevadas comparativamente a las que hay en las otras especies. Por el contrario, *J. oxycedrus* posee relaciones C:N máximas (236 para tallos en la parcela de referencia). Partiendo de valores menores, el C:N sube a lo largo de la sucesión según el efecto esperado de «dilución», entrando en una fase más o menos asintótica a los 12 años tras el incendio. *C. clusii* mantiene valores bajos de C:N, lo que representa tejidos enriquecidos en nitrógeno tanto en etapas iniciales como avanzadas de la sucesión. Tal observación es extrapolable asimismo a *B. retusum*.

Relaciones estequiométricas C:N:P. Los puntos correspondientes a especies características de etapas iniciales de la sucesión (*B. retusum* y *C. clusii*) aparecen más agregados (Fig. 3), lo que representa oscilaciones pequeñas en sus relaciones estequiométricas a medida que transcurre el tiempo tras in-

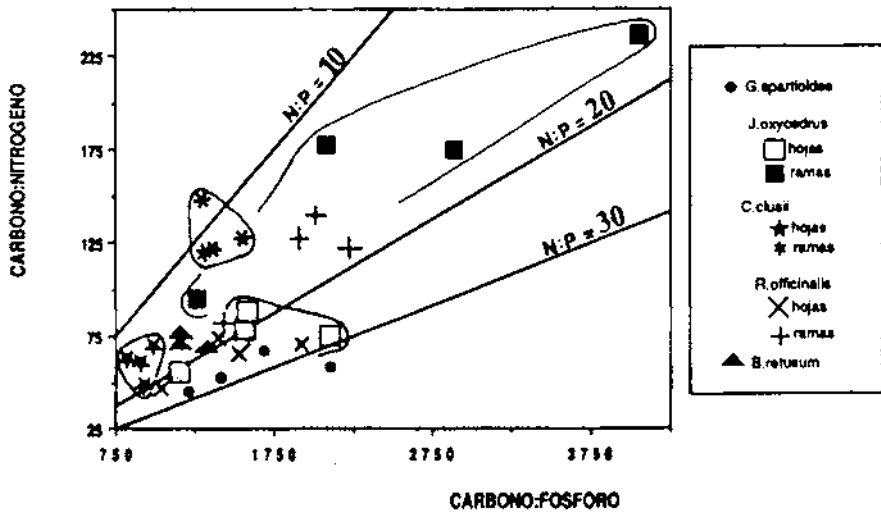


Figura 3. Relaciones estequiométricas C:N, C:P y N:P en tejidos de varias especies de plantas en parcelas incendiadas hace 1, 6, 12 años y no incendiada en los últimos 30 años, en una cuenca subárida del S.E. de España (Sierra de Almirajara).

endio. Los valores de *B. retusum* se agrupan en una zona de valores muy bajos de C:P y bajos de C:N. *Cistus clusii* ostenta mínimos de C:P y N:P en la sucesión, lo que puede representar altas tasas de incorporación y acumulación de fósforo en sus tejidos.

Por el contrario, los puntos de *J. oxycedrus* están más dispersos y desplazados hacia valores elevados de las relaciones estequiométricas. Sus tejidos se hacen ricos en carbono y pobres en nitrógeno y fósforo. Esto sucede también en *G. spartioides* respecto al C:P, pero se segrega en relación al C:N y N:P en función de su peculiar metabolismo del nitrógeno. *Rosmarinus officinalis* ocupa una situación intermedia en dicho esquema.

Discusión

En algunas ocasiones, el fuego actúa como agente natural mantenedor de ciertas comunidades (Cooper 1961). En territorios de clima mediterráneo históricamente sometidos a ciclos de incendios se encuentran comunidades especialmente adaptadas que median una respuesta rápida tras incendios forestales. A corto plazo tras el incendio de chaparrales californianos, Hanes (1971) y Biswell (1974) encuentran las mismas especies que había previamente. Margaris (1976) obtiene resultados similares en la frígana griega.

En efecto, en la parcela incendiada hace 1 año están presentes un buen número de las especies más representativas de la parcela de referencia no

incendiada (Tabla 1). Además, aparecen un número considerable de terófitos, geófitos y herbáceas oportunistas en general, que aprovechan la fertilización temporal tras el incendio (Christensen 1973, Debanó & Conrad 1978; Rundel & Parsons 1980; Canadell & Fontanillas 1987; Sánchez-Vázquez 1988) y el incremento de luz a nivel del suelo inmediatamente después del incendio. Ello define a corto plazo un modelo de colonización que en nuestra área de estudio se ajusta al de prevaciado de nicho de Bazzaz (1975), como se ha comprobado en estudios paralelos (Sánchez-Vázquez 1988).

Casal et al. (1984) distinguen tres estrategias anatomo-fisiológicas de respuesta al incendio: rebrote, germinadores obligados o facultativos con semillas pirófitas, y crecimiento herbáceo. La mayor parte de las especies características de formaciones de «monte alto» (*Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus*, *Rhamnus lycioides*, *Juniperus oxycedrus*) siguen pautas de rebrote que les permiten un crecimiento inicial rápido con altas tasas de supervivencia en el primer período de sequía, pero la densidad de plántulas de cada especie está limitada por la densidad de plantas adultas previa al incendio. Por el contrario, especies propias de matorral (*Ulex rivasgodayanus*, *Cistus clusii*, *Cistus albidus*, *Rosmarinus officinalis*...) son germinadores obligados cuyas semillas salen de la dormancia tras estar sometidas a elevadas temperaturas durante el incendio. En este caso se pueden alcanzar altas densidades de plántulas pero la tasa de mortandad en el primer período de sequía estival suele ser importante (Frazer & Davis 1988). Especialmente significativo es el caso de *C. clusii* y *U. rivasgodayanus* que desde máximos de 60 plántulas/m² a los 100 días de un incendio controlado pasa a 20 pies/m² a los dos años (Sánchez-Vázquez 1988).

Las anteriores consideraciones se refieren a estrategias de respuesta inmediata tras el incendio, y su concurrencia condiciona el punto de partida del proceso sucesional y define su potencialidad. Sin embargo, apenas especifican el desarrollo que sigue a más largo plazo. En nuestro estudio se han descrito patrones diferenciados de concentración interna de fósforo, nitrógeno y carbono en plantas a lo largo de un gradiente de edad inducido por el fuego. Con ello se aportan nuevos indicios, en este caso de índole ecofisiológica (estrategias de uso de nutrientes), que permiten caracterizar (en el marco de la teoría general de la sucesión) el proceso de sustitución de comunidades a medio plazo tras incendios forestales en una cuenca subárida del Sur de España (sierra de Almirajara):

Cistus clusii se ha manifestado como acumulador de fósforo y con relaciones bajas de C:N en sus tejidos a lo largo de toda la sucesión. Esto se relacionaría con un metabolismo activo que le permite un crecimiento rápido (aunque limitado) incluso en suelos muy erosionados con déficit de nutrientes. Esta estrategia, de índole fisiológica, daría razón a microescala del carácter colonizador que a macroescala manifiesta la asociación *Cisto clusii-Ulicetum rivasgodayanae* sobre rendsinas incipientes y regosoles kakiritizados, en áreas sometidas a incendios recurrentes. Tal idea se ve reforzada por

los datos obtenidos para *Brachypodium retusum*, especie en la que nuevamente se relacionan concentraciones internas de nutrientes elevadas y un claro comportamiento colonizador.

Por el contrario, *Juniperus oxycedrus*, especie característica de etapas más avanzadas de la sucesión, ha mostrado una pauta de minimización de las concentraciones internas de fósforo y nitrógeno y un aumento asintótico del C:N a lo largo de la sucesión. Tal es el efecto esperable de «dilución», al fabricarse sustancias estructurales pobres en nutrientes y ricas en carbono (ligninas, celulosa...), lo que en términos ecofisiológicos representaría un metabolismo con baja tasa de renovación y crecimiento lento aunque menos limitado. Finalmente y en ausencia de nuevas perturbaciones (por ejemplo nuevos incendios), esta especie y otras de similares características acabarán desplazando a las anteriores, instalándose formaciones de monte alto de la asociación *Bupleuro gibraltari-ci-Pistacietum lentisci*.

Genista spartioides y otras leguminosas propias de formaciones de piorral (*Lavandulo dentatae-Genistetum retamoidis*) ocupan una posición especial en este esquema. Su capacidad de fijación biológica del nitrógeno atmosférico les permite mantener valores mínimos de C:N en sus tejidos, siendo independientes de las concentraciones de dicho nutriente en el suelo. *Rosmarinus officinalis* ocupa una posición intermedia entre tales estrategias, lo que armoniza con su carácter de especie de amplio espectro en matorrales y chaparrales mediterráneos sobre sustratos carbonatados.

La aproximación que se hace en este modelo general basado en concentraciones de nutrientes totales debe ser especificada en términos de metabolismo. En tal sentido, se hace necesario el fraccionamiento de distintos compartimentos de nutrientes internos. A falta de nuevos resultados en curso, el análisis realizado de varias formas de fósforo permitiría apuntar las siguientes sugerencias:

a) La especialización en plantas propias de etapas avanzadas de la sucesión exige la separación en el espacio de metabolismos diferenciados, por un lado estructuras de sostén y reserva, y por otro hojas altamente productivas para mantener toda la estructura. En este sentido, las relaciones entre P_{Pi} (ligado a membranas celulares, estructuras de pared...) y P_{STi} (fosfato soluble, azúcares fosforados, ATP...) pueden ser útiles para especificar el grado de tal diferenciación (como se comentó para las hojas de *J. oxycedrus*).

b) Las proporciones entre P_{SRi} y P_{SNRi} pueden conducir a consideraciones energéticas en términos de intercambio entre fosfato y pequeños compuestos orgánicos solubles del tipo del ATP.

Agradecimientos

El estudio ha sido realizado con la concesión de una beca de F.P.I. (M.E.C.), y se inscribe y financia dentro del grupo de investigación de ecofisiología de plantas acuáticas del departamento de Ecología de la Universidad de Málaga. Expresamos nuestro agradecimiento a D. M. Ál-

varez-Calvente, D. J.M. Jiménez y D. J.M. Arjona, del departamento de Actuaciones Forestales (I.A.R.A., Junta de Andalucía), por la colaboración prestada para la localización de parcelas y concesión de permisos.

Bibliografía

- Abril, M., Gracia, C., Sabaté, S., Sala, A. & Serrasolsas, I. 1987. Evolució de l'estructura vertical en plantes mediterrànies després d'un incendi. *Quaderns d'ecologia aplicada* 10: 77-82. Servei del Medi Ambient. Diputació de Barcelona.
- Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in Southern Illinois. *Ecology* 56: 485-488.
- Biswell, H.H. 1974. Effects of fire on chaparral. In: Kowzowski & Ahlgren (eds.) *Fire and Ecosystems*. Academic Press. New York. pp. 321-364.
- Canadell, J. & Fontanillas, I. 1987. Els efectes del foc sobre el sòl i els nutrients de l'ecosistema. *Quaderns d'ecologia aplicada* 10: 145-156. Servei del Medi Ambient. Diputació de Barcelona.
- Carreira, J.A. 1988. Pautas sucesionales en el piso termomediterráneo de la Sierra de Almijara (Málaga, España) tras incendios forestales. Tesis de licenciatura. Universidad de Málaga.
- Casal, V., Basanta, M. & García-Novo, F. 1984. La regeneración de los montes incendiados en Galicia. *Monografías Universidad de Santiago, España*, 99. 113 pp.
- Christensen, N.L. 1973. Fire and the nitrogen cycle in California chaparral. *Science* 181: 66-68.
- Christensen, N.L. & Muller, C.H. 1975. Effects of fire on factors controlling plant growth in *Adenostoma* chaparral. *Ecological Monographs* 45: 29-55.
- Cooper, C.F. 1961. La ecología del fuego. In: *Ecología, evolución y biología de poblaciones*. Omega Barcelona.
- Cuco, M.L.L. 1987. Mecanismos de regeneració. *Quaderns d'ecologia aplicada* 10: 45-62. Servei del Medi Ambient. Diputació de Barcelona.
- Debano, C.F. 1976. Nutrients lost in debris and runoff water from a burned chaparral watershed. *Proc. third Fed. Inter-agency Sedimentation Conf.* 3: 13-27.
- Debano, C.F. & Conrad, C.E. 1978. The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. *Ecology* 59: 489-497.
- Díaz Fierros, F., Gil, V., Cabaneiro, F., Carballas, A., Leiros, T. & Villar, M.C. 1982. Efectos erosivos de los incendios forestales en suelos de Galicia. *Anales de Edafología y Agrobiología* 45: 627-639.
- Fernández, J.A., Niell, F.X. & Lucena, J. 1985. A rapid and sensitive automated determination of phosphate in natural waters. *Limnol. oceanogr.* 30: 227-230.
- Frazer, J.M. & Davis, S.D. 1988. Differential survival of chaparral seedlings during the first summer drought after wildfire. *Oecologia* 76: 215-221.
- Hanes, T.L. 1971. Succession after fire in the chaparral of Southern California. *Ecological Monographs* 41: 27-52.
- Keeley, J.E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology* 68: 434-443.
- Keeley, J.E. & Zedler, P.H. 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: A comparison of sprouting and seedling strategies. *The American Midland Naturalist* 99: 142-160.

- Keeley, J.E. & Keeley, S.C. 1981. Post-fire regeneration of Southern California chaparral. *Amer. J. Bot.* 68: 524-530.
- Malanson, G.P. & Trabaud, L. 1988. Vigour of post-fire resprouting by *Quercus coccifera*, L. *J. Ecol.* 76: 351-365.
- Margaris, N.S. 1976. Structure and dynamics in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *J. Biog.* 3: 249-259.
- Naveh, Z. 1974. Effects of fire in the mediterranean region. In: Kozlowsky & Ahlgren (eds.) *Fire and Ecosystems*. Academic Press. New York. pp. 401-434.
- Nieto, J.M. & Cabezudo, B. 1988. Series de vegetación climatófilas de las Sierras de Tejeda y Almijara (Málaga-Granada, España). *Acta Botánica Malacitana* 13: 229-260.
- Platt, W.J., Evans, G.W. & Davis, M.M. 1988. Effects of fire season on flowering of forbs and shrubs in longleaf pine forests. *Oecología* 76: 353-363.
- Raison, R.J. 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. *Plant and soil* 51: 73-108.
- Rivas Goday, S. & Rivas Martínez, S. 1968. Matorrales y tomillares de la Península Ibérica comprendidos en la clase *Onon.-Rosmarinetea*, Br.-Bl., 1967. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 25: 5-201.
- Rivas Martínez, S., Asensi, A., Molero, J. & Valle, F. 1987. Tipología biogeográfica de Andalucía. 1ª Jornadas de Taxonomía. Sevilla, 1987.
- Rundel, P.W. & Parsons, D.J. 1980. Nutrient changes in two chaparral shrubs along a fire-induced age gradient. *American Journal of Botany* 67: 51-58.
- Sánchez-Vázquez, F. 1988. Colonización de zonas incendiadas ocupadas por aulagares en la Sierra de Almijara (Málaga-Granada; España). Tesis de licenciatura. Universidad de Málaga.
- Sommer, L.E. & Nelson, D.W. 1972. Determination of total phosphorus in soils: a rapid perchloric acid digestion procedure. *Soil. Sci. Soc. Amer. Proc.* 53: 32-37.
- StJohn, T.V. & Rundel, P.W. 1976. The role of fire as a mineralizing agent in a Sierran coniferous forest. *Oecologia (Berl.)* 25: 35-45.
- Trabaud, L. 1970. Quelques valeurs et observations sur la phytodynamique des surfaces incendiées dans le Bas Languedoc. *Naturalia Monspeliensia* 21.
- Trabaud, L. & Lepart, J. 1980. Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio* 43: 49-57.
- Whittaker, E. & Gimingham, C.H. 1962. The effects of fire on germination of *Calluna vulgaris* (L.) from seeds. *J. Ecol.* 50: 812-822.

Manuscrito recibido en octubre de 1989.