

INTENSIDAD DEL REGIMEN DE PERTURBACION POR INCENDIOS Y BALANCE ENTRE PRODUCCION Y ACUMULACION DE HOJARASCA EN MATORRALES MEDITERRANEOS SEMIARIDOS

J.A. CARREIRA¹ & J. LIETOR¹

RESUMEN

Se ha estudiado la producción y las tasas de descomposición y desprendimiento de CO₂ de la hojarasca en cuatro parcelas con matorrales semiáridos sobre suelos dolomíticos del SE. de la Península Ibérica que cubren un gradiente de perturbación por incendios en las últimas décadas (frecuencia y tiempo desde el último incendio). La producción de hojarasca muestra en todos los casos oscilaciones estacionales regulares, con mínimos invernales y máximos estivales, pero cuya amplitud aumenta con el tiempo transcurrido desde el último incendio. La producción anual de hojarasca sigue una relación logarítmica con el tiempo transcurrido desde el incendio. Por el contrario, la relación es lineal para la cantidad de hojarasca acumulada por unidad de área. Consecuentemente, la tasa de descomposición de la hojarasca, en lugar de seguir el patrón habitual de descenso exponencial con el tiempo transcurrido desde el incendio, muestra un mínimo parcial en la parcela más recientemente incendiada. Esta diferencia se atribuye al efecto sobrepuesto de la elevada recurrencia de incendios en la parcela más joven. Superado un determinado umbral de frecuencia de incendios, el restablecimiento de la vegetación es más lento, y la producción de hojarasca disminuye en relación a la hojarasca acumulada (en gran parte restos chamuscados de difícil descomposición heredados de incendios anteriores).

Las tasas instantáneas de producción de CO₂ en condiciones de campo aumentan con la edad de las parcelas debido a diferencias microclimáticas entre ellas más que a diferencias en la composición química de la hojarasca. Así, tras incubar muestras de hojarasca de las distintas parcelas durante un mes en condiciones fijas de humedad y temperatura en el laboratorio, desaparecieron las diferencias entre parcelas en relación con las tasas de respiración en muestras de hojarasca. Las tasas de respiración de la hojarasca se ven altamente afectadas por la temperatura, humedad e interacción entre ambas.

Los incendios se consideran agentes mineralizadores de gran importancia en matorrales mediterráneos, ya que promueven elevadas tasas de descomposición a corto plazo tras un único evento de incendio. No obstante, en este estudio mostramos que una frecuencia de incendios excesiva disminuye las tasas de descomposición por desajuste del balance entre producción y acumulación de hojarasca.

Palabras clave: hojarasca, incendio, producción, tasa de respiración, tasas de descomposición, ecosistema mediterráneo, sudeste de España.

INTRODUCCION

Una de las perturbaciones más estrechamente ligadas a los ecosistemas terrestres mediterráneos son los incendios forestales. De hecho, el papel

esencial del fuego en la evolución y dinámica de ecosistemas de tipo mediterráneo está ampliamente reconocido desde hace tiempo (AHLGREN & AHLGREN, 1960), ya sea como un factor natural o inducido por la actividad humana (NAVEH, 1974).

¹ Departamento de Biología Animal, Vegetal y Ecología. Facultad de Ciencias Experimentales. Paraje Las Lagunillas, s/n. 23071 Jaén.

Mientras que en bosques como los de coníferas en régimen de explotación maderera o cualquier otro tipo caracterizado por la acumulación de

gran cantidad de combustible forestal, los incendios son de gran intensidad y sus efectos devastadores, en la mayoría de las formaciones mediterráneas los efectos del incendio, siempre que no se manifieste con excesiva frecuencia, son mucho menos considerables, destruyéndose la vegetación herbácea o fruticosa y la capa de hojarasca y no produciéndose serios daños a los pies arbóreos ni a los horizontes orgánicos del suelo. A ello contribuyen la menor densidad de la vegetación y el contenido relativamente bajo de materia orgánica en el suelo. En estas formaciones, si la periodicidad de incendios no supera un cierto umbral, y puesto que las alteraciones del ecosistema se compensan en un plazo de tiempo relativamente corto, se admite que la acción del fuego constituye uno más de los agentes externos que inciden sobre la dinámica sucesional cíclica de estos ecosistemas y sus efectos no son los propios de una evolución regresiva (ALMENDROS *et al.*, 1984).

Además de los efectos directos sobre la vegetación, los incendios forestales son agentes que promueven una importante movilización de nutrientes tanto dentro como fuera del ecosistema. En ecosistemas de tipo mediterráneo, los fuegos pueden considerarse como uno de los principales agentes de mineralización, contribuyendo a la regeneración de nutrientes en forma disponible (MITCHELL *et al.*, 1986, RUNDEL & PARSONS, 1980). En los periodos interfuego, la disponibilidad de nutrientes para el crecimiento de las plantas está determinada por la descomposición y mineralización de la hojarasca (SCHLESINGER & HASEY, 1981). Son fundadas, por tanto, las razones de incluir dentro de los estudios de movilización de nutrientes en relación a la frecuencia de incendios aquéllos que contemplan dicha dinámica a nivel de la hojarasca. Estudios de los cambios en la cantidad, calidad y tasas de mineralización de la hojarasca (ALMENDROS *et al.*, 1984; ARIANOUTSOU & MARGARIS, 1982; GRIGAL & MCCOLL, 1977; SERRASOLSAS *et al.*, 1989; WEBER, 1987) son básicos en la comprensión de la circulación de nutrientes forestales.

El subsistema suelo-hojarasca, como válvula de control de toda la circulación de nutrientes en ecosistemas terrestres (CHARLEY & RICHARDS, 1983), juega un papel regulador especialmente

importante en ecosistemas que operan con poco capital de nutrientes, como los mediterráneos (BOERNER, 1982). En ellos, suelo superficial y hojarasca representan reservas proporcionalmente importantes de ese capital, y puesto que los incendios pueden modificar sus relaciones C/N y C/P, volatilizan N y C, y liberan cationes y P con la deposición de cenizas (RAISON, 1979), conviene considerar la relación entre ambos. Durante e inmediatamente después del incendio, el suelo se ve directamente afectado por fenómenos de ignición, deposición de cenizas y cambios microclimáticos. A más largo plazo se ve afectado por procesos erosivos y por las interrelaciones que se establecen entre sucesión y recuperación de los horizontes del suelo. Todos ellos afectan de uno u otro modo a la disponibilidad de nutrientes y es por todo lo anterior que el énfasis del presente estudio se ha centrado en el subsistema suelo-hojarasca.

Aunque han sido muchos los estudios enfocados a conocer los efectos del fuego en los ecosistemas forestales mediterráneos, la mayoría se restringen a evaluar los efectos a corto plazo de un único evento de incendio. Pocos incluyen consideraciones sobre el tipo de régimen de perturbación (frecuencia, intensidad...) y la evolución del sistema a más largo plazo. Nuestro objetivo es delimitar la influencia que la frecuencia de incendios y el tiempo transcurrido desde los mismos tienen sobre la producción, descomposición y respiración de la hojarasca en un ecosistema mediterráneo del SE. de España con influencia subárida.

AREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en la Reserva Nacional de Caza de la Sierra de Almirajara, que constituye el límite natural entre las provincias de Málaga y Granada por la parte más oriental de aquella, en el SE. de la Península Ibérica. Constituye una cordillera paralela al Mar Mediterráneo que define el borde occidental de la zona árida del sudeste ibérico. La altitud de la zona va desde los 0 a los 2.065 m. El clima es de tipo termomediterráneo semiárido en las zonas de baja y media altitud, con temperatura media anual de 17 a 19 °C y precipitación anual entre 350 y 600 mm, ocurriendo principalmente como lluvia torren-

cial desde octubre a marzo. La roca madre predominante son mármoles dolomíticos kakiritizados y los suelos son mayoritariamente regosoles y rendzinas arenosas poco profundas con un elevado contenido de carbonato.

La vegetación incluye comunidades de monte alto (con *Quercus coccifera* L., *Pistacia lentiscus* L., *Juniperus oxycedrus* L., *Rhamnus lycioides* L. subsp. *oleoides* L. Jahandrez & Maire) y bosques abiertos de coníferas (con *Pinus pinaster* Aiton y *Pinus halepensis* Miller) que están siendo sustituidos por un aulagar endémico de la región (con *Cistus clusii* Dunal, *Ulex parvisflorus* Pourret subsp. *rivasgodayanus* Cubas y *Rosmarinus officinalis* C. como especies dominantes) en áreas frecuentemente incendiadas y con una considerable tasa de erosión (NIETO, 1987). Una descripción más detallada de la composición de especies vegetales y de las características edafológicas se puede encontrar en CARREIRA (1992) y CARREIRA *et al.* (1992).

MATERIAL Y METODOS

Selección de parcelas de muestreo

Con objeto de cubrir un gradiente de perturbación asociado al fuego, se seleccionaron cuatro

parcelas de muestreo (Tabla I) situadas en la cuenca del río Torrox, a una altitud entre 300 y 400 m s.n.m. dentro del piso bioclimático termomediterráneo. Tres de ellas se localizan en pequeñas subcuencas adyacentes que han sufrido diferentes episodios de incendios desde 1975, año en que todas fueron afectadas por un gran incendio forestal que arrasó más de 12.000 ha en la Sierra de Almirajara. Una de dichas subcuencas no se ha visto afecta por otro incendio desde entonces y en ella se encuentra la parcela C, ocupada por una vegetación de 13 años al inicio de este estudio, y enriquecida en especies propias de monte alto y piornal como *Juniperus oxycedrus*, *Genista spartioides* y *Buxus balearica*. De las otras dos subcuencas, una se incendió por segunda vez en 1981 y en ella se localiza la parcela B, ocupada por vegetación de 7 años al comienzo de este estudio consistente en un aulagar bien desarrollado con *Ulex rivasgodayanus*, *Cistus clusii* y *Rosmarinus officinalis*. La tercera subcuenca se vio afectada por un tercer incendio en el verano de 1986 y en ella situamos la parcela A que alberga vegetación de dos años en 1988 y correspondiente a las fases iniciales de instalación de formaciones de aulagar endémicas de la zona. Por último, fue seleccionada una parcela de referencia D en una subcuenca a escasa distancia de las

TABLA I

CARACTERISTICAS GENERALES DEL REGIMEN RECIENTE DE INCENDIOS, Y SELECCION DE PROPIEDADES FISICAS Y QUIMICAS DE LA HOJARASCA Y LA SUPERFICIE DEL SUELO EN LAS CUATRO PARCELAS DE MUESTREO. LAS MEDIAS DENTRO DE LA MISMA COLUMNA CON SUPERINDICES DIFERENTES SON SIGNIFICATIVAMENTE DISTINTAS AL NIVEL DE $\alpha = 0.05$ (ANOVA SEGUIDO DE TEST DE DUNCAN DE RANGOS MULTIPLES)

Parcela	Nº incendios desde 1975	Años desde último incendio	Masa hojarasca (g/m ²)	Cobertura de vegetación (%)	T ^o mín. suelo 0-5 cm (°C)	T ^o máx. suelo 0-5 cm (°C)
A	3	2	131	18	7.9	35.8
B	2	7	252	55	8.3	25.8
C	1	13	480	83	9.6	25.0
D	0	>30	985	94	9.2	24.5

Parcela	T ^o mín. sobre suelo (°C)	T ^o máx. sobre suelo (°C)	Humedad hojarasca (%)	N. total hojarasca (mg/g)	C/N hojarasca	C/P hojarasca
A	-	-	9.2 ^a	6.4 ^a	71.1 ^a	958 ^a
B	7.0	29.0	9.8 ^a	9.2 ^b	45.7 ^b	720 ^b
C	7.9	28.8	17.9 ^b	11.8 ^c	35.0 ^c	623 ^c
D	7.5	27.6	24.1 ^c	12.4 ^c	34.1 ^c	623 ^c

anteriores y sobre un área no incendiada en los últimos 30 años, de vegetación configurada por un monte alto, todavía con algunos elementos del aulagar, y *Pinus halepensis*.

Con este diseño experimental cubríamos, de forma compuesta, un amplio espectro de frecuencia creciente de incendios (0-3 incendios en las últimas 3 décadas) y de edades de la vegetación (2-30 años). La escasa distancia entre nuestras parcelas, idéntico tipo de sustrato, condiciones similares de pendiente y orientación, así como formaciones vegetales pertenecientes a la misma serie de vegetación, daban suficiente garantía de homogeneidad para las variables cuya varianza pretendíamos restringir (climáticas, topográficas, edáficas, etc.), permitiendo así atribuir las diferencias observadas al efecto de las diferencias en el régimen de incendios.

Procedimientos de muestreo y análisis de las muestras

Producción y descomposición de la hojarasca

La producción de hojarasca se evaluó mediante la recolección, secado y pesado de la hojarasca caída desde diciembre de 1989 a junio de 1991 sobre 10 colectores forrados de doble malla de plástico de 1 mm de diámetro y 0.15 m² de superficie distribuidos aleatoriamente en cada parcela. Los colectores de las parcelas A y B fueron construidos con bordes más bajos (10 y 15 cm respectivamente) debido a la menor altura de la vegetación y, para evitar pérdidas de hojarasca debidas al viento, se instalaron pliegues inclinados de la misma malla en sus fondos. Asimismo, en cada periodo en que se procedía a la recogida de la hojarasca de los colectores, se cuantificaba la cantidad de hojarasca presente por unidad de superficie de suelo con cinco muestras al azar tomadas con un cuadrado de 0.16 m². Las tasas de descomposición de la hojarasca se estimaron mediante el cociente entre la producción y la cantidad de hojarasca que permanece (dicha estimación no tiene en cuenta pérdidas debidas a redistribución y transporte de la hojarasca fuera de las parcelas, y asume que la cantidad de hojarasca está en equilibrio, por lo que los valores obtenidos han de tomarse como una estimación aproximativa).

Tasas de respiración

En diciembre de 1989 y marzo y julio de 1990, se tomaron muestras de hojarasca, así como de suelo superficial (0-5 y 5-15 cm), que fueron trasladadas inmediatamente al laboratorio en bolsas de polietileno en nevera isotérmica. Se formaron dos muestras compuestas combinando dos y tres de cinco réplicas tomadas al azar en cada parcela, y se midieron las tasas de desprendimiento de CO₂, empleando un analizador de gas por infrarrojo IRGA ADC 225-MK3 en un circuito cerrado con control de temperatura y humedad.

Se llevaron a cabo dos tipos de medidas. Por un lado, se efectuaron medidas de evolución de CO₂ inmediatamente después de la recogida de las muestras, sin ser sometidas a un periodo de preincubación, y en las mismas condiciones de humedad y temperatura a que fueron tomadas en el campo (que podían ser distintas de unas muestras a otras). Así se trataba de obtener información acerca de los efectos de diferencias estacionales y microclimáticas entre parcelas debidas a su diferente régimen reciente de incendios. Por otro lado, se efectuaron medidas de respiración tras una incubación prolongada (un mes), aeróbica y en oscuridad, de las muestras bajo distintas combinaciones de humedad y temperatura fijas en el laboratorio. De esta forma se trataba de conseguir una cierta homogeneización de las poblaciones iniciales de microorganismos para cada combinación de temperatura y humedad, de modo que las tasas de producción de CO₂ pudieran ser interpretadas en términos de tasas potenciales de respiración y reflejaran más, en su caso, la influencia de la calidad del sustrato presente en cada parcela que las diferencias en las condiciones ambientales en el campo.

RESULTADOS Y DISCUSION

Producción y cantidad de hojarasca

La producción de hojarasca en cada parcela muestra oscilaciones estacionales regulares, con mínimos invernales y máximos estivales (Figura 1). No obstante, dentro de cada intervalo de muestreo, existe una considerable variabilidad entre réplicas, sobre todo en la parcela A, en la que el coeficiente de variación (CV) alcanza el 66.8%

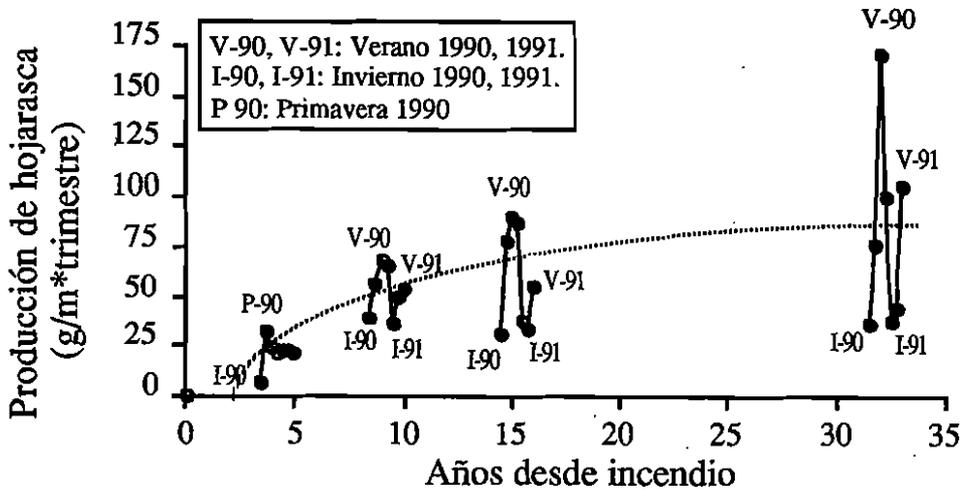


Fig. 1. Cambios en la producción estacional de hojarasca con el tiempo transcurrido desde el último incendio.

(presumiblemente debido a lo disperso y escasa altura de la vegetación). Esta cifra es muy superior respecto a las que aparecen en las demás parcelas (34.7%, 30.9% y 32.1% para las parcelas B, C y D respectivamente). La amplitud de las oscilaciones estacionales en la producción de hojarasca aumenta con el tiempo transcurrido desde el último incendio. Así, la desviación típica de las medias de los promedios estacionales pasa de ser $7.0 \text{ g m}^{-2} \text{ trimestre}^{-1}$ en la parcela A, a 11.3, 23.9 y $45 \text{ g m}^{-2} \text{ trimestre}^{-1}$ en las parcelas B, C y D. Al margen de las oscilaciones estacionales, la tendencia interanual es un aumento rápido inicial seguido de una progresiva estabilización en los valores de producción anual de hojarasca con el tiempo transcurrido desde el último incendio, existiendo un buen ajuste de tipo logarítmico entre ambas variables (Figura 2). Los niveles de producción anual de hojarasca observados a lo largo del gradiente de perturbación se encuentran dentro del rango de $100\text{-}400 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ típico en ecosistemas de tipo mediterráneo (READ & MITCHELL, 1983).

Respecto a la cantidad de hojarasca, en las parcelas menos desarrolladas era difícil, o de hecho imposible, distinguir entre los horizontes L y F. Tales horizontes solo fueron diferenciables con cierta nitidez en la parcela D. Por este motivo, en los muestreos de hojarasca se tomaron conjunta-

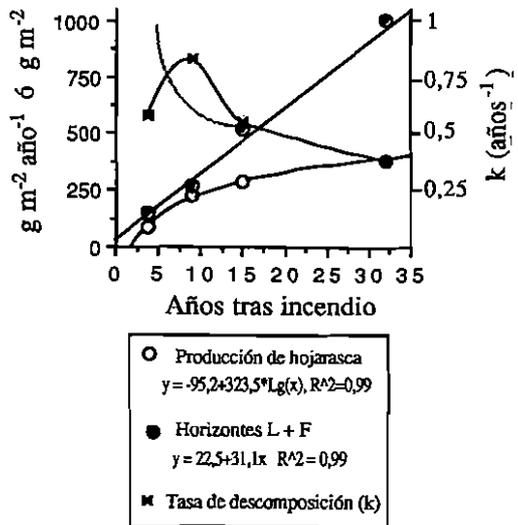


Fig. 2. Curvas ajustadas de los promedios anuales de producción ($\text{g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$) y cantidad de hojarasca acumulada (g m^{-2}) con el tiempo transcurrido desde el último incendio, y cociente entre ambas que muestra la variación de la tasa de descomposición, k, a lo largo del gradiente de perturbación por incendios. La línea discontinua muestra la tendencia típica tras un único evento de incendio (la diferencia con la curva real es atribuida al efecto de la recurrencia de incendios en las parcelas A y B).

mente ambas capas en caso de estar presentes. La distribución irregular de la hojarasca determina la existencia de una alta variabilidad entre réplicas (CV = 78.5%, 62.5%, 52.7%, 53.5% para las parcelas A a D respectivamente) de forma que las variaciones estacionales no son significativas aunque sí las diferencias entre parcelas. Por ello se combinaron todos los valores y se extrajeron medias globales por parcela, existiendo una relación lineal entre la cantidad de hojarasca por unidad de área y el tiempo transcurrido desde el último incendio (Figura 2). El incremento de la frecuencia de incendios implica un incremento de la variabilidad espacial de la distribución de la hojarasca y de la producción de hojarasca (CV = 66.8%, 34.7%, 30.9%, 32.1% para las parcelas A a D respectivamente), en tanto que, como se indicó anteriormente, un decremento en la variabilidad estacional de la producción de hojarasca.

En los sistemas mediterráneos, la perturbación cíclica provocada por el fuego significa que es difícil de identificar un estado estable en la dinámica de la hojarasca. Distintos tipos de comunidades de plantas se aproximan al estado estable en diferentes momentos después del fuego. La caída de hojarasca durante varios años tras el fuego en chaparrales es inevitablemente pequeña y el número de años necesario para alcanzar iguales depósitos a los existentes antes del incendio varía considerablemente, desde 6 a 14 años, dependiendo de la especie considerada (READ & MITCHELL, 1983). En nuestra parcela C, a los 13 años tras un único incendio, se alcanza sólo el 48.7% de la hojarasca acumulada en la parcela de referencia, lo que sitúa a nuestro sistema como un caso extremo en el contexto de matorrales mediterráneos. En comunidades de *Calluna* inglesas, los niveles de equilibrio se alcanzaban sólo 20 años tras el fuego (CHAPMAN, 1967).

Tasas de descomposición de la hojarasca

Las tasas de descomposición/renovación de la hojarasca se estimaron mediante el cociente entre producción y acumulación de hojarasca (k), si bien hay que advertir que la estimación incluye, junto a las pérdidas por mineralización e incorporación de materia orgánica a horizontes inferiores, el efecto de retirada de hojarasca por erosión y transporte. En la Figura 3 se muestran los

cambios que operan a lo largo de la sucesión en la relación entre aquellas variables.

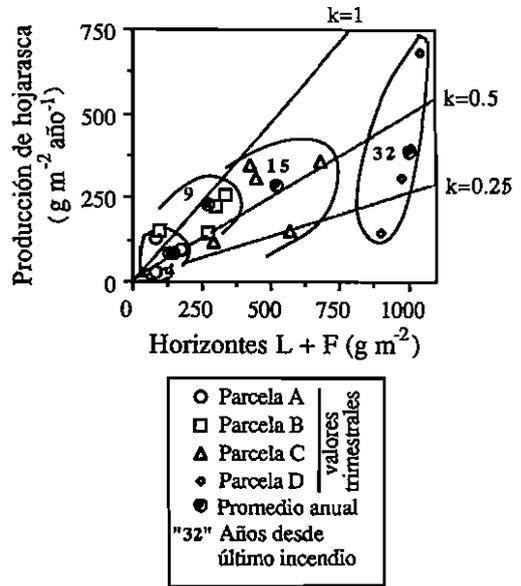


Fig. 3. Relaciones entre la producción, masa y tasas de renovación de la hojarasca transcurridos distintos periodos de tiempo desde el último incendio. Tanto los promedios anuales como los valores individuales para cada periodo estacional se expresan en términos de $\text{g m}^{-2} \text{año}^{-1}$. Para estos últimos, ello resulta de multiplicar por 4 los valores originales (expresados en $\text{g m}^{-2} \text{trimestre}^{-1}$), de ahí que algunas cifras (las correspondientes al pico de caída de hojarasca en verano) parezcan anormalmente elevadas.

La variabilidad estacional en la producción de hojarasca determina oscilaciones considerables en el valor de k si ésta se estima individualmente para dichos periodos, por lo que resulta más adecuado el empleo de promedios anuales. En la Figura 2 se representan las curvas de ajuste que relacionan producción y cantidad media anuales de hojarasca, así como el resultado del cociente entre ambas, que refleja la variación en los valores de k a lo largo del gradiente de perturbación por incendios. En lugar de encontrar el patrón habitual, consistente en un descenso exponencial de k con el tiempo tras el fuego (e.g., desde 1.4 tras el incendio hasta 0.3 años⁻¹ en estado de equilibrio para el caso de una garriga; SERRASOL-

SAS *et al.*, 1989), nosotros observamos una subida inicial hasta un máximo intermedio de 0.84 años^{-1} en la parcela B, seguido de una disminución progresiva, alcanzándose un valor de 0.38 años^{-1} en la parcela D no incendiada (cercano al valor en equilibrio encontrado por SERRASOLSAS *et al.*, 1989). El mínimo local inicial de k en la parcela A (0.58 años^{-1}) vendría determinado por la influencia contrapuesta de, por un lado, una cierta cantidad de hojarasca heredada de la situación anterior al incendio, ramas y restos viejos chamuscados, de difícil mineralización, así como cifras todavía escasas de producción; y, por otro lado, por pérdidas relativamente importantes de hojarasca por erosión (CARREIRA, 1992). Para nuestro caso, la obtención de un aumento inicial de k desde la parcela A a la B (Figura 2), que rompe el patrón típico de descenso exponencial, habría que atribuirlo a la excesiva recurrencia de incendios en la parcela A y sus consecuencias (aumento de erosión, freno de la regeneración de la vegetación...). Podemos concluir que, si bien los incendios son agentes mineralizadores de primer orden en ecosistemas mediterráneos, sobrepasando un determinado umbral de recurrencia, la dinámica normal de las tasas de descomposición se ve alterada por desajuste del balance entre producción y descomposición de hojarasca.

Tasas de respiración de la hojarasca y suelo superficial

Tasas de respiración en distintas fechas de muestreo

En la Tabla II se muestran, para distintas fechas de muestreo, las tasas de producción de CO_2 , en iguales condiciones de temperatura y humedad que en el campo, de muestras de hojarasca y suelo superficial expresadas como $\mu\text{mol CO}_2 \text{ gramo}^{-1} \text{ día}^{-1}$. En general, las tasas de respiración de hojarasca y suelo superficial siguen una dinámica muy parecida, aumentando con la edad de las parcelas y la menor recurrencia de incendios. Existen considerables variaciones estacionales, siendo máximos los valores correspondientes al muestreo de abril y mínimos los del muestreo de julio, en este caso posiblemente limitados por los bajos contenidos de humedad de las muestras. En las dos medidas efectuadas sobre muestras recogidas en diciembre aparecen

diferencias importantes. En este caso, la limitación vendría impuesta por la temperatura, como se desprende del aumento considerable que se produce en la evolución de CO_2 cuando la medida se efectúa en las condiciones de mediodía ($14.5 \text{ }^\circ\text{C}$ de temperatura ambiente) en relación a las tasas encontradas en las condiciones de primeras horas de la mañana ($9 \text{ }^\circ\text{C}$ de temperatura ambiente).

Tasas de respiración tras incubaciones en distintas condiciones de temperatura y humedad

A diferencia de lo que ocurría con la medida efectuada inmediatamente tras el muestreo y en iguales condiciones a las de campo, tras un mes de incubación en laboratorio bajo diversas condiciones fijas de temperatura y humedad, no existen diferencias significativas entre parcelas en relación con las tasas de respiración en muestras de hojarasca (Fig. 4; $P = 0.0908$, Anova 3 factores). Asimismo, ninguno de los efectos de interacción que incluyen el factor «parcela» son significativos: P «parcela \times temperatura» = 0.18; P «parcela \times humedad» = 0.17; P «parcela \times temperatura \times humedad» = 0.35. Ello sugeriría que tras el periodo prolongado de incubación se homogeneizan las poblaciones y la actividad de los microorganismos, y que no existe una variación suficiente en la calidad del sustrato de las distintas parcelas (a pesar de relaciones C/N y C/P que disminuyen de la parcela A a la D: Tabla I) que posibilitara diferencias en la capacidad de producción de CO_2 en tales condiciones. Las tasas medias de respiración de la hojarasca para las parcelas A, B, C y D, globalizando para todos los tratamientos de temperatura y humedad son respectivamente 32.1, 49.0, 36.56 y 36.9 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$, lo que representaría tasas de renovación del C en la hojarasca que van desde 0.35 años^{-1} en la parcela A a 0.54 años^{-1} en la B (se entiende que dichas tasas no son extrapolables a las condiciones en el campo, ni para periodos de incubación de diferente duración).

Las tasas de respiración de la hojarasca se ven afectadas de forma altamente significativa por la temperatura, humedad e interacción entre ambas ($p < 0.0001$). Todas las medias de los tratamientos de temperatura (18.6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ día}^{-1}$ para $10 \text{ }^\circ\text{C}$, 33.5 para $20 \text{ }^\circ\text{C}$ y 66.2 para 30

TABLA II

TASAS DE PRODUCCION DE CO₂ EN CONDICIONES DE CAMPO, A MEDIODIA, DE MUESTRAS DE HOJARASCA Y SUELO (0-5 cm) SUPERFICIAL DE LAS 4 PARCELAS PARA DISTINTAS FECHAS DE MUESTREO. PARA EL MUESTREO DE DICIEMBRE, EN PARENTESIS, SE DETALLAN TAMBIEN LAS TASAS DE PRODUCCION DE CO₂ PARA LAS CONDICIONES DE TEMPERATURA A LAS 9:00 AM (9.0 °C DE TEMPERATURA AMBIENTE). LOS DATOS DE PRODUCCION DE CO₂ REPRESENTAN LA MEDIA DE DOS MEDIDAS SOBRE UNA MUESTRA COMPUESTA (CV < 10%), EXCEPTO PARA EL MUESTREO DE ABRIL, PARA EL QUE SE DAN MEDIAS ± DESVIACIONES TIPICAS DE DOS MUESTRAS COMPUESTAS

Fecha muestreo	T° aire mediodía (°C)	Muestra	Parcela	Humedad (%)	Temperatura (°C)	Tasa respiración (µMol CO ₂ g ⁻¹ d ⁻¹)
20/12	14.5	Hojarasca	A	12.5	15.0 (8.5)	7.25 (3.87)
			B	15.7	16.0 (9.5)	8.19 (2.23)
			C	17.2	15.0 (9.0)	7.38 (5.15)
			D	25.8	14.0 (11.5)	16.5 (8.13)
		Suelo 0-5 cm	A	6.1	9.5 (5.0)	0.89 (1.02)
			B	15.6	10.0 (6.0)	2.56 (0.99)
			C	18.4	10.5 (7.5)	4.08 (1.02)
			D	21.0	12.5 (10.0)	7.47 (4.71)
8/4	20.5	Hojarasca	A	11.9	20.0	12.7 ± 3.7
			B	11.9	17.0	10.2 ± 3.4
			C	21.9	16.0	13.9 ± 1.7
			D	33.8	16.5	42.6 ± 10.6
		Suelo 0-5 cm	A	4.0	14.5	2.00 ± 0.15
			B	13.5	15.5	6.81 ± 0.55
			C	17.5	14.5	5.17 ± 0.49
			D	20.2	13.0	8.88 ± 1.55
10/7	31.0	Hojarasca	A	7.4	38.0	0.53
			B	6.4	41.0	1.89
			C	7.5	35.0	3.14
			D	8.4	32.0	3.25
		Suelo 0-5 cm	A	0.8	44.0	0.75
			B	2.5	35.0	0.53
			C	2.5	29.0	1.03
			D	6.4	29.0	1.26

°C) son significativamente distintas entre sí al nivel del 95% (test de rangos múltiples de Duncan). Lo mismo ocurre con los tratamientos de humedad (16.1 µmol CO₂ g⁻¹ día⁻¹ para el 15% de humedad; 61.3 para el 30%). Todo lo anterior apoya la idea de que las diferencias observadas entre fechas para las tasas instantáneas de producción de CO₂ se deberían más a diferencias en las condiciones microclimáticas entre parcelas, que a una diferente calidad de la hojarasca. Cuando las muestras fueron incubadas con un contenido de agua del 30%, las tasas de respiración se incrementan progresivamente

cuando se eleva la temperatura, siguiendo un patrón lineal o exponencial (Figura 4). Por el contrario, en las muestras incubadas con un 15% de humedad, se aprecia un efecto de inhibición a 30 °C.

CONCLUSIONES

Se han observado cambios importantes en el balance entre producción/cantidad, y tasas de respiración, de la hojarasca a lo largo de un gradiente decreciente de perturbación por fuego (efecto combinado de descenso en la frecuencia

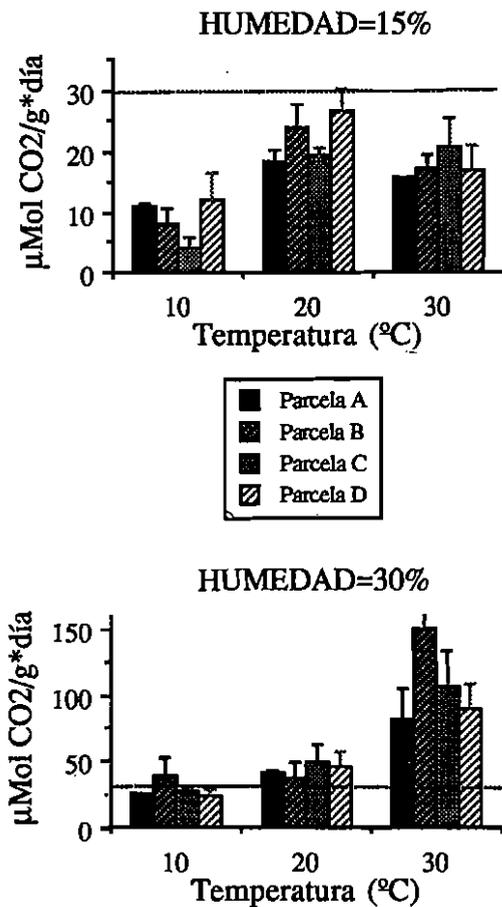


Fig. 4. Tasas de producción de CO₂ (µMol CO₂ g⁻¹ peso seco día⁻¹) en muestras de hojarasca de las 4 parcelas de muestreo tras 30 días de incubación aeróbica en oscuridad en distintas condiciones fijas de humedad y temperatura en el laboratorio. Se representa la media ± desviación típica.

de incendios recientes y aumento del tiempo transcurrido desde el último incendio) representado por cuatro parcelas (A a D) de matorrales semiáridos sobre suelos dolomíticos del SE de la Península Ibérica. La variación estacional de la producción de hojarasca aumenta, en tanto que la variabilidad espacial en la cantidad de hojarasca acumulada disminuye, a lo largo del gradiente. La producción media anual de hojarasca aumenta de forma logarítmica, pero la acumulación de hojarasca lo hace de forma lineal, a lo largo del gradiente decreciente de perturbación. Ello determina que las tasas de descomposición de la hojarasca cambien según el siguiente patrón: aumento inicial hasta un máximo correspondiente a grados intermedios de perturbación, y posterior descenso hasta valores en torno a 0.3 años⁻¹ para la parcela de referencia no incendiada. Ello contrasta con el patrón habitual de descenso exponencial en las tasas de descomposición tras la perturbación por fuego, y llama la atención sobre la necesidad de considerar también el grado de recurrencia de incendios, además del tiempo transcurrido desde el último incendio, cuando se evalúan los efectos de los incendios sobre la dinámica de los ecosistemas mediterráneos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Departamento de Actuaciones Forestales (IARA, Junta de Andalucía), oficina provincial de Málaga, y en particular a M. Alvarez-Calvente, A. Hernández, P. Aguilar y J.M. Arjona, la ayuda prestada en la localización y caracterización del régimen de incendios de las parcelas, así como los permisos de muestreo.

SUMMARY

Litter production, litter decomposition and CO₂ release from soil and litter samples were measured in four dolomitic semiarid scrublands plots located at Sierra de Almijara (SE Spain). The four plots cover a fire disturbance gradient combining both frequency and time since the last fire. In all cases, litter production shows a regular seasonal pattern (winter minimums and summer maximums), but depicting an increased fluctuation amplitude with time since the last fire. Annual litter production follows a logarithmic relationship and litter mass follows a linear relationship, with time since the last fire.

Consequently, the litter decomposition rate (K, yr^{-1} , estimated as the ratio of litter production to litter mass, shows a partial minimum in the most recently burned plot, maximum values at intermediate levels of fire disturbance, and an absolute minimum in the long-unburned plot. This contrast with the exponential decrease in the decomposition rate following fire usually reported in the literature. This difference is attributed to the confounding effect of the highest fire frequency also in such youngest plot: when a certain frequency threshold is exceeded, vegetation recovery is restrained and litter production decreases in relation to the amount of low quality litter (charred litter debris of difficult decomposition) inherited from earlier fires.

CO_2 production rates of soil and litter samples incubated in the laboratory at temperature and moisture levels resembling conditions, increase with decreasing fire disturbance. Such an increment is attributable to microclimatic differences between plots rather than differences in litter chemistry. So, the differences in litter respiration rate among plots disappeared when samples for a long period were incubated for a long period (1 month) on fixed humidity and temperature laboratory conditions. Litter respiration rates are strongly and significantly affected by temperature, moisture and their interaction.

Fires have been considered a major mineralizing agent in mediterranean-type scrublands because they stimulate short-term elevated decomposition rates after a single fire event. Nevertheless, we show that an excessive fire frequency decreases decomposition rates through an imbalance between litter production and accumulation.

Key Words: litter, fire, production, decomposition rates, respiration rate, mediterranean-type ecosystem, southeast of Spain.

BIBLIOGRAFIA

- AHLGREN I.F. & AHLGREN E. 1960: «Ecological effects of forest fires». *Botanical Review*, 26: 483-553.
- ALMENDROS G., POLO A., IBÁÑEZ J.J. & LOBO M.C. 1984: «Contribución al estudio de la influencia de los incendios forestales en las características de la materia orgánica del suelo». *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 21: 7-20.
- ARIANOUTSOU-FARAGGITAKI M. & MARGARIS N.S. 1982: «Decomposers and the fire cycle in a phrygic (East Mediterranean) ecosystem». *Microb. Ecol.*, 8: 91-98.
- BOERNER R.E.J. 1982: «Fire and nutrient cycling in temperate ecosystems». *BioScience*, 32: 187-192.
- CARREIRA J.A. 1992: *Biogeoquímica y disponibilidad de N y P en una cronosecuencia de suelos semiáridos dolomíticos asociada a distintos regímenes de incendios*. Tesis doctoral. Universidad de Málaga. España.
- CARREIRA J.A., SÁNCHEZ-VÁZQUEZ F. & NIELL F.X. 1992: «Short-term and small scale patterns of post-fire regeneration in a semi-arid dolomitic basin of Southern Spain». *Acta Oecologica*, 13: 241-253.
- CHAPMAN S.B. 1967: «Nutrient budgets for a dry heath ecosystem in the South of England». *Journal of Ecology*, 55: 677-689.
- CHARLEY J.L. & RICHARDS B.N. 1983: «Nutrient allocation in plant communities: mineral cycling in terrestrial ecosystems». En: O.L. LANGE *et al.* (eds.), *Physiological plant ecology IV, Ecosystem processes: mineral cycling, productivity and man's influence*. pp. 6-45. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series 12.D.
- GRIGAL D.F. & MCCOLL J.G. 1977: «Litter decomposition following forest fire in northeastern Minnesota». *J. Appl. Ecol.*, 14: 531-538.
- MITCHELL D.T., COLEY P.G.F., WEBB S. & ALLSOPP N. 1986: «Litterfall and decomposition processes in the coastal fynbos vegetation, south-western Cape, South Africa». *J. Ecol.*, 74: 977-993.
- NAVEH Z. 1974: «Effects of fire in the Mediterranean region». En: T.T. KOZLOWSKY & C.E. AHLGREN (eds.), *Fire and Ecosystems*, pp. 401-434. Academic Press, New York.

- NIETO J.M. 1987: *Estudio fitocenológico de las Sierras de Tejeda y Almijara (Málaga-Granada)*. Tesis doctoral. Universidad de Málaga. 557 pp.
- 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.
- READ D.J. & MITCHELL D.T. 1983: «Decomposition and Mineralization Processes in Mediterranean-Type Ecosystems and in heathlands of similar structure». *Ecological Studies*, 43, pp. 208-230.
- RUNDEL P.W. & PARSONS D.J. 1980: «Nutrient changes in two chaparral shrubs along a fire-induced age gradient». *Am. Journal of Botany*, 67: 51-58.
- SCHLESINGER W.H. & HASEY M.M. 1981: «Decomposition of chaparral shrub foliage: losses of organic and inorganic constituents from deciduous and evergreen leaves». *Ecology*, 62: 762-774.
- SERRASOLSAS I., FERRÁN A. & VALLEJO V.R. 1989: «Reconstrucción de los horizontes orgánicos tras el incendio en la garriga del macizo de Garraf (Barcelona)». *Options Méditerranéennes*, 3: 107-110.
- WEBER M.G. 1987: «Decomposition, litter fall, and forest floor nutrient dynamics in relation to fire in Eastern Ontario jack pine ecosystems». *Canadian J. of Forest Research*, 17 (12): 1496-1506.