

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Ecología



**GRAVEDAD DEL FUEGO Y PATRONES ESPACIALES Y
TEMPORALES POSTINCENDIO DE LAS PLANTAS DE
UN ESCOBONAL DE LA SIERRA DE GREDOS**

ALFONSO MORENO FARACO

Octubre de 1998



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Ecología

**GRAVEDAD DEL FUEGO Y PATRONES ESPACIALES Y
TEMPORALES POSTINCENDIO DE LAS PLANTAS DE
UN ESCOBONAL DE LA SIERRA DE GREDOS**

Memoria para optar al grado de Doctor en Biología presentada por

Alfonso Moreno Faraco

bajo la dirección de José M. Moreno Rodríguez

Vº Bº

José M. Moreno Rodríguez
Profesor Titular de Ecología

Alfonso Moreno Faraco

Madrid, Octubre de 1998

Dedicado a Concha, Macu, Natalia y Daniel

AGRADECIMIENTOS

Durante la realización de esta tesis doctoral he recibido la ayuda de muchas personas a las que quiero darles las gracias. Antes, quiero pedir disculpas a aquellas personas que, habiendo colaborado, no aparecen mencionadas en este apartado.

En primer lugar, quiero agradecer a mis padres el cariño y la confianza que me dieron en todo momento, sin las cuales no hubiera sido posible realizar este trabajo. Tampoco hubiera sido posible esta memoria doctoral sin la ayuda de Natalia, que siempre me animó a seguir aún en los momentos más difíciles. Gracias Natalia por no *quemarte* oyendo mis repetidas charlas sobre *plantitas*, *cuadrados*, etc, etc.

Muchas gracias también al director de esta tesis, José M. Moreno, por el tiempo empleado en mi formación y por sus consejos que contribuyeron decisivamente en el desarrollo de esta tesis. También quiero mostrar mi agradecimiento a los profesores del Departamento de Biología Vegetal II de la Facultad de Farmacia de esta Universidad, Daniel Sánchez y, en especial, a Federico Fernández, por sus lecciones de botánica y por enseñarme lo aprendido en estos años acerca de la Flora de Gredos. Gracias también a las profesoras Juana González, Ana M^a Moreno, del Departamento de Edafología de la Facultad de Farmacia de la U.C.M. y a Carmen Fenoll del Departamento de Fisiología Vegetal de la Facultad de Biología de la U.A.M. por su ayuda en tareas de laboratorio. Igualmente, estoy agradecido a los miembros del Departamento de Ecología de la U.C.M. que siempre colaboraron cuando necesité su ayuda.

Asimismo, quiero agradecer a los guardas forestales del Valle del Tiétar, especialmente a Santiago, Gustavo y Claudio, por poner a mi disposición su experiencia y conocimiento de la parcela de estudio y sobre todo por su compañía.

También quiero dar las gracias a mis compañeros Beatriz Pérez, Alberto Cruz, Angel Velasco, Belén Luna, Eva Zuazua y a Pilar Villarrubia por su ayuda y por los

momentos divertidos que pasé con ellos, dentro y fuera del laboratorio. Igualmente quiero expresar mi agradecimiento a Antonio Vázquez, por sus consejos, y a José Ramón Quintana, quien me ayudó muchísimo en el trabajo de campo.

Este trabajo ha sido posible, gracias a una Beca de Formación de Personal Investigador concedida por la Consejería de Educación de la Comunidad Autónoma de Madrid y a otras ayudas. La investigación realizada ha formado parte de los proyectos *Regeneración postincendio del suelo y de la vegetación de los Montes de Gredos* financiado por ICONA y la Universidad Complutense de Madrid (541-A) y *Post fire soil and vegetation dynamics in natural and afforested areas in Southern Europe: the role of fire intensity* financiado por la Comisión Europea (EV5V-91-0017).

Gravedad del fuego y patrones espaciales y temporales postincendio de las plantas de un escobonal de la Sierra de Gredos

ÍNDICE

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

1.1. Importancia del fuego en los ecosistemas mediterráneos.....	1
1.2. Evolución de los métodos de análisis espacial.....	2
1.3. El fuego y los ecosistemas en elevaciones medias del sur de la Sierra de Gredos.....	9
1.4. Objetivos generales.....	17

CAPÍTULO 2: PATRONES ESPACIALES DEL COMBUSTIBLE Y DE LA GRAVEDAD DEL FUEGO

2.1. INTRODUCCIÓN.....	21
2.1.1. Variabilidad espacial de la gravedad del fuego.....	21
2.1.2. Cuantificación de los patrones espaciales.....	23
2.1.3. Objetivos.....	25
2.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	26
2.2.1. Área de estudio.....	26
2.2.2. Cálculo del combustible y de la gravedad del fuego.....	27
2.2.3. Análisis espacial.....	32
2.2.4. Escala de estudio.....	36
2.3. RESULTADOS.....	38
2.3.1. Análisis exploratorio de los datos.....	38
2.3.2. Análisis espacial del combustible y la gravedad del fuego.....	41
2.3.3. Relaciones espaciales entre el combustible y la gravedad del fuego.....	45
2.4. DISCUSIÓN.....	48
2.4.1. Complejidad del patrón espacial de la gravedad del fuego.....	48
2.4.2. Descripción de la gravedad del fuego en incendios espontáneos.....	49
2.4.3. Calidad y cantidad de combustible y gravedad del fuego.....	50

CAPÍTULO 3: DEMOGRAFÍA Y PATRÓN ESPACIAL POSTINCENDIO DE *CYTISUS STRIATUS* SUBSP. *ERIOCARPUS*

3.1. INTRODUCCIÓN.....	55
3.1.1. Efectos de la gravedad del fuego en la dinámica de la vegetación postincendio.....	55
3.1.2. Efectos del fuego en las poblaciones de especies genisteas.....	57
3.1.3. Objetivos.....	60
3.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	61
3.2.1. Parcela de estudio y datos meteorológicos.....	61
3.2.2. Análisis demográfico de <i>Cytisus eriocarpus</i> tras el fuego.....	63
3.2.3 Análisis estadístico.....	64
3.3 RESULTADOS.....	66
3.3.1. Demografía de <i>Cytisus eriocarpus</i>	66
3.3.2. Factores que controlan el establecimiento de <i>Cytisus eriocarpus</i>	71
3.3.3. Análisis espacial de la población de <i>Cytisus eriocarpus</i>	72
3.3.3.1. Densidades anterior y cuatro años posterior al fuego.....	72
3.3.3.2. Germinación total postincendio y de las diferentes cohortes....	75
3.3.3.3. Dinámica postincendio.....	80
3.3.3.4. Factores que controlan el establecimiento de <i>C. eriocarpus</i>	83
3.4 DISCUSIÓN.....	86
3.4.1. Autosucesión y estabilidad en matorrales mediterráneos.....	86
3.4.2. El rebrote de <i>Cytisus eriocarpus</i> tras el fuego.....	87
3.4.3. La germinación de <i>Cytisus eriocarpus</i> tras el fuego.....	90
3.4.4. Supervivencia de la población posterior al fuego.....	92
3.4.5. Cambios espaciales en la población de <i>Cytisus eriocarpus</i>	95

CAPÍTULO 4: DINÁMICA Y PATRÓN ESPACIAL POSTINCENDIO DE LA COMUNIDAD VEGETAL

4.1. INTRODUCCIÓN.....	99
4.1.1. Dinámicas temporales.....	99
4.1.2. Dinámica del patrón espacial.....	101
4.1.3. Objetivos.....	103
4.2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	104
4.2.1. Seguimiento de la comunidad vegetal.....	104
4.2.2. Estimación de la riqueza y la cobertura.....	105
4.2.3. Análisis estadístico.....	106

4.3 RESULTADOS.....	108
4.3.1. Dinámica postincendio a corto plazo de la comunidad vegetal.....	108
4.3.2. Riqueza de especies, cobertura total y coberturas de <i>Agrostis truncatula</i> y <i>Rumex angiocarpus</i>	115
4.3.2.1. Relaciones no espaciales.....	115
4.3.2.2. Análisis espacial.....	118
4.3.3. Relaciones entre densidad y biomasa de <i>Cytisus eriocarpus</i> anterior al fuego y gravedad del fuego frente riqueza y cobertura tras el fuego...	125
4.3.3.1. Relaciones no espaciales.....	125
4.3.3.2. Análisis espacial.....	127
4.3.4. Relación entre la cobertura total y de las principales especies con respecto a la germinación y la población de <i>Cytisus eriocarpus</i> cuatro años tras el fuego.....	130
4.3.4.1. Relaciones no espaciales.....	130
4.3.4.2. Análisis espacial.....	132
4.4 DISCUSIÓN.....	135
4.4.1. Dinámica postincendio a corto plazo de la comunidad vegetal.....	135
4.4.2. Dinámica de la estructura espacial de la comunidad vegetal y factores determinantes.....	138
4.4.3. Dinámica del patrón espacial por especies.....	140
4.4.4. Relaciones espaciales entre la cobertura total y de las especies más abundantes con respecto a la población de <i>Cytisus eriocarpus</i>	143
 CAPÍTULO 5: CONCLUSIONES	
5.1. Patrones espaciales del combustible y de la gravedad del fuego.....	147
5.2. Demografía y patrón espacial postincendio de <i>Cytisus eriocarpus</i>	148
5.3. Dinámica y patrón espacial postincendio de la comunidad vegetal.....	149
 BIBLIOGRAFÍA	153
 APÉNDICE	175

Capítulo 1

Introducción

1.1. Importancia del fuego en los ecosistemas mediterráneos

El paisaje mediterráneo ha sido modelado por diferentes perturbaciones, siendo el fuego la más importante (Naveh 1975). Debido a esto, muchos han sido los trabajos sobre la respuesta de la vegetación al fuego en sus diferentes aspectos. En cuanto a las estrategias de regeneración (germinación y rebrote) destacan los trabajos de Christensen y Muller (1975), Keeley y Zedler (1978), Malanson y O'Leary (1982), Casal et al. (1984), Malanson y Trabaud (1988), Moreno y Oechel (1991, 1992) y Keeley (1991, 1992). La dinámica de la cobertura vegetal y diversidad de especies también ha sido tratada ampliamente en la literatura (Hanes 1971, Trabaud y Lepart 1981, Keeley y Keeley 1981, Keeley et al. 1981, van Wilgen 1982, Keeley y Keeley 1984, Arianoutsou 1984, Casal 1985, Hobbs y Atkins 1990, Keeley 1991). Igualmente, la dinámica de la estructura vertical y acumulación de biomasa y nutrientes ha sido estudiada en diferentes ecosistemas mediterráneos: Specht (1969), DeBano y Conrad (1978), Gray (1982), Schlesinger et al. (1982) y Riggan et al. (1988), en el chaparral; van Wilgen (1982), van Wilgen et al. (1990), en el *fynbos* sudafricano; Arianoutsou (1984) y Malanson y Trabaud (1988), en matorrales europeos y Gómez Gutiérrez et al. (1988), Casal et al. (1990), Carreira (1992), Carreira et al. (1992), Fernández Santos (1991) y Abad et al. (1997), en escobonales y tojales de la Península Ibérica, entre otros muchos.

Aunque los estudios sobre de la ecología del fuego son numerosos, no lo son tanto aquellas que consideran al factor espacial como elemento importante. Actualmente, el conocimiento de las relaciones ecológicas en el espacio aparece como una de las últimas fronteras de la ecología (Kareiva 1994) y, por extensión, de la ecología del fuego. Aún así, existen pocos trabajos que sitúan en un contexto espacial, y a diferentes escalas, los factores que pueden incidir sobre las dinámicas de los ecosistemas afectados por el fuego. Reflejo de esto, una de las variables cruciales en el estudio de la perturbación fuego, como es la variabilidad espacial de la gravedad del fuego a pequeña escala apenas ha sido estudiada hasta ahora (Bond y van Wilgen 1996), si exceptuamos algunos trabajos en brezales del norte de Escocia (Hobbs et al. 1984, Hobbs y

Gimingham 1984, Atkins y Hobbs 1995) y en el chaparral del sur de California (Davis et al. 1989). Ya en los últimos años, se han realizado estudios que cuantifican el patrón espacial existente para variables relacionadas con el comportamiento del fuego y medidas directas de la gravedad del mismo (Franklin et al. 1997, Pérez y Moreno (en prensa)).

Es sabido que la gravedad del fuego tiene efectos directos (efecto del calor) e indirectos (modificación del ambiente físico-químico y biológico) sobre el reclutamiento por lo que tiene una gran importancia en la regeneración de la vegetación tras el fuego (Keeley 1987). Por tanto, su variabilidad espacial también será importante en dicha regeneración. Al nivel espacial, existen pocos trabajos que estudian la relación entre la gravedad del fuego y el patrón de reclutamiento y supervivencia de las plántulas (Davis et al. 1989, Moreno y Oechel 1991, 1992, Rice 1993, Tyler 1995, 1996, Ne'eman et al. 1992, Izhaki et al. 1992). Davis et al. (1989) muestran las complejas interacciones entre banco de semillas antes del fuego, abundancia de la vegetación, gravedad del fuego y establecimiento posterior al fuego considerando diversas especies vegetales. Sus resultados indican que los patrones espacial de las especies están determinados por claros *en la cubierta vegetal, relacionados a su vez con la gravedad del fuego. Otros trabajos han descrito patrones espaciales similares* (Ne'eman et al. 1992, Rice 1993, Fuentes et al. 1994).

Por otro lado, Shafi y Yarranton (1973) estudiando la dinámica de la distribución espacial de las especies tras el fuego, distinguieron distintos patrones espaciales en diferentes etapas del proceso. La mayor heterogeneidad espacial ocurrió en estados transitorios (entre 4 y 11 años tras el fuego), debido a complejas interacciones entre las variables ambientales y la competencia entre las especies. Esta mayor heterogeneidad fue acompañada de una disminución del tamaño de las manchas. Finalmente, a partir de los 11 años tras el fuego, existió una mayor homogeneidad, es decir, hubo una menor intensidad de patrón y el tamaño de mancha tendió a aumentar. No obstante, Schaefer (1993) no encontró tendencias en los tamaños de las manchas considerando variables multiespecíficas en dos estados sucesionales postincendio diferentes, aunque si encontró dichas tendencias para variables determinadas. Por tanto, no existe una tendencia clara en la literatura en lo que se refiere a dinámica tras el fuego de los patrones espaciales.

1.2. Evolución de los métodos de análisis espacial

Desde los primeros estudios que demostraron que la distribución espacial de la vegetación no es aleatoria (Blachman 1935, Claphan 1936, Watt 1947, Ashby 1948, Withford 1949), se han desarrollado diferentes aproximaciones para detectar la heterogeneidad y el patrón espacial en comunidades vegetales.

Greig-Smith (1952a) propuso la descripción del patrón espacial de las especies a pequeña escala mediante unidades de muestreo contiguas en transectos o mallas. El patrón espacial se interpretó a partir de la representación de los valores de la varianza para diferentes tamaños de cuadrado, obtenidos agrupando las unidades de muestreo en bloques de tamaño creciente en sucesivas potencias de dos (2, 4, 8, 16, ..., etc.). En estas representaciones, los máximos o picos de la varianza indicarían la escala o distancia entre las manchas, más tarde denominadas como *grano*, mientras que la magnitud de dichos picos, indicarían la intensidad del patrón espacial, es decir, las diferencias entre las manchas existentes detectadas en una superficie heterogénea (Pielou 1969). Estos métodos de análisis fueron comprobados en comunidades artificiales de patrón espacial conocido (Greig-Smith 1952b, Phillips 1954).

La heterogeneidad espacial de las plantas está condicionada por uno, varios o grupos de factores ambientales correlacionados, actuando de manera diferente en diferentes microhábitats (Greig-Smith 1964). Kershaw (1958) encontró que la variación en la abundancia de las especies mayoritarias (*Agrostis tenuis* y *Festuca ovina*) estuvo condicionada por el patrón de profundidades del suelo. Brereton (1971) observó que la heterogeneidad espacial puede permitir una mejor comprensión de cómo es el control de la distribución de las especies por los factores ambientales y un mejor entendimiento de los mecanismos que actúan en la sucesión.

La existencia de cambios en los patrones de distribución espacial de las plantas en el tiempo fue sugerida también por Greig-Smith (1952a, 1952b) y estudiada con mayor profundidad por Kershaw (1958) empleando la misma metodología citada anteriormente

(varianza de cuadrados en bloques). Kershaw (1958) observó diferentes patrones espaciales en diferentes estadios sucesionales (colonización inicial, secundaria y estabilización final) en pastizales de gramíneas del Norte de Gales. Tras una fase inicial, las manchas de *Agrostis tenuis*, la especie más importante, se fueron agregando en manchas de mayor tamaño, lo que significó un aumento en la escala o grano. Posteriormente, se observó una desaparición de dichas manchas, lo que indicó una disminución de la heterogeneidad espacial. Sin embargo, otros autores encontraron dinámicas de los patrones espaciales diferentes a la anterior, usando la misma metodología. Anderson (1967), estudiando diferentes etapas sucesionales en Australia e Islandia, no encontró resultados que evidenciaron que las especies pioneras presentan un tamaño de grano menor, ni que las intensidades de sus patrones fueran más intensos que especies que se incorporaron más tarde en la sucesión. Además, aunque fueron observados patrones de distribución espacial distintos en etapas sucesionales distintas, no necesariamente fueron reflejo de distintos grados de estabilidad o madurez del ecosistema. No obstante, Brereton (1971) en ecosistemas próximos a las costas galesas encontró, tras una etapa inicial distribuida al azar, una agregación que significó un aumento del tamaño de grano y un aumento de la heterogeneidad, es decir, de la intensidad del patrón espacial. Finalmente, este autor encontró una fase, en la que tanto el grano, como la intensidad del patrón decreció, como fue apuntado anteriormente en otros trabajos (Margalef 1958, Kershaw 1958, Greig-Smith 1964). Shafi y Yarranton (1973), desarrollando la misma metodología de varianza de cuadrados en bloques en bosques boreales canadienses, también encontraron varias fases en la dinámica del patrón espacial. Estos autores encontraron un aumento progresivo de la heterogeneidad hasta llegar a una última fase, llamada tardía, en la que disminuyó la heterogeneidad con la llegada de especies características de etapas sucesionales maduras. Anterior a la fase tardía, encontraron el máximo de heterogeneidad junto con una disminución en la escala o tamaño de grano, a diferencia de lo descrito en otros trabajos. Shafi y Yarranton (1973) sugirieron que estos periodos de mayor heterogeneidad y disminución del grano pueden ser procesos que ocurren en etapas sucesionales de transición entre etapas marcadamente diferentes. Morrison y Yarranton (1973) también apuntaron la idea de conexión entre cambios sucesionales y variaciones en el patrón espacial.

Los métodos de varianza cuadrado en bloques tienen varias limitaciones: 1) necesidad de tamaños de bloque en potencias sucesivas de dos, 2) los resultados dependen del punto de comienzo dentro del transecto o malla, 3) la no independencia de las estimaciones de la varianza y 4) no distinguen entre mancha y claro (Ludwig y Goodall 1978, Pielou 1977). Hill (1973a) desarrolló una variante de la varianza de cuadrados en bloques, en la que la construcción de los bloques agregando unidades de muestreo se realiza admitiendo solapamiento entre ellos, lo que permite construir bloques de tamaño 1, 2, 3, ..., etc., por lo que no es necesario restringirse a bloque de tamaño en potencias sucesivas de dos (2, 4, 8, ..., etc.) (Ludwig y Goodall 1978).

Posteriormente, Goodall (1974) propuso un nuevo método, esta vez, basado en la distancia entre cuadrados en lugar del tamaño de bloque agregado y empleando siempre la misma unidad de cuadrado. Con este método se representan igualmente los valores de la varianza pero frente a la distancia entre observaciones, evitando el error cometido al representarlos frente a los tamaños de bloque, ya que el tamaño del bloque influye en la varianza. Por tanto, con la llegada de estos métodos, los cálculos del grano y de la intensidad del patrón fueron más precisos. En los años siguientes, muchos trabajos compararon los métodos de varianza-cuadrado en bloques frente a aquellos métodos de varianza-cuadrado basados en las distancias entre unidades de muestreo (Pielou 1977, Ludwig y Goodall 1978, Goodall y West 1979). En general, estos trabajos reconocen una mayor precisión del método de Goodall (1974) frente al de Hill (1973a), aunque ambos métodos pueden presentar resultados complementarios para la descripción del patrón espacial de una determinada variable (Ludwig y Goodall 1978).

También Goodall (1974) propuso una variante al método anterior, utilizando, en lugar de todos los pares de puntos posibles, sólo una muestra de ellos seleccionada al azar. El análisis de esa muestra al azar presentaba dos ventajas: mayor sencillez en el procesado matemático (especialmente teniendo en cuenta la capacidad de los equipos informáticos en los años 70) y el poder aplicar tests estadísticos para examinar diferencias entre las varianzas a diferentes distancias (Ludwig y Goodall 1978). Carpenter y Chaney (1983) compararon cuatro métodos de análisis espacial: análisis espectral (Ripley 1978, ver más adelante), varianza-cuadrado basado en bloques (Greig-

Smith 1952a), basado en bloques según Hill (1973a) y basado en distancias, pero usando una muestra al azar (Goodall 1974). Este último método fue el que resultó más preciso para cinco tipos diferentes de patrón espacial artificiales conocidos *a priori*. Sin embargo, no incluyeron el método de Goodall utilizando todos los puntos, por la dificultad añadida en el procesado. Ludwig y Goodall (1978) propusieron la división de los datos en dos submuestras: una para ser analizada todos los pares de puntos posibles, y otra, con la que testar los picos de varianza obtenidos con la anterior submuestra, utilizando sólo pares de puntos escogidos al azar. Tanto en el método propuesto por Hill (1973a) como el propuesto por Goodall (1974) la intensidad del patrón, es decir, la magnitud de los picos de varianza eran dependientes de la distancia de separación de las manchas. Además el patrón a más pequeña escala podía verse enmascarado. Galiano (1982a) propone una modificación a dichos métodos por la cual se evitaban dichos problemas.

Hasta ahora se han expuesto métodos basados en cuadrados, sin embargo, en determinados casos (por ejemplo en muestreos con baja densidad de la variable en cuestión (Ludwig y Reynolds 1988) o en estudios de competencia) es más eficiente el desarrollo de métodos sin parcelas definidas (*plotless*) basados en la distancia entre una planta y su vecino más próximo. Estos métodos se basan en diferentes índices, que luego son testados para detectar la existencia o no de patrón, pero no permiten una cuantificación de la escala de dicho patrón espacial. Los índices de Hopkins y Pielou parecen ser los más apropiados según un estudio comparativo de diferentes índices de dispersión a finales de los setenta (Goodall y West 1979). Posteriormente se han propuesto otros índices con buenos resultados en el análisis espacial de la vegetación (Nicolás et al. 1980, Galiano 1982b, Galiano et al. 1987).

Otra técnica de análisis espacial basada en distancias es el llamado análisis espectral (Platt y Denman 1975, Ripley 1978, Kenkel 1988a 1988b). Esta se basa en el examen de dependencias espaciales y temporales mediante funciones de autocorrelación espacial mediante transformaciones de Fourier. Una de estas técnicas de análisis espectral basadas en la función k de Ripley (Ripley 1976) y correcciones posteriores (Haase 1995) han sido empleadas con éxito en el estudio de dinámica de la vegetación (Skarpe 1991,

Zhang y Skarpe 1995) y de las interacciones intraespecíficas e interespecíficas en comunidades vegetales (Haase et al. 1996, 1997)

Paralelamente, con el objeto de abordar la información espacial, no de una o varias especies como hasta ahora, sino de toda la comunidad en su conjunto, se desarrollaron técnicas que utilizan análisis multivariante (Walker et al. 1972, Hill 1973b, Goodman 1978, Whittaker et al. 1979a, 1979b, Shmida y Whittaker 1981, Bouxin y Gautier 1982). Galiano (1983) combinó técnicas de análisis multivariante (análisis de redundancia) con técnicas de análisis espacial basadas en varianza-cuadrados en bloque (Galiano 1982a). En este último trabajo, realizado en pastizales de la Sierra de Guadarrama, se discute la importancia de considerar el conjunto de especies y sus relaciones espaciales para obtener una visión más completa de la estructura de la comunidad. Posteriormente, se realizaron otros trabajos que compaginaron análisis multivariante y técnicas de análisis espacial (Olswig-Whittaker et al. 1983, Sterling et al. 1984, Gibson y Greig-Smith 1986). Otros métodos basados en análisis canónico de correspondencias permiten calcular el grado de dependencia espacial y de los factores ambientales, así como su interacción, en una determinada comunidad vegetal (Borcard et al. 1992, Legendre 1993).

La teoría de las variables regionalizables (o autocorrelacionadas) desarrolladas por Matheron en minería a finales de los 60 y principios de los setenta dio un extraordinario impulso a la descripción de la distribución espacial de las variables (Rossi et al. 1992). Sin embargo, debido a su enfoque extraordinariamente matemático transcurrió un tiempo hasta que fue incorporado por geólogos y edafólogos al estudio del análisis espacial cuantitativo. Journel y Huigbregts (1978) desarrollaron a partir de la teoría de Matheron diferentes técnicas analíticas matemáticas, denominadas técnicas geostatísticas, para la detección del patrón espacial y el mapeado de yacimientos auríferos. A principios de los 80, se puso de manifiesto la utilidad de las técnicas geostatísticas en estudios de edafología (Burguess y Webster 1980a, 1980b, Webster y Burguess 1980, Burguess et al. 1981 y MacBratney y Webster 1983). Posteriormente, los trabajos de Viera et al. (1983), Webster (1985) y Trangmar et al. (1985) constituyeron excelentes revisiones de las aplicaciones de la geostatística a las ciencias

del suelo. El desarrollo de la geostatística también dio un impulso al interés por la escala a la que aparece la heterogeneidad para determinadas variables en la naturaleza, que ya había sido considerada fundamental para entender el funcionamiento de los ecosistemas (Wiens 1976).

Paralelamente, y a partir de la misma base teórica de la geostatística (basada en el semivariograma) se puede calcular la dimensión fractal (Mandelbort 1982) índice entre 1 (independencia espacial) y 2 (total dependencia espacial) con la que se resume la dependencia espacial. Entre los trabajos que utilizan la dimensión fractal destacan los de Burrough (1983a, 1983b), Phillips (1985) y Krummel et al. (1987). Phillips (1985) recomienda complementar el análisis fractal con el estudio de los semivariogramas. Posteriormente Palmer (1988) concluyó, en una interesante crítica a los métodos basados en fractales, que el grado de dependencia espacial no puede resumirse en un sólo número, ya que varía con la escala de estudio. Sin embargo, los patrones espaciales pueden ser resumidos representando los valores de dimensión fractal con respecto a las distintas escalas de estudio empleadas (Palmer 1988, 1990, Bell et al. 1993).

En resumen, la llegada de la geostatística a la Ecología permite evaluar e interpretar con precisión los patrones de distribución en el espacio y en el tiempo (Robertson 1987). Rossi et al. (1992), hacen una excelente síntesis de su aplicación a problemas de tipo ecológico. Poco a poco, estas técnicas van siendo aplicadas con mayor frecuencia a diferentes problemas ecológicos, tales como la heterogeneidad de los nutrientes del suelo (Jackson y Caldwell 1993, Schlesinger et al. 1996, Robertson et al. 1997), la disponibilidad de nitrógeno en el suelo (Robertson et al 1988, Robertson et al. 1993, Gross et al. 1995) o el crecimiento y productividad de especies arbóreas (Biondi et al. 1994).

1.3. El fuego y los ecosistemas en elevaciones medias del sur de Sierra de Gredos

El número de incendios y la superficie quemada han ido ascendiendo durante las últimas décadas en España y en otros países mediterráneos (Trabaud 1989, Vélez-Muñoz 1990, Delattre 1993, Vázquez 1996). La estadística de incendios en los últimos años en España muestra la extensión del fenómeno a un mayor número de zonas, especialmente a zonas desarboladas (Vázquez 1996) y un incremento en las superficies afectadas por grandes incendios (Moreno et al 1998) y quemadas en más de una ocasión (Vázquez y Moreno, enviado). Estas tendencias en el régimen de incendios presentan la particularidad de mostrar una gran variabilidad espacial que responden a factores estructurales del territorio de tipo ecológico y sociológico (Vázquez 1996).

En la región mediterránea europea y, en concreto, en la Península Ibérica se ha producido durante las últimas décadas un abandono de las actividades agrícolas y ganaderas tradicionales en muchos ecosistemas de tipo mediterráneo (Fernández-Ales et al. 1992; Sancho Comins et al. 1993). El abandono de estas actividades tradicionales conduce a que áreas de cultivo o pasto pasen a matorral, produciéndose normalmente un aumento de la cantidad y la combustibilidad de la biomasa y de su probabilidad de nuevo fuego (Abad et al. 1997) lo que podría alterar, previsiblemente, el régimen de incendios. Como ocurrió previamente en otros países desarrollados, estos cambios en la cantidad y calidad del combustible en algunos ecosistemas de la Península Ibérica, han hecho necesarios la investigación y la aplicación de técnicas de gestión para reducir riesgos de futuros grandes incendios (Casal 1982, Casal et al. 1990, Vega 1985a, 1985b, Vega et al. 1987, Rego et al. 1987, Vélez-Muñoz 1990, Abad et al. 1997).

La Sierra de Gredos puede ser un buen ejemplo de cambio de uso y abandono de las actividades tradicionales agrícolas y ganaderas. Actualmente, en las laderas sur de la Sierra de Gredos existen dos tipos de comunidades mayoritarias: los pinares de *Pinus pinaster* consecuencia de repoblaciones realizadas en los años 50 y 60, y los matorrales

de especies genisteas, básicamente del género *Cytisus*, procedentes del fuego o del abandono de cultivos o pastos.

La regeneración tras el fuego de los pinares de las especies frecuentes en la región mediterránea, tales como *P. pinaster*, *P. pinea*, *P. sylvestris* y *P. halepensis*, depende de la estructura inicial del bosque (Barbero et al. 1987). Un factor decisivo en la regeneración del pinar fue la entrada de semillas, que depende a su vez la edad del pinar (Vélez-Muñoz 1985, Castro et al. 1990), la producción de semillas de ese año y la proximidad a individuos supervivientes (Castro et al. 1990). En el establecimiento, germinación y supervivencia de los nuevos pinos, influyen los procesos erosivos (Castro et al. 1990), la pendiente (Vélez-Muñoz 1985), la depredación, el estrés hídrico y el herbivorismo (Castro et al. 1990). Vélez-Muñoz (1985) observó que la extracción de los restos incendiados para la explotación forestal, influyó positivamente en la regeneración de los pinares de *P. pinaster*, al igual que la acumulación de restos carbonizados.

En un incendio en la provincia de Valencia y en circunstancias favorables, la regeneración de *P. pinaster* fue del 90% tras el primer año (Vélez-Muñoz 1985). No obstante, en muchos casos la regeneración de *P. pinaster* fue muy variable, dispersa y agregada (Vélez-Muñoz 1985, Barbero et al. 1987, May 1990, Castro et al. 1990, Saracino y Leone, Abad et al. 1997, Vallejo y Alloza 1998), siendo muy abundante en determinados y nula en otros. Este patrón espacial tras el fuego, propició en ocasiones situaciones mixtas o con gran abundancia de especies arbustivas (Barbero et al. 1987), como ocurre en la zona donde se centra este estudio (Faraco et al. 1993, Pérez 1997, Pérez et al. 1997). Sin embargo se citan en la literatura situaciones tras el fuego en que la regeneración de *P. pinaster* no existe (Vélez-Muñoz 1985, May 1990, Faraco et al. 1993, Pérez 1997). Bajo estos pinares de *Pinus pinaster* suele existir un sotobosque de arbustos, cuya acumulación de biomasa puede suponer un mayor peligro de incendio (Vélez-Muñoz 1985, Vega et al. 1987, Rego 1987). La estrategia regenerativa de estas especies de sotobosque frente al fuego es un factor importante en la sucesión tras un incendio (Barbero et al. 1987). Además, la competencia de estas especies de respuesta más rápida que el pinar puede dificultar la regeneración de los pinares, como resultó en pinares de *P. nigra* (Trabaud y Campant 1991). May (1990) encontró que, tres años tras

el fuego, un pinar de *P. pinaster* fue sustituido por un tojal en el sur de España. Casal et al. (1986), encontró que dos años y medio tras el fuego las repoblaciones de *P. pinaster* dieron paso a matorrales de tojos y brezos. Igualmente, en la Sierra de Gredos, Faraco et al. (1993) observaron que, tanto tras fuegos de pinares de *P. pinaster* como de escobonales, se producía una colonización rápida, en unos 5 años, por parte del escobonal. No obstante, existió presencia minoritaria de pinos (8%) en zonas quemadas como pinar. Pérez (1997), en la misma zona, obtuvo valores entre 0 y 9% de cobertura en parcelas de pinares maduros quemados cinco años atrás.

La corta de especies competidoras alrededor de los pinos jóvenes resultó beneficiosa para la regeneración del pinar en el levante español (Vélez-Muñoz 1985). Actualmente, la corta de especies competidoras se realiza habitualmente para favorecer la regeneración del pinar en zonas de pinar quemado en las laderas sur de Sierra de Gredos. Los incendios controlados de sotobosque han sido una práctica recomendada para mantener pinares de *P. pinaster* con abundante matorral, disminuyéndose el riesgo de incendio y evitando una frecuencia elevada de incendios (Rego et al. 1987) que transformaría el pinar en matorral. Vega et al (1987) mediante fuegos controlados de primavera y otoño disminuyeron el 55% del combustible más propenso a quemarse exsistente antes del fuego y el 64% dos años después del fuego.

Por otro lado, la dinámica postincendio de matorrales mediterráneos europeos de leguminosas ha sido estudiada por varios autores en diferentes especies: *Cytisus scoparius* (citado en Casal 1987, Faraco et al. 1993), *Cytisus balansae* (Debussche et al. 1980; Gómez Gutiérrez et al. 1988), *Ulex europaeus* (Casal et al. 1984; Puentes et al. 1985; Casal et al. 1986, Vera de la Fuente 1994), *Calicotome spinosa* (Franquesa 1985), *Cytisus multiflorus* (Fernández Santos 1991; Faraco et al. 1993) y *Cytisus eriocarpus* (Faraco et al. 1993). Las especies del género *Cytisus*, son rebrotadoras facultativas con sistemas radiculares profundos de los que parten brotes tras corta o quema, como ha sido demostrado en *C. multiflorus* (Fernández-Santos 1991), *C. balansae* (Gómez Gutiérrez et al. 1988, Fernández-Santos y Gómez-Gutiérrez 1994) y *C. scoparius* (Bravo 1980, Bossard 1993, Bossard y Rejmanek 1994). Intensidades del fuego moderadas son las que más favorecen el rebrote en *C. balansae* (Gómez Gutiérrez et al. 1988). *C. scoparius* es

capaz de rebrotar tras la corta, siendo su respuesta menor si se hace entre Julio y Octubre (Bossard 1993, Bossard y Rejmanek 1994). En cuanto a la capacidad germinativa tras el fuego, es sabido que las leguminosas son especies con semillas duras e impermeables y con un porcentaje de germinación bajo (Rolston 1978, Abdallah et al. 1989, Moreno-Marcos et al. 1992). Diferentes tratamientos de temperatura similares a los alcanzados en incendios naturales pueden interrumpir el periodo de latencia en semillas de leguminosas (Martin et al. 1975). Esto también fue demostrado para semillas de *Cytisus* (Abdallah et al. 1989, Añorbe et al. 1990) y *Ulex* (Gutiérrez 1994). Además de la temperatura, la estratificación y el escarificado tiene efectos importantes en la germinación de las semillas de *C. multiflorus* y *C. balansae* (Añorbe et al. 1990). Por otro lado, la dispersión de estas semillas se produce por dehiscencia explosiva desplazándose a varios metros de la planta madre, aunque los insectos, especialmente hormigas pueden contribuir extraordinariamente a su dispersión (Moreno-Marcos et al. 1992).

La capacidad de rebrote y una mayor probabilidad de germinación en ecosistemas perturbados han podido favorecer la colonización de este tipo de ambientes. El mantenimiento de algunas zonas de matorral de leguminosas de la Península Ibérica puede depender de la existencia de fuegos repetidos, aunque no muy recurrentes (Casal 1987).

Dado que los paisajes en los que alternan pinares de repoblación y matorral son comunes a muchos ecosistemas mediterráneos, el aumento en la frecuencia de incendios puede contribuir a que los pinares sean sustituidos por matorrales naturales constituidos en general por especies mejor adaptadas a ambientes postincendio. Así pues, en muchas zonas de tipo mediterráneo se podría producir una homogeneización del paisaje y por tanto un aumento en el riesgo de incendio (Turner et al. 1989, Moreno 1989). Por tanto, parece necesario estudiar la dinámica postincendio de pinares y especialmente de los matorrales que en muchas ocasiones los sustituyen tras el fuego, para conocer la relación de estos paisajes con el fuego.

La acumulación de biomasa y la productividad primaria pueden permitirnos predecir cuál será la intensidad y el comportamiento del fuego (Specht 1969, Trabaud 1989). Por esto, es importante cuantificar la dinámica de la biomasa tras el fuego para estimar cual sería la intensidad del fuego y poder predecir sus efectos en los ecosistemas. Por otro lado, la comparación entre distintos ecosistemas de clima mediterráneo como son la garriga francesa, el chaparral californiano y el matorral australiano, mostró grandes similitudes en cuanto a la acumulación de la biomasa y la productividad, aunque pudieran existir diferencias debidas a la disponibilidad de agua y de nutrientes entre las distintas observaciones (Specht 1969). Posteriormente se publicaron numerosos trabajos que midieron la acumulación de biomasa y la productividad en diferentes estadios sucesionales. Así, en el chaparral californiano destacan los trabajos de Deban y Conrad (1978), Gray (1982), Schlesinger et al. (1982), y en especial el trabajo de Riggan et al. (1988). Otros ecosistemas mediterráneos que también han sido estudiados en este aspecto son los brezales australianos (Specht 1966), el *fynbos* de Sudáfrica (van Wilgen 1982, van Wilgen et al. 1990) y la garriga francesa (Malanson y Trabaud 1988).

Los trabajos citados anteriormente aportan valores generales que caracterizan la biomasa aérea en distintos ecosistemas de matorral mediterráneos y en diferentes edades tras el fuego. Las variaciones entre ellos son importantes: 3-4 años tras el fuego la biomasa oscila entre 696 y 1086 g m⁻²; entre 530 y 3094, a los 6-7 años y entre 2039 y 8290 g m⁻² de los 8 a los 23 años tras el fuego. Otra característica común es la productividad tanto de materia viva como de biomasa muerta. En *Ceanothus megacarpus* (Schlesinger et al. 1982) ya hubo una cantidad considerable de muerto a los cinco años tras el fuego, aunque en la mayoría de los trabajos anteriores el material muerto se empezó a acumular a partir de los 10 años. Otros trabajos también han puesto de manifiesto que la acumulación de biomasa en la hojarasca supone un porcentaje importante de la biomasa total (Black 1987, Riggan et al 1988).

Una consecuencia de las altas intensidades en un incendio es la pérdida de nutrientes acumulados en la biomasa, hojarasca y horizontes superficiales del suelo (Chandler et al. 1983). Las pérdidas de nitrógeno ocurren fundamentalmente por volatilización (Christensen 1984), mientras que el fósforo sufre menor volatilización que

el nitrógeno (Debano y Conrad 1978) y es exportado en partículas finas de ceniza en la columna de humo (Whelan 1995). A mayor intensidad del fuego, mayores pérdidas de nutrientes en el ecosistema, pero suele ir acompañado de una mayor disponibilidad de nutrientes (más P que N) en los primeros momentos tras el fuego (Christensen y Muller 1975, Debano y Conrad 1978). Esta mayor fertilidad del suelo es aprovechada por algunas especies para consumir de manera “lujuriosa” dichos nutrientes (Rundel y Parson 1980, Christensen 1984) lo que explica parcialmente la rápida regeneración por el fuego estudiada en el chaparral californiano (Schlesinger y Gill 1980). Los chaparrales más productivos están sujetos a fuegos más intensos que limitan la acumulación de nutrientes y pueden también limitar la subsecuente productividad (Hellmers et al. 1955, McMaster et al. 1982, Riggan et al. 1988). La alta acumulación de nitrógeno en hojas, ramas finas y hojarasca puede producir la volatilización durante el fuego de grandes cantidades de nitrógeno contenido en estos. Debano y Conrad (1978) cuantificaron el nitrógeno volatilizado en el 10%, mientras que Riggan y López (1982) lo cifraron en un 25%. En otros ecosistemas no mediterráneos, las pérdidas de nitrógeno pueden ser incluso mayores (hasta un 85% del combustible) (De Bell y Rolston 1970). La conservación de determinadas zonas de chaparral, en especial con pendiente acusada, puede verse en peligro debido a estas pérdidas de nutrientes por volatilización (Riggan et al. 1988) y erosión tras fuegos intensos. En general, podemos decir que el fuego altera el ciclo biogeoquímico de los nutrientes vegetales (Raison 1979) y es un agente fertilizante del suelo, pero debido a las pérdidas en el balance global del ecosistema, no tiene carácter conservativo (St John y Rundel 1976).

En matorrales de leguminosas y escobonales, la acumulación de biomasa con respecto al tiempo transcurrido tras el fuego en estudios anteriores mostraron gran variación, dependiendo de la especie y del ecosistema en cuestión. Los valores máximos de acumulación de biomasa se obtuvieron en matorrales de *Cytisus scoparius*: 4.4 kg m⁻² entre 2 y 4 años en Oregón (Wheeler et al. 1987), 4.8 kg m⁻² a los 3-4 años en California (Bossard y Rejmanek 1994) y 8.4 kg m⁻² a los 5-6 en Escocia (Wheeler et al. 1987). *Cytisus scoparius* es una de las especies de *Cytisus* que más se ha investigado por su condición de invasora en ecosistemas americanos, australianos y neozelandeses. El

crecimiento tiene un pico en primavera y otro en otoño aunque no cesa la elongación durante el verano (Williams 1981, Bossard y Rejmanek 1994). La actividad fotosintética de sus tallos es un 40% del total anual (Bossard y Rejmanek 1992) y tiene como ventaja el poder fijar carbono ininterrumpidamente a lo largo del año (Nilsen et al. 1993), lo que permite suplir fósforo a los nódulos de rizobium (Bossard y Rejmanek 1992). Además, los tallos fotosintéticos minimizan el efecto del herbivorismo sobre brotes y hojas, lo que le confiere a estas especies una gran plasticidad para colonizar hábitats degradados (Bossard y Rejmanek 1992). Wheeler et al. (1987) encontraron que *C. scoparius* estaba seis veces más nodulada (por gramo de raíz) que especies de aliso. Asimismo, este autor detectó picos de nitrogenasa en primavera y en otoño, aunque no cesó en verano. Las cantidades fijadas en Oregón y Escocia fueron 1.0-1.2 y 3.0-3.6 g N m⁻² y⁻¹ (Wheeler et al. 1987). Dancer et al. (1977) obtuvieron 2.0 g N m⁻² y⁻¹. Estas cantidades fueron superiores a las obtenidas en el chaparral para especies de *Ceanothus*: 0.8-1.6 g N m⁻² y⁻¹ (Black 1987) y 2.3 g N m⁻² y⁻¹ (Riggan et al. 1988). La cantidad de biomasa acumulada por matorrales de leguminosas tras el fuego en otros trabajos fue menor que la encontrada para *C. scoparius*: menos de 1 kg m⁻² a los 3-4 años tras el fuego en tojales de *Ulex parviflorus* (Abad et al. 1997) y escobonales de *C. multiflorus* (Fernández Santos et al. 1991, Casal 1982) y en torno a 3-4 kg m⁻² en tojales de 9 años de *Ulex parviflorus* (Abad et al. 1997) y de 8 años en *Ulex europaeus* (Casal et al. 1990) y escobonales de 8 años de *C. balansae* (Gómez Gutiérrez et al. 1988).

Tanto los pinares como los escobonales se convierten en escobonales varios años después del fuego (Faraco et al. 1993). Por tanto, el fuego destruye las repoblaciones de *P. pinaster* y facilita la existencia de zonas continuas de matorral en menos de una década, aunque con presencia minoritaria de *P. pinaster* en las zonas quemadas como pinar. Posteriormente, se dispara la cobertura de necromasa (Faraco et al. 1993) y hojarasca (datos no publicados), produciéndose cambios cualitativos cruciales en caso de nuevo fuego. Las comunidades postincendio provenientes de fuegos de pinar y escobonal se convierten en escobonales similares en cuanto a la cobertura total 5 años tras el fuego (Faraco et al. 1993). Ambos ecosistemas, tanto pinares como matorrales se convierten en escobonales rápidamente, con una biomasa aérea más hojarasca entre 10.3

y 13.8 kg m^{-2} incluyendo la hojarasca en poco menos de veinte años tras el fuego (datos no publicados). Gran cantidad de la biomasa de las especies leñosas en el ecosistema esta contenida en el material muerto y en la hojarasca, que cobra mayor protagonismo aún en las zonas quemadas como pinar (datos no publicados).

1.4. Objetivos generales

Los objetivos generales y la estructura de esta memoria de tesis doctoral son los siguientes. En el siguiente capítulo, *Patrones espaciales del combustible y de la gravedad del fuego*, estudiaremos si el patrón espacial de la calidad y cantidad total del combustible disponible para arder condicionó el patrón espacial de la gravedad del incendio o si son las condiciones meteorológicas reinantes durante el incendio las que controlan el comportamiento del fuego. La respuesta a esta pregunta nos permitirá saber si el patrón espacial de la gravedad del incendio es predecible en función de variables relacionadas con la estructura de la vegetación antes del fuego. Estudiando un incendio ocurrido por causa natural (rayo) en un matorral maduro de *Cytisus striatus* subsp. *eriocarpus*, los objetivos concretos de este capítulo son determinar el patrón espacial de la biomasa aérea antes del fuego, la gravedad del incendio, así como las relaciones de dependencia entre ambas variables.

En el tercer capítulo, *Demografía y patrón espacial postincendio de Cytisus striatus subsp. eriocarpus*, determinaremos los cambios poblacionales relativos al número total de efectivos y su distribución espacial durante los primeros 4 años como consecuencia de producirse el incendio estudiado en el capítulo anterior. Asimismo, cuantificaremos la supervivencia de las diferentes cohortes, considerando también el factor espacial. Por último, valoraremos la relación entre dichos patrones espaciales y otros relacionados con la estructura previa del matorral, especialmente su biomasa, y con la gravedad del incendio.

En el cuarto capítulo, *Dinámica y patrón espacial postincendio de la comunidad vegetal*, estudiaremos la dinámica espacio-temporal de la comunidad vegetal durante los primeros cuatro años tras el fuego, concretamente de la riqueza específica y cobertura total, así como de las especies más abundantes. La parcela de estudio fue la misma que en los dos capítulos anteriores. También estudiaremos las posibles relaciones de tales patrones espaciales con variables descriptoras de las condiciones anteriores al

incendio o de la gravedad del mismo. Asimismo, estudiaremos las relaciones, al nivel espacial, entre el desarrollo de la comunidad herbácea con respecto a la población de *C. eriocarpus*. Por último, en el quinto capítulo enumeraremos las conclusiones generales extraídas de la investigación desarrollada en los tres capítulos anteriores.

Capítulo 2

Patrones espaciales del combustible y de la gravedad del fuego

2.1. INTRODUCCIÓN

2.1.1. Variabilidad espacial de la gravedad del fuego

Un incendio es un fenómeno complejo en el que interaccionan la vegetación, que determina la cantidad, calidad y distribución espacial del combustible, la topografía y las condiciones meteorológicas reinantes durante la propagación del fuego. Así pues, un mismo tipo de vegetación puede quemarse de forma diferente, según que dichos factores cambien durante la propagación del fuego (Chandler et al. 1983). El resultado es que, incluso en áreas donde la vegetación es relativamente homogénea, la progresión del fuego es altamente variable (Albini y Anderson 1982), lo que puede dar lugar a un variado patrón espacial de zonas quemadas más o menos intensamente.

Está demostrado que la respuesta de los organismos y ecosistemas al fuego puede estar controlada por factores dependientes del comportamiento del fuego (Bond y van Wilgen 1996), entre los que, la gravedad del incendio, es uno de los más importantes (Bond et al. 1990, Moreno y Oechel 1991, Moreno y Oechel 1994, Schimmel y Grandström 1996). Por ello, parece claro que para entender la dinámica tras el fuego de un determinado ecosistema es necesario conocer su relación con la gravedad del fuego. No obstante, la distribución de los organismos en el espacio es variable (Greig-Smith 1952a, 1979, Margalef 1958, Hill 1973a), al igual que los recursos por los que compiten, particularmente los edáficos (Burguess y Webster 1980a, 1980b, Webster y Burguess 1980, Burguess et al. 1981, MacBratney y Webster 1983, Jackson y Caldwell 1993, Schlesinger et al. 1996). Ya que tanto la vegetación (Moreno y Oechel 1994) como el suelo (Marion et al. 1992, Giovannini y Lucchesi 1997) son alterados de distinta manera según la gravedad del incendio, conocer la respuesta de un determinado ecosistema al fuego requiere un estudio de la variabilidad espacial de la gravedad del fuego. Por ello,

es necesario situar en un contexto espacial, y a diferentes escalas, los factores que pueden incidir sobre las dinámicas de los ecosistemas afectados por el fuego.

Al nivel espacial, la respuesta de los organismos es compleja. Turner et al. (1994) estudiaron la influencia del tamaño de las manchas del incendio y de la gravedad de éste sobre la regeneración de la vegetación en el incendio del Parque Nacional de Yellowstone (USA), concluyendo que, a pesar del impacto significativo de la gravedad del incendio, o del tamaño de las manchas quemadas, otros factores paisajísticos que operaban a mayor escala jugaron un papel más importante. Hasta ahora, el estudio de la variabilidad espacial de la gravedad del fuego, sobre todo a pequeña escala (de menos de un metro a decenas de metros), ha sido poco estudiado (Bond y van Wilgen 1996), siendo ésta una de las asignaturas pendientes de la ecología del fuego. No obstante, Hobbs et al. (1984) y Hobbs y Atkins (1988) han relacionado variaciones en la estructura del combustible y variaciones espaciales de temperatura durante el fuego. Así, Hobbs et al. (1984) mostraron que la variabilidad espacial de la gravedad del incendio en brezales del norte de Escocia cambiaba según la edad transcurrida desde el último incendio. Dicha variabilidad espacial era mayor en los brezales más viejos, lo que atribuyeron a la aparición de claros debidos a la mortalidad de los individuos más viejos (Hobbs y Gimingham 1984). Una mayor variabilidad espacial de las temperaturas en superficie puede conllevar un cambio en las oportunidades de regeneración tras el fuego de las diferentes especies debido a su diferente respuesta a la intensidad del fuego (Rundel et al. 1987, Bradstock y Myerscough 1988, Malanson y Traub 1988, Bradstock et al. 1992, Moreno y Oechel 1993). En el chaparral de sur de California, Davis et al. (1989) encontraron que las temperaturas máximas registradas en la superficie del suelo durante un incendio experimental fueron menores en los claros existentes en la vegetación antes del fuego, donde hubo más semillas en el suelo y mayor establecimiento de plántulas tras el fuego, siendo la respuesta de la vegetación dependiente de tales variaciones. Igualmente, Atkins y Hobbs (1995) encontraron que la variabilidad espacial a diferentes escalas de las temperaturas que se registran durante un incendio estaban relacionadas, básicamente, con la vegetación y la hojarasca en interacción con el viento.

2.1.2. Cuantificación de los patrones espaciales

Ninguno de los estudios anteriormente citados procedió a determinar y cuantificar de manera precisa el patrón de la variabilidad espacial de la intensidad del fuego, ni a cuantificar el grado de relación con los posibles factores que pudiesen controlarlo. Pérez (1997), en un incendio experimental de un escobonal de la Sierra de Gredos, utilizaron técnicas de análisis espacial para cuantificar el patrón de la variabilidad espacial de los combustibles antes del incendio, así como de diferentes medidas de la gravedad del fuego, con objeto de determinar las posibles relaciones de dependencia entre ambas. En este trabajo, la biomasa existente antes del fuego no presentó el mismo patrón que las medidas de gravedad del fuego y la correlación entre ambas variables, tanto no espacial como espacial, fue baja. Esto vendría a indicar que, cuando existe poca dependencia espacial en la vegetación anterior al fuego, inferir un patrón de gravedad del fuego a partir de la vegetación existente antes del incendio puede no ser apropiado. Recientemente, Franklin et al. (1997) analizaron el patrón espacial de las temperaturas registradas durante un incendio experimental en un bosque de *Quercus* y *Acer* en Kentucky (USA), en relación con el combustible (biomasa de hojarasca y forna) y la topografía a escala de decenas de metros. Estos autores estudiaron fuegos controlados de superficie y de baja intensidad, resultando que la topografía, que, a su vez, estaba relacionada con la biomasa y la humedad edáfica, fueron las variables que mejor se relacionaron con las temperaturas registradas durante el incendio.

A diferencia de la mayoría de los trabajos existentes en la bibliografía, el patrón espacial será estudiado en nuestro caso mediante técnicas geostatísticas. Estas técnicas de modelado estadístico de la dependencia espacial son particularmente útiles para este tipo de estudios (Rossi et al. 1992, Robertson y Gross 1994). La geostatística es una herramienta matemática que permite detectar y cuantificar la continuidad espacial de una determinada variable, esto es, verificar si el valor de dicha variable es dependiente de su posición en el espacio y, por tanto, puede ser predecible en función de los valores de los puntos vecinos (Webster 1985, Isaaks y Srivastava 1989, Rossi et al. 1992). Además, la

geostatística permite cuantificar dicha dependencia, y hallar hasta qué distancia existe continuidad espacial, es decir, a partir de qué distancia el valor de la variable no tiene relación alguna con el valor de otra observación.

Por otra parte, la mayoría de los estudios sobre el impacto de la gravedad del fuego sobre una determinada propiedad del ecosistema suelen hacerse utilizando incendios o quemas controladas, de forma que el experimentador pueda tener medidas directas de la intensidad. La utilización de incendios no controlados para estos estudios es más difícil, ya que no se dispone de tales medidas de la gravedad del fuego. En nuestro caso utilizamos medidas indirectas de la gravedad del fuego, tales como la medida de los diámetros mínimos de las ramas que quedan tras el incendio. Moreno y Oechel (1989) mostraron que tales medidas se relacionaban bien con medidas directas de la intensidad del fuego. Más recientemente, Pérez y Moreno (en prensa) han mostrado que dichas medidas son buenas predictoras de una variable importante en el comportamiento del fuego, como es el tiempo de residencia de la temperatura por encima de determinados valores umbrales. Estas conclusiones se obtuvieron en un incendio experimental de un escobonal similar al aquí estudiado, lo que permite suponer que las medidas de las ramas quemadas, tal como se hará aquí, puede ser una buena estimación de la gravedad del fuego. Pérez (1997) también estudió la importancia de la microtopografía, sin que obtuvieran resultados que demostraran la influencia de dicha variable en las diferentes medidas de la gravedad del fuego efectuadas.

La principal hipótesis a comprobar fue que el patrón espacial de la calidad y cantidad total del combustible disponible para arder condiciona el patrón espacial de la gravedad del incendio. La hipótesis alternativa sería que las condiciones meteorológicas reinantes durante el incendio controlan el comportamiento del fuego. Si fuera así, el patrón espacial de la gravedad del incendio sería impredecible en función de variables relacionadas con la estructura de la vegetación antes del fuego.

2.1.3. *Objetivos*

Los objetivos de este trabajo fueron: a) determinar el patrón espacial de la biomasa aérea antes de un incendio ocurrido por causa natural (rayo) en un matorral maduro de *Cytisus striatus* subsp. *eriocarpus*, b) determinar el patrón espacial de diferentes medidas indicadoras de la gravedad del incendio, y c) verificar las posibles relaciones de dependencia entre ambos tipos de variables, a fin de determinar que factores que controlan la gravedad del incendio a nivel espacial.

2.2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.2.1 Área de estudio

La zona de estudio está situada en la vertiente sur de la Sierra de Gredos, concretamente, en el término de San Esteban del Valle, Ávila (40°13'25''N, 4°58'50''W) (Fig. 2.1). El 20 de Agosto de 1993, un rayo originó un incendio que afectó a unas 50 Ha, parte de ellas estaban cubiertas por un pinar de *Pinus pinaster* y parte lo estaban por un escobonal de *Cytisus striatus* subsp. *eriocarpus* (en lo sucesivo *C. eriocarpus*). En la zona quemada como escobonal, a una altitud de 1330 m.s.n.m., se seleccionó un área relativamente homogénea, en una ladera con un 37,7% de pendiente y de orientación oeste-noreste (295°) en la que se instaló una parcela de 100 x 10 m, reticulada a 1 x 1 m (1000 cuadrados en total) (Fig. 2.1). La historia de la parcela fue reconstruida por fotointerpretación de los vuelos disponibles en la zona, la estadística registrada en los partes de incendio y datos obtenidos en trabajos anteriores (Faraco et al. 1993). En 1958, la parcela de estudio era un pinar, se quemó en 1976, sucediéndole un escobonal que se desarrolló hasta el incendio objeto de estudio en este trabajo, teniendo, por tanto, 17 años en el momento de quemarse por segunda vez.

El sustrato de la parcela y zona adyacente está formado por rocas plutónicas (granitos adamellíticos de dos micas) (Anónimo 1970). El suelo es de tipo ránker, con un pH ácido, de textura arenosa y pobres en bases y en fósforo asimilable (Gallardo Lancho et al. 1981) y con abundantes afloramientos rocosos (Jiménez Guerra et al. 1975). El clima es de tipo supramediterráneo húmedo (Rivas Martínez 1987), registrándose en las estaciones más próximas a la parcela de estudios unas precipitaciones medias anuales de 1362 mm (Serranillos, 40° 20'N, 4° 54'W, 1235 m. s. n. m.) y una temperatura media anual de 13.7°C (El Arenal, 40° 15'N, 5° 05'W, 891 m. s. n. m.). La vegetación potencial

de la zona corresponde a un bosque de melojos (*Luzulo forsteri-Quercetum pyrenaicae* Rivas-Martínez) (Rivas-Martínez 1987). Actualmente, se conservan en el área de estudio escasas zonas con dicho tipo de vegetación. La vegetación dominante son repoblaciones de *P. pinaster* con porcentajes medios en torno al 40 % de la superficie forestal del área de estudio. Estos pinares alternan con matorrales de genisteas, entre las que destacan especies del género *Cytisus* que suponen aproximadamente un tercio de la superficie forestal (Anónimo 1989)

2.2.2. Cálculo del combustible y de la gravedad del fuego

Con objeto de estimar la biomasa anterior al fuego y la gravedad del fuego en la parcela de estudio, durante el otoño siguiente al fuego se midieron los diámetros basales de los esqueletos de todas las plantas quemadas, así como los diámetros mínimos de las ramas quemadas (Fig. 2.1), siguiendo el procedimiento descrito por Moreno y Oechel (1989).

La biomasa vegetal existente antes del incendio, tanto total como sus diferentes fracciones, o tipos (viva, muerta), se reconstruyó a partir de los diámetros basales de las 739 plantas quemadas enraizadas en los 1000 cuadrados 1 x 1 m, utilizando modelos de regresión cuadráticos. Para la reconstrucción de dichos modelos se escogieron un total de 60 individuos de *C. eriocarpus* en todo el rango de tamaños existente en las proximidades de la parcela de estudio. Estos individuos fueron cortados y pesados *in situ*. Posteriormente, fueron transportados al laboratorio para su fraccionamiento en diferentes clases de tamaño: ramas menores de 0.5 cm de diámetro, ramas entre 0.5 y 1 cm, entre 1 y 2 cm, mayores de 2 cm y biomasa muerta. La biomasa de cada una de las fracciones distinguidas fue secada en estufa (48h a 70°C) y posteriormente pesada, con objeto de convertir peso fresco a peso seco.

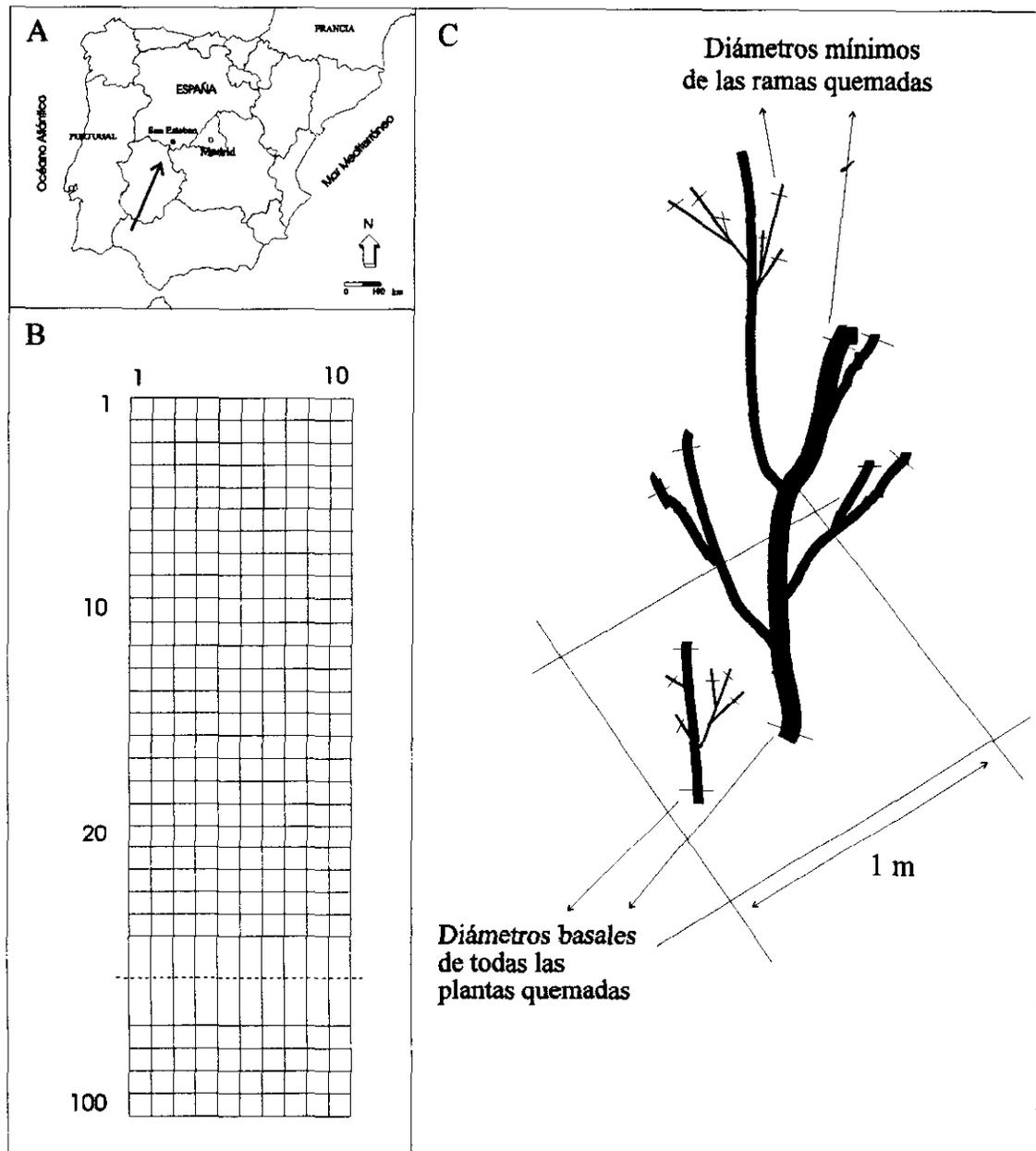


Fig. 2.1. Esquema de muestreo. A) Localización de la parcela de estudio dentro de Península Ibérica, concretamente en San Esteban del Valle, provincia de Ávila, situado en la ladera sur de la Sierra de Gredos; B) Tamaño de la parcela y malla de muestreo 1 x 1 m; C) Medidas en los esqueletos vegetales tras el fuego de los diámetros basales y los diámetros mínimos de las ramas quemadas de todas las plantas quemadas de *Cytisus eriocarpus* en cada 1 x 1 m.

Con los datos de diámetro, altura y biomasa total y por tamaños obtenidos para cada individuo se procedió a construir modelos de regresión y posterior estimación de la

biomasa a partir del diámetro y la altura. En una fase preliminar, se calcularon los modelos de regresión por pasos entre la biomasa frente al diámetro y a la altura, resultando que esta última variable no aportaba información adicional significativa a la aportada por el diámetro, por lo que fue excluida de las ecuaciones. Los modelos de regresión cuadráticos fueron calculados para las variables transformadas ($\ln(x+1)$) ya que presentaron coeficientes de determinación (r^2) más altos que sin dicha transformación. De esta manera, se calculó la biomasa total en función del diámetro para las especies *C. eriocarpus* (individuos vivos y muertos) (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Parámetros de los modelos de regresión cuadráticos entre biomasa y diámetro ($y = b_0 + b_1(x) + b_2(x^2)$) de las diferentes fracciones de tamaño acumuladas para *C. eriocarpus* vivos y muertos. Todos los datos fueron previamente transformados a $\ln(x+1)$.

	r^2	g. l.	F	p	b_0	b_1	b_2
<i>C. eriocarpus</i> vivos							
Biomasa total	0.95	20	200.2	< 0.001	0.199	6.226	0.948
Biomasa < 0.5 cm	0.89	20	79.0	< 0.001	0.197	6.251	1.361
Biomasa < 1 cm	0.91	20	99.8	< 0.001	0.236	6.447	1.406
Biomasa < 2 cm	0.94	19	137.7	< 0.001	0.180	6.657	1.400
Biomasa viva	0.95	20	138.7	< 0.001	0.235	6.397	1.109
<i>C. eriocarpus</i> muertos							
Biomasa muerta	0.92	38	225.4	< 0.001	-0.682	7.917	1.649

Igualmente se construyeron las ecuaciones para las fracciones de biomasa viva de *C. eriocarpus* menor a 0.5 cm, menor a 1 cm, menor a 2 cm y total vivo (Tabla 2.1). Una vez calculado el total y las fracciones agrupadas por tamaños se calculó el valor de cada fracción por diferencia entre ellas. Así, los coeficientes de regresión utilizados fueron más altos, se redujo el error para las variables con menor coeficiente individual y la suma de las diferentes fracciones de biomasa quedaron ajustadas al total estimado. Así pues la

biomasa muerta se calculó restando la biomasa viva a la biomasa total; la biomasa mayor a 2 cm, restando la fracción menor de 2 cm a la biomasa viva y así, sucesivamente.

En este capítulo se utilizará la biomasa total calculada antes del incendio y el cociente entre la biomasa muerta y la biomasa viva como variable indicativa de la calidad del combustible, y que, en lo sucesivo, denominaremos biomasa antes del fuego y biomasa muerta/viva, respectivamente.

Una vez reconstruida la biomasa antes del fuego, se procedió a calcular la biomasa remanente tras el fuego, con objeto de estimar la biomasa consumida a través de la diferencia entre ambas. Para el cálculo de la biomasa aérea remanente tras el fuego se seleccionaron 40 esqueletos de plantas quemadas en una zona adyacente a la parcela, procediéndose a medir su diámetro basal y el diámetro mínimo de sus ramas quemadas. Posteriormente, estas cuarenta plantas fueron cortadas, pesadas en fresco y, parte de ellas, transportadas al laboratorio donde fueron desecadas en estufa a 70°C durante 48h para determinar su peso seco. La biomasa de los esqueletos de las plantas, esto es, la no consumida por el fuego, fue calculada mediante un modelo de regresión múltiple lineal con los datos de los 40 ejemplares cortados tras el fuego. En dicho modelo, la variable dependiente fue la biomasa total remanente tras el fuego y las variables independientes fueron el diámetro basal y el diámetro mínimo medio de las ramas quemadas de cada planta (Ec. 2.1). Todas las variables incluidas en el modelo fueron previamente transformadas a $\ln(x+1)$.

$$\text{Ecuación 2.1} \quad \text{Biom. remanente} = 1.00 + 4.06 \times \text{Diám. basal} - 0.74 \times \text{Diám. ram. quemadas}$$
$$n = 40; r^2 = 0.89; p < 0.001$$

La biomasa consumida se calculó como la diferencia entre la biomasa antes del fuego y la que quedó en los esqueletos tras el incendio. La biomasa consumida total fue distribuida en fracciones de diferente tamaño teniendo en cuenta el diámetro mínimo medio de las ramas quemadas, asumiendo que primero se consumió la biomasa muerta y

luego la biomasa viva de menor a mayor diámetro. Posteriormente, se calculó el calor total liberado en la combustión de la biomasa aérea de *C. eriocarpus* (en lo sucesivo, calor liberado). Para este cálculo, se utilizó el poder calorífico ($5140 \text{ kcal kg}^{-1}$) de una especie del mismo género (*Cytisus scoparius*), calculado en una zona próxima (Hernando 1987) y la humedad de las diferentes fracciones consideradas (0 a 0.5, de 0.5 a 2, mayor de 2 cm. y muerto) medidas en un incendio controlado realizado a mediados de Junio sobre la misma especie de este estudio (Pérez y Moreno, en prensa) (Ec. 2.2):

$$\text{Ecuación 2.2} \quad \text{Calor liberado} = \text{Calor de combustión} - \text{Calor de vaporización del agua}$$

Moreno y Oechel (1989) encontraron que el diámetro mínimo de las ramas quemadas se relacionaba bien, incluso a escala de $1 \times 1 \text{ m}$, con medidas de la temperatura máxima del incendio, obtenidas por medido de pastillas sensibles al calor, o con las pérdidas de masa de agua en calorímetros abiertos al paso del fuego. Recientemente, en una zona próxima a la considerada en este estudio, Pérez y Moreno (en prensa) observaron que el diámetro mínimo de las ramas quemadas de *C. eriocarpus* se relacionaba bien con el tiempo de residencia por encima de 150° , lo que avala la utilización de dicha medida como índice de la gravedad del fuego.

En el presente estudio, se utilizará el diámetro mínimo de las ramas quemadas de los esqueletos de *C. eriocarpus* como indicador de la gravedad del fuego. Con objeto de tener una estimación de la gravedad del incendio en cada cuadrado de $1 \times 1 \text{ m}$ se procedió a calcular la media de los diámetros mínimos de las ramas quemadas a partir de todas las plantas enraizadas dentro de cada cuadrado.

Por último, se realizaron medidas de la pedregosidad del terreno estimando el porcentaje de la superficie total cubierta por piedras mayores de 5 cm de diámetro. La estimación se realizó en 1 cuadrado de $30 \times 30 \text{ cm}$, situado en la zona central de cada cuadrado de $1 \times 1 \text{ m}$, usando una escala visual semilogarítmica (ver capítulo 4).

2.2.3. *Análisis espacial*

Previo al análisis geostadístico, se calcularon la media, valores máximo y mínimo, error estándar de la media, desviación estándar y los coeficientes de variación de cada variable estudiada. Salvo el diámetro basal medio, ninguna variable se ajustó a una normal según el test estadístico de Kolmogorov-Smirnov, ni tras emplear las transformaciones más habituales (logarítmica natural y decimal, inversa y raíz cuadrada) por lo que se decidió analizar los valores sin transformar. A continuación, se utilizó el método de ventanas móviles con objeto de detectar la existencia de posibles efectos proporcionales, esto es relación lineal entre la media y la desviación estándar, usando subzonas dentro del área estudiada. El efecto proporcional indica la existencia de mayor variabilidad en unas zonas que en otras, lo que puede tener efectos en la precisión de las estimaciones geostadísticas (Isaaks y Srivastava 1989). No obstante, ninguna de las variables utilizadas en este trabajo presentó efecto proporcional. Posteriormente, se procedió a determinar las relaciones no espaciales entre las variables, para lo cual se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson (paramétrico) y de Spearman (no paramétrico) entre las variables, para determinar así la monotonidad o no de las correspondientes relaciones. Las variables utilizadas fueron: biomasa antes del fuego, diámetro basal medio, biomasa muerta/viva, calor liberado, diámetro mínimo de las ramas quemadas y pedregosidad.

El análisis del patrón espacial de cada variable fue realizado mediante el cálculo de los correspondientes semivariogramas. El semivariograma es una buena herramienta para conocer el patrón espacial de una variable, válida tanto para variables con una distribución normal o no normal (Isaaks y Srivastava 1989). En un semivariograma se representan los valores de la semivarianza de las diferentes clases de distancia elegidas, y hasta una distancia recomendada no superior al 50% de la distancia máxima existente entre dos observaciones (Schlesinger et al. 1996), frente a cada distancia. El cálculo de la semivarianza (Ec. 2.3) para una distancia determinada se efectúa a partir de todos los pares de puntos existentes para esa clase de distancia, y según la fórmula:

$$\text{Ecuación 2.3} \quad \gamma(h) = [1/2N(h)] \cdot \sum_{i=1}^{i=n} [z(x_i) - z(x_i + h)]^2$$

donde $\gamma(h)$ es la semivarianza para la distancia h , $N(h)$ el número de pares de puntos separados a la distancia h , siendo $z(x_i)$ el valor de las variables en cada punto y $z(x_i+h)$ el valor a una distancia h .

Todos los semivariogramas calculados fueron isotrópicos, debido a que la anchura de la parcela no permitió un análisis espacial separado para las diferentes direcciones. Con objeto de facilitar las comparaciones entre los semivariogramas de diferentes variables se procedió a su estandarización, dividiendo la semivarianza por la varianza total, de forma que todas las variables fuesen comparables entre sí (Rossi et al. 1992).

Para la cuantificación del grado de dependencia espacial de cada variable analizada se procedió a la construcción de modelos que permitiesen relacionar la semivarianza con la distancia de separación entre pares de puntos. Dos fueron los modelos utilizados: esférico, especialmente útil en la interpretación de patrones espaciales en mosaico, en los que el rango (A_0) es menor que la distancia máxima a la que se realiza el análisis; o lineal, alternativa para aquellos casos de continuidad espacial en gradiente, sin manchas definidas dentro de la distancia máxima analizable (Webster 1985) (Fig 2.2).

En el caso del modelo esférico la semivarianza se relaciona con la distancia según la ecuación (Ec. 2.4):

$$\text{Ecuación 2.4} \quad \gamma(h) = C_0 + C \cdot [1.5 \cdot (h/A_0) - 0.5 \cdot (h/A_0)^3]$$

donde h es la clase de distancia; C_0 , semivarianza cuando $h = 0$; $C_0 + C$, semivarianza a la distancia máxima de autocorrelación o rango (A_0); C , varianza estructural. Cuando $h \geq A_0$, $\gamma(h) = C_0 + C$.

espacial al azar para la variable en cuestión. Esto es, la variable no es predecible en función del espacio.

En todos los modelos se calculó el indicativo de bondad de ajuste (I.B.A.), valor que se acerca a cero cuanto mejor es el ajuste del modelo, permitiendo, por tanto, una valoración del ajuste realizado. El indicativo de bondad de ajuste es una aproximación al ajuste tradicional visual (Panatier 1994).

Para determinar la dependencia espacial conjunta entre dos variables se procedió a calcular los correlogramas cruzados entre pares de variables (Ec. 2.6).

$$\text{Ecuación 2.6} \quad \rho_{AB}(h) = \frac{C_{AB}(h)}{S_{A,h} \cdot S_{B,h}}$$

donde $\rho_{AB}(h)$ es igual a $C_{AB}(h)$, que es la covarianza cruzada (Ec. 2.7) para el vector de separación h de las variables A y B, ponderado por la varianzas de las variables A y B para cada intervalo, $S_{A,h} \cdot S_{B,h}$.

$$\text{Ecuación 2.7} \quad C_{AB}(h) = (1/N(h)) \cdot \sum_{i=1}^{N(h)} \sum_{j=1}^{N(h)} \left\{ [z_A(x_i) - m_{A,h}] \cdot [z_B(x_j + h) - m_{B,h}] \right\}$$

donde h es la distancia entre observaciones, $N(h)$ el número de pares de puntos separados a la distancia h , siendo $z(x_{ij})$ el valor de las variables en cada punto y $z(x_{ij}+h)$ el valor a una distancia h y donde m es la media para las variables A y B.

Los semivariogramas cruzados no son adecuados cuando existen efectos proporcionales. El correlograma cruzado es un método más apropiado que el semivariograma cruzado para la descripción del patrón espacial conjunto, aún cuando exista efecto proporcional en alguna variable (McBratney y Webster 1983, Rossi et al. 1992). Los correlogramas cruzados representan los valores de $1 - \rho$ (ó $-1 - \rho$ en caso de relación negativa) a diferentes distancias de separación y pueden ser modelados al igual que los semivariogramas. Por tanto se puede calcular la dependencia espacial entre distintos pares de variables (McBratney y Webster 1983, Webster 1985).

Por último, el análisis exploratorio de las variables fue realizado con el programa de estadística SPSS 6.0 (SPSS Inc. 1994). La cartografía de cada una de las variables fue elaborada con el programa Idrisi 2.00 (Clark University, Worcester Massachusetts, USA, 1997). Los variogramas simples y los correlogramas cruzados fueron calculados y modelados con el programa Variowin 2.1 (Panatier 1994).

2.2.4. Escala de estudio

Todas las variables utilizadas han sido referidas originariamente a los cuadrados de la malla de muestreo (1 x 1 m). Sin embargo, la densidad de las plantas de *C. eriocarpus* fue baja y el número de cuadrados de 1 x 1 m con información en algunas variables fue inferior al 50%, lo que podía distorsionar el cálculo de los correspondientes semivariogramas (Journel y Huijbregts 1978). Para evitar esto, se procedió a agregar la información original de los cuadrados de 1 x 1 m en cuadrados de 2 x 2 m. De esta forma, el número de variables con información nula se redujo notablemente (para el diámetro de ramas quemadas se pasó así de un 51% a un 8% de puntos con información igual a cero). Por ello, toda la información fue elaborada para los cuadrados de 2 x 2 m en base a la media de los valores de los cuatro cuadrados de 1 x 1 m correspondientes.

La dependencia espacial de los datos en comunidades naturales es dependiente de la escala de estudio (Robertson y Gross 1994). La dependencia espacial y los tamaños de mancha dependen de la distancia de separación entre observaciones (Trangmar et al. 1985). En general, existe simultáneamente variación de la dependencia espacial a diferentes escalas, o variación anidada, desde la escala de individuos (cm o m) a escala de paisaje (km) (Robertson y Gross 1994). La existencia de factores que operan a diferentes escalas es, probablemente, el motivo de que existan diferentes dependencias espaciales a diferentes escalas (Robertson y Gross 1994). El análisis de estructuras anidadas ha sido abordado con buenos resultados mediante números fractales (Burrough 1983a, 1983b,

Palmer 1990) y fractogramas (Phillips 1985), aunque este procedimiento no permite cuantificar el porcentaje de dependencia espacial, o intensidad de patrón. La variación anidada también puede analizarse mediante geostatística, y modelarse sus semivariogramas, obteniéndose parámetros propios (y por tanto calcular el tamaño de las manchas y su grado de dependencia espacial) para cada una de las escalas que existan (Journel y Huijbregts 1978, Trangmar et al. 1985, Webster 1985). Por otro lado, algunos semivariogramas pueden presentar claros descensos del valor de la varianza una vez alcanzado el valor máximo, es decir, el semivariograma presenta una inflexión clara tras llegar al valor máximo de semivarianza para A_0 . Esto significa que existe periodicidad, es decir, que la variable está distribuida en manchas que se van repitiendo periódicamente (Trangmar et al. 1985). El tamaño de las unidades repetidas viene determinado en el semivariograma por la distancia a la que ocurre la inflexión, a partir de la cual la semivarianza baja. Una vez detectada esta periodicidad, o *efecto agujero*, se procede al modelado del semivariograma hasta la distancia de separación entre observaciones en la que se hace patente el descenso de la semivarianza. De esta manera puede conocerse cómo es la estructura espacial dentro de la unidad de repetición.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Análisis exploratorio de los datos

El escobonal existente antes del fuego estuvo compuesto por individuos de diámetro basal medio de 5 cm aproximadamente, con pocas plantas de pequeño porte y una distribución que se aproximaba a una normal (Tabla 2.2, Figs. 2.3 y 2.4). La biomasa antes del fuego fue de 3.0 kg m⁻², con una distribución asimétrica, en la que los cuadrados con poca biomasa prefuego fueron relativamente frecuentes.

Tabla 2.2. Descripción de los estadísticos centrales y de dispersión de las variables estudiadas en los cuadrados de 2 x 2 m de la parcela de 100 x 10 m en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en Agosto de 1993 en la Sierra de Gredos. Er. St.: Error estándar; Dsv. Std.: desviación estándar; C.V.: coeficiente de variación de la media.

Variable	Unidades	Media	Máximo	Mínimo	Er. St.	Dsv. St.	C.V. (%)
Diámetro basal	cm	4.95	9.39	0.41	0.09	1.32	26.7
Biomasa prefuego	kg m ⁻²	3.01	12.6	0.00	0.14	2.23	74.3
Biomasa muerta / viva	-	0.22	0.56	0.01	0.01	0.10	44.3
Calor liberado	MJ m ⁻²	47.6	168.6	0.00	2.17	34.4	72.3
Diámetro ramas quemadas*	cm	1.70	5.82	0.14	0.07	1.02	60.0
Pedregosidad	%	19.2	95.50	0.00	0.92	14.6	76.0

* Se excluyen los valores nulos pertenecientes a aquellos cuadrados en los que no hubo enraizada ninguna planta.

La proporción de biomasa muerta con respecto a la biomasa viva fue alta, presentando valores medios por cuadrado de 2 x 2 m de un 22%, llegando, en algunos casos, hasta el 56%. En total se consumieron durante el incendio más de las tres cuartas partes de la biomasa aérea estimada (2.3 Kg m^{-2}), suponiendo una liberación de calor media de 47 MJ m^{-2} . La media de los diámetros de las ramas quemadas de *Cytisus* por cuadrado de 2 x 2 m fue de 1.7 cm. La pedregosidad estimada fue de algo inferior al 20% del total de la superficie muestreada. En general, la mayoría de las variables no presentaron una distribución normal (Fig. 2.3).

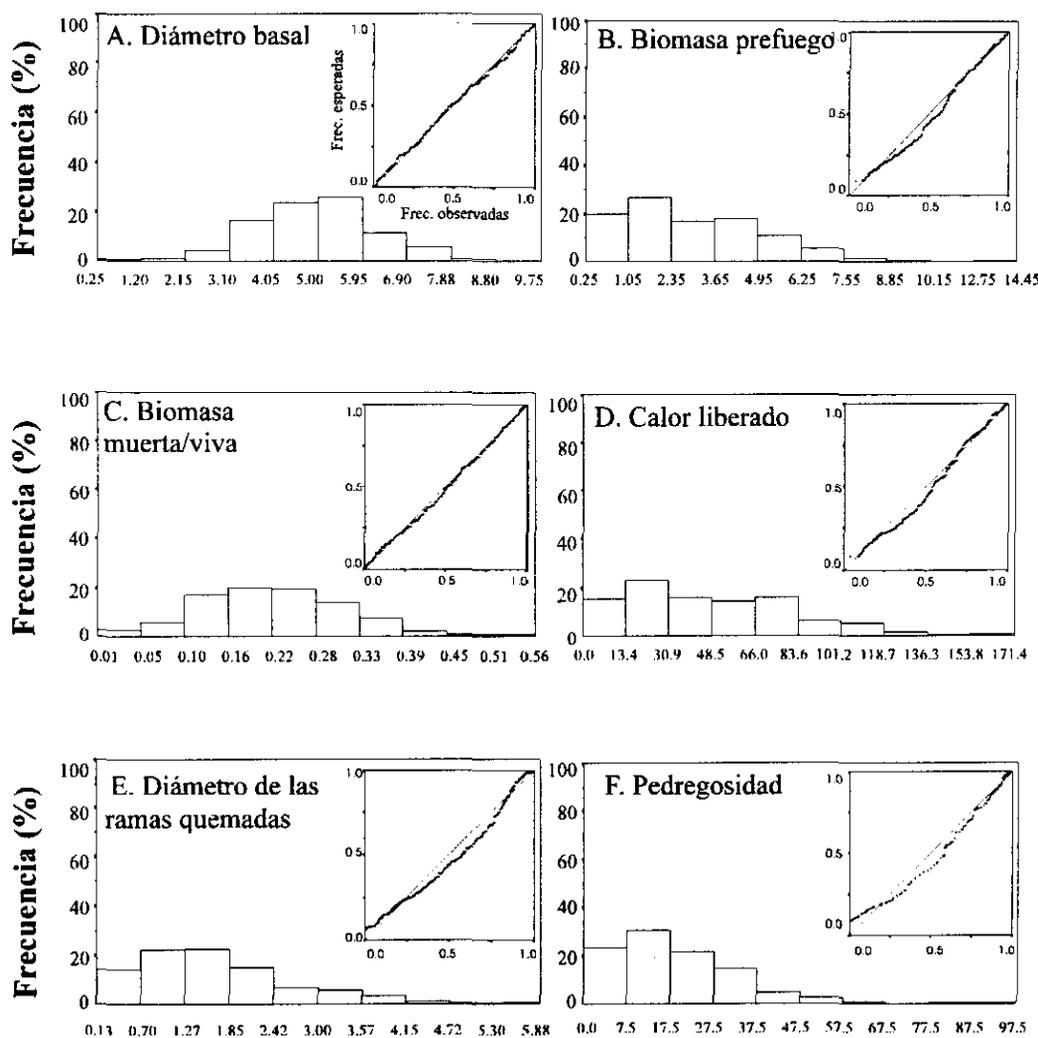


Fig. 2.3. Histogramas de frecuencias (%) y diagramas de probabilidad acumulada observados frente a los esperados para una distribución normal (en el interior) de las variables estudiadas: A) Diámetro basal medio de los individuos antes del fuego (cm); B) Biomasa anterior al fuego (kg m^{-2}); C) Cociente biomasa muerta/viva; D) Calor liberado (kcal m^{-2}); E) Diámetro de las ramas quemadas (cm); F) Pedregosidad (%).

Las correlaciones entre las diferentes variables, tanto paramétricas como no paramétricas, fueron estadísticamente significativas en todos los casos, a excepción de la pedregosidad que, en ningún caso, se relacionó significativamente con ninguna otra variable (Tabla 2.3). En general, no hubo grandes diferencias entre los coeficientes de correlación paramétricos y no paramétricos, lo que indica monotonidad en las relaciones detectadas.

Tabla 2.3. Coeficientes de correlación de Pearson (abajo izquierda) y de Spearman (arriba derecha) entre las características del combustible antes al fuego, gravedad del mismo y pedregosidad del terreno estudiadas *a posteriori* en un escobonal quemado en Sierra de Gredos. Se excluyeron los valores cero. Los valores de $p \geq 0.05$ corresponden a correlaciones no significativas; *: $0.05 < p \leq 0.01$; **: $0.01 < p \leq 0.001$; *** $p < 0.001$. El nivel de significación se sitúa en valores de $p < 0.0033$ ajustado según comparaciones múltiples de Bonferroni (coeficientes de correlación en negrita).

Variable	Diámetro basal	Biomasa prefuego	Biomasa muerta / viva	Calor liberado	Diám. ramas quemadas	Pedregosidad
Diámetro basal	-	0.48***	0.94***	0.41***	0.20**	-0.01
Biomasa prefuego	0.43***	-	0.60***	0.99***	0.24***	-0.06
Biomasa muerta / viva	0.93***	0.54***	-	0.52***	0.20**	-0.02
Calor liberado	0.36***	0.98***	0.44***	-	0.34***	-0.03
Diám. ramas quemadas	0.26***	0.14*	0.22**	0.25***	-	0.13
Pedregosidad	-0.01	-0.11	-0.05	-0.08	0.06	-

Las correlaciones más altas se obtuvieron para las relaciones entre la biomasa prefuego y el calor liberado, y entre el diámetro basal y el cociente biomasa muerta/viva, respectivamente. El primer caso indica que la cantidad de combustible consumido y, por tanto, el calor liberado, fue función directa de la biomasa existente. El segundo caso indica que la relación mayor con la calidad del combustible, medida por el cociente de biomasa utilizado, estuvo determinada por el diámetro basal de las plantas o, lo que es lo mismo, su tamaño. Los coeficientes de correlación entre el diámetro basal y la biomasa muerta/viva fueron muy superiores a los existentes entre el diámetro basal y el cociente

biomasa total. El diámetro de las ramas quemadas estuvo más débilmente relacionado con las demás variables, especialmente con respecto a la biomasa anterior al fuego.

2.3.2. Análisis espacial del combustible y de la gravedad del fuego

La cartografía de los datos (Fig. 2.5) mostró grados de variación espacial de las distintas variables muy diferentes, con manchas aparentemente más acusadas en algunas variables que en otras. El análisis geostadístico mostró que, en general, el grado de continuidad espacial de las variables analizadas fue moderado o bajo, a excepción del diámetro de las ramas quemadas (Tabla 2.4; Fig. 2.4).

Tabla 2.4. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los semivariogramas de las variables estudiadas con intervalo máximo activo de 50 m (salvo para el diámetro de las ramas quemadas que fue 34 m) y distancia mínima entre observaciones de 2 m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial ó varianza estructural, es el porcentaje de varianza determinado por el factor espacial $(C / C_0 + C) * 100$, e I.B.A: Indicativo de la bondad de ajuste.

Variable	Modelo	C_0	$C_0 + C$	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Diámetro basal medio	Esférico	0.66	1.04	13.0	36.6	$5.9 \cdot 10^{-3}$
Biomasa prefuego	Esférico	0.86	1.06	32.5	18.9	$2.0 \cdot 10^{-3}$
Biomasa muerta / viva	Esférico	0.8	1.04	16.6	23.1	$5.4 \cdot 10^{-3}$
Calor liberado	Esférico	0.82	1.09	35.3	24.5	$4.0 \cdot 10^{-3}$
Diámetro ramas quemadas *		0.32	1.37		76.6	$1.9 \cdot 10^{-2}$
(modelo anidado y efecto agujero a los 34 m)	Esférico	$C_1: 0.32$ $C_2: 1.05$		$A_1: 14.6$ $A_2: 30.5$	D.E. ₁ : 51.1 D.E. ₂ : 25.5	
Pedregosidad	Esférico	0.74	1.00	7.3	26.0	$4.1 \cdot 10^{-3}$

* Modelo anidado. Para cada nivel se indican los correspondientes valores de C_0 (C_1 y C_2), A_0 (A_1 y A_2) y D.E. (D.E.₁ y D.E.₂), respectivamente.

Las manchas existentes fueron ajustadas en todos los casos a modelos de tipo esférico, con rangos del orden de 13-17 m en unos casos, o de 32-35 en otros. La variable pedregosidad fue claramente diferente de las demás en lo que al tamaño de las manchas se refiere, con un rango de 7 m.

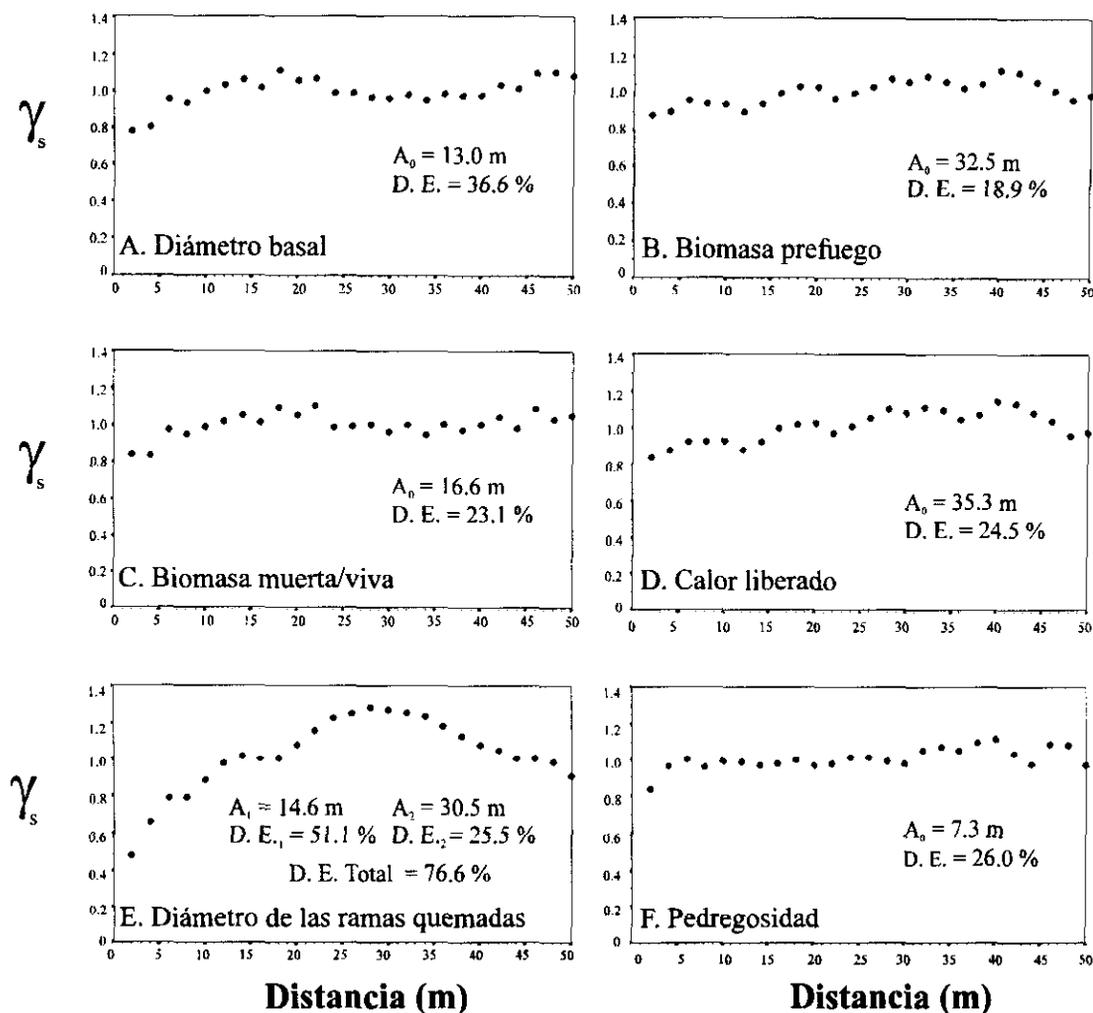


Fig. 2.4. Semivariogramas estándar directos de las variables: A) diámetro basal de los individuos antes del fuego; B) Biomasa antes del fuego; C) cociente biomasa muerta/viva; D) calor liberado; E) diámetro de las ramas quemadas y F) pedregosidad reconstruidos *a posteriori* en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en la Sierra de Gredos. Intervalo máximo activo igual a 50 m., excepto en el caso E, que fue fijado en 34 m debido al efecto agujero. Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen los parámetros A_0 : rango, o tamaño de la mancha, y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según los modelos geostatísticos empleados (ver Tabla 1.4).

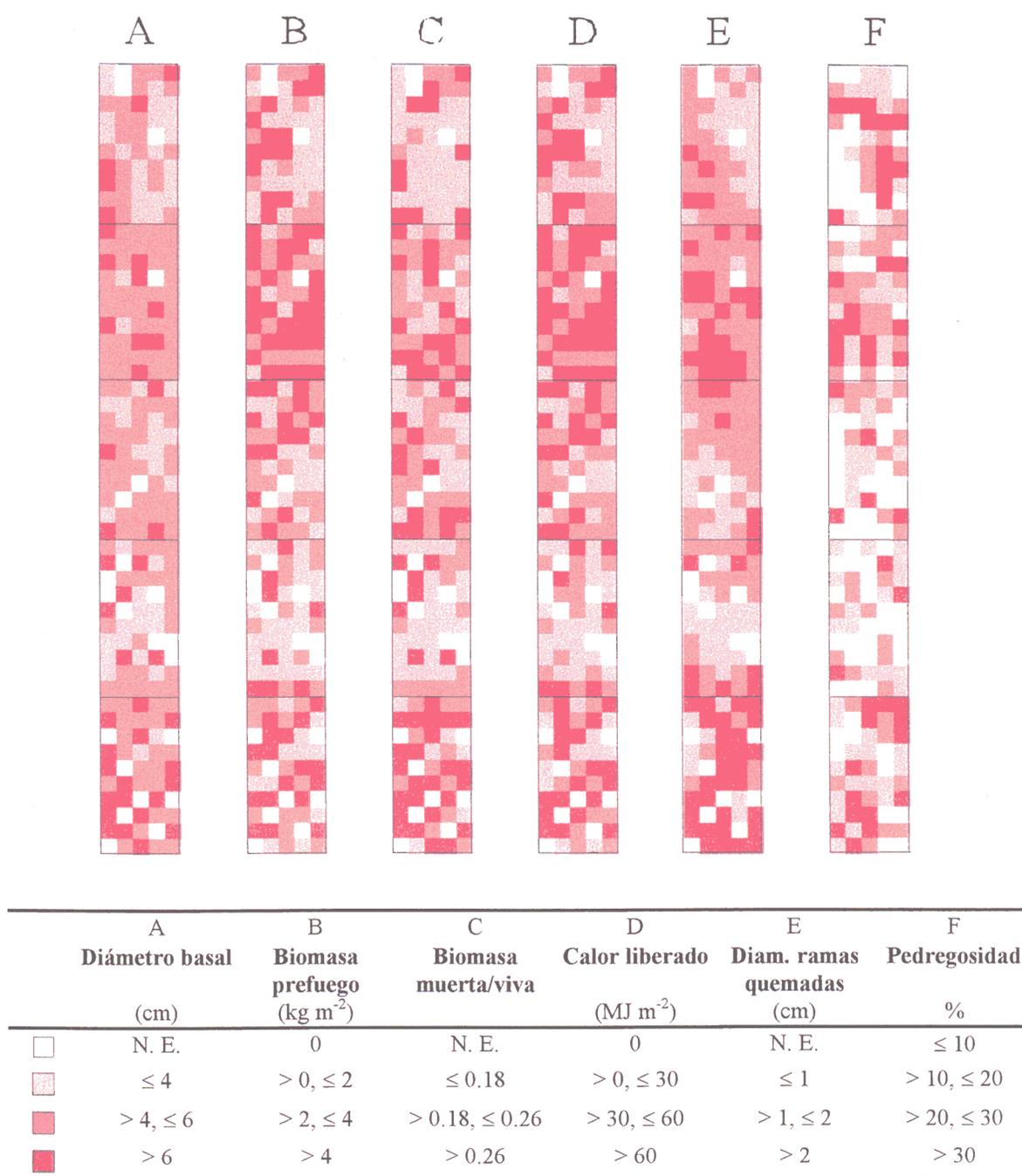


Fig. 2.5. Mapas de las variables: A) Diámetro basal (cm); B) Biomasa antes del fuego de *C. eriocarpus*; C) Cociente biomasa muerta/viva; D) Calor liberado (kJ m⁻²); E) Diámetro de las ramas quemadas (cm) y F) Pedregosidad (% de cobertura) reconstruidos *a posteriori* en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en la Sierra de Gredos. Malla 2 x 2 m sobre la parcela de 100 x 10 m. N. E.: No estimado.

Hay que destacar la baja dependencia espacial de la biomasa prefuego (19%), lo que indicaría que antes del fuego las manchas existentes eran poco intensas y de gran tamaño (32.5 m de rango). Por el contrario, el diámetro basal o el cociente biomasa muerta/viva presentaron mayores grados de dependencia espacial y a escalas más pequeñas (13-17 m).

La variable calor liberado produjo manchas algo más intensas (mayor dependencia espacial) que la biomasa anterior al fuego, y de similares rangos. Con todo, el diámetro de las ramas quemadas fue la variable con el de mayor grado de dependencia espacial (77% en total), presentado una estructura anidada, esto es, manchas más pequeñas (15 m de rango) e intensas (51% de dependencia espacial) incluidas dentro de otras de mayor tamaño (30.5 m) y menos intensas (26% de dependencia espacial), y un claro *efecto agujero*, lo que indicaría una repetición en el espacio de los patrones descritos.

2.3.3. Relaciones espaciales entre el combustible y la gravedad del fuego

Las dependencias espaciales conjuntas resultantes de los distintos cruces entre el diámetro de las ramas quemadas y el resto de las variables estudiadas fueron de moderadas a altas, entre el 26 y el 59% de la variabilidad total (Fig. 2.6; Tabla 2.4), a excepción del cruce con la pedregosidad cuya dependencia espacial conjunta fue más baja (13%).

Los cruces de la variable pedregosidad con el resto de variables produjeron correlogramas aleatorios, indicativos de falta de dependencia espacial conjunta (no se muestran). La mejor dependencia espacial conjunta (59%) se obtuvo para el cruce del diámetro de las ramas quemadas con el diámetro basal, con manchas de variación conjunta (A_0) de 19 m. El cruce entre el diámetro de las ramas quemadas con el cociente

biomasa muerta/viva presentó la segunda mejor dependencia espacial conjunta, con manchas de similar tamaño. Esto indicaría la existencia de una estrecha relación espacial entre estas variables indicadoras de la calidad del combustible y de la gravedad del fuego, respectivamente.

Tabla 2.4. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los correlogramas cruzados de los pares de variables: diámetro mínimo de ramas quemadas frente a cada una de las demás variables consideradas en este capítulo con un intervalo máximo activo de 50 m (salvo para el diámetro de las ramas quemadas vs. biomasa prefuego y calor liberado que fue de 40 m) y distancia mínima entre observaciones de 2 m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango; D.E.: Dependencia espacial ó varianza estructural, es el porcentaje de varianza determinado por el factor espacial $(C / C_0 + C) * 100$ e I.B.A: Indicativo de la bondad de ajuste.

Diám. ramas quemadas vs.	Modelo	C_0	$C_0 + C$	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Diámetro basal medio	Esférico	0.43	1.06	18.7	59.4	$1.1 \cdot 10^{-3}$
Biomasa prefuego	Esférico	0.83	1.12	29.4	25.9	$1.7 \cdot 10^{-3}$
Biomasa muerta / viva	Esférico	0.67	1.05	18.2	36.2	$1.0 \cdot 10^{-3}$
Calor liberado	Esférico	0.79	1.04	28.1	30.7	$1.2 \cdot 10^{-3}$
Pedregosidad	Esférico	0.94	1.08	42.6	13.0	$2.5 \cdot 10^{-3}$

Por otra parte, los cruces entre el diámetro de las ramas quemadas frente a la biomasa total o al calor liberado, respectivamente, produjeron dependencias espaciales similares, aunque inferiores a los anteriores, y con tamaños de mancha diferentes, en torno a 26-30 m.

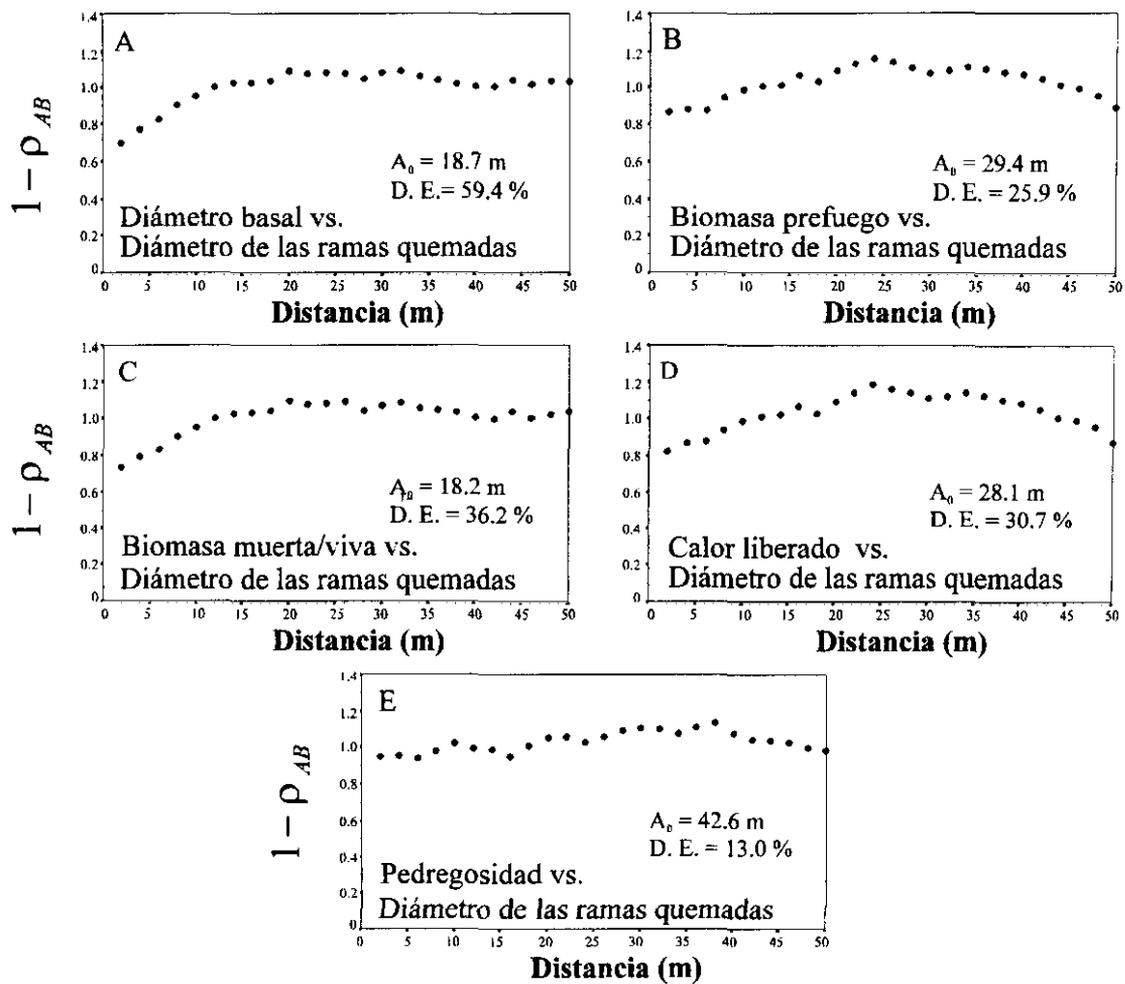


Fig. 2.6. Correlogramas cruzados de los pares de variables formados por diámetro mínimo de las ramas quemadas y: A) diámetro basal de los individuos antes del fuego; B) Biomasa antes del fuego; C) Cociente biomasa muerta/viva; D) calor liberado y E) pedregosidad reconstruidos *a posteriori* en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en la Sierra de Gredos. Intervalo máximo activo igual a 50 m. Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen los parámetros A_0 : rango o tamaño de mancha y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según los modelos geostadísticos empleados (ver Tabla 1.5).

2.4. DISCUSIÓN

2.4.1. Complejidad del patrón espacial de la gravedad del fuego

Nuestros resultados muestran la importancia de considerar el espacio como variable en Ecología y concretamente en Ecología del fuego, coincidiendo con trabajos anteriores (Hill 1973a, Grig-Smith 1979, y Shafi y Yarranton 1973, Hobbs et al., Davis et al 1989, Gibson et al. 1990, Chou 1992, Kalabokidis y Omi 1992, Shaefer 1993, Turner et al. 1994 y Franklin et al. 1997, respectivamente) por cuanto las variables que pueden intervenir en un determinado proceso pueden presentar patrones espaciales diferentes, tanto en el tamaño de las manchas, como en su intensidad de patrón espacial (grado de dependencia espacial de la variable en cuestión).

En este estudio se ha podido poner de manifiesto que una variable indicadora de la gravedad del fuego (el diámetro mínimo de las ramas quemadas), presumiblemente importante para entender las dinámicas de los ecosistemas tras el fuego (ver capítulos siguientes), mostró una variabilidad espacial compleja. La variable indicadora de la gravedad del fuego presentó una estructura espacial anidada, esto es, manchas más pequeñas incluidas en otras de mayor tamaño, como resultado de su aparente sensibilidad a variables relacionadas con la cantidad total de combustible (la biomasa total en nuestro caso) o con la calidad del mismo (diámetro basal de las plantas o el cociente biomasa muerta/viva, ambas variables estrechamente correlacionadas entre sí), como se discute más adelante. Un análisis convencional, esto es, no espacial, difícilmente hubiese podido poner de manifiesto el tipo de relaciones espaciales aquí descritas, dado que la mayoría de las variables indicativas del combustible o del calor liberado estuvieron correlacionadas significativamente con el diámetro mínimo de las ramas quemadas.

2.4.2. Descripción de la gravedad del fuego en incendios espontáneos

Nuestro trabajo confirma que la estimación de la gravedad del fuego a través del diámetro mínimo de la ramas quemadas (Moreno y Oechel 1989) en incendios naturales es posible junto con el conocimiento detallado de las relaciones alométricas de las especies en cuestión. Esta metodología es especialmente interesante en matorrales monoespecíficos debido a la simplificación del trabajo que supone estudiar dichas relaciones para una sola especie.

Por otra parte, nuestros datos muestran que las técnicas geostatísticas pueden ser extremadamente útiles para cuantificar los patrones espaciales de variables relacionadas con el fuego (Franklin et al. 1997) y, de forma particular, el patrón de la gravedad del incendio. Dado que, en nuestro caso, la totalidad de la parcela fue muestreada, no hubo necesidad de realizar interpolaciones basadas en las relaciones de dependencia espacial encontradas. No obstante, cuando el grado de dependencia espacial es elevado, tal como el obtenido aquí para la variable indicadora de la gravedad del fuego, procedimientos de interpolación basados en las técnicas de *kriging* (Isaaks y Srivastava 1989) pueden permitir realizar dichas interpolaciones a superficies de mayor tamaño. Por tanto, podrían realizarse mapas de la variabilidad espacial de la gravedad del fuego *a posteriori*, compaginando muestreos a escala de metros, como el aquí tratado, con otros a mayor escala, como se ha realizados en estudios de productividad forestal (Biondi et al. 1994). Esto sería de gran utilidad para estudiar los efectos de la gravedad del fuego en los distintos procesos de la regeneración tras el fuego.

2.4.3. Cantidad y calidad del combustible y gravedad del fuego

El hecho de que la biomasa prefuego estuviese relacionada con el diámetro mínimo de las ramas quemadas, pero en menor medida que otras variables, tanto espacialmente como no, indica que, si bien a grandes rasgos ciertos aspectos generales de la gravedad del fuego pueden ser inferidos a partir de la biomasa de la vegetación existente antes del incendio (Hobbs y Gimingham 1984, Hobbs y Atkins 1988), el resultado final en lo que respecta a variabilidades en la distribución espacial de la gravedad del fuego puede ser más complejo. De hecho, nuestros resultados indican que la distribución en el espacio de una variable como la cantidad total de combustible presente antes del fuego no fue la variable más determinante de la gravedad del quemado, que en este caso estuvo mejor relacionada con el diámetro basal de las plantas, o el cociente de biomasa muerta/viva. Pérez (1997) encontró, igualmente, diferencias entre los patrones espaciales de variables indicadoras del combustible y variables indicadoras de la intensidad del quemado (basadas en temperaturas y calorímetros), en un incendio experimental de primavera sobre un escobonal más joven que éste estudiado, con una resolución de 1 x 1 m y hasta distancias de 14 m.

Los resultados del estudio de variación espacial conjunta entre cantidad y calidad de combustible con respecto al diámetro mínimo de las ramas quemadas sugieren que las variables del combustible pudieron tener efectos diferentes en la gravedad del fuego. Así, el mayor grado de covariación espacial con el diámetro mínimo de las ramas quemadas se obtuvo para el diámetro basal y, en menor medida, para el cociente biomasa muerta/viva, produciendo ambas variables rangos de continuidad similares. Esto indicaría que el patrón más intenso de pequeñas manchas de la gravedad del fuego (diámetro mínimo de las ramas quemadas) estuvo determinado por la calidad del combustible que, a su vez, estuvo relacionada con el tamaño de las plantas. Esta relación entre tamaño de las plantas y gravedad del incendio coinciden con los encontrados en brezales escoceses (Hobbs y Gimingham 1984).

Basándonos en los mismos análisis, la cantidad total de combustible presentó

peor relación con la variable indicadora de la gravedad del fuego que la calidad del combustible. Además, sus rangos de continuidad espacial fueron de mayor tamaño (aprox. 30 m). Parece, por tanto, que la cantidad de combustible fue la causante de manchas menos intensas (menor dependencia espacial conjunta) y de mayor tamaño de la gravedad del fuego. Así pues, aunque la parcela estudiada fue relativamente homogénea, las variaciones pequeñas en cantidad total de combustible antes del fuego pudieron ser suficientes para producir manchas diferenciadas en la gravedad del incendio, de un tamaño ligeramente inferior. Dentro de estas manchas más o menos abundantes en biomasa, existieron otras ligadas a variaciones en el tamaño de los individuos, moderadamente intensas, a juzgar por su grado de dependencia espacial, pero que durante el incendio se hicieron patentes, incluso de forma más notable que las de la biomasa total.

Un punto importante a destacar en este estudio es el relacionado precisamente con la intensidad de los diferentes patrones detectados (esto es, el grado de dependencia espacial). Los resultados obtenidos muestran que, si bien el grado de dependencia espacial de las variables indicadoras de la estructura del combustible fue bajo (19% para la biomasa prefuego o 37% para el diámetro basal), el grado de dependencia espacial obtenido para la variable indicadora de la gravedad del fuego (el diámetro de las ramas quemadas) fue sensiblemente superior (77%). Otro tanto puede decirse del patrón conjunto de cada una de las variables indicadas frente al diámetro mínimo de las ramas quemadas. Una explicación de esta intensificación del patrón espacial de la gravedad del fuego sería que patrones poco intensos en las variables del combustible determinan patrones mucho más intensos de la gravedad del fuego y, por tanto, estos son poco predecibles en función de las situaciones anteriores al incendio. Si esto fuera así implicaría la existencia de no linealidad en las posibles relaciones de causa-efecto entre el combustible y la gravedad del fuego, lo que, sin duda, debería tenerse en cuenta a la hora de estudiar los posibles impactos del fuego. Por otra parte, utilizar cálculos de la biomasa antes del fuego, o su expresión en términos de calor liberado durante el mismo (que fue la variable mejor relacionada linealmente con el diámetro de las ramas quemadas), no necesariamente reflejarían adecuadamente las variaciones espaciales de la gravedad del

fuego habidas. Las diferencias entre el patrón del calor liberado con el del diámetro mínimo de las ramas quemadas vendrían a indicar que el mejor procedimiento para estimar la gravedad del fuego es este último, como también se obtuvo en el citado incendio experimental (Pérez 1997, Pérez y Moreno (en prensa)).

En cuanto a la extrapolación de nuestros resultados a otros matorrales, es necesario puntualizar que al tratarse el sistema elegido de un matorral maduro, etapa en el que los claros son frecuentes, la relación espacial entre el combustible y la gravedad del fuego en este sistema supone un grado de predictibilidad mayor que el que esperaríamos en matorrales más jóvenes, debido a su mayor homogeneidad.

Por último, aunque la variable indicadora de la calidad del sitio (pedregosidad) no necesariamente refleja adecuadamente la mayor o menor disponibilidad de suelo, parece que no estuvo relacionada con el combustible antes del fuego y/o con la gravedad del fuego. El hecho de que la variabilidad espacial de la biomasa prefuego fuese poco acusada, podría indicar que el nivel de heterogeneidad espacial de los recursos edáficos fuese también poco acusado o, cuando menos, no estuviese estructurado espacialmente.

Capítulo 3

Demografía y patrón espacial postincendio de Cytisus striatus subsp. eriocarpus

3.1. INTRODUCCIÓN

3.1.1. Efectos de la gravedad del fuego en la dinámica postincendio de la vegetación

Hanes (1971) propuso el concepto de autosucesión para definir el proceso de regeneración del chaparral de California tras el fuego, indicando con ello que la recuperación del chaparral ocurría a partir de fuentes endógenas y que, por tanto, se producían pocos cambios entre dos fuegos. Desde entonces, numerosos trabajos, tanto en aquella zona de tipo mediterráneo (Keeley y Keeley 1981), como en la propia región mediterránea (Trabaud 1994) han corroborado el hecho de que muchas de las comunidades de tipo mediterráneo se regeneran tras un incendio mediante dicho proceso de autosucesión. Estas comunidades tienen una gran resiliencia volviendo rápidamente al estado anterior al fuego. Esta resiliencia es mayor en comunidades dominadas por especies rebrotadoras (Trabaud y Lepart 1981), cuya recuperación tras el fuego suele ser rápida, devolviendo así a la comunidad a su estado anterior en pocos años (Malanson y O'Leary 1982, James 1984, Malanson y Trabaud 1988). Por el contrario, en comunidades dominadas por especies semilladoras obligadas las dinámicas postincendio pueden ser muy diferentes (Schlesinger et al. 1982, Zedler et al. 1983, Casal 1987, Abad et al. 1997, Vallejo y Alloza 1998).

El reclutamiento de nuevas plántulas tras el fuego depende de varios factores: banco de semillas latentes en el suelo antes del fuego, mortalidad de semillas causada por el fuego, proporción de semillas que rompen su latencia, directa o indirectamente como consecuencia del fuego, y entrada de semillas desde zonas circundantes a la zona quemada. El banco de semillas anterior al fuego depende, a su vez, de la composición y de la edad de la vegetación (Zammit y Zedler 1988). Aunque existen evidencias de que las poblaciones de las distintas especies pueden verse sensiblemente afectadas como consecuencia de un fuego (Purdie 1977, Riggan et al. 1988) poco se conoce acerca de

los cambios causados por el fuego en la distribución espacial de la población vegetal, así como de los factores que la determinan. La variabilidad espacial del banco de semillas puede ser muy grande, dependiendo de factores como distancia a las plantas progenitoras, tipo de dispersión y factores topográficos. Las relaciones con las plantas supervivientes al fuego pueden condicionar los patrones de germinación tras el fuego (Ne'eman et al. 1992, Saracino y Leone 1993), sin embargo, no en todos los casos dichas relaciones son manifiestas (Moreno y Oechel 1993). Por otro lado, la gravedad del fuego tiene efectos directos (efecto del calor) e indirectos (modificación del ambiente físico-químico y biológico) sobre el reclutamiento por lo que tiene una gran importancia en la regeneración de la vegetación tras el fuego (Keeley 1987). No sólo la gravedad del fuego, sino también su variabilidad espacial, es un factor importante a la hora de determinar las dinámicas de la vegetación tras el fuego (Hobbs y Gimingham 1984).

No obstante, el restablecimiento de la vegetación tras el fuego no sólo está determinado por la abundancia de semillas en el banco y la modificación causada por la variabilidad de la gravedad del fuego, sino también por el éxito en la supervivencia de las plántulas. La supervivencia de las plántulas es un tema fundamental para entender los factores que determinan la dinámica a largo plazo (Moreno y Oechel 1992). La competencia actuando en diferentes microambientes (Wellington y Noble 1985, Lamont et al. 1993) y la interacción con herbivorismo (Christensen y Muller 1975, Frazer y Davis 1988, Mills 1983, Moreno y Oechel 1992, 1993, Tyler 1995, 1996) son factores decisivos en la probabilidad de supervivencia. Por otra parte, otros trabajos han puesto de manifiesto la importancia del primer periodo seco posterior al fuego en la supervivencia de las plántulas (De Souza et al. 1986, Thomas y Davis 1989, Moreno y Oechel 1992). Moreno y Oechel (1993) encontraron una estrecha relación entre la supervivencia de las plántulas y el contenido en humedad del suelo de los horizontes superficiales, lo que vendría a indicar que diferencias en el momento del año en el que se produce la germinación podrían ser decisivas para desarrollar su aparato radicular hasta el momento de la sequía estival y por tanto determinar la supervivencia de los nuevos reclutamientos. Consecuente con esto, Trumbois y Trabaud (1986) encontraron que las cohortes de *Cistus salvifolius* que emergieron en primavera prácticamente no

sobrevivieron al primer verano, a diferencia de las emergidas en otoño e invierno, cuya supervivencia fue alta.

A nivel espacial, la relación entre la gravedad del fuego y el patrón de reclutamiento de las plántulas no es bien conocida. En ecosistemas mediterráneos, sólo unos pocos estudios han abordado este tema, la mayoría en el chaparral californiano (Davis et al. 1989, Moreno y Oechel 1991, 1992, Rice 1993, Tyler 1995, 1996) y menos detalladamente en pinares quemados en el este de la zona mediterránea (Ne'eman et al. 1992, Izhaki et al. 1992). En el chaparral existen diferencias importantes a nivel espacial entre zonas cubiertas por vegetación y claros en cuanto a diversidad del banco de semillas antes del fuego, gravedad del fuego, diversidad de semillas que sobreviven al fuego y germinación y supervivencia de plántulas (Davis et al. 1989). En otro estudio, también en el chaparral californiano (Rice 1993) se detectaron determinados patrones espaciales de la comunidad vegetal, probablemente como resultado de interacciones entre la microtopografía, la gravedad del fuego y la disponibilidad de agua y la posterior redistribución de nutrientes causada por una importante erosión en el invierno siguiente al incendio. Por tanto, es necesario un estudio detallado a nivel espacial y continuado en el tiempo de los diferentes flujos de germinación distinguiendo las diferentes cohortes emergidas para determinar con mayor exactitud cuales son los mecanismos y causas que determinan la mortalidad de las plántulas.

3.1.2. Efectos del fuego en las poblaciones de especies genisteas

En general, las especies del género *Cytisus*, como otros géneros arbustivos de leguminosas (por ejemplo: *Calicotome*, *Chamaespartium*, *Genista* y *Ulex*) son conocidas como rebrotadoras facultativas (Casal 1987). Así, todas las especies estudiadas del género *Cytisus* han sido encuadradas, en cuanto a su estrategia regenerativa frente al fuego, como rebrotadoras facultativas: *Cytisus scoparius* (Bravo 1980, Casal 1987,

Bossard y Rejmanek 1994), *Cytisus multiflorus* (Fernández-Santos 1991, Fernández-Santos et al. 1991) y *Cytisus balansae* (Naveh 1973, Casal 1987, Gómez-Gutiérrez et al. 1988, Fernández-Santos 1991, Fernández-Santos y Gómez-Gutiérrez 1994). Estudios en *Cytisus multiflorus* y *Cytisus balansae* han demostrado que ambas especies se regeneran mediante germinación y rebrote (Gómez Gutiérrez et al. 1991, Fernández-Santos y Gómez-Gutiérrez 1994), perteneciendo la mayoría de la biomasa tras el fuego a rebrotes (Fernández Santos et al. 1991, Fernández-Santos y Gómez-Gutiérrez 1994). En *C. multiflorus* se observó que, cuatro años tras el fuego, la mayoría de las plantas procedían de semillas cuyas densidades podían variar en zonas contiguas, debido fundamentalmente a diferencias en el banco de semillas del suelo, a la producción de semillas por las plantas y a una mayor germinación y probabilidad de supervivencia en las zonas de mayor pendiente (Fernández Santos et al. 1991). Sin embargo, otros trabajos en zonas con pendientes en torno a 20°, mayores que las del trabajo citado anteriormente, muestran que la densidad y supervivencia de las plantas de otra especie leñosa leguminosa, *Ulex europaeus*, fueron mayores en los lugares con menor pendiente (Puentes et al. 1985). No obstante, aunque la respuesta tras el fuego de las especies de *Cytisus* citadas anteriormente es, al menos en cuanto a la acumulación de biomasa, básicamente vía rebrote, hay algunos casos en la literatura en los que no se ha observado que las plantas rebroten tras el fuego (Hobbs y Mooney 1985, citado en Casal 1987, Gómez Gutiérrez et al. 1988).

En algunas especies de genisteas, como *C. scoparius*, el banco de semillas suele ser bastante numeroso debido a la alta producción de semillas por las plantas, lo que ocurre desde los dos o tres años, según poblaciones (Williams 1981), entre 460 (Waloff 1966) y 2200 (Williams 1981) semillas por planta y año. Un 7% de las semillas sigue latente después de tres años, contribuyendo así a un banco de semillas importante (Bossard 1993). Así, en *C. scoparius* el 70% de las semillas se mantienen en estado de latencia después de 3 años. En el género *Ulex*, Zabkiewicz (1979) encontró semillas viables en el suelo después de más de 30 años de ser dispersadas.

No obstante, en Europa, *C. scoparius* es ampliamente consumida por herbívoros, fundamentalmente insectos (Waloff 1966, Waloff y Richards 1977, Roiseau y Loiseau

1982, Betti 1983, Sanz Benito et al. 1990, Sanz Benito y Gurrea 1991, Gurrea et al. 1991) que pueden mermar significativamente el aporte de semillas al banco del suelo. Algunos de estos insectos son conocidos por su capacidad defoliadora sobre *C. multiflorus* y otras genisteas a principios de primavera (Sanz Benito et al. 1990). Por otra parte, es posible que la distribución espacial del banco de semillas pudiera no estar ligada al de las plantas progenitoras ya que el mecanismo de dispersión encontrado en una especie morfológicamente similar, *C. multiflorus*, es una dehiscencia explosiva (Moreno-Marcos et al 1992), que envía a las semillas mayoritariamente fuera del vuelo de la planta. Si fuera así, al igual que ocurre para *C. greggi* en el chaparral (Zammit y Zedler 1988), no habría relación a nivel espacial entre semillas en el banco y abundancia de individuos en el matorral antes del fuego. No obstante, tras la apertura de la legumbre, podrían ocurrir desplazamiento y reorganización de las semillas por factores topográficos (Puentes et al. 1985) o por acción de animales.

Las semillas de leguminosas están rodeadas de cubiertas impermeables que necesitan de algún factor externo para que germinen (Rolston 1978). Experimentos de simulación de los efectos del fuego sobre la germinación de *Cytisus scoparius*, manejando diferentes tiempos y temperaturas aplicadas indicaron una estimulación de la germinación entre 65° y 100°C (Bossard 1993). Tratamientos pregerminativos de 65°C durante 2 minutos aumentaron el porcentaje de germinación del 42 al 62% (Bossard 1993). A 100°C durante 1 o 2 minutos hubo aún una mayor germinación, aunque las plántulas no fueron viables y la mayoría murieron infectadas por hongos, mientras que temperaturas superiores a 150°C fueron letales. Otros trabajos con similar enfoque han aportado resultados similares para otras especies de *Cytisus* a los encontrados por Bossard en *C. scoparius*. Añorbe et al. (1990) encontró que el óptimo de germinación se obtenía a 100°C durante 4 y 8 minutos para *C. multiflorus* y *C. oromediterraneus*, respectivamente. Estos autores mejoraron las tasas de germinación con tratamientos de estratificado y escarificado previos a los tratamientos de temperatura. Similares resultados fueron obtenidos para varias especies de leguminosas leñosas (*Calicotome* o *Spartium*) y herbáceas (*Anthyllis*, *Scorpiurus* o *Hippocrepis*) (Doussi y Thanos 1994). En cuanto a los efectos de la gravedad del fuego sobre el banco de semillas, es posible

que *C. eriocarpus* tenga un comportamiento de germinación frente al fuego similar al encontrado en otras especies de *Cytisus*. En tal caso, sería de esperar una relación directa entre la gravedad del fuego y la germinación debido a la estimulación térmica del fuego, pero únicamente por debajo de intensidades letales para las semillas. Así pues, de encontrar un amplio rango de intensidades de fuego en un incendio natural, el máximo de germinación ocurriría para intensidades de fuego intermedias.

3.1.3. Objetivos

Los objetivos de este trabajo fueron: a) determinar los cambios poblacionales relativos al número total de efectivos durante los primeros 4 años como consecuencia de producirse el incendio; b) cuantificar las diferentes cohortes de germinados y determinar su diferente supervivencia, así como su diferente grado de desarrollo; c) determinar la distribución espacial de los individuos antes del incendio y cuatro años después del mismo; d) determinar la distribución espacial de las diferentes cohortes de germinados; e) estudiar la dinámica del patrón espacial de las plántulas establecidas sucesivamente hasta 4 años después del fuego y f) valorar la relación entre dichos patrones espaciales y otros relacionados con la estructura previa del matorral, en particular su biomasa, o con la gravedad del incendio.

3.2. MATERIAL Y MÉTODOS

3.2.1 Parcela de estudio y datos meteorológicos

El área y la parcela de estudio (Fig. 2.1) fueron descritas en el capítulo anterior. Los datos de precipitación del observatorio más próximo a la parcela de estudio (Serranillos, 1235 m) indican que el año en el que ocurrió el fuego (1993) fue más lluvioso (un 20% más) que la media registrada en los últimos 42 años, aunque más de la mitad de la precipitación se concentró en Octubre (dos meses tras el fuego) (Fig. 3.1).

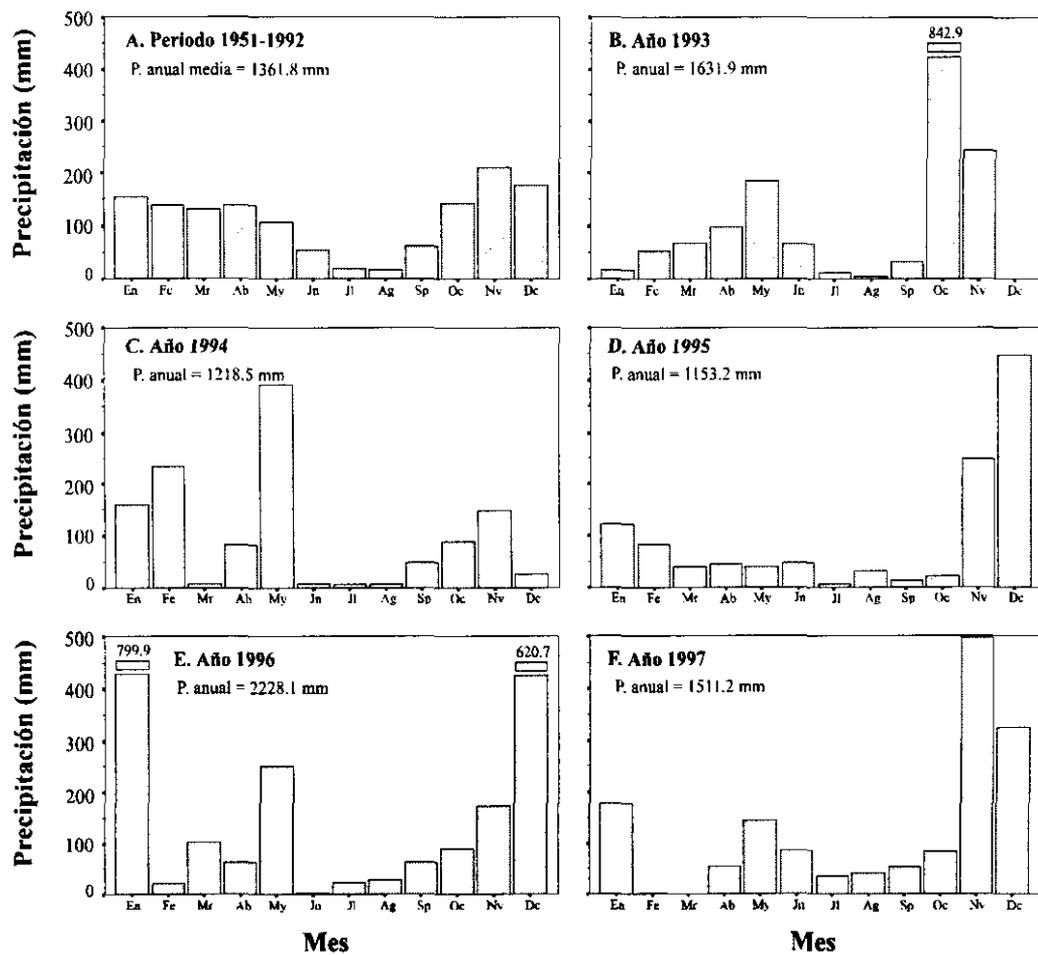


Fig. 3.1. Datos de precipitación de la estación meteorológica de Serranillos durante el registro histórico de dicha estación, 1951-1992, (A) y durante el año en el que ocurrió el fuego (1993) (B) y los cuatro años siguientes en los que se continuó el estudio (C-F).

Los dos años posteriores al fuego, 1994 y 1995, tuvieron una precipitación menor de lo normal (el 11 y el 15% menos, respectivamente). En 1996, la precipitación fue un 65% mayor que la del registro histórico, mientras que en 1997, sólo fue un 11% superior. Por otro lado, los datos de precipitación diaria corroboran que el otoño siguiente al fuego fue extraordinariamente lluvioso (Fig. 3.2).

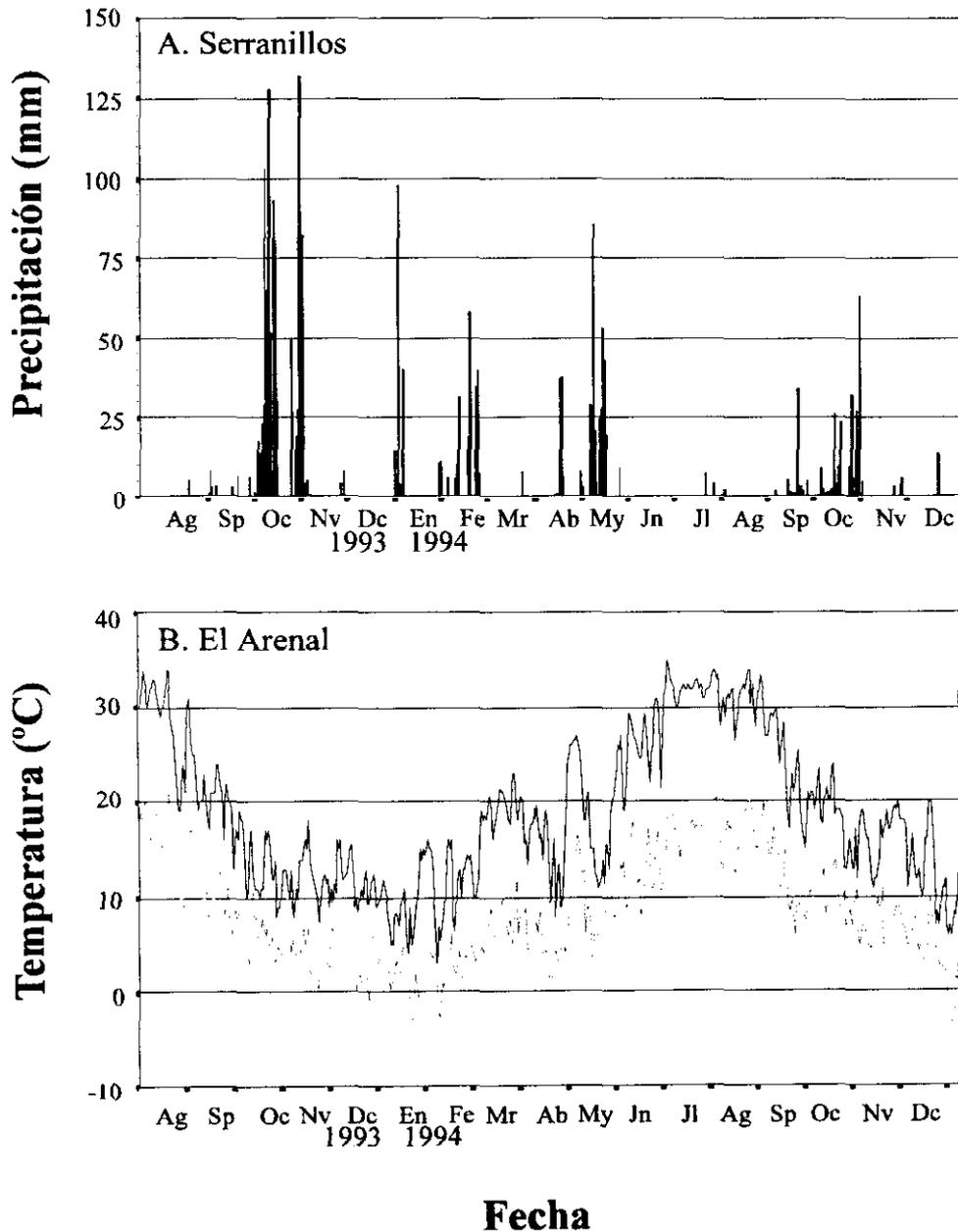


Fig. 3.2. Datos meteorológicos de precipitación de la estación meteorológica de Serranillos (A) y temperaturas máximas (oscuro) y mínimas diarias (claro) de la estación de El Arenal (B) desde el mes en el que ocurrió el fuego objeto de estudio (Agosto de 1993) hasta Diciembre de 1994.

En el siguiente invierno la precipitación fue similar a la de un invierno típico entre el periodo 1950-1992. Marzo y la primera parte de Abril fueron muy secos, seguidos de un nuevo periodo lluvioso hasta finales de Mayo. Desde esta fecha hasta finales de Septiembre, las lluvias fueron escasas, siendo la sequía estival prolongada e intensa. Durante el verano la precipitación fue inferior a lo normal, ya que sólo se registraron 62.7 mm, cuando la media entre 1950 y 1990 fue de 101.6 mm. En cuanto a las temperaturas (Fig. 3.2b), lo más destacado fueron los altos valores relativos de Marzo y las bajas temperaturas a mediados de Abril. Entre el 11 y el 26 de Abril las temperaturas mínimas no superaron los 5°C, y entre el 15 y 18 de dicho mes estuvieron entre 1.5 y 2.0°C. Durante esta quincena fueron observadas heladas en la parcela. Además, dado que la parcela de estudio se encuentra a 1330 m y en una orientación oeste-noroeste y la estación meteorológica de referencia (El Arenal, ya que la estación de Serranillos no dispone de datos de temperatura) está situada a 831 m.s.n.m., es probable que durante esa quincena las temperaturas en la parcela fueran más frías que las medidas en el observatorio de referencia.

3.2.2. Análisis demográfico de *C. eriocarpus* tras el fuego

Para estimar la estructura de la población de *C. eriocarpus* anterior al fuego se contaron y se midieron los diámetros basales de todos los individuos existentes en la parcela en cada cuadrado de 1 x 1 m durante el otoño posterior al incendio (Fig. 2.1.). La densidad anterior al fuego ha de tomarse como mínima ya que es probable que en el transcurso del incendio los individuos que hubiese de pequeño tamaño se consumieran en su totalidad, por lo que no habrían sido detectados en nuestro muestreo.

Para el seguimiento de las plántulas germinadas tras el fuego, se establecieron cuadrados de 0.3 x 0.3 m centrados en cada uno de los 1000 cuadrados de 1 x 1 m, lo que supone un muestreo del 9% de la parcela (90 m²). Estos cuadrados de 0.3 x 0.3 m fueron visitados cada dos semanas desde la fecha del incendio. A partir del nacimiento de

la primera cohorte de plántulas, la parcela se visitó mensualmente, procediéndose a marcar cada una de las plantas germinadas y a anotar su respectivo estado (vivo o muerto). Basándonos en las fechas de visita a la parcela se procedió a diferenciar cohortes de plántulas según hubiesen germinado en el mes de Marzo, Abril, Mayo o Junio, respectivamente. A partir de Diciembre de 1994, el muestreo pasó a ser trimestral hasta Junio de 1995. En esta fase trimestral del estudio en cada periodo de muestreo se midieron los diámetros basales y las alturas de la plántulas marcadas supervivientes.

En Junio de 1997, se contaron todos los individuos y se midieron los diámetros basales y las alturas todos los individuos existentes en la totalidad de la parcela (100 x 10 m). Este muestreo intensivo se realizó para tener la información más precisa posible de la densidad 4 años tras el fuego, y que fuera comparable a otras variables anteriores al fuego muestreadas en toda la superficie, como la densidad o la biomasa de las plantas existentes antes del fuego y la gravedad del fuego (ver capítulo 2). Por este último motivo, los datos de las variables obtenidos en cada 1 x 1 m fueron (al igual que las variables obtenidas en el capítulo anterior) agregados en cuadrados de 2 x 2 m y referidos a número de individuos por metro cuadrado.

3.2.3 Análisis estadístico

La comparación de la supervivencia de las distintas cohortes de *C. eriocarpus* se realizó mediante el test de Wilcoxon (Gehan). Las diferencias entre los diámetros y las alturas de las plantas de *C. eriocarpus* en diferentes momentos de muestreo fueron comparadas mediante un ANOVA de una vía y el test *post-hoc* de Sheffé para lo que se utilizó el programa SPSS 6.0 (SPSS Inc. 1994). Para el análisis estadístico de la supervivencia no fueron consideradas 9 plántulas germinadas en Junio, por ser una cohorte con un número de plántulas muy bajo.

Con objeto de conocer las relaciones, tanto no espaciales como espaciales, entre las variables de la vegetación antes del fuego y la gravedad del fuego, estimada ésta mediante el diámetro mínimo de las ramas quemadas, con respecto a la germinación y la densidades de plántulas existentes tras el fuego, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson y Spearman entre dichas variables. Los valores cero fueron excluidos del análisis. La significación estadística fue ajustada por el test de comparaciones múltiples de Bonferroni.

El análisis espacial fue desarrollado mediante análisis geostadístico, con el mismo procedimiento descrito en el capítulo anterior. En este capítulo, se estudió el patrón espacial mediante el cálculo de semivariogramas estándar de densidades anterior y posterior al fuego (Junio-Julio 1997) y germinación total de *C. eriocarpus* tras el fuego. Las densidades de planta de esta especie antes y después del fuego (Junio-Julio 1997) fueron variables estudiadas de manera semicuantitativa, lo que no supone ninguna limitación en cuanto a utilización de la geostatística e interpretación de los resultados (Rossi et al. 1992). Así pues, para estas variables se distinguieron tres categorías: 0: ausencia de plántulas; 1: menos o igual a 0.5 pl. m⁻² y 2: más de 0.5 pl. m⁻². La germinación total de *C. eriocarpus* tras el fuego también fue estudiada de manera semicuantitativa, distinguiéndose asimismo 3 categorías: 0: ausencia de plántulas; 1: igual o menos de 5 pl. m⁻² y 2: más de 5 pl. m⁻².

Para analizar la dinámica de los patrones espaciales de la población de *C. eriocarpus* tras el fuego se calcularon los semivariogramas estándar de dichas poblaciones trimestralmente desde el momento de la germinación, marzo de 1993, hasta junio-julio de 1997. Estas variables fueron analizadas basándonos en datos de presencia ausencia, ya que el alto porcentaje de valores cero y la distribución de dichas variables impidieron realizar análisis de tipo cuantitativo o semicuantitativo. De la misma manera fueron analizadas las cohortes de marzo, abril y mayo de 1993 de plántulas germinadas de *C. eriocarpus*.

Por último, al igual que en el capítulo anterior, la relación entre variables teniendo en cuenta el factor espacial fue realizada mediante correlogramas cruzados.

3.3 RESULTADOS

3.3.1. Demografía de *C. eriocarpus*

La densidad media de *C. eriocarpus* estimada antes de producirse el fuego fue de 0.74 individuos m^{-2} (Tabla 3.1). Aunque la germinación total tras el fuego fue de 4.9 individuos m^{-2} , la mortalidad también fue alta. Esta mortalidad se apreció en el hecho de que de los 133 cuadrados de 2 x 2 m en los que observamos germinación, en 101 la mortalidad fue del 100%, mientras que sólo en 11 la mortalidad fue cero. Al final del periodo estudiado, en 1997, el recuento en la totalidad de la parcela presentó una densidad de 0.24 individuos m^{-2} , lo que significa una reducción de casi tres veces con respecto a la densidad estimada antes del fuego. Esta reducción también se ve reflejada en el número de cuadrados 2 x 2 m sin plantas: 22 cuadrados antes del fuego y 155 cuatro años después del fuego.

Tabla 3.1. Descripción de los estadísticos centrales y de dispersión de las densidades anterior y cuatro años posterior al fuego (ind. m^{-2}), número total de germinados (ind. m^{-2}) y mortalidad total (muertos/germinados (%)) de *C. eriocarpus* estimadas en los 250 cuadrados de 2 x 2 m en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Er. St.: Error estándar; Dsv. St.: desviación estándar; C.V.: coeficiente de variación de la media.

Variable	Muestreo (m^2)	Media	Máximo	Mínimo	Er. St.	Dsv. St.	C. V. (%)
Densidad prefuego	1000	0.74	3.3	0.0	0.03	0.54	73.0
Densidad postfuego (Jul-1997)	1000	0.24	2.5	0.0	0.03	0.46	191.7
Germinación total postfuego	90	4.94	66.7	0.0	0.53	8.31	168.2

La germinación de *Cytisus* comenzó entre los días 9 y 23 de marzo, de 1994, esto es, siete meses tras el fuego, registrándose 311 germinados en los 1000 cuadrados de 0.3 x 0.3 m (Tabla 3.2, Fig. 3.3). La germinación en los meses de abril, mayo y junio fue

menos numerosa: 78, 47 y 9 plántulas, respectivamente, no detectándose germinación alguna con posterioridad a dichos meses durante el resto del estudio.

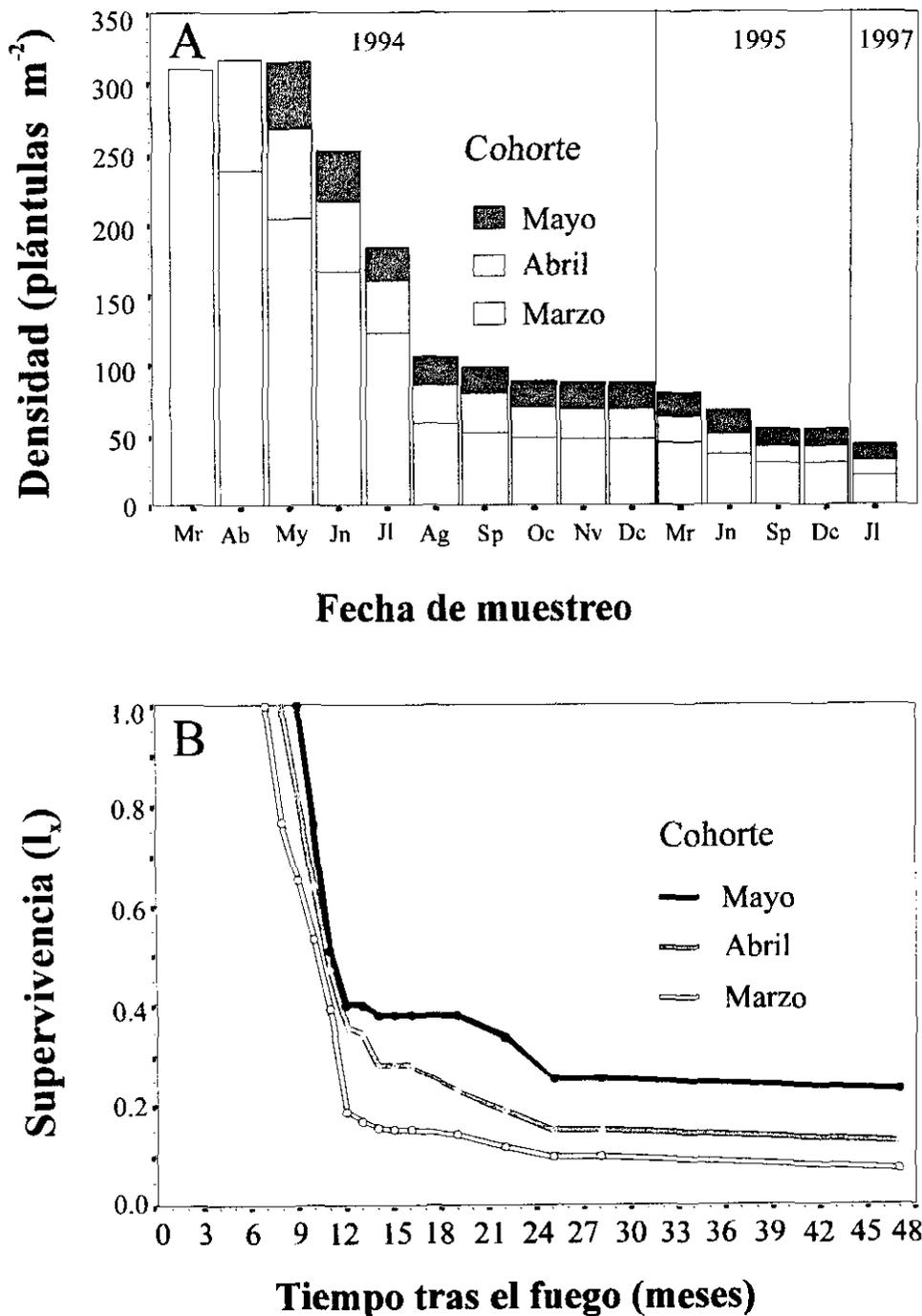


Fig. 3.3. Evolución durante los primeros cuatro años tras el fuego del número de plántulas de la población de *C. eriocarpus* distinguiendo diferentes cohortes según el momento de germinación (A) y probabilidad de supervivencia (B) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos.

La mortalidad de las distintas cohortes (Fig. 3.3, Tabla 3.2) fue muy acusada desde las primeras etapas, sobreviviendo según la estimación en los cuadrados de 0.3 x 0.3 m, tan sólo 47 plántulas del total de 445 germinadas (10.6%). Así, incluso a la vez que ocurrían nuevas germinaciones, la cohorte de Marzo registraba mortalidades del 23% durante el mes de Abril. La tasa de mortalidad mensual máxima se obtuvo en Agosto, siendo más elevada la correspondiente a la cohorte de marzo (52%), es decir, la primera en germinar. Ya en septiembre de 1994, cesó la fase de mortalidad más acusada, siendo el porcentaje de supervivientes de 17% en la cohorte de Marzo, 35% en la de Abril y 40% de la de Mayo.

Tabla 3.2. Número de efectivos (a_x), probabilidad acumulada de supervivencia (l_x) y tasa de mortalidad mensual (q_x) de las tres cohortes distinguidas (marzo, abril y mayo de 1994) de la población de *C. eriocarpus* tras el fuego en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos.

Cohorte (1994)		Marzo	Abril	Mayo	Marzo	Abril	Mayo	Marzo	Abril	Mayo
Fecha de muestreo	Tiempo (meses)	a_x			l_x			q_x		
25-Mr-94	7	311			1.00					
27-Ar-94	8	239	78		0.77	1.00		0.23		
28-My-94	9	204	64	47	0.66	0.82	1.00	0.15	0.18	
26-Jn-94	10	166	50	36	0.53	0.64	0.77	0.19	0.22	0.23
30-Jl-94	11	123	37	24	0.40	0.47	0.51	0.26	0.26	0.33
25-Ag-94	12	59	28	19	0.19	0.36	0.40	0.52	0.24	0.21
25-Sep-94	13	53	27	19	0.17	0.35	0.40	0.10	0.04	< 0.01
29-Oct-94	14	49	22	18	0.16	0.28	0.38	0.08	0.19	0.05
29-Nov-94	15	48	22	18	0.15	0.28	0.38	0.02	< 0.01	< 0.01
27-Dic-94	16	48	22	18	0.15	0.28	0.38	< 0.01	< 0.01	< 0.01
25-Mr-95	19	45	18	18	0.14	0.23	0.38	0.02	0.06	< 0.01
27-Jn-95	22	37	15	16	0.12	0.19	0.34	0.06	0.06	0.04
26-Sep-95	25	31	12	12	0.10	0.15	0.26	0.05	0.07	0.08
28-Dic-95	28	31	12	12	0.10	0.15	0.23	< 0.01	< 0.01	< 0.01
23-Jl-97	47	23	10	11	0.07	0.13	0.23	0.01	0.01	< 0.01

Con posterioridad a esta fecha, la mortalidad de las plántulas siguió a un ritmo mucho más lento, y casi constante, sin aparentes diferencias entre estaciones. No obstante, durante 1995, especialmente en el verano se observan mayores descensos en la probabilidad de supervivencia de aquellas cohortes que germinaron más tarde, al contrario de lo sucedido en 1994. Al final del periodo estudiado (4 años tras el fuego), habían sobrevivido un 7% de las plántulas de la cohorte de marzo, un 13 % de las de Abril y un 23% de la de Mayo, no siendo estas diferencias estadísticamente significativas entre ellas (Tabla 3.3).

Tabla 3.3. Cuadro de significación comparativo de la supervivencia de las diferentes cohortes existentes (todas en 1994) usando el test Wilcoxon (Gehan) para la población de *C. eriocarpus*, cuatro años tras el fuego en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos.

Cohorte (1994)	Marzo	Abril	Mayo
Marzo	-		
Abril	0.32 (p= 0.57)	-	
Mayo	1.06 (p= 0.30)	0.08 (p= 0.78)	-

En cuanto al diámetro basal y a la altura de los individuos tampoco hubo diferencias significativas entre las cohortes (Tabla 3.4, Fig. 3.4).

Tabla 3.4. Comparación entre los diámetros y las alturas de las plantas de *C. eriocarpus* en cada momento de muestreo mediante un ANOVA de una vía y el test *post-hoc* de Sheffé. Se indican los grados de libertad (g. d. l.), valores de *F* y probabilidad (*p*) en cada fecha de muestreo.

Fecha	g.d.l.	Diámetro		Altura	
		<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Diciembre de 1994	87	0.61	0.54	0.30	0.74
Marzo de 1995	80	0.86	0.43	0.72	0.49
Junio de 1995	67	1.11	0.34	0.40	0.67
Septiembre de 1995	54	1.98	0.15	0.99	0.38
Diciembre de 1995	54	1.77	0.18	1.50	0.23
Junio-Julio de 1997	42	1.42	0.25	0.56	0.58

Aunque la cohorte de abril presentó valores medios ligeramente superiores a las otras dos cohortes, el análisis de la varianza y la prueba *post-hoc* de Sheffé indicaron que no hubo diferencias significativas en cuanto al diámetro y la altura entre las plántulas de las diferentes cohortes distinguidas según el momento de germinación.

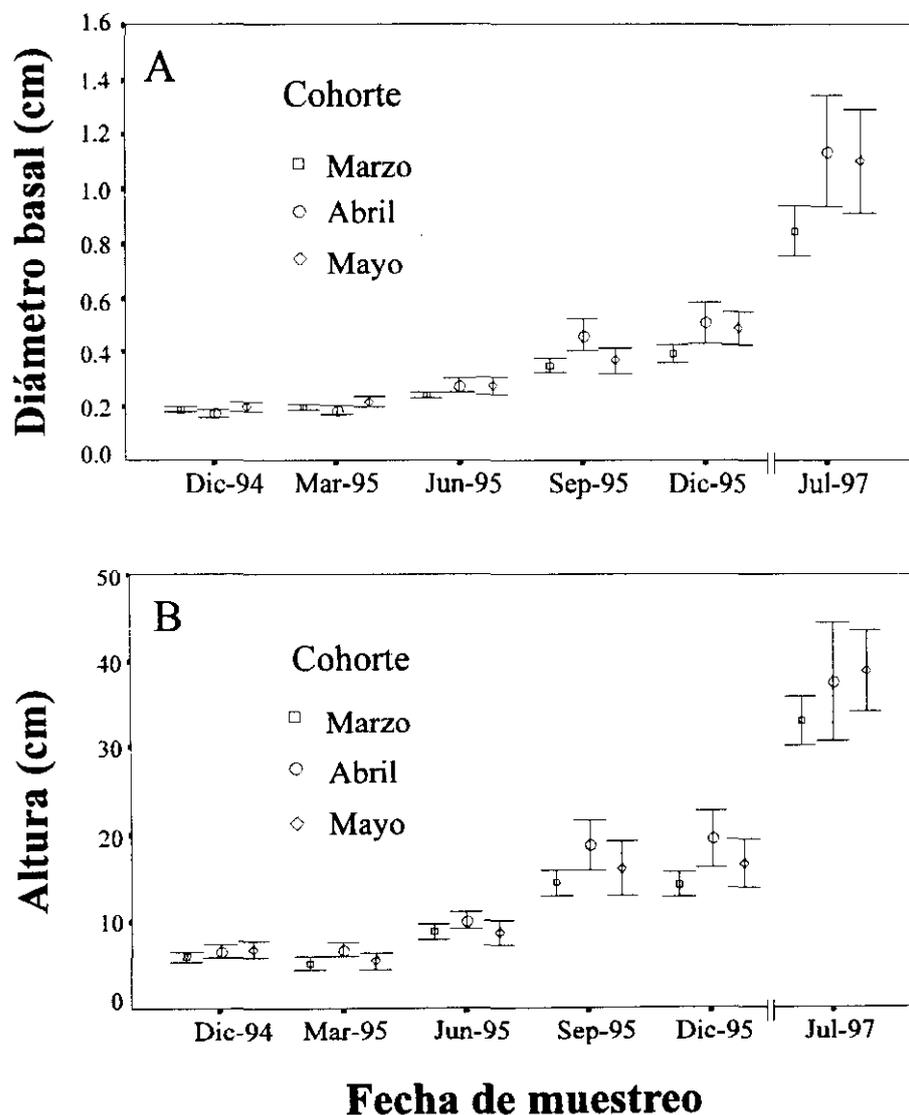


Fig. 3.4. Evolución del tamaño medio y error estándar de las plántulas de *C. eriocarpus* por cohortes (marzo, abril y mayo de 1994) en cuanto al diámetro basal (A) y la altura (B) durante los primeros cuatro años tras el fuego en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos.

2.3.2. Factores que controlan el establecimiento de *C. eriocarpus*

La densidad de *C. eriocarpus* antes del fuego estuvo correlacionada positiva y significativamente con la biomasa antes del fuego, siendo esta relación la única significativa del conjunto de variables con las que se exploró la correlación (Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Coeficientes de correlación de Pearson (r) y de Spearman (ρ) (se excluyen los casos con valor cero) entre las densidades de *C. eriocarpus* en distintos momentos (prefuego, germinados totales tras el fuego, al final del estudio), combustible (biomasa prefuego, cociente biomasa muerta/viva), gravedad del incendio (diámetro de las ramas quemadas) y diferentes variables indicadoras de la calidad del sustrato (pedregosidad) en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. El número de casos varía según el par de variables considerado entre 59 y 228. Valores de $p \geq 0.05$ corresponden a correlaciones no significativas; *: $0.05 < p \leq 0.01$; **: $0.01 < p \leq 0.001$; *** $p < 0.001$. Debido a las múltiples comparaciones efectuadas, el nivel de significación fue corregido por el método de Bonferroni, según el cual se aceptaron como correlaciones estadísticamente significativas aquellas con el valor de $p < 0.0024$, lo que se indica en negrita.

Variable	Densidad prefuego		Germinados totales		Densidad postfuego 1997	
	r	ρ	r	ρ	r	ρ
Biomasa prefuego	0.69***	0.69***	0.14	0.03	-0.06	0.02
Ratio muerto/vivo	-0.11	-0.08	-0.04	-0.01	0.10	0.04
Diámetro ramas quemadas	-0.05	0.06	-0.12	-0.07	0.11	0.09
Pedregosidad	-0.10	-0.03	-0.18*	-0.17	-0.09	-0.12
Densidad prefuego 1997	-	-	0.24**	0.00	-0.13	0.03
Germinación total postfuego	-	-	-	-	-0.03	0.12

Ello indicaría que la mayor o menor densidad de plantas antes del fuego no estuvo determinada por la pedregosidad, ni implicó una mayor gravedad de quemado, a juzgar por la correlación no significativa con el diámetro de las ramas quemadas. El número de germinados totales registrado estuvo relacionado positivamente con la densidad antes del fuego y negativamente con la pedregosidad. No obstante, el ajuste de la significación para las comparaciones múltiples impidió que la correlación fuese validada en términos estadísticos. Claramente, el número de germinados totales no se

correlacionó con la gravedad del fuego, a juzgar por su relación con el diámetro de las ramas quemadas, ni con las variables indicadoras de la cantidad o calidad del combustible (biomasa prefuego o cociente biomasa muerta/viva, respectivamente). Al final del periodo de estudio (1997), la densidad de plantas establecidas no se correlacionó con ninguna de las variables del combustible (biomasa prefuego, cociente biomasa muerta/viva), de la calidad del sustrato (pedregosidad), de la gravedad del fuego (diámetro de las ramas quemadas) o del número de germinados totales tras el fuego, lo que indicaría una práctica carencia de predicción en el establecimiento frente a las variables más comunes de las que se puede disponer.

3.3.3. Análisis espacial de la población de *C. eriocarpus*

3.3.3.1. Densidades anterior y cuatro años posterior al fuego

La densidad existente de *C. eriocarpus* antes del fuego presentó una distribución espacial en gradiente (Tabla 3.6, Fig. 3.6) con una dependencia espacial moderada (19%).

Tabla 3.6. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los semivariogramas de las densidad de *C. eriocarpus* antes y después del fuego (muestreadas en toda la superficie, 1000 m²) y germinación total (estimada en 90 m²) tras el fuego en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Estas tres variables han sido analizadas semicuantitativamente. El intervalo máximo activo fue de 50 m y la distancia mínima entre observaciones fue de 2 m. C₀: Semivarianza a la distancia cero; C₀ + C: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A₀); A₀: Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial, porcentaje de varianza determinado por el factor espacial (C / C₀ + C) * 100 e I.B.A.: Indicativo de la bondad de ajuste.

Variable	Modelo	C ₀	C ₀ + C	A ₀ (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Densidad prefuego (Ago-1993)	Linear	0.86	1.06	> 50	18.9	5.9 10 ⁻³
Densidad postfuego (Jul-1997)	Esférico	0.44	1.10	19.2	58.2	4.2 10 ⁻³

Sin embargo, la distribución espacial de la densidad de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego presentó manchas de 19 m y dependencias espaciales de 58%, muy superiores a los obtenidos antes del fuego. Estas diferencias se pueden observar claramente en sus mapas de símbolos (Fig. 3.5).

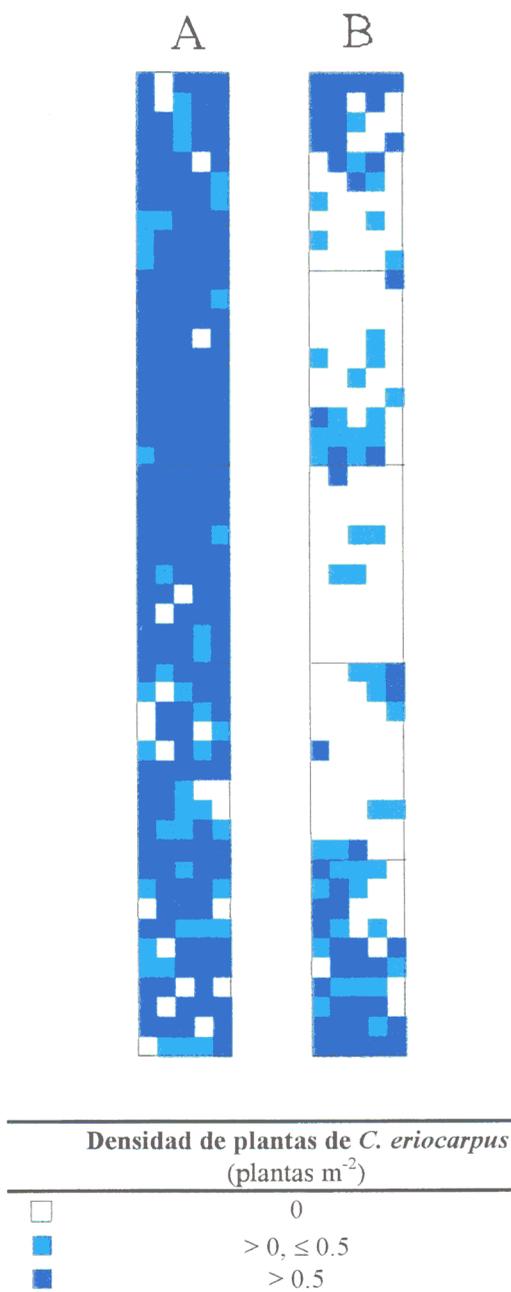


Fig. 3.5. Mapas de la densidad anterior al fuego de *C. eriocarpus* (A) y de la densidad de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego (Junio-Julio de 1997) (B) en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Malla 2 x 2 m sobre la parcela 100 x 10 m.

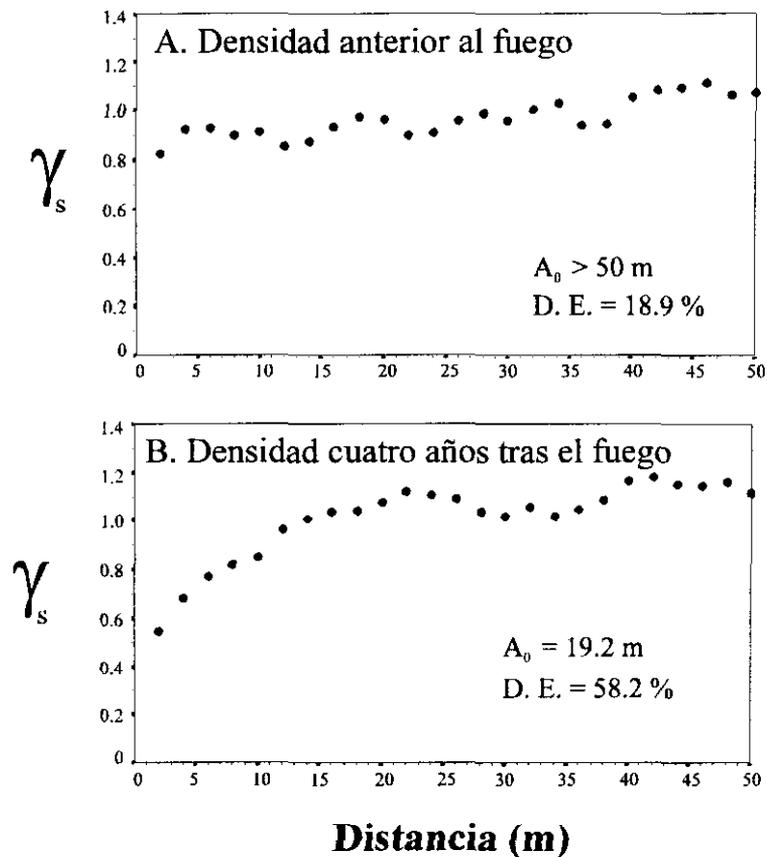


Fig. 3.6. Semivariogramas estándar de la densidad de *C. eriocarpus* anterior al fuego (A) y densidad de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego (B) en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. El intervalo máximo activo fue de 50 m. Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen los parámetros A_0 : tamaño de mancha y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según modelos empleados (ver Tabla 3.6).

3.3.3.2. Germinación total tras el fuego y de las diferentes cohortes

La germinación de *C. eriocarpus* total tras el fuego, analizada de manera semicuantitativa en tres categorías, presentó manchas en torno a 16 m y una dependencia espacial moderada (28%) (Tabla 3.7, Figs. 3.7 y 3.8). Analizada a nivel cualitativo, es decir presencia/ausencia de germinación, la estructura espacial resultante fue muy parecida a la misma variable analizada de manera semicuantitativa (13 m y 28% de tamaño de mancha y dependencia espacial, respectivamente).

Tabla 3.7. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los semivariogramas indicadores basados en datos semicuantitativos y de presencia/ausencia para la germinación total postfuego y en datos de presencia/ausencia de las tres cohortes de germinados distinguidas (marzo, abril y mayo de 1994) de la población de *C. eriocarpus* en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. La distancia mínima entre observaciones fue de 2 m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial, porcentaje de varianza determinado por el factor espacial ($C / C_0 + C$) * 100 e I.B.A.: Indicativo de la bondad de ajuste.

Cohorte	Modelo	C_0	$C_0 + C$	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Germinación total postfuego (análisis semicuantitativo)	Esférico	0.75	1.04	16.1	27.9	$4.1 \cdot 10^{-3}$
Germinación total postfuego (análisis cualitativo)	Esférico	0.74	1.03	12.5	28.2	$3.8 \cdot 10^{-3}$
Marzo de 1994	Esférico	0.77	1.03	10.2	25.2	$2.6 \cdot 10^{-3}$
Abril de 1994	Esférico	0.92	1.05	27.5	12.4	$2.0 \cdot 10^{-3}$
Mayo de 1994	Esférico	0.88	1.02	17.3	13.7	$2.6 \cdot 10^{-3}$

Por otro lado, las diferentes cohortes distinguidas presentaron diferentes patrones espaciales (Tabla 3.7, Figs. 3.7 y 3.8). La cohorte de marzo presentó el patrón espacial más contagioso, con una dependencia espacial moderada (25%) y estructurada en manchas en torno a los 10 m. Esta cohorte, además de ser la más abundante, presentó una distribución espacial muy parecida a la de la germinación total (Fig. 3.7).

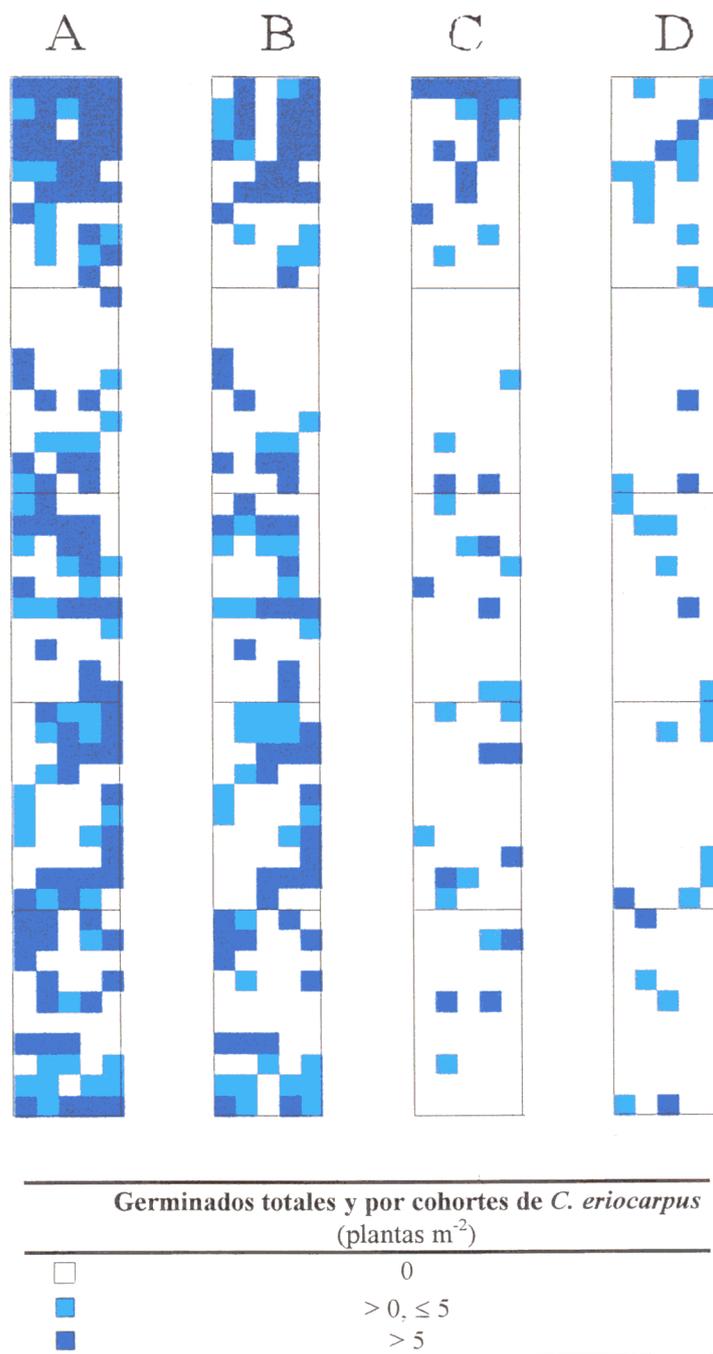


Fig. 3.7. Mapas de germinados totales tras el fuego (A) y de las tres cohortes de germinados distinguidas (marzo (B), abril (C) y mayo (D) de 1994 de la población de *C. eriocarpus* en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Malla 2 x 2 m sobre la parcela 100 x 10 m.

Sin embargo, los germinados con posterioridad no presentaron una distribución espacial contagiosa, con dependencias espaciales débiles (12 y 14% para las cohortes de abril y mayo, respectivamente) y tamaños de mancha mayores, especialmente en el caso de la cohorte de abril (28 m). La cohorte de marzo fue la que presentó una dependencia espacial más parecida a la germinación total.

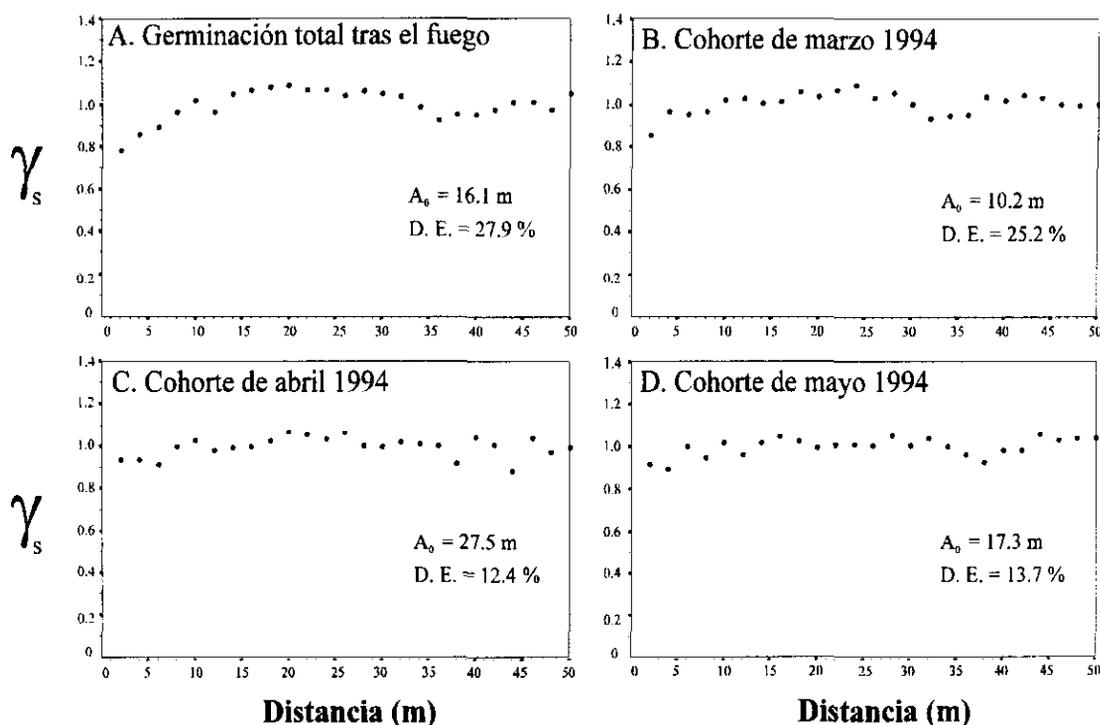


Fig. 3.8. Semivariogramas estándar de la germinación total tras el fuego *C. eriocarpus* (analizada con datos semicuantitativos) (A) y de las tres cohortes de germinados distinguidas: marzo (B), abril (C) y mayo de 1994 (D) (datos de presencia/ausencia) de la población de *C. eriocarpus* en los cuadrados 30 x 30 cm en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. El intervalo máximo activo fue de 50 m. Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen los parámetros A_0 : tamaño de mancha y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según modelos empleados (ver Tabla 3.6).

3.3.3.3. Dinámica postincendio

La distribución espacial de los individuos de *C. eriocarpus* presentes a lo largo de la parcela fue cambiando con el tiempo (Fig. 3.9).

La evolución del patrón espacial de la presencia/ausencia de individuos de *C. eriocarpus* presentó diferentes etapas en cuanto a rangos y dependencias espaciales se refiere (Tabla 3.8, Fig. 3.10). Los tamaños de las manchas (rangos) formadas por la presencia de individuos fueron creciendo desde los 10 m aproximadamente en marzo de 1994 hasta unos 20 m en junio de 1995, fecha a partir de la cual no hubo cambios importantes.

Tabla 3.8. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los semivariogramas indicadores (basados en datos de presencia/ausencia en los cuadrados 30 x 30 cm) de los individuos de *C. eriocarpus* en diferentes momentos de muestreo durante los cuatro primeros años tras el fuego en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. El intervalo máximo activo fue de 30 m debido a efecto agujero de importancia variable según casos. La distancia mínima entre observaciones fue de 2 m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial, porcentaje de varianza determinado por el factor espacial $(C / C_0 + C) * 100$ e I.B.A: Indicativo de la bondad de ajuste.

Densidad postfuego	Modelo	C_0	$C_0 + C$	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Marzo de 1994	Esférico	0.77	1.03	10.2	25.2	$2.6 \cdot 10^{-3}$
Junio de 1994	Esférico	0.79	1.05	15.0	24.8	$1.0 \cdot 10^{-3}$
Septiembre de 1994	Esférico	0.70	1.07	17.0	34.6	$2.1 \cdot 10^{-3}$
Diciembre de 1994	Esférico	0.77	1.06	17.6	27.4	$1.8 \cdot 10^{-3}$
Marzo de 1995	Esférico	0.76	1.05	16.6	27.6	$1.8 \cdot 10^{-3}$
Junio de 1995	Esférico	0.84	1.04	21.1	19.2	$1.5 \cdot 10^{-3}$
Septiembre de 1995	Esférico	0.83	1.04	18.9	20.2	$1.2 \cdot 10^{-3}$
Diciembre de 1995	Esférico	0.84	1.03	18.9	18.4	$1.2 \cdot 10^{-3}$
Julio de 1997	Esférico	0.84	1.02	17.0	17.7	$1.7 \cdot 10^{-3}$

En cuanto a la dependencia espacial (en torno al 25% en fases iniciales, marzo-junio de 1994) se observó un incremento importante entre antes y después del primer verano, aumentando desde el citado 25% hasta un 35% (Tabla 3.8, Fig. 3.10). A partir de septiembre de 1994 y hasta junio de 1995, la dependencia espacial fue descendiendo hasta valores inferiores al 20%, menores aún que los iniciales. Al igual que ocurrió para los tamaños de mancha, las dependencias espaciales se mantuvieron constantes hasta 1997, cuatro años tras el fuego.

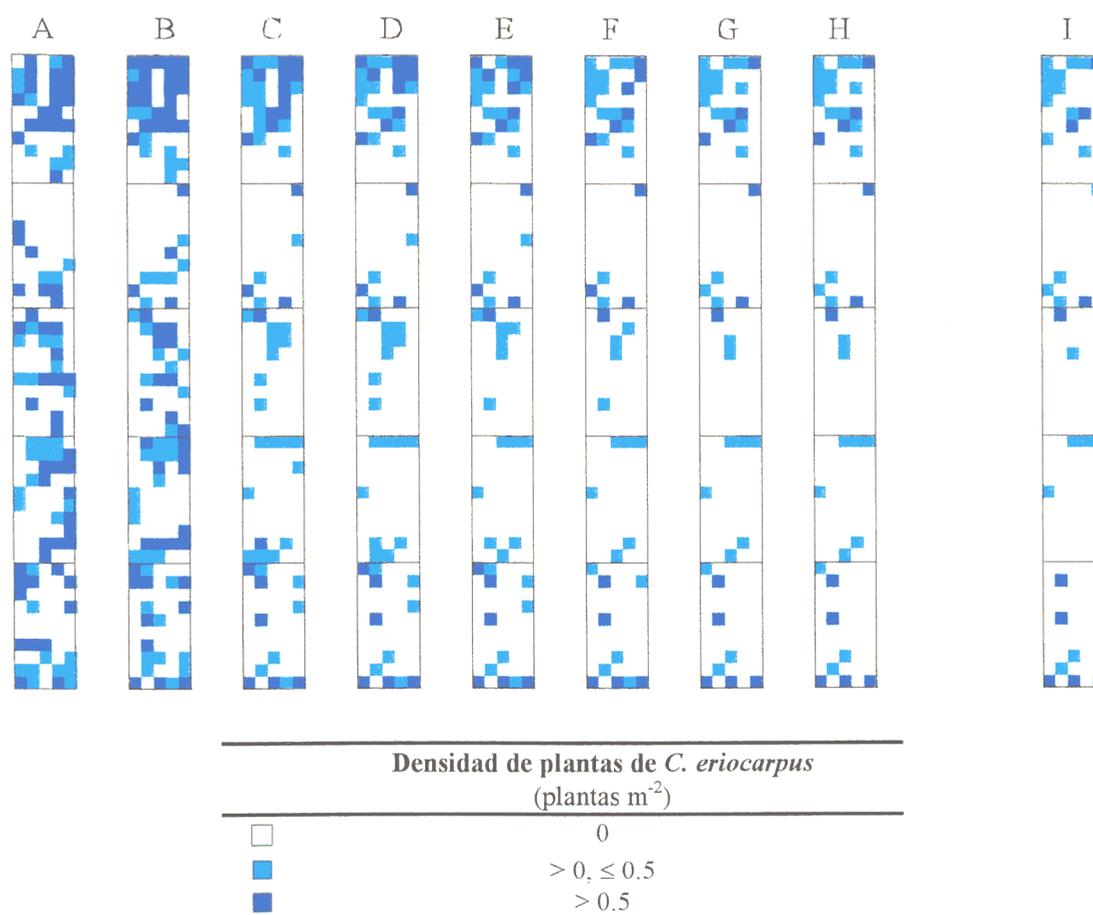


Fig. 3.9. Mapas de las densidades de la población de *C. eriocarpus* en los distintos periodos de muestreo en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. A) Marzo de 1994, B) Junio de 1994, C) Septiembre de 1994, D) Diciembre de 1994, E) Marzo de 1995, F) Junio de 1995, G) Septiembre de 1995, H) Diciembre de 1995 e I) Julio de 1997. Malla 2 x 2 m sobre la parcela 100 x 10 m.

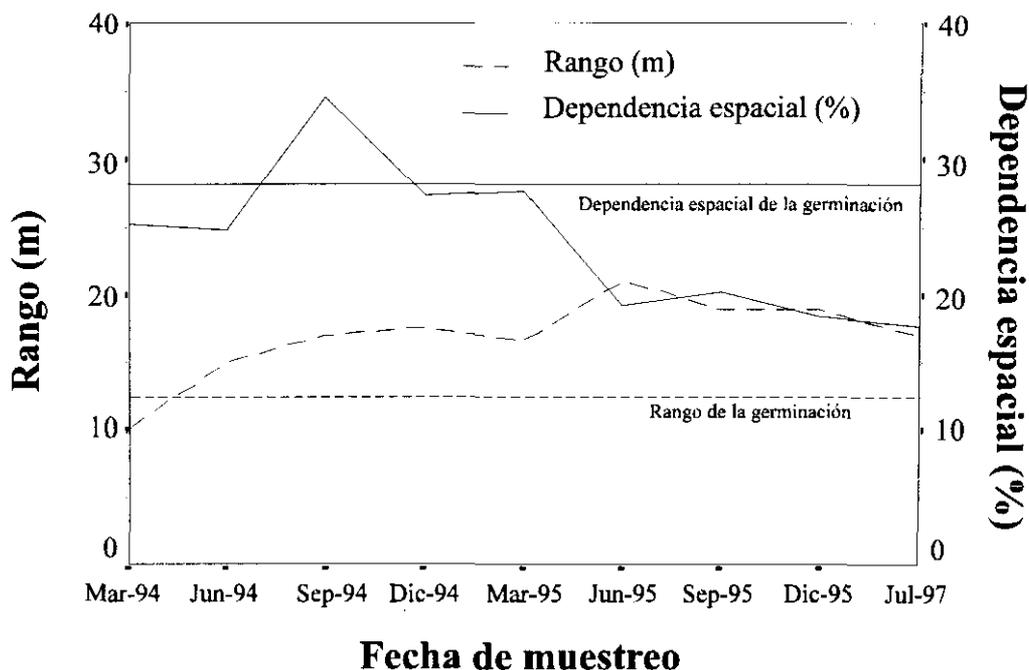


Fig. 3.10. Evolución temporal del rango o tamaño de las manchas y la dependencia espacial de los modelos basados en datos de presencia/ausencia de *C. eriocarpus* en diferentes momentos de muestreo durante los cuatro primeros años tras el fuego (ver Tabla 3.8) en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. En trazo continuo se indica el nivel de dependencia espacial y en trazo discontinuo, el tamaño de mancha de la germinación total postfuego analizada de manera cualitativa, que representarían la situación en caso de que no hubiera habido mortalidad.

3.3.3.4. Factores relacionados con el patrón espacial del establecimiento de *C. eriocarpus*

La densidad anterior al fuego, la biomasa antes del fuego y la pedregosidad no estuvieron relacionadas espacialmente con la germinación total tras el fuego, como lo indicaron las dependencias espaciales conjuntas de los correlogramas cruzados (Tabla 3.9 y Fig. 3.11).

Por el contrario, el diámetro de las ramas quemadas y la germinación total tras el fuego tuvieron una dependencia espacial conjunta mayor que los demás pares de

variables aunque siguió siendo moderada (22%), formando manchas de covariación en torno a 27 m (Fig. 3.11). La densidad anterior al fuego y la densidad 4 años tras el fuego también estuvieron relacionadas sólo moderadamente (16%), al igual que las variables germinación total tras el fuego y densidad resultante 4 años tras el fuego (17%).

Tabla 3.9. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los correlogramas cruzados considerados. La densidad antes y después del fuego fue recodificada: 0 plantas m^{-2} , valor 0; menos de 0.5 pl. m^{-2} , valor 1 y más de 0.5 pl. m^{-2} , valor 2. Ambas fueron estimadas en toda la superficie. La germinación total tras el fuego estimada en los 1000 cuadrados 30 x 30 cm fue recodificada: 0 plantas m^{-2} , valor 0; menos de 5 pl. m^{-2} , valor 1 y más de 5 pl. m^{-2} , valor 2. Estudio realizado con intervalo máximo activo de 50 m (excepto diámetro ramas quemadas vs. germinación que fue hasta 34 m) y distancia mínima de entre observaciones de 2m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial ó varianza estructural, es el porcentaje de varianza determinado por el factor espacial $(C / C_0 + C) * 100$ e I.B.A: Indicativo de la bondad de ajuste.

Par de variables	Modelo	C_0	$C_0 + C$	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Densidad prefuego Germinación total postfuego	Linear	-0.96	-1.06	> 50	9.0	$1.8 \cdot 10^{-3}$
Biomasa prefuego Germinación total postfuego	Linear	1.00	1.02	> 50	2.0	$4.9 \cdot 10^{-3}$
Diámetro ramas quemadas Germinación total postfuego	Esférico	-0.84	-1.07	27.4	21.5	$2.6 \cdot 10^{-3}$
Pedregosidad Germinación total postfuego	Linear	-1.00	-1.03	> 50	2.4	$6.7 \cdot 10^{-3}$
Germinación total postfuego Densidad postfuego (1997)	Esférico	0.85	1.03	19.8	17.4	$8.0 \cdot 10^{-4}$
Densidad prefuego Densidad postfuego (1997)	Linear	-0.90	-1.07	> 50	15.9	$2.6 \cdot 10^{-3}$

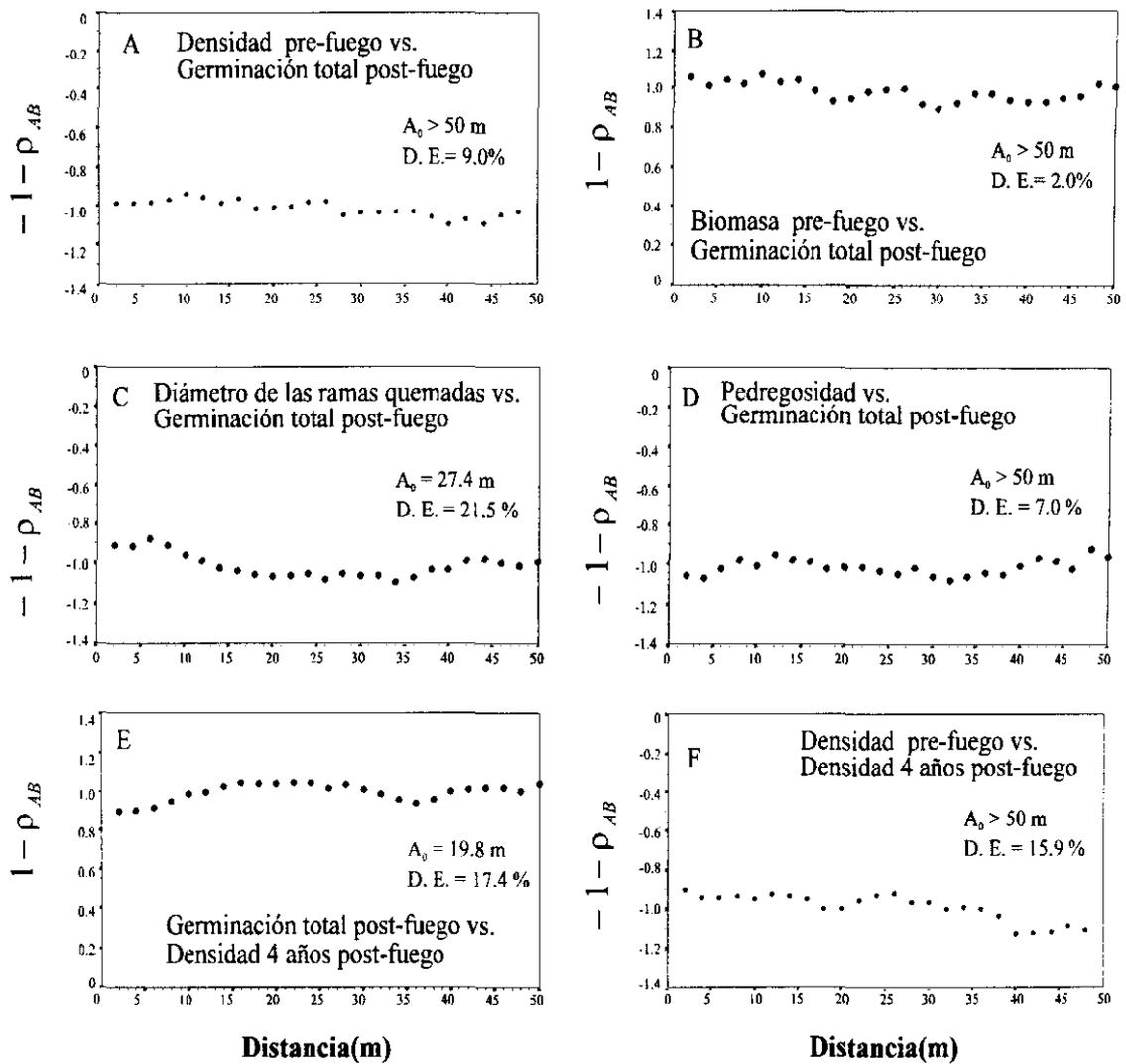


Fig. 3.11. Correlogramas cruzados de los pares de variables formados por: A) Densidad anterior al fuego vs. germinación total postfuego; B) Biomasa anterior al fuego vs. germinación total postfuego; C) Diámetro de las ramas quemadas vs. germinación total postfuego; D) Pedregosidad vs. germinación total postfuego; E) Germinación total postfuego vs. densidad cuatro años después del fuego y F) Densidad anterior al fuego vs. densidad cuatro años después del fuego en un escobonal quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. El intervalo máximo activo igual a 50 m. Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen los parámetros A_0 , que indica el tamaño de la mancha y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según modelos empleados (ver Tabla 3.8).

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1. Autosucesión y estabilidad en matorrales mediterráneos

La respuesta de los ecosistemas de tipo mediterráneos al fuego es, generalmente, de tipo autosucesional (Hanes 1971, Trabaud 1994), caracterizada por su gran elasticidad (*resilience*) al fuego. No obstante, nuestros resultados muestran que, como consecuencia de un sólo incendio, las poblaciones vegetales, en el caso de *C. eriocarpus*, pueden sufrir enormes cambios, como ha sido documentado en otros trabajos (Schlesinger et al. 1982, Zedler et al 1983, Abad et al. 1997, Vallejo y Alloza 1998). De hecho, la población pasó a reducirse a un tercio del valor original calculado para antes del incendio. Dado que es probable que nuestro método subestimase la densidad de la población antes del fuego, al no poder detectar los individuos de pequeño tamaño que hubiesen sido totalmente calcinados por el fuego, esto indicaría que la disminución fue probablemente mayor que la aquí obtenida. Datos similares a los aquí obtenidos fueron registrados en un incendio experimental de un escobonal de 8 años en una parcela próxima a la aquí estudiada (Pérez y Moreno, comunicación personal). Estos autores obtuvieron, al final del primer año de estudio, una densidades de *C. eriocarpus* de 0.11 pl. m⁻², partiendo de densidades iniciales de 1.3 pl. m⁻², supone una reducción aún mayor que la obtenida en este estudio.

Por otro lado, las densidades de plantas vivas registradas en escobonales similares al aquí estudiado, pero de 6 años de edad fueron de 1.7 pl. m⁻² (datos no publicados), que son parecidos a los obtenidos por Pérez y Moreno (comunicación personal) en el experimento aludido. Asimismo, en escobonales más jóvenes, de 3 años tras el fuego, se obtuvieron densidades de 2.2 pl. m⁻² (datos no publicados). Todo esto indica que las cifras de densidades de *C. eriocarpus* al cabo del primer año y siguientes aquí obtenidas pueden estar de entre las más bajas que se encuentran en la bibliografía, y reflejan la importancia del cambio poblacional ocurrido. Todo ello al margen del importante cambio

en el patrón de distribución espacial, como se comentará más adelante. Los resultados obtenidos alertan de nuevo acerca de los límites a la generalización que pueden hacerse con base a procedimientos de tipo sincrónico y a corto plazo (Auld 1986, Twigg et al. 1989, Morrison y Cary 1994), ya que, la extrapolación de los datos arriba comentados hubiese llevado a la conclusión de considerar al sistema como relativamente estable al fuego, mientras que, tanto en este caso, como en el estudio comentado de Pérez y Moreno (comunicación personal), la población fue virtualmente diezmada como consecuencia del fuego.

Aunque no son frecuentes los estudios que abordan estudios demográficos detallados entre varios incendios, en algún caso también se han descrito cambios demográficos importantes, con reducciones drásticas para alguna especie (Schlesinger et al. 1982, Zedler et al 1983, Riggan et al. 1988) o, incluso, la desaparición local de alguna de ellas (Sweeney 1956) pueden encontrarse también en la bibliografía, aunque tales cambios no son la norma. La pregunta que surge es si tipos de vegetación dominados por genisteas, que son frecuentes en las zonas abandonadas o tras los incendios de zonas reforestadas, son más o menos proclives a colapsos poblacionales como consecuencia de incendios repetidos y cuáles son los factores que pueden hacer que así sea. Dada la extensión que ocupan estos matorrales en la Península Ibérica y en otras zonas del mediterráneo, el conocimiento de este aspecto es un tema de enorme significado ecológico, ya que, de ser así, el sistema entraría en una fase degradativa (ver capítulo siguiente sobre la dinámica de las especies herbáceas) cuyo proceso de recuperación es desconocido.

3.4.2. El restablecimiento de *C. eriocarpus* tras el fuego

Nuestros resultados muestran que el restablecimiento de *C. eriocarpus* se produjo exclusivamente por la vía de nueva germinación, ya que ninguna de las plantas

adultas de esta especie rebrotó. Resultados similares fueron obtenidos por Pérez y Moreno (comunicación personal), en la parcela de 8 años de edad quemada experimentalmente. Más aún, tampoco rebrotaron las plantas de la zona de seguridad de dicho incendio experimental, que fueron cortadas en los días anteriores a dicho incendio, realizado a finales de primavera. Igualmente, tampoco rebrotaron los individuos de *C. eriocarpus* con tallos entre 10 y 17 años de edad, estimada contabilizando los anillos de crecimiento, que fueron cortados para determinar las relaciones alométricas entre el diámetro basal y la biomasa de *C. eriocarpus* dentro del mismo territorio de la Sierra de Gredos, según se describió en el capítulo 1. Sin embargo, sí rebrotaron muchos de los individuos de *C. eriocarpus* que fueron cortados a los pocos años tras el fuego (menores a 4 años de edad) en las áreas quemadas del gran incendio de Pedro Bernardo (6652 ha, 1986) para favorecer el crecimiento del pinar de *Pinus pinaster* (observación personal).

Todo esto hace suponer que, o bien la gravedad del incendio aquí estudiado, así como la del incendio experimental de Pérez y Moreno (comunicación personal), fueron excepcionalmente altas y/o que, las plantas de *C. eriocarpus* habían perdido ya la capacidad de rebrotar a la edad a la que fueron quemadas o cortadas en ambos experimentos. Aunque los datos de la gravedad del incendio indican que éste probablemente fue intenso, no obstante no parece que fuera tanto como para que no se produjesen rebrotes, ya que en la zona quemada en este estudio fueron relativamente abundantes rebrotes de otras especies leñosas existentes (*C. multiflorus*, *Genista florida*, *Erica arborea*, *Erica australis*, *Rubus sp.*, *Salix sp.*, entre otros), pero no de *C. eriocarpus*. Además, dentro del perímetro incendiado objeto de estudio hubo zonas donde la gravedad del fuego fue baja y tampoco en ellas fueron observados rebrotes de *C. eriocarpus*.

Aunque, en algún caso, la falta de rebrote de especies de *Cytisus*, concretamente *C. oromediterraneus*, ha sido atribuida a las altas intensidades del fuego (Gómez Gutiérrez et al. 1988), todo parece indicar que *C. eriocarpus* pierde su capacidad de rebrotar con la edad, con o sin fuego. Así, se ha encontrado que plantas de *Cytisus scoparius* de más de 10 años de edad no rebrotaron debido a la senescencia de sus individuos (citado en Casal 1987). Estudios realizados en otras especies, de tallos no

fotosintéticos, pero no genisteas, que también pierden la capacidad de rebrotar con la edad han sido descritos en otras zonas mediterráneas (Hobbs y Mooney 1985).

A qué edad se pierde la capacidad de rebrotar y si ello es función de la gravedad del incendio es algo que desconocemos. Aunque la longevidad de las plantas del género *Cytisus* no ha sido muy estudiada, se ha establecido que la longevidad de *C. scoparius*, es de 10 a 17 años (10-12 en Inglaterra)(Waloff y Richards 1977), 14 en Francia (Rosseau y Loiseau 1982), 15 en Nueva Zelanda (Williams 1981) y 17 en California (citado en Bossard 1994). La parcela estudiada aquí tenía 17 años de edad, por lo que, probablemente muchos de los individuos tenían dicha edad. En una zona adyacente no quemada nuestras observaciones indican que, a esta edad, la parcela entra en un estado que podríamos calificar de senescente, en el sentido empleado por Hanes (1971). Muchos de los individuos más grandes presentan frecuentes desgarros y su estado no parece vigoroso. Aunque en la Sierra de Gredos se conocen parcelas e individuos que datan ya de 22 años tras un incendio, todo parece indicar que los individuos aquí estudiados estaban en un estado claramente de madurez y, probablemente, al final de su ciclo vital, por lo que no sería esperable la aparición de rebrote de cumplirse la hipótesis de la pérdida de esta capacidad con la edad.

Por otro lado, en el estudio de una cronosecuencia asincrónica de parcelas de escobonales (Faraco et al 1993, Faraco y Moreno, com. pers.) encontramos que la cobertura de *C. eriocarpus* en las parcelas quemadas jóvenes no fue nunca alta, a diferencia de lo que ocurría cuando estaba presente *C. multiflorus*, cuya capacidad para rebrotar tras el fuego es bien conocida (Fernández Santos 1991). La cobertura de *C. eriocarpus* fue alta en etapas intermedias y maduras, lo que indica falta de un desarrollo rápido, como suele ocurrir con el rebrote, y fundamentalmente basado en el reclutamiento de nuevos individuos y crecimiento posterior de estos. Además, en las parcelas recién quemadas de dicho estudio basado en una cronosecuencia no se observó nunca la presencia de individuos que inequívocamente pudiésemos atribuir a rebrote.

3.4.3. La germinación de *C. eriocarpus* tras el fuego

La germinación de las plántulas de *C. eriocarpus* comenzó en Marzo, al igual que ocurrió con otra genistea arbustiva, *Ulex parviflorus*, en el levante español (febrero-abril) (Abad et al. 1997), y diferente de lo encontrado con *Ulex europaeus* en Galicia, la cual germinó en otoño (Casal 1987, Puentes et al. 1985). En términos absolutos, nuestros resultados muestran que la germinación de *C. eriocarpus*, aunque mayor que el nivel de reposición poblacional requerido, comparado con lo habitual en otros matorrales de genisteas (Puentes et al. 1985) fue muy baja y, en combinación con las mortalidades postgerminación, insuficientes para reponer el número de efectivos de la población. Dado que el matorral antes del fuego era adulto, y un porcentaje elevado de la también elevada producción de semillas (Waloff 1966, Williams 1981) característica en otras especies del género *Cytisus* o *Ulex* se mantiene en periodo de latencia varios años tras el fuego (Bossard 1994, Zabkiewicz 1979), el banco de semillas debería haber sido lo suficientemente grande como para asegurar un mayor nivel de reclutamiento, como ha resultado en tojales gallegos (Puentes et al. 1985) y en escobonales de *C. scoparius* en California (Bossard 1993) y Nueva Zelanda (Williams 1981).

Por otro lado, aunque se sabe que, en general, que el calor estimula la germinación en especies genisteas, la resistencia a las altas temperaturas de estas especies no es muy elevada (*C. multiflorus*, Añorbe (1990), *C. scoparius*, (Bossard 1993), *Ulex europaeus* y *Ulex gallii* (Gutiérrez 1994)). Es posible que las temperaturas que se pudieron registrar en este incendio fuesen lo suficientemente importantes como para producir una reducción en la germinación. En otros trabajos, la reducción por el fuego del banco de semillas en los 10 primeros centímetros del suelo fue entre el 62% (Rolston y Talbot 1980) y el 66% (Zabkiewicz 1979). Tras incendios de copas de pinar, en los que no son abundantes individuos vivos de genisteas antes del fuego (normalmente menos del 5% de la cobertura, datos no publicados), sí puede haberlos en las fases iniciales de la recuperación del bosque (entre 0.1 y 1.4 pl. m², datos no publicados), por lo que su regeneración probablemente ocurre a partir de los bancos de semillas latentes desde hace

tiempo, con un buen grado de germinación. No obstante, es conocido que fuegos muy intensos pueden disminuir considerablemente el establecimiento de *Cytisus scoparius* al reducir el banco de semillas de dicha especie (Bossard 1993). Igualmente, en otras especies del género, como es *C. multiflorus*, se han observado mayores densidades de plántulas tras abandono de campos roturados que tras el fuego (Añorbe et al. 1990), lo que pudiera deberse a efectos negativos de las altas temperaturas en el banco de semillas.

Alternativamente, es posible que la germinación observada haya sido menor de la esperada debido a procesos de fitofagia sobre el banco de semillas. En cuanto a la fitofagia de semillas, se conocen 34 especies de coleópteros *Curculionidae* y 31 de *Apionidae* fitófagos de genisteas en la Sierra de Gredos. De estas, 17 se han catalogado como frecuentes en *C. eriocarpus*, especialmente durante los meses de primavera y verano (Sanz Benito y Gurrea 1991). Aunque algunas especies son radícícolas y florícolas, la mayoría son seminívoras, al menos en su fase larvaria (Sanz Benito et al. 1990). Las semillas de genisteas son el único soporte alimentario y reproductor de algunos de los *curculiónidos* más abundantes en el matorral mediterráneo del Sistema Central (Gurrea et al. 1991) y quizás estos seminívoros fueran responsables de un bajo nivel del banco de semillas y por tanto de la menor germinación obtenida. Añorbe et al. (1990) muestran que las semillas que han sufrido un pequeño daño pueden verse incluso favorecidas en su germinación, no así aquellas cuyo daño es importante.

Las variables descriptoras de las características previas al incendio, biomasa y densidad, e incluso la pedregosidad, determinaron en poca medida la germinación total, como indican sus coeficientes de correlación no significativos. Igualmente sucedió con las relaciones espaciales entre las variables comentadas, cuyo grado de covariación espacial fue prácticamente nulo (Tabla 3.8, Fig. 3.9).

Otro tanto puede decirse de las variables utilizadas como caracterizadoras de la gravedad del incendio (el cociente biomasa muerta/viva o el diámetro de las ramas quemadas). Las correlaciones no espaciales entre la germinación total tras el fuego y ambas variables fueron no significativas (Tabla 3.5). Asimismo, las relaciones espaciales tampoco indicaron un nivel elevado de covariación espacial conjunta (Tabla 3.8 y Fig.

3.9). La dependencia espacial conjunta más alta se dio entre el diámetro de las ramas quemadas y la germinación total. Esta relación fue inversa y la dependencia espacial conjunta fue de sólo de 22% lo que indica que aunque pudo haber un efecto negativo de la intensidad en la germinación, no es factible predecir una en función de la otra.

3.4.4. Supervivencia de la población posterior al fuego

Nuestros resultados muestran que la hipótesis inicial en cuanto a la importancia del momento de germinar para la supervivencia, sobre todo durante el primer año, no se cumplió. De hecho, al contrario de lo esperado, aunque la diferencia en la supervivencia entre las tres cohortes no fue estadísticamente significativa, la cohorte que peor supervivencia tuvo en términos absolutos al final del periodo de estudio fue la primera en aparecer (Marzo)(7%). Además, la última en aparecer con datos suficientes para ser tratada estadísticamente (Mayo), fue la que mayor supervivencia en términos absolutos tuvo (23%), siendo intermedia la cohorte de Abril (13%). Continuando con esta tendencia, la cohorte de Junio, la más pequeña de todas, con número insuficiente para ser tratada estadísticamente, fue la que mayor supervivencia en cifras absolutas tuvo (33 %). No obstante, nuestro estudio indica que el momento de germinación no supone ninguna ventaja en términos de supervivencia. Los datos referentes al tamaño de las plantas indican que tampoco fue una ventaja en términos de vigor o crecimiento, al no haber diferencias estadísticamente significativas entre los diferentes individuos, si bien, ni siquiera en términos absolutos, los individuos más viejos fueron los más desarrollados (Fig. 3.4). La diferencia en meses entre las cohortes fue pequeña (2 meses), lo que indicaría que diferencias en la germinación de cortos periodos de tiempo, no serían importantes, a diferencia de lo encontrado en estudios donde el tiempo de germinación sí fue importante, con diferencias en tiempo de germinación de al menos 6 meses (Trumbois y Trabaud 1986) o un año (Quintana y Moreno, com. pers.) para especies de *Cistus*.

Las dinámicas de supervivencia de las tres cohortes estudiadas fueron, no obstante, diferentes en el primer año que en el segundo. Así, mientras que en Diciembre de 1994 la supervivencia de las cohortes de Marzo, Abril y Mayo era de 15%, 28% y 38%, respectivamente, al final del segundo año las mortalidades habidas en total ascendieron al 4%, 8% y 15%, respectivamente. Por tanto, hubo una inversión en el patrón de supervivencias durante el segundo año, indicativo de una menor mortalidad en la cohorte primera y mayor en la última. Las mortalidades en los dos años siguientes fueron prácticamente nulas.

Por otro lado, hubo diferencias importantes entre el patrón espacial de la cohorte de marzo (ciertamente contagiosa, en manchas de 10 m) frente a las de abril y mayo (prácticamente distribuidas al azar) por lo que los factores que causaron estas diferencias en cuanto a supervivencia (aunque no significativas) pudieron ser debidos a diferencias en la estructuración espacial de las distintas cohortes.

La curva de supervivencia de las tres cohortes fue prácticamente similar hasta el mes de Agosto (Fig. 3.3) y las tasas instantáneas (mensuales) (q_x) fueron similares desde los inicios de cada cohorte hasta Septiembre, cuando se estabilizaron. Otro aspecto interesante fue que la cohorte más numerosa tuviese la q_x mayor en el mes de Agosto aunque, en cualquier caso, sólo el doble de la que tuvo en Abril, cuando otras plántulas estaban germinando. Esto sugiere que el factor sequía estival no fue tan importante como inicialmente se había previsto. Todo ello incluso en un verano que fue seco, con precipitaciones de menos de la mitad de lo habitual (Fig. 3.1). Puentes et al. 1985, en un estudio global de la dinámica poblacional (sin distinguir cohortes) tampoco encontraron elevadas mortalidades durante el primer periodo estival postfuego, si bien es cierto que la germinación comenzó en otoño y hubo una mortalidad importante en el primer invierno tras el fuego. En cuanto a esta mortalidad invernal, es interesante hacer notar que ocurrió sin que las temperaturas mínimas durante dicho invierno llegaran a 0 °C y con temperaturas probablemente más altas que las registradas en las proximidades de la parcela de estudio. Esto es importante porque quizás las bajas temperaturas y las heladas registradas durante el mes de abril posterior al fuego pudieron causar una mortalidad y una disminución del vigor de la primera cohorte emergida en este estudio, lo que pudo

ser un factor más a considerar en cuanto a la escasa supervivencia de la primera cohorte con respecto a las siguientes. Además estas bajas temperaturas quizás también repercutieran en una menor germinación durante el mes de Abril.

En cuanto a la supervivencia, aunque hay estudios que relacionan la topografía y la densidad y supervivencia de plántulas de *Cytisus multiflorus* (Fernández Santos et al. 1991) o de otras especies de leguminosas como *Ulex europaeus* (Puentes et al 1985, Vera de la Fuente 1994), no existen datos demográficos detallados, con un seguimiento y marcaje de plántulas, que permitan relacionar inequívocamente probabilidades de supervivencia y microtopografía y recursos edáficos a pequeña escala en especies próximas a *C. eriocarpus*. Por tanto parece que otros factores, que operaron desde la aparición de las plántulas, y prácticamente de forma constante, pudieron ser los causantes de las pautas temporales de supervivencia de las nuevas plántulas. Es posible que uno de estos factores fuera la competencia ejercida por especies herbáceas como ya comentaremos en el siguiente capítulo.

Entre los factores que pudieron contribuir a la mortalidad durante la primera fase de establecimiento, la fitofagia pudo jugar un papel importante, aunque esta no fue cuantificada. Durante la primavera siguiente al fuego fue observada una letrina de excrementos de conejo, aunque no se encontraron madrigueras en la parcela de estudio. Durante los muestreos, sólo se avistó un individuo en una sola ocasión. Por tanto, aunque no abundante, existió una ligera presencia de estos herbívoros en la zona. También fueron observados insectos que también pudieron consumir plántulas de *C. eriocarpus*. Por todo ello, pensamos que la fitofagia, tanto de conejos como de insectos, pudo ser un factor contribuyente, sobre todo en disminuir el vigor de las plantas, pero no decisivo, aunque no podemos precisar el grado de importancia de dicho fenómeno. Sí fue observado desde las primeras hojas de las plántulas y, más claramente, en aquellas que fueron medidas desde diciembre de 1994 un descenso en la altura, acompañado de la aparición de nuevos tallos desde las yemas próximas a la superficie, dando lugar a una ramificación abundante desde la zona basal del tallo, probablemente consecuencia de un ramoneo periódico y continuo de las plántulas.

3.4.5. Cambios espaciales en la población de *C. eriocarpus*

Nuestros resultados muestran que, como consecuencia del fuego, no sólo cambió el número de efectivos poblacionales sino que hubo un cambio notable también en su distribución en el espacio. La situación previa al incendio venía marcada por una distribución de las plantas en gradiente suave, sin manchas definidas hasta el intervalo máximo activo (50 m en este caso). Por tanto, de existir, las manchas serían de gran tamaño. Por el contrario, el patrón espacial resultante cuatro años más tarde había cambiado drásticamente, al aparecer conformado por manchas de unos 19-20 m de diámetro, pasando la dependencia espacial a ser del 58%. Esto indica manchas de *C. eriocarpus* relativamente bien conformadas. Aunque es difícil precisar cuáles pueden ser las implicaciones de esto, es presumible que cambios de este tipo produzcan modificaciones importantes en los diferentes procesos ecosistémicos. Así, es probable que la existencia de claros que, circunstancialmente pueden ser colonizados por otras especies, incluidas las herbáceas, pudiesen afectar al comportamiento de posteriores incendios. Asimismo, incluso en la eventualidad de que nuevos reclutamientos terminasen por cicatrizar la zona, parece claro que, a tenor de lo descrito en el capítulo primero, un nuevo incendio se propagaría de forma diferente, lo que, a su vez, podría suponer nuevas modificaciones en el sistema.

Nuestros datos de presencia/ausencia de plantas de *C. eriocarpus* muestran que el patrón espacial de *C. eriocarpus* fue cambiante desde las primeras germinaciones hasta la última fecha muestreada, tanto en el tamaño de las manchas como en el grado de continuidad espacial de las mismas. Así, se pasó en Junio de 1994, cuando prácticamente había cesado ya la germinación, de un patrón espacial con un tamaño de mancha pequeño (10.2 m) y baja dependencia espacial (25.2%), a otro de mayor tamaño y dependencia en Septiembre del mismo año (17.0 m, 34.6%). Esto implica que el patrón de mortalidades aumentó el contagio de las manchas y pudo ser determinante de que, a la postre, a pesar de la tendencia hacia la disminución de la heterogeneidad a partir de septiembre, en la densidad cuatro años tras el fuego aún se observe una dependencia espacial considerable (17%). No obstante en términos absolutos, la estimación del porcentaje de dependencia

espacial de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego, a través del seguimiento cualitativo pudo ser menor que el existente en realidad, ya que las diferencias existentes en el mismo muestreo entre dicha aproximación cualitativa (basada en un 9% de la superficie) y la aproximación semicuantitativa (intensiva de toda la superficie) fueron importantes (18 y 58%, respectivamente). Durante el segundo año y sucesivos el tamaño de mancha sufrió pocas variaciones, mientras que la dependencia espacial fue descendiendo paulatinamente hasta junio de 1995, experimentando pocos cambios a partir de entonces. Esta tendencia de disminución de la dependencia espacial coincide con el encontrado por otros autores (Greig-Smith 1952, 1964, Kershaw 1958, Brereton 1971, Margalef 1958, Shafi y Yarranton 1973, Morrison y Yarranton 1973). En cuanto a la estabilización del tamaño de mancha, ha sido documentado en algunos trabajos que puede estabilizarse e incluso disminuir (Shafi y Yarranton 1973, Morrison y Yarranton 1973), aunque la tendencia general es de continuo aumento de la escala (Greig-Smith 1952, 1964, Kershaw 1958).

Claramente, la dinámica descrita culminó con una situación diferente con respecto a aquella de partida. Puesto que durante todo este periodo no existieron nuevos reclutamientos, tales cambios entre la situación anterior y posterior al fuego vinieron determinados por una germinación concentrada en determinadas zonas y una dinámica de mortalidad que contribuyó a que cuatro años tras el fuego se mantuviera la dependencia espacial y por tanto la heterogeneidad en cuanto a la distribución espacial de *C. eriocarpus*.

Capítulo 4

Dinámica y patrón espacial postincendio de la comunidad vegetal

4.1. INTRODUCCIÓN

4.1.1. Dinámicas temporales

La dinámica postincendio de la comunidad vegetal, sobre todo en el corto plazo, probablemente es uno de los procesos que más atención ha recibido en los estudios sobre la ecología del fuego. Tal como se comentaba en el capítulo anterior, el restablecimiento de la vegetación mediterránea en zonas quemadas es un fenómeno rápido descrito en el chaparral californiano conocido como autosucesión (Hanes 1971), esto es, regeneración de las mismas especies existentes antes del fuego. De manera general y en los escenarios de matorral mediterráneo europeo se han encontrado algunas características comunes a su dinámica postincendio: elevada riqueza, diversidad y abundancia de especies herbáceas, sobre todo anuales, inmediatamente tras el fuego y posterior desarrollo de especies leñosas junto con algunas herbáceas perennes, que dominaban antes del fuego y que acaban recolonizando la comunidad, causando un drástico descenso en el número y abundancia de especies herbáceas (Trabaud 1994). Son numerosos los trabajos que han confirmado los rasgos fundamentales de este proceso autosucesional (Trabaud & Lepart 1981, Arianoutsou 1984, Casal 1987, Hobbs y Atkins 1990, Keeley et al. 1981, Keeley y Keeley 1981, Keeley y Keeley 1984).

Por otro lado, existen estudios sobre matorrales postincendio que en su fase de madurez han sido considerados como senescentes (Hanes 1967, Vogl 1977, Rundel y Parsons 1979) al no existir reclutamiento de nuevas plantas y/o el desarrollo de nuevas ramas, tendiendo hacia otras comunidades de herbazal o bosque. En cuanto al número de especies, salvo en los primeros años tras el fuego en los que fue mayor (Patric & Hanes 1964, Keeley et al. 1981), los chaparrales maduros no fueron mucho menos ricos y diversos que chaparrales de menor edad tras el fuego (Horton & Krabel 1955, Hanes

1971, Davis et al. 1988) incluso albergaron mayor número de especies leñosas (Keeley 1992).

No obstante, a pesar de la gran cantidad de estudios sobre las dinámicas de la vegetación tras el fuego en algunos ecosistemas, desconocemos en buena medida cuales son los factores responsables de los cambios rápidos que ocurren, sobre todo en lo que concierne a las especies más susceptibles a dichos cambios, como es el caso de las herbáceas. Se asume que la competencia por los recursos es la determinante de parte de los cambios que se observan, aunque no existen estudios experimentales que aborden el problema. Evidencias indirectas sugieren que la competencia, probablemente por la luz, puede ser la responsable de la rápida disminución de especies herbáceas leguminosas en los tres primeros años tras el fuego (Pérez y Moreno 1998). La obtención de evidencias indirectas de la competencia entre las especies requiere que el seguimiento en el tiempo se realice en cuadrados permanentes, lo cual no suele ser habitual en este tipo de estudios.

Como señalan Bond y Van Wilgen (1996), en los estudios de la comunidad vegetal buena parte del esfuerzo se ha dedicado a conocer las interacciones entre aspectos del régimen de incendios y su impacto sobre dicha comunidad vegetal. La gravedad del fuego, resultante de las interacciones entre el combustible y las condiciones meteorológicas y topográficas, es uno de los factores que más atención ha recibido por su vinculación directa a las plantas (Moreno y Oechel 1994) (ver capítulos anteriores). Hasta ahora, el estudio más completo a este respecto, considerando el factor espacial, lo han realizado Davis et al. (1989) quienes muestran las complejas interacciones entre el banco de semillas antes del fuego, la abundancia de la vegetación, la gravedad del fuego y el establecimiento posterior al fuego de las diversas especies vegetales. Según ese estudio, los patrones espaciales de las especies están determinados por las manchas con o sin vegetación (claros en la cubierta), que determinan a su vez la mayor o menor gravedad del fuego. Ne'eman et al. (1992) encontraron también que el establecimiento de diferentes especies herbáceas o de matorral estaba condicionado por la cubierta vegetal, siendo menor el reclutamiento bajo la cubierta de pinos (*Pinus halepensis*) y mayor en las zonas alejadas de los troncos. Patrones similares han sido descritos de otras zonas

(Rice 1993, Fuentes et al. 1994). No obstante, dada la complejidad de la dinámica de la vegetación y sus patrones espacio-temporales es arriesgado extrapolar conclusiones de unos ecosistemas a otros (van der Maarel 1988).

Por otro lado, dada la presumible diferente respuesta entre las especies de la comunidad vegetal, es esperable que los patrones de la gravedad del fuego determinen en parte los patrones de las diferentes especies y que, tras el fuego, aparezca diferenciado un mosaico de zonas más o menos intensamente quemadas que se correspondan con zonas en las que abunden más o menos ciertas especies. Por tanto es preciso conocer cuáles son los patrones espaciales de las diferentes especies características de la comunidad, y cómo varían estos en el espacio.

4.1.2. Dinámica del patrón espacial

El estudio de los patrones que forman las plantas en el espacio, y cómo varían con la sucesión, ha recibido atención desde hace tiempo, aunque los estudios centrados en dinámicas de zonas quemadas son escasos. Según la hipótesis de Greig-Smith (1952b), los procesos sucesionales y el patrón de distribución espacial están relacionados, de manera que un patrón espacial indica un estado sucesional determinado. Según esta hipótesis, las plantas de estadios pioneros tendrían un patrón espacial a pequeña escala, que se iría perdiendo conforme la vegetación se fuera desarrollando, haciendo que se fueran uniendo las manchas de menor tamaño, aumentando por tanto la escala del patrón espacial (Kershaw 1958, Greig-Smith 1964). Aunque algunos autores no han encontrado relación alguna entre patrón espacial y etapa sucesional (Anderson 1967, Dale y Blundon 1990, Scheafer 1993), otros sí han encontrado dicha relación (Brereton 1971, Margalef 1958, Kershaw 1958, Dale y MacIsaac 1989, Shafi y Yarranton 1973, Morrison y Yarranton 1973). Brereton (1971) encontró que tras una primera etapa, durante la cual la vegetación se distribuía al azar, se produjo un aumento

del grano y de la intensidad del patrón espacial. Esta pauta de cambio es la encontrada en la mayoría de los trabajos (Brereton 1971, Margalef 1958, Kershaw 1958, Dale y MacIsaac 1989, Shafi y Yarranton 1973, Morrison y Yarranton 1973), hasta llegar a una etapa sucesional en la que cesa el aumento del grano, o que incluso puede bajar (Shafi y Yarranton 1973, Morrison y Yarranton 1973) y la intensidad del patrón o se estabiliza (Dale y MacIsaac 1989) o, en la mayoría de los casos, incluso disminuye.

Por lo que respecta a la dinámica de zonas quemadas, algunos estudios aportan datos precisos sobre la distribución espacial de las especies (Gloagen 1990) aunque pocos (Davis et al. 1989, Rice 1993) abordan la cuantificación del patrón espacial, y menos estudian su variación en el tiempo. Shafi y Yarranton (1973), en un estudio diacrónico de sucesión secundaria durante 57 años tras el fuego en bosques boreales canadienses, distinguieron diferentes tipos de patrón espacial durante el proceso. La fase inicial (primer año) estuvo caracterizada por una alta heterogeneidad espacial causada por variaciones en la gravedad del fuego así como por la heterogeneidad de la vegetación anterior al fuego. A esta fase le siguió otra, llamada temprana, (entre 1 y 4 años), más homogénea en la que el desarrollo de especies oportunistas propició un aumento en el tamaño de las manchas. La siguiente fase (entre 4 y 11 años) estuvo caracterizada por una mayor heterogeneidad espacial, debido a complejas interacciones entre las variables ambientales y la competencia entre las especies, debido al estado transitorio por el que atravesaba la comunidad. Esta mayor heterogeneidad fue acompañada de una disminución del tamaño de la manchas. Otros autores también detectaron diferencias espaciales en cuanto al estadio sucesional en el que se encuentre la comunidad (Margalef 1958, Whittaker 1953). Por último, Shafi y Yarranton distinguieron una última fase, a partir de los 11 años tras el fuego, llamada tardía, más homogénea, es decir, con menor intensidad de patrón, y en el que el tamaño de mancha tendió a aumentar. No obstante, Schaefer (1993) no encontró tendencias en los tamaños de las manchas comparando dos estados sucesionales (5 años y mas de 90 años tras el fuego) considerando variables multiespecíficas a distancias máximas de 5 m, aunque para variables determinadas sí obtuvo incrementos en el tamaño de las manchas y disminuciones en la heterogeneidad con respecto al tiempo transcurrido tras el fuego.

En resumen, aunque tenemos evidencias de cambios en los patrones en la sucesión de la comunidad vegetal, pocos son los estudios realizados sobre fuegos, por lo que no existe un marco propio sobre el que referir los resultados procedentes de dicho tipo de estudios.

4.1.3. Objetivos

Los objetivos de este trabajo fueron los siguientes: 1) conocer la dinámica temporal de la comunidad vegetal durante los primeros cuatro años tras el fuego; 2) determinar las interacciones entre las especies más abundantes con el conjunto de la comunidad a lo largo del tiempo; 3) cuantificar los patrones de distribución espacial de la cobertura y la riqueza específica de la comunidad vegetal, así como de las especies más abundantes, y su cambio con el tiempo durante los primeros años tras el fuego; 4) verificar las posibles relaciones de tales patrones espaciales con variables descriptivas de las condiciones anteriores al incendio o de la gravedad del mismo; 5) estudiar las relaciones, al nivel espacial, entre el desarrollo de la comunidad herbácea con respecto a la población de *C. eriocarpus*.

4.2. MATERIAL Y MÉTODOS

4.2.1 Seguimiento de la comunidad vegetal

El área y la parcela de estudio fueron descritos en el capítulo 2. La cobertura de las especies se estimó en 1000 cuadrados 0.3 x 0.3 m distribuidos en cada cuadrado de 1 x 1 m que constituyen la malla de la parcela de 100 x 10 m. En cada cuadrado se estimó la cobertura con una escala logarítmica de octavas, distinguiendo nueve clases de abundancia: 1, equivalente a coberturas comprendidas entre 0 y 0.5%; 2, entre 0.5 y 1%; 3, entre 1 y 2%; 4, entre 2 y 4% y así sucesivamente hasta la clase nueve que fue de 64 a 100%. El valor medio de cada intervalo fue utilizado como estimación del porcentaje de cobertura. En cada parcela se estimó la cobertura de cada una de las especies herbáceas por separado y además el valor de cobertura total, es decir, considerando a todas las especies en conjunto. De esta manera la suma de todas las especies no fue igual al total estimado independientemente, ya que no se consideró el solapamiento entre especies.

La abundancia de los biotipos se estimó mediante el siguiente índice de abundancia:

$$\frac{\sum \text{cobertura de las especies herbáceas del biotipo } i}{\sum \text{cobertura de todas las especies herbáceas}} * \text{Cobertura total}$$

A pesar de ser un índice que no indica la cobertura real de cada biotipo, ya que no contempla los solapamientos entre las especies, sí estima la importancia relativa de cada biotipo y se aproxima al valor real en el caso de ausencia de solapamiento y, por tanto, permite comparar las abundancias por biotipos en la parcela.

El primer muestreo de la cobertura de las especies herbáceas se realizó en diciembre de 1993, esto es, a los 4 meses de producido el incendio. Posteriormente, hubo

nuevos muestreos durante los meses de junio-julio de los años, 1994, 1995 y 1997, respectivamente. Hasta 1995 el muestreo se realizó en los 1000 cuadrados 0.3 x 0.3 m, es decir, en los 250 cuadrados de 2 x 2 m. En 1997, sin embargo, no se muestrearon todos los cuadrados 0.3 x 0.3 m, sino únicamente 300 de ellos, pertenecientes a 75 cuadrados 2 x 2 m, seleccionados de manera estratificada al azar.

La nomenclatura taxonómica de las especies citadas en el texto corresponde a la adoptada en los volúmenes publicados de la Med-Checklist (Greuter et al. 1984/1989) o de Flora Europaea (Tutin et al. (eds.) 1964-1980), con la excepción de *Carlina hispanica* Lam.

4.2.2. Estimación de la riqueza específica y de la cobertura vegetal

Con objeto de poder realizar comparaciones con otras variables del escobonal, sobre todo de las características previas al incendio y de la gravedad del fuego, los datos de cada cuadrado de 0.3 x 0.3 m fueron agregados en cuadrados de 2 x 2 m. La cobertura de las especies herbáceas se estimó a partir de la media de los 4 cuadrados de 0.3 x 0.3 m existentes en cada cuadrado de 2 x 2 m. La riqueza específica media fue estimada como el número de especies distintas existentes en los 4 cuadrados 0.3 x 0.3 m de cada cuadrado de 2 x 2 m. Por tanto, esta estimación de la riqueza específica media sólo ha de considerarse como un índice de la riqueza existente, ya que no se muestreó toda la superficie del cuadrado de 2 x 2 m y, a diferencia de variables como la cobertura, el número de especies varía de distinta manera en función del área muestreada dependiendo de las características de cada ecosistema (Ludwig y Reynolds 1988).

El análisis de la relación entre riqueza específica media, cobertura total de herbáceas, y cobertura de las dos especies más importantes, *Agrostis trunctatula* y *Rumex angiocarpus*, y su evolución durante el periodo de estudio, fue realizado mediante los

300 cuadrados 0.3 x 0.3 m que fueron muestreados hasta 1997, inclusive, asegurándonos así que los cuadrados muestreados fueron siempre los mismos.

4.2.3. Análisis estadístico

Con objeto de estudiar la relación entre las distintas variables se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson y Spearman para las variables riqueza específica media, cobertura total de herbáceas y cobertura de las especies *A. truncatula* y *R. angiocarpus* para los años 1994, 1995 y 1997, respectivamente, en los 300 cuadrados de 0.3 x 0.3 m. Sólo fueron empleados los 300 cuadrados de 0.3 x 0.3 m muestreados en 1997 para que los cuadrados fueran siempre los mismos y para evitar que este tipo de relaciones quedaran enmascaradas al usar la información agregada en cuadrados 2 x 2 m. Por otro lado, las relaciones entre las variables biomasa antes del fuego, diámetro de las ramas quemadas y densidades de *C. eriocarpus* antes y 4 años después del fuego, frente a riqueza específica media, cobertura total, cobertura de *A. truncatula* y de *R. angiocarpus* en 1994, fueron analizadas mediante los mismos coeficientes de correlación y con base a la información obtenida en todos los cuadrados de 2 x 2 m. También se calcularon los coeficientes de correlación entre germinación y densidad de *C. eriocarpus* postfuego frente a las variables de cobertura total y principales especies (*A. truncatula*, *R. angiocarpus* y *M. tenellum*) en los diferentes momentos durante el seguimiento postincendio entre 1994 y 1997, excluyendo los valores cero. Igualmente fueron testadas con un ANOVA de un factor, las diferencias en cobertura media total y de las principales especies entre las observaciones donde hubo o no presencia de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego, considerando únicamente aquellas observaciones en las que hubo germinación.

El análisis geostadístico de los patrones espaciales de las diferentes variables de la especies herbáceas se realizó como se describió en los capítulos 2 y 3. En este capítulo, se calcularon los semivariogramas estándar de las variables riqueza específica media y cobertura de herbáceas para los distintos muestreos del periodo 1994-1997. Asimismo, se calcularon los semivariogramas estándar de aquellas especies que en las distintas fechas de muestreo estuvieron presentes en al menos el 50% de los cuadrados (*A. truncatula* en 1995 y 1997; *R. angiocarpus* en 1994 y 1995 y *Micropyrum tenellum* en 1995).

Para el análisis espacial conjunto de las variables incluidas en este capítulo y aquellas estudiadas en los dos capítulos anteriores se emplearon correlogramas cruzados, tal como se describió en los capítulos 2 y 3.

El cartografiado en toda la superficie de las variables riqueza específica media, cobertura total y cobertura de *A. truncatula* en 1997, año en el que sólo se muestrearon 75 de los 250 cuadrados 2 x 2 m., se realizó por interpolación en el espacio a partir de modelos espaciales geostadísticos utilizando la técnica de *kriggeado* (Journel y Huijbregts 1978). Para conocer la precisión del *kriggeado* se llevó a cabo un análisis de Jackknife (GS+ 2.1, Gamma Software Design, Plainwell, Michigan, USA) con rectas de regresión entre valores reales e interpolados en el espacio o *kriggeados*, con coeficientes de r^2 de 0.41, para la estimación de riqueza de especies, 0.25 para la cobertura total y 0.30 para la cobertura de *A. truncatula*, siendo 75 el tamaño de la muestra y claramente significativos en los tres casos ($p < 0.001$).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Dinámica postincendio a corto plazo de la comunidad vegetal

En diciembre de 1993, y tras el primer otoño en el que cayeron precipitaciones elevadas (más de 1000 mm), casi más del doble que en el periodo 1950-1990 (Figs. 3.1 y 3.2) la cobertura vegetal media en la parcela de estudio apenas alcanzaba el 1%, es decir, estaba prácticamente ausente de cobertura vegetal (Tabla 4.1 y Fig. 4.1). Sólo hubo unas pocas especies (13) en toda la superficie muestreada (90 m²). Las especies más abundantes en esta fecha fueron *Rumex angiocarpus*, *Luzula lactea* y *Holcus mollis*, especies hemicriptofíticas que se habían establecido por vía rebrote (obs. pers.), aunque su cobertura fue muy baja (Tabla 4.1 y Fig. 4.2), así como el número de cuadrados en el que estuvieron presentes (Tabla 4.2). Hasta ese momento, sólo tres especies se habían establecido por vía de germinación (*Anthoxanthum aristatum*, *Arnoseria minima* y *Halimium viscosum*) (Tabla 4.1). El resto de las especies fueron mayoritariamente gramíneas hemicriptófitas, como *Agrostis castellana*, *Agrostis truncatula*, *Avenula sulcata* y *Festuca elegans* (Tabla 4.1).

En junio de 1994, es decir, tras la primera primavera tras el fuego, la cobertura total media apenas alcanzó el 10%, y casi la mitad de los cuadrados carecían de especie alguna (Tablas 4.1 y 4.2 y Fig. 4.1). El número total de especies en la parcela pasó de 13 a 27 en toda la superficie muestreada. *Rumex angiocarpus*, seguía siendo la especie con mayor cobertura (4.2%), muy superior a la cobertura de *Agrostis truncatula*, segunda en abundancia (0.64%) (Tabla 4.1 y Fig. 4.2). Otras especies, como *Agrostis castellana*, *Holcus mollis*, *Luzula lactea* y *Micropyrum tenellum* experimentaron aumentos relativos importantes en cobertura (Fig. 4.2).

Tabla 4.1. Riqueza específica total en la superficie muestreada, riqueza específica media (número de especies existentes en los cuatro cuadrados 0.3 x 0.3 m de cada cuadrado de 2 x 2 m), porcentajes de cobertura y error estándar (\pm) durante el periodo de muestreo 1993-97 de muestreo y a la escala de 2 x 2 m en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. (n=250, excepto para junio de 1997, cuando n=75). Cobertura inferior a 0.05%: +. Ausencia: -.

Variable	Dic-1993	Jun-1994	Jun-1995	Jun-1997
Riqueza específica total	13	27	29	27
Riqueza específica media	0.6 \pm 0.1	2.8 \pm 0.1	4.8 \pm 0.1	5.2 \pm 0.3
Cobertura total media (%)	0.6 \pm 0.1	9.0 \pm 0.9	26.0 \pm 1.3	37.4 \pm 2.0
Cobertura por especies (%)				
<i>Agrostis castellana</i>	+	0.3 \pm 0.1	0.6 \pm 0.2	0.4 \pm 0.4
<i>Agrostis trunctula</i>	+	0.6 \pm 0.1	6.8 \pm 0.7	22.6 \pm 2.1
<i>Andryala integrifolia</i>	-	-	-	+
<i>Anthemis arvensis</i>	-	+	+	0.1 \pm 0.0
<i>Anthoxanthum aristatum</i>	+	0.2 \pm 0.1	0.7 \pm 0.2	0.2 \pm 0.2
<i>Arenaria montana</i>	+	+	0.1 \pm 0.0	+
<i>Arnosaris minima</i>	+	0.1 \pm 0.0	+	0.1 \pm 0.1
<i>Avenula sulcata</i>	+	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.6 \pm 0.3
<i>Campanula lusitanica</i>	-	-	+	-
<i>Carlina hispanica</i>	+	+	+	-
<i>Cerastium brachypetalum</i>	-	+	+	+
<i>Cytisus eriocarpus</i>	-	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	1.5 \pm 0.5
<i>Digitalis thapsi</i>	-	+	0.5 \pm 0.2	1.8 \pm 0.6
<i>Festuca elegans</i>	+	+	0.3 \pm 0.1	1.6 \pm 0.6
<i>Halimium viscosum</i>	+	+	0.1 \pm 0.1	1.1 \pm 0.6
<i>Hispidella hispanica</i>	-	+	+	0.1 \pm 0.0
<i>Holcus lanatus</i>	-	+	-	-
<i>Holcus mollis</i>	0.1 \pm 0.0	0.4 \pm 0.1	1.2 \pm 0.3	0.2 \pm 0.1
<i>Jasione echinata</i>	-	-	+	+
<i>Lactuca viminea</i>	-	+	+	-
<i>Linaria elegans</i>	-	0.1 \pm 0.1	+	0.1 \pm 0.0
<i>Linaria nivea</i>	-	+	0.4 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1
<i>Logfia minima</i>	-	+	+	0.2 \pm 0.1
<i>Luzula lactea</i>	0.2 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	1.2 \pm 0.3	0.9 \pm 0.5
<i>Micropyrum tenellum</i>	-	0.2 \pm 0.1	2.3 \pm 0.3	0.2 \pm 0.1
<i>Narcissus pallidulus</i>	+	-	-	-
<i>Ornithopus compressus</i>	-	-	-	+
<i>Pteridium aquilinum</i>	-	-	+	+
<i>Rumex angiocarpus</i>	0.2 \pm 0.1	4.2 \pm 0.5	7.9 \pm 0.6	0.3 \pm 0.1
<i>Senecio sylvaticus</i>	-	+	0.1 \pm 0.1	1.0 \pm 0.3
<i>Spergula morisonii</i>	-	+	0.2 \pm 0.0	+
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	-	+	+	+
<i>Vulpia myuros</i>	-	+	+	-

En 1995, dos años tras el fuego, la cobertura total de herbáceas sufrió un incremento importante (26.0%), aunque llama la atención que casi las tres cuartas partes

estuvieron aún sin cubierta vegetal, aunque la mayoría de los cuadrados sí tenían presencia de alguna planta (Tablas 4.1 y 4.2 y Fig. 4.1).

La riqueza específica total en toda la superficie muestreada apenas varió entre 1994 y 1995 (de 27 a 29, respectivamente), aunque sí lo hizo la riqueza específica media de cada 2 x 2 m, pasando de 2.8 a 4.8 especies (Tabla 4.1 y Fig. 4.1). En cuanto a las especies *Rumex angiocarpus* y *Agrostis truncatula* redujeron las diferencias en cobertura (7.9 y 6.8%, respectivamente) (Tabla 4.1 y Fig. 4.2). Las siguientes especies en importancia fueron *Micropyrum tenellum* (2.3%), *Holcus mollis* y *Luzula lactea* (1.2%) (Tabla 4.1 y Fig. 4.2).

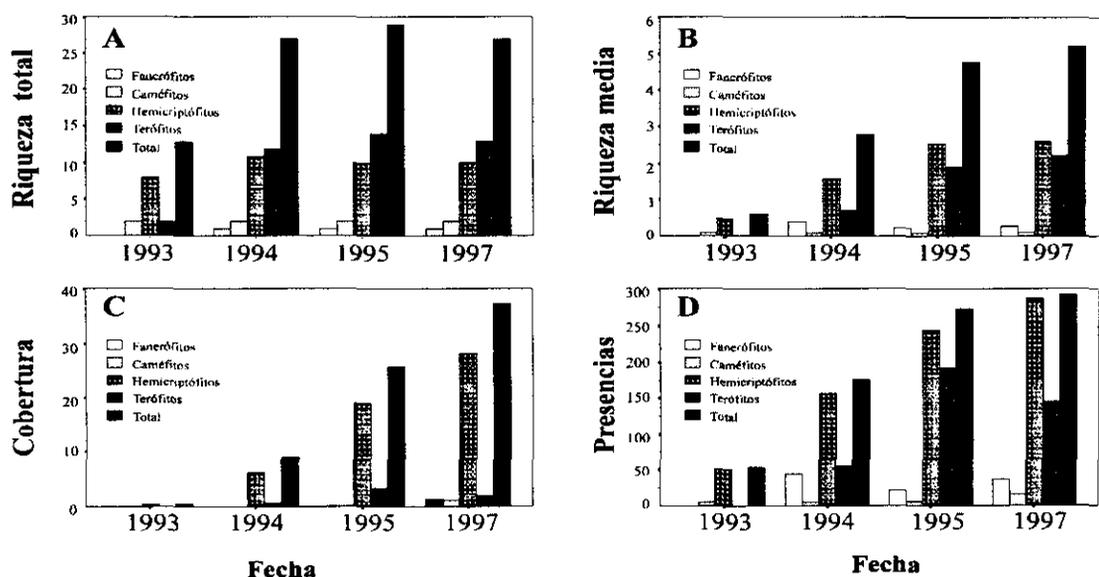


Fig. 4.1. Evolución postincendio según biotipos durante el periodo de muestro 1993-1997 de un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Riqueza específica total en la superficie muestreada (A), riqueza específica media (B), porcentaje de cobertura (C) y frecuencias durante el periodo de estudio (D). N = 250 en A, B y C, excepto en el año 1997, cuando N = 75. En D, N = 300 (incluidos en los 75 de 2 x 2 m muestreados).

En 1997 y comparando con el muestreo de 1995, a excepción de la cobertura total, que todavía siguió creciendo (26 a 37%), el resto de las variables generales se habían estabilizado: riqueza específica media (de 4.8 a 5.2) y riqueza específica total (29 a 27) (Tabla 4.1 y Fig. 4.1). *Agrostis truncatula* fue la especie dominante (23%) muy por encima de un grupo de cinco especies que fueron aumentando su cobertura lentamente y que superaron ligeramente el 1% de cobertura: *Digitalis thapsi* (1.8%), *Festuca elegans*

(1.6%), *Cytisus eriocarpus* (1.5%), *Halimium viscosum* (1.1%) y *Senecio sylvaticus* (1.0%) (Fig. 4.2). Al contrario, hubo especies que desaparecieron totalmente entre el 1995 y 1997 (p. ej.: *Carlina hispanica*, *Campanula lusitanica*, *Lactuca viminea* y *Vulpia myuros*) o las que, siendo de las más abundantes en el muestreo de 1995, se hicieron casi inexistentes en el de 1997 (p. ej: *R. angiocarpus* (de 7.9 a 0.3%), *M. tenellum* (de 2.3 a 0.3%), *L. lactea* (de 1.2 a 0.9%) y *H. mollis* (de 1.2 a 0.2%) (Tabla 4.1).

En cuanto a los datos de frecuencia (Tabla 4.2 y Fig. 4.1) relativos a los 300 cuadrados muestreados durante todo el periodo de estudio (1993-1997) se observó un progresivo aumento de los cuadrados ocupados por al menos una especie. Así se pasó de 54 presencias (18%) cuatro meses tras el fuego, a 176 (59%) en junio de 1994 y a 273 (91%) en junio de 1995. Dos años después los cuadrados ocupados por al menos una especie fueron 293 (98%) (Tabla 4.2).

Similar a este aumento fue el observado para la especie más frecuente, *A. truncatula*, presente en diciembre de 1993 en 15 cuadrados (5%), 73 (24%) en junio de 1994 y 185 (62%) en junio de 1995 y 267 (89%) en 1997, lo que supone un 91% de los cuadrados ocupados por al menos una especie (Tabla 4.2).

Si *A. truncatula* fue la especie más frecuente durante 1995 y 1997, *R. angiocarpus* lo fue durante los dos primeros años tras el fuego 1993 y 1994, con resultados muy similares a los obtenidos para la cobertura (Tabla 4.2). Igualmente, el máximo de frecuencia de *R. angiocarpus* ocurrió en 1995 y estuvo presente en 142 cuadrados (47%) mientras que, en 1997, estuvo presente tan sólo en 42 cuadrados (14%) (Tabla 4.2).



Tabla 4.2. Frecuencias durante el periodo de estudio 1993-97 en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Número de observaciones en las que se encuentran las diferentes especies en la submuestra de 300 cuadrados de 0.3 x 0.3 m, pertenecientes a 75 cuadrados 2 x 2 m.

Variable	Dic-1993	Jun-1994	Jun-1995	Jun-1997
Una o más especies	54	176	273	293
<i>Agrostis castellana</i>	1	7	4	10
<i>Agrostis trunctatula</i>	15	73	185	267
<i>Andryala integrifolia</i>	0	0	0	0
<i>Anthemis arvensis</i>	0	1	1	8
<i>Anthoxanthum aristatum</i>	0	14	48	11
<i>Arenaria montana</i>	0	0	0	1
<i>Arnosseris minima</i>	1	14	11	34
<i>Avenula sulcata</i>	0	2	4	26
<i>Campanula lusitanica</i>	0	0	0	0
<i>Carlina hispanica</i>	0	0	1	0
<i>Cerastium brachypetalum</i>	0	1	5	7
<i>Digitalis thapsi</i>	0	4	14	50
<i>Festuca elegans</i>	14	4	18	27
<i>Halimium viscosum</i>	6	6	7	15
<i>Hispidella hispanica</i>	0	5	3	10
<i>Holcus lanatus</i>	0	0	0	0
<i>Holcus mollis</i>	6	13	21	21
<i>Jasione echinata</i>	0	0	0	1
<i>Lactuca viminea</i>	0	0	1	0
<i>Linaria elegans</i>	0	7	6	28
<i>Linaria nivea</i>	0	6	10	20
<i>Logfia minima</i>	0	1	17	33
<i>Luzula lactea</i>	16	22	22	18
<i>Micropyrum tenellum</i>	0	32	142	42
<i>Narcissus pallidulus</i>	0	0	0	0
<i>Ornithopus compressus</i>	0	0	0	1
<i>Pteridium aquilinum</i>	0	0	2	1
<i>Rumex angiocarpus</i>	23	111	173	22
<i>Senecio sylvaticus</i>	0	1	10	79
<i>Spergula morisonii</i>	0	9	28	4
<i>Teesdalia nudicaulis</i>	0	1	1	3
<i>Vulpia myuros</i>	0	0	1	0

Los datos de cobertura y frecuencia mostraron la existencia de varios grupos de especies. Hubo un grupo de especies que aumentaron su cobertura y frecuencia con el paso del tiempo, siendo representativas de este grupo los hem criptófitos *A. trunctatula*, *Digitalis thapsi*, *Avenula sulcata*, *Festuca elegans*, y las leñosas *Cytisus eriocarpus* y *Halimium viscosum* (Tabla 4.2 y Fig. 4.2). Existió otro grupo, constituido por hem criptófitos perennes que alcanzó el máximo en 1995, como son: *R. angiocarpus*,

Luzula lactea y *Holcus mollis*. Otras especies terófitas también alcanzaron su máximo de cobertura y frecuencia en junio de 1995 y disminuyeron en 1997. Especies representativas de este grupo fueron: *Micropyrum tenellum*, *Anthoxanthum aristatum* y *Spergula morisonii*. Otros terófitos como *Senecio sylvaticus*, *Logfia minima* y *Arnoseris minima*, que entraron más tarde, alcanzaron su máximo en 1997.

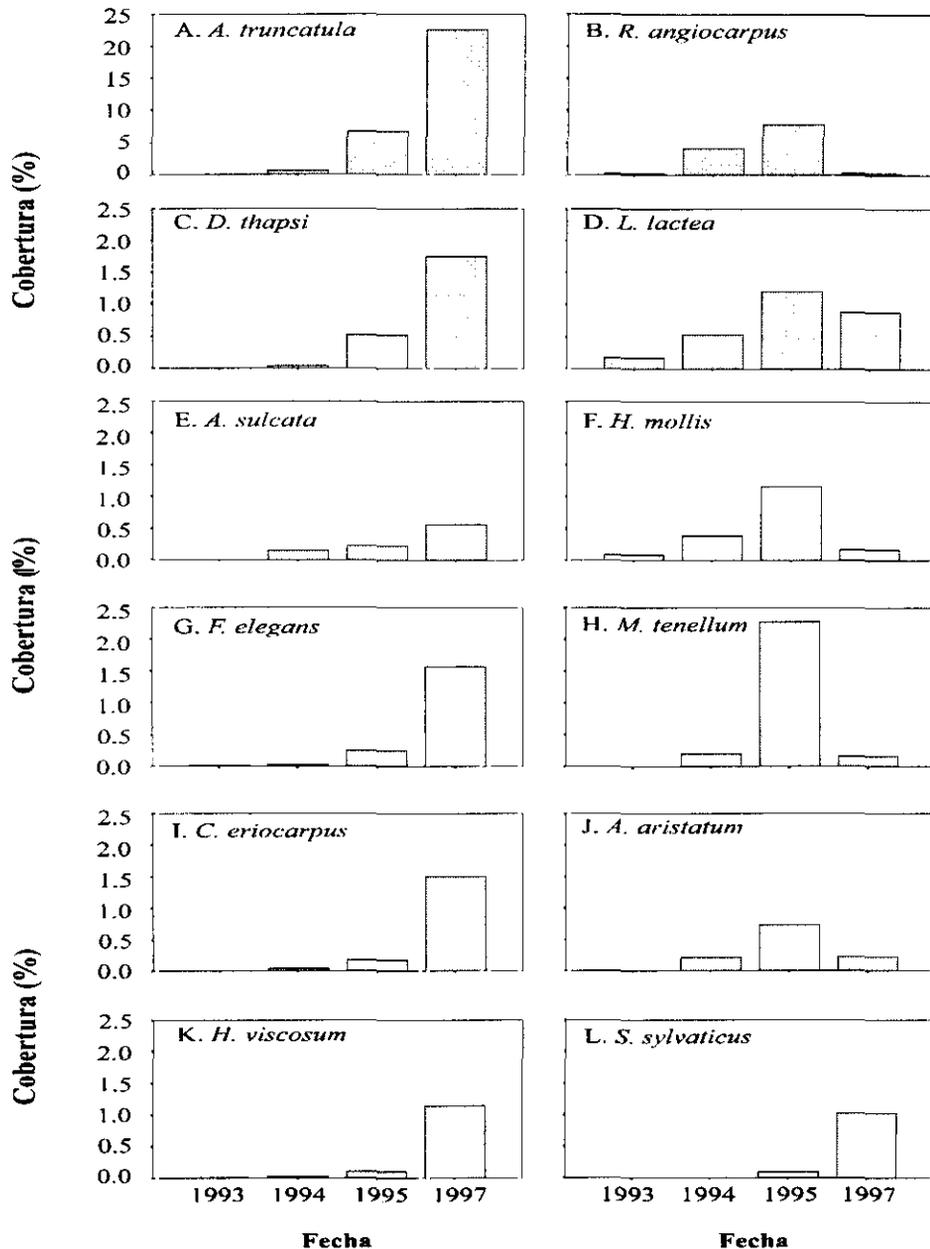


Fig. 4.2. Evolución durante el periodo de muestro 1994-1997 en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos de las doce especies (A-L) más abundantes. Frecuencias en el recuadro interior. Nótese que las dos especies más abundantes (*A. truncatula* y *R. angiocarpus*) están representadas a escalas diferentes al resto de las especies.

El análisis por biotipos (ver Apéndice) muestra el progresivo aumento de hemicriptófitos especialmente en cobertura y frecuencia con respecto a terófitos, que mantienen a pesar de su descenso en 1997, una importante contribución a la riqueza de especies total y media (Tabla 4.3 y Fig. 4.1). Fanerófitos y caméfitos apenas si tienen importancia, aunque se observa una tendencia al aumento, especialmente en su cobertura.

Tabla 4.3. Evolución del número total de especies y de la cobertura y su error estándar (\pm) por biotipos en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. N = 250, excepto en el año 1997, cuando N = 75. También se presenta la evolución del número de presencias por biotipos en los cuatro momentos de muestreo. N = 300 (incluidos en los 75 de 2 x 2 m muestreados).

Biotipos	Dic-1993	Jun-1994	Jun-1995	Jun-1997
Riqueza total				
Fanerófitos	0	1	1	1
Caméfitos	2	2	2	2
Hemicriptófitos perennes	8	11	10	10
Hemicriptófitos bianuales	0	1	1	0
Geófitos rizomatosos	0	0	1	1
Geófitos bulbosos	1	0	0	0
Terófitos	2	12	14	13
Número de presencias				
Fanerófitos	0	45	22	36
Caméfitos	6	6	7	16
Hemicriptófitos perennes	51	157	245	288
Hemicriptófitos bianuales	0	0	1	0
Geófitos rizomatosos	0	0	3	1
Geófitos bulbosos	0	0	0	0
Terófitos	1	55	193	145
Cobertura				
Fanerófitos	< 0.01	0.1 \pm 0.0	0.2 \pm 0.0	1.5 \pm 0.5
Caméfitos	< 0.01	< 0.01	0.2 \pm 0.1	1.1 \pm 0.6
Hemicriptófitos perennes	0.5 \pm 0.2	6.2 \pm 1.1	19.1 \pm 2.6	28.6 \pm 4.8
Hemicriptófitos bianuales	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Geófitos rizomatosos	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Geófitos bulbosos	< 0.01	< 0.01	< 0.01	< 0.01
Terófitos	< 0.01	0.5 \pm 0.3	3.3 \pm 0.6	2.0 \pm 0.8

4.3.2. Riqueza de especies, cobertura total y coberturas de *A. truncatula* y *R. angiocarpus*.

4.3.2.1. Relaciones no espaciales

Los coeficientes de correlación de Pearson (r) y Spearman (ρ) entre la riqueza específica media y la cobertura total en 1994 fueron 0.67 y 0.89, respectivamente, y claramente significativos (Tabla 4.4). Esta relación entre la riqueza específica media y la cobertura total se hizo más débil en 1995 ($r=0.46$ y $\rho =0.58$) aunque siguió siendo significativa ($p < 0.001$). Finalmente, en 1997, estos coeficientes ya no fueron significativos ($r=-0.04$ y $\rho<0.01$, respectivamente).

Este cambio entre 1995 y 1997 se hizo también patente al comparar la cobertura total de 1994 con la de 1995 y 1997, respectivamente, resultando que mientras los coeficientes de correlación de esta variable en 1994 y 1995 fueron positivos y significativos, los coeficientes de la misma para 1997 y cualquiera de los dos años anteriores (1994 y 1995) fueron no significativos. Sin embargo, para la variable riqueza específica media, no ocurrió así, y la relación entre dicha variable en el año posterior al fuego (1994) con la de años sucesivos (1995 y 1997) siguió siendo positiva y significativa.

Tanto en 1994 como en 1995, la cobertura total estuvo relacionada positiva y significativamente con la cobertura de *A. truncatula* y con la de *R. angiocarpus*, respectivamente (Tabla 4.4). En 1995, la cobertura de cada una de las dos especies siguió estando relacionada con la cobertura total en dicho año. Sin embargo, en 1997, sólo la cobertura de la especie dominante, *A. truncatula*, siguió relacionada significativamente con la cobertura total ese año ($r = 0.67$ y $\rho = 0.62$).

Tabla 4.4. Coeficientes de correlación de Pearson (abajo izquierda) y de Spearman (arriba derecha) excluyendo valores cero entre las variables: riqueza específica media (Riq), cobertura total (Cob), cobertura de *A. truncatula* (Agr) y de *R. angiocarpus* (Rum) durante los años de muestreo (1994, 1995 y 1997) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Se empleó la muestra de 300 cuadrados muestreados en 1997. Se excluyeron los valores cero. El número de casos varía según el par de variables considerado. Valores de $p \geq 0.05$ corresponden a correlaciones no significativas; *, $0.05 < p \leq 0.01$; **, $0.01 < p \leq 0.001$; ***, $p < 0.001$. El nivel de significación se sitúa en valores de $p < 0.0008$ ajustado según comparaciones múltiples de Bonferroni (coeficientes de correlación en negrita).

	Riq94	Cob94	Agr94	Rum94	Riq95	Cob95	Agr95	Rum95	Riq97	Cob97	Agr97	Rum97
Riq94	---	0.89***	0.29*	0.27	0.55***	0.66***	0.46***	0.12	0.42***	-0.04	-0.31***	0.23
Cob94	0.67***	---	0.43***	0.81***	0.46***	0.73***	0.48***	0.28***	0.38***	-0.09	-0.31***	0.21
Agr94	0.38**	0.41***	---	0.16	0.10	0.28*	0.55***	-0.06	0.20	-0.18	-0.19	-0.05
Rum94	0.17	0.77***	0.11	---	0.10	0.47***	0.29**	0.44***	0.39***	-0.05	-0.32**	-0.08
Riq95	0.52***	0.31***	0.20	-0.03	---	0.58***	0.12	-0.02	0.47***	0.11	-0.21**	-0.22
Cob95	0.62***	0.65***	0.33**	0.36***	0.46***	---	0.58***	0.49***	0.39***	0.05	-0.26***	-0.01
Agr95	0.41***	0.51***	0.61***	0.44***	0.03	0.60***	---	-0.04	0.23**	-0.14	-0.22**	-0.05
Rum95	0.05	0.28***	-0.10	0.47***	-0.05	0.48***	0.07	---	0.12	0.22**	0.05	0.20
Riq97	0.44***	0.38***	0.22	0.31**	0.47***	0.37***	0.23**	0.13	---	0.00	-0.51***	0.44*
Cob97	-0.09	-0.08	-0.19	0.05	0.10	0.03	-0.20**	0.24**	-0.04	---	0.62***	0.40
Agr97	-0.30***	-0.26***	-0.18	-0.21*	-0.21	-0.23***	-0.20*	0.11	-0.47***	0.68***	---	0.12
Rum97	0.35	0.08	0.14	-0.07	-0.22	0.04	0.13	0.07	0.44*	0.14	-0.15	---

La cobertura de *A. truncatula* o *R. angiocarpus* en 1994 se correlacionó positiva y significativamente con su cobertura respectiva en 1995, pero no en 1997. Por tanto, el efecto de la abundancia inicial para cada una de las dos especies desapareció en el cuarto año. La cobertura de una especie no estuvo correlacionada significativamente con la de la otra especie en ninguno de los años muestreados, por tanto, para cada periodo muestreado la abundancia de una y otra especie fueron independientes. Igualmente ocurrió con la cobertura de *A. truncatula* en el primer año y la de *R. angiocarpus* en el primero y siguientes años, que, en ningún momento, estuvo correlacionada significativamente. Sin embargo, aunque la cobertura de *R. angiocarpus* en el primer año

no estuvo correlacionada con la de *A. truncatula* en el primer año (1994), lo estuvo con la cobertura de esa especie en el año siguiente de forma positiva y significativa (aunque únicamente en el coeficiente paramétrico). En otras palabras, parece que donde hubo mayor cobertura inicial (1994) de *R. angiocarpus*, al año siguiente, en 1995, hubo mayor cobertura de *A. truncatula*, aunque dos años más tarde de nuevo no hubo relación significativa.

La riqueza específica media de cualquiera de los años muestreados no estuvo correlacionada significativamente con la cobertura de *R. angiocarpus* en ninguno de los respectivos años. Sin embargo, las correlaciones entre riqueza específica media y *A. truncatula* resultaron en ausencia de correlación en los dos primeros años, pero correlación negativa significativa en 1997, es decir, que en dicho año los cuadrados con mayor cobertura de *A. truncatula* tenían una menor riqueza específica media. El efecto de la cobertura de cualquiera de las dos especies en el primer año no tuvo en efecto importante en la riqueza específica media en los muestreos siguientes, a excepción de lo ocurrido con *R. angiocarpus* en cuyo caso la cobertura de esta especie en 1994 y la riqueza específica media en 1997 aparecieron correlacionadas positivamente y de forma significativa en el test paramétrico. Esto apunta a que donde hubo mayor cobertura de *R. angiocarpus* en el año siguiente al fuego, al cabo del cuarto año hubo una mayor riqueza específica media.

Por último, cabe destacar que la cobertura total en 1994 y 1995 estuvo negativa y significativamente relacionada con la cobertura de *A. truncatula* en 1997. Además, como mencionamos anteriormente, la cobertura en 1997 únicamente estuvo positiva y significativamente relacionada con *A. truncatula*, pero no con las coberturas en años anteriores.

4.3.2.2 Análisis espacial

El semivariograma de la riqueza específica media durante los tres años analizados se caracterizó por un aumento de la semivarianza hasta aproximadamente 40 m, con una disminución posterior, indicativa de un "efecto agujero", reflejo de la existencia de manchas periódicas en el espacio (Tabla 4.5 y Figs. 4.3 y 4.4). Los tres semivariogramas fueron ajustados a modelos de tipo esférico, resultando en dependencias espaciales altas a muy altas (D.E. = 77%, el primer año), lo que indica una fuerte conformación espacial. El tamaño de las manchas pareció aumentar con el tiempo, según los rangos obtenidos en los modelos, desde 27 m el primer año a los 38 m cuatro años tras el fuego.

Tabla 4.5. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los semivariogramas de las variables estudiadas en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Intervalos máximos de 50 m (excepto en riqueza en todos los muestreos y cobertura en 1994-95; 40 m y *A. truncatula* en 1997; 36 m, debido a existencia de *efecto agujero*) y distancia mínima de entre observaciones de 2 m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial ó varianza estructural, es el porcentaje de varianza determinado por el factor espacial $(C / C_0 + C) * 100$ e I.B.A: Indicativo de la bondad de ajuste.

Variable	Modelo	C_0	$C_0 + C$	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Riqueza específica media (1994)	Esférico	0.29	1.29	26.5	77.5	$2.6 \cdot 10^{-3}$
Riqueza específica media (1995)	Esférico	0.62	1.26	35.3	50.8	$1.7 \cdot 10^{-3}$
Riqueza específica media (1997)	Esférico	0.42	1.42	38.2	70.4	$8.3 \cdot 10^{-3}$
Cobertura total (1994)	Esférico	0.42	1.09	14.0	61.5	$5.1 \cdot 10^{-3}$
Cobertura total (1995)	Esférico	0.43	1.21	23.1	64.5	$4.5 \cdot 10^{-3}$
Cobertura total (1997)	Esférico	0.56	1.08	20.3	48.1	$2.2 \cdot 10^{-2}$
<i>Rumex angiocarpus</i> (1994)	Esférico	0.69	1.06	14.6	34.9	$2.8 \cdot 10^{-3}$
<i>Rumex angiocarpus</i> (1995)	Esférico	0.82	1.04	15.6	21.2	$2.9 \cdot 10^{-3}$
<i>Agrostis truncatula</i> (1995)	Esférico	0.50	1.02	9.4	51.0	$8.6 \cdot 10^{-3}$
<i>Agrostis truncatula</i> (1997)	Linear	0.53	1.54	>36	65.6	$1.3 \cdot 10^{-2}$
<i>Micropyrum tenellum</i> (1995)	Esférico	0.81	1.03	13.5	21.4	$1.6 \cdot 10^{-3}$

Los semivariogramas obtenidos para la cobertura total presentaron una estructura más cambiante con el tiempo (Tabla 4.5 y Figs. 4.3 y 4.4). Mientras en el primer y, sobre todo, el cuarto año, el "efecto agujero" fue más débil o inexistente, tal efecto fue patente en 1995, a una distancia similar a la obtenida para la riqueza específica media (40 m). En este caso también, los semivariogramas se ajustaron a modelos esféricos, obteniéndose dependencias espaciales también altas, aunque menores que en caso de la riqueza específica media y con una disminución importante en 1997. Los rangos oscilaron entre 14 m el primer año, 23 m el segundo y 20 m al cabo del cuarto año (1997).

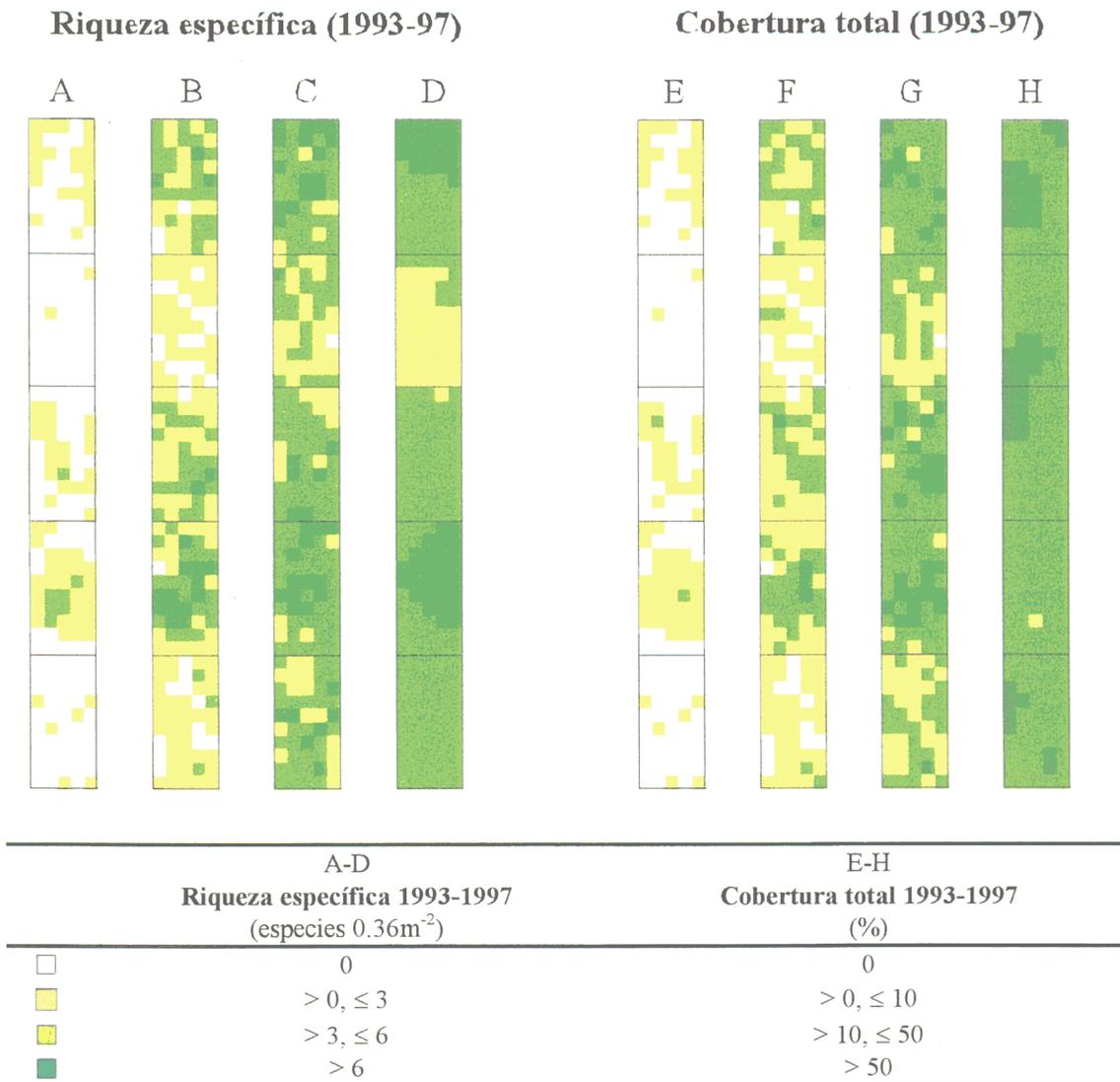


Fig. 4.3. Mapas de la riqueza específica media en 1993, 1994, 1995 y 1997 (A-D) y de la cobertura total (%) en 1993, 1994, 1995 y 1997 (E-H) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. En 1997 (D y H), sólo se muestrearon 75 de los 250 cuadrados, siendo el resto interpolados en el espacio o *kriggeados*. Malla 2 x 2 m sobre la parcela de 100 x 10 m.

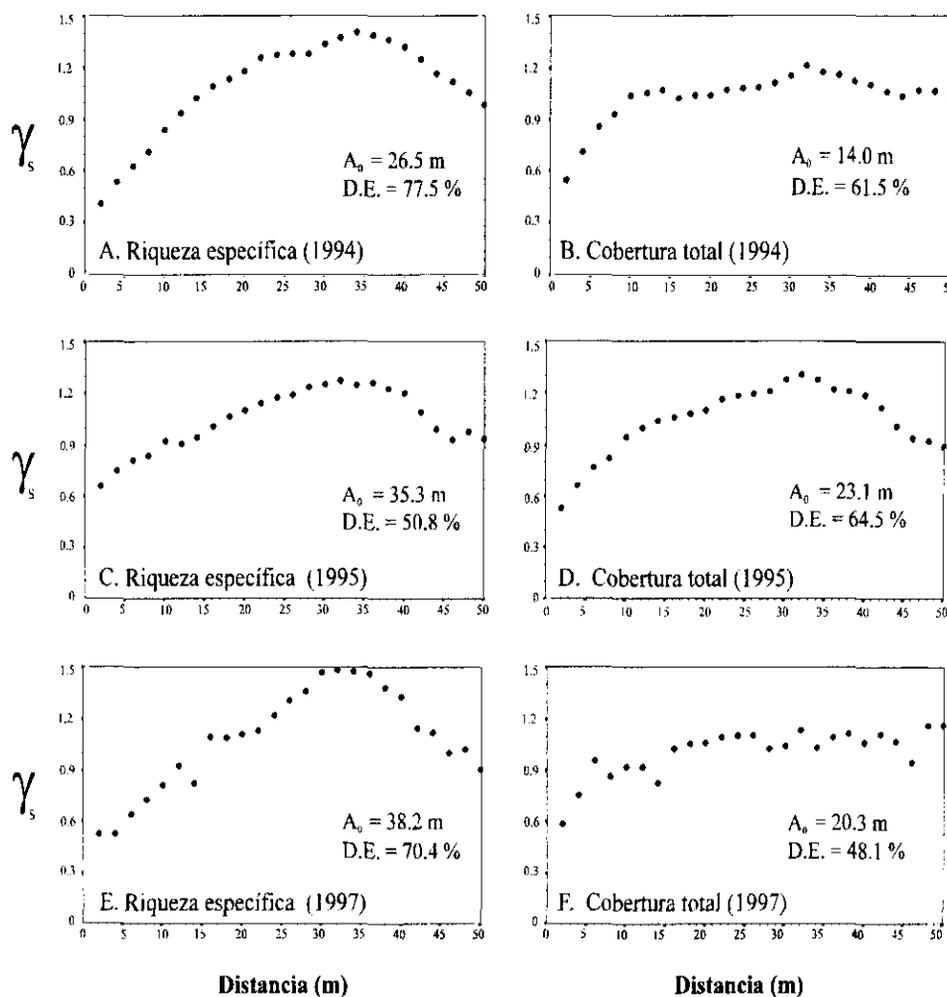


Fig. 4.4. Semivariogramas de la riqueza específica media en 1994, 1995 y 1997 (A, C y E) y de cobertura total (%) en 1994, 1995 y 1997 (B, D y F) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Intervalo máximo activo igual a 40 m, excepto para la cobertura total en 1997, cuando que fue de 50 m. Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen los parámetros A_0 : tamaño de mancha y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según modelos empleados (ver Tabla 4.5).

En junio de 1994, *R. angiocarpus*, la especie dominante, presentó una dependencia espacial moderada (34.5%), con tamaños de mancha en torno a los 15 m. similares a los de la cobertura total (Tabla 4.5, Figs. 4.5 y 4.6). Un año después, en 1995, *R. angiocarpus* mantuvo el tamaño de la mancha en torno a 15 m, pero descendió considerablemente la intensidad del patrón, con una dependencia espacial del 21.2%.

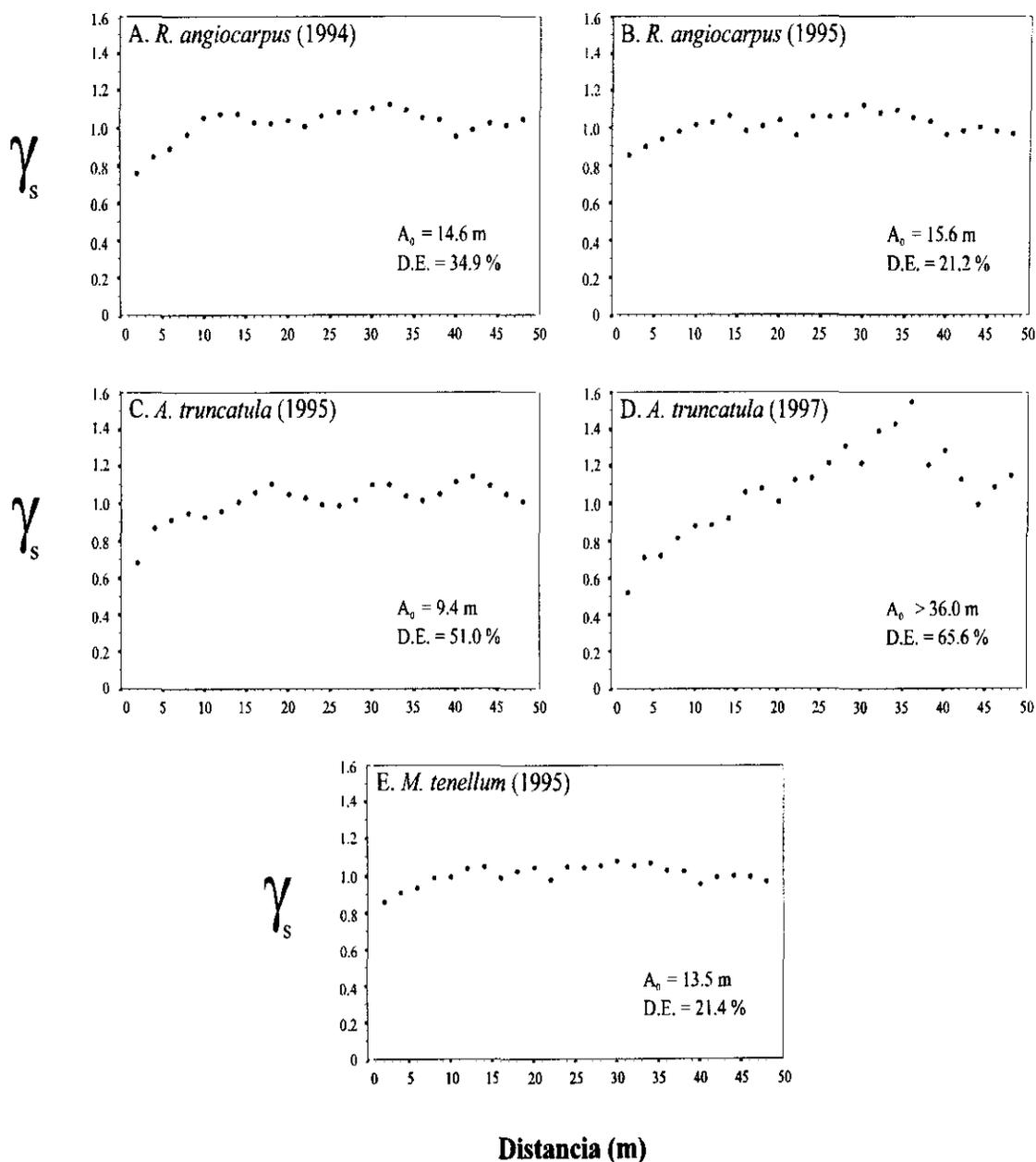


Fig. 4.5. Semivariogramas de *Rumex angiocarpus* en 1994 (A) y 1995 (B), de *Agrostis truncatula* en 1995 (C) y 1997 (D) y *Micropyrum tenellum* en 1995 (E). 1994, 1995 y 1997 (A, C y E) y de cobertura total (%) en 1994, 1995 y 1997 (B, D y F) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Intervalo máximo activo igual a 50 m (excepto para *A. truncatula* en 1997: 36m, debido a existencia de efecto agujero). Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen los parámetros A_0 : tamaño de mancha y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según modelos empleados (ver Tabla 4.5).

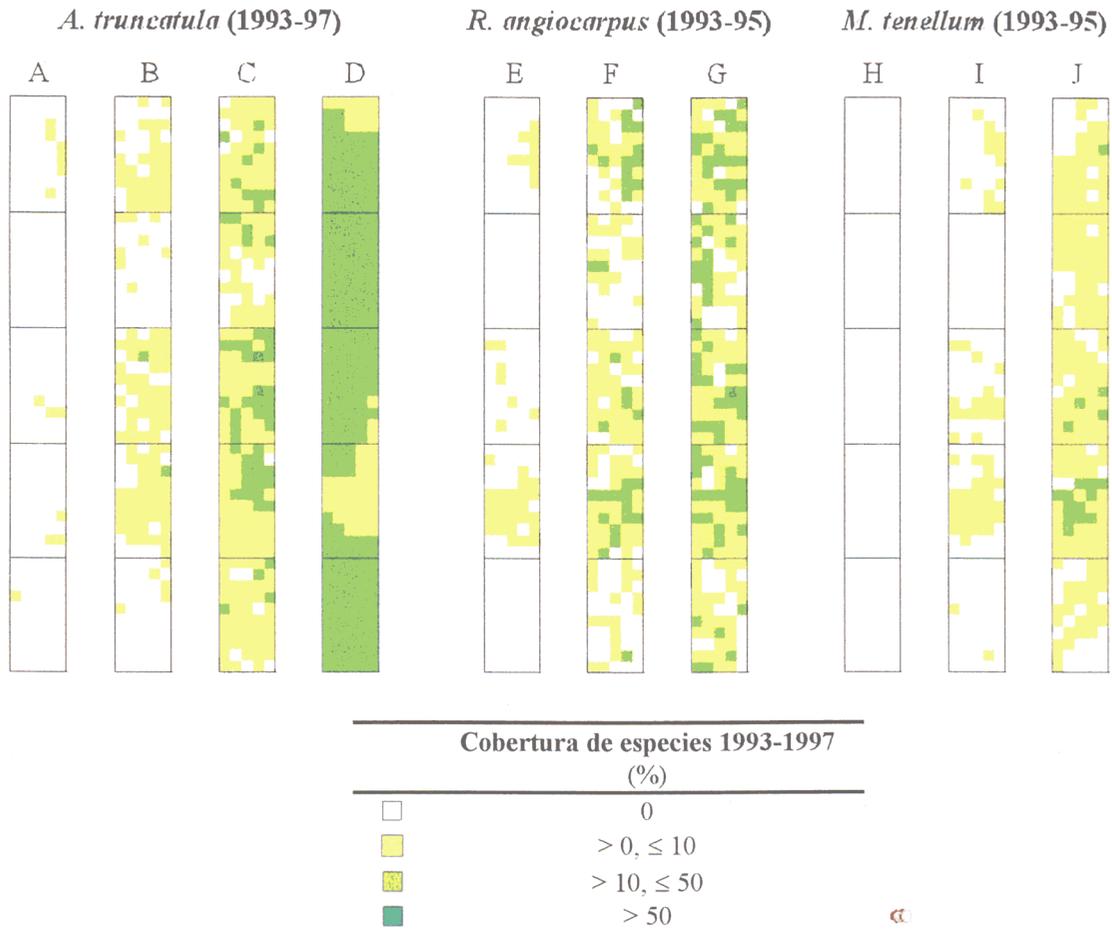


Fig. 4.6. Mapas de la cobertura (%) de las especies: *Agrostis truncatula* en 1993, 1994, 1995 y 1997 (A-D), *Rumex angiocarpus* durante 1993-1995 (E-G) y *Micropyrum tenellum* durante 1993-1995 (H-J) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Para la variable *Agrostis truncatula* en 1997 (D), sólo se muestrearon 75 de los 250 cuadrados, siendo el resto interpolados en el espacio o *krigeados*. Malla 2 x 2 m sobre la parcela de 100 x 10 m.

A. truncatula presentó un patrón espacial en manchas de pequeño tamaño, en torno a 9 m en 1995, y una dependencia espacial moderadamente alta 51% (Tabla 4.5, Figs. 4.5 y 4.6). La falta de datos en al menos el 50% de los cuadrados impidió realizar su cálculo en 1994. En 1997, esta especie era claramente dominante, presentó una estructura espacial muy diferente a la presentada el año 1995.

El análisis de su patrón espacial indicó la existencia de una estructura en fuerte gradiente (dependencia espacial del 66%), estructura que se repite en el espacio con una periodicidad de 36 m.

M. tenellum, la tercera especie para la que se pudo realizar el estudio de su patrón espacial, y sólo en 1995, presentó en dicho año un patrón espacial muy parecido a *R. angiocarpus* en dicho año, tanto en dependencia espacial como en el rango (Tabla 4.5, Figs. 4.5 y 4.6).

4.3.3. Relaciones entre densidad y biomasa de Cytisus eriocarpus anterior al fuego y gravedad del fuego frente a la riqueza específica y a la cobertura tras el fuego

4.3.3.1. Relaciones no espaciales

La riqueza específica media y la cobertura total en 1994, es decir, un año después del fuego, estuvieron negativamente correlacionados con la biomasa total antes del fuego y con el diámetro de las ramas quemadas (en tanto que índice de la gravedad del fuego), con coeficientes más altos para esta última variable (Tabla 4.7).

La riqueza específica media y la cobertura total siguieron relacionados en 1995 negativa y significativamente con el diámetro de las ramas quemadas. Sin embargo, en 1997, ninguna de estas relaciones fue significativa, aunque la relación entre diámetro de las ramas quemadas y la riqueza específica media se mantuvo alta ($r = -0.34$; $p = 0.005$). Las relaciones existentes entre la biomasa anterior al fuego y la riqueza específica media fueron negativamente significativas en 1994 y con respecto a la cobertura total en 1994 y 1995.

Tabla 4.7. Coeficientes de correlación de Pearson, excluyendo valores cero, de las variables a escala 2 x 2 m en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Valores de $p \geq 0.05$ corresponden a correlaciones no significativas; *: $0.05 < p \leq 0.01$; **: $0.01 < p \leq 0.001$; *** $p < 0.001$. El nivel de significación se sitúa en valores de $p < 0.0005$ ajustado según comparaciones múltiples de Bonferroni (coeficientes de correlación en negrita).

Variabes	Densidad prefuego	Biomasa prefuego	Diámetro ramas quemadas
AÑO 1994			
Riqueza	-0,09	-0,38***	-0,43***
Cobertura	-0,03	-0,32***	-0,37***
<i>A. truncatula</i>	0,03	-0,04	-0,02
<i>R. angiocarpus</i>	-0,05	-0,23**	-0,33***
AÑO 1995			
Riqueza	0,03	-0,10	-0,25***
Cobertura	0,05	-0,25***	-0,47***
<i>A. truncatula</i>	-0,00	-0,14*	-0,18*
<i>R. angiocarpus</i>	0,14	-0,06	-0,26***
AÑO 1997			
Riqueza	-0,11	-0,21	-0,34**
Cobertura	0,11	0,28*	0,02
<i>A. truncatula</i>	0,05	0,16	0,32*
<i>R. angiocarpus</i>	0,25	-0,05	-0,28

El diámetro de las ramas quemadas estuvo correlacionado negativa y significativamente con la cobertura de *R. angiocarpus* en 1994 y 1995. Sin embargo, ni el diámetro de las ramas quemadas ni ninguna de las variables analizadas estuvieron relacionadas en ningún año con la cobertura de *A. truncatula*, la especie más importante en 1995 y 1997, respectivamente. La densidad de *C. eriocarpus* antes del incendio no se correlacionó significativamente con ninguna de las variables de la comunidad tras el fuego.

4.3.3.2 Análisis espacial

Los correlogramas cruzados entre las variables densidad y biomasa antes del fuego de *C. eriocarpus* y diámetro de las ramas quemadas frente a la riqueza específica media en 1994 (Tabla 4.8, Fig. 4.7) mostraron "efecto agujero" en torno a los 35-40 m, al igual que lo hiciera el propio semivariograma de la riqueza específica media en 1994. Los parámetros de todos los correlogramas cruzados de los pares de variables analizados presentaron valores negativos, al igual que resultaron sus coeficientes de correlación lineales, lo que indica covariación en el espacio negativa (Tabla 4.7). La menor relación espacial se obtuvo entre la densidad antes del incendio de *C. eriocarpus* y la riqueza específica media, con práctica ausencia de dependencia espacial conjunta. La relación de la riqueza específica media con la biomasa antes del fuego fue moderada-alta (40%).

Tabla 4.8. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los correlogramas cruzados de la riqueza específica media y la cobertura total en 1994 frente a otras variables estudiadas en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Estudio realizado con intervalo máximo activo de 40m y distancia mínima de entre observaciones de 2m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial ó varianza estructural, es el porcentaje de varianza determinado por el factor espacial $(C / C_0 + C) * 100$ e I.B.A: Indicativo de la bondad de ajuste.

Pares de variables	Modelo	Co	Co + C	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Densidad prefuego (1993) vs. riqueza (1994)	Linear	-0.93	-1.11	> 40	16.2	$4.2 \cdot 10^{-3}$
Biomasa prefuego vs. riqueza (1994)	Esférico	-0.70	-1.16	31.1	39.7	$1.0 \cdot 10^{-3}$
Diám. ramas quemadas vs. riqueza (1994)	Esférico	-0.43	-1.31	28.1	67.2	$9.6 \cdot 10^{-4}$
Cobertura total (1994) vs. riqueza (1994)	Esférico	0.76	1.19	22.7	36.1	$3.1 \cdot 10^{-3}$
Densidad prefuego (1993) vs. cobertura (1994)	Linear	-0.97	-1.05	> 40	7.6	$2.5 \cdot 10^{-3}$
Biomasa prefuego vs. cobertura (1994)	Esférico	-0.74	-1.06	18.1	30.2	$2.1 \cdot 10^{-3}$
Diám. ramas quemadas vs. cobertura (1994) *		-0.54	-1.22	23.4	55.7	$4.2 \cdot 10^{-3}$
(modelo anidado)	Esférico	$C_1=0.54$ $C_2=1.03$		$A_1:15.1$ $A_2:28.8$	D.E. ₁ :40.2 D.E. ₂ :15.5	

* Modelo anidado. Para cada nivel se indican los correspondientes valores de Co (C_1 y C_2), A_0 (A_1 y A_2) y D.E. (D.E.₁ y D.E.₂), respectivamente.

Por último, la relación de la riqueza específica con el diámetro de las ramas quemadas fue alta, lo que indica la estrecha relación entre ambas variables. En los dos últimos casos, los rangos obtenidos fueron del orden de 30 m.

Al igual que ocurrió con la riqueza, los correlogramas cruzados realizados entre la cobertura en 1994 y la densidad antes del fuego de *C. eriocarpus* (Tabla 4.7) presentaron una dependencia espacial prácticamente nula (7%). Sin embargo, las dependencia espacial fue moderada con respecto a la biomasa anterior al fuego (30%) y alta con respecto al diámetro de las ramas quemadas (56%) (Tabla 4.7). En este caso también, hubo un efecto agujero a partir de 35-40 m. No obstante, la estructura de las manchas fue diferente para el caso de las ramas quemadas, apareciendo una estructura anidada, con picos a los 15 m (40% de la dependencia conjunta) y otro secundario hacia los 29 m (16% de dependencia). Ambos picos coinciden substancialmente con los obtenidos para el semivariograma directo de la variable ramas quemadas, y que coincidía con diferencias en relación a la calidad del combustible (biomasa muerta/viva o diámetro medio de los individuos de *C. eriocarpus*) o la biomasa total, respectivamente. El correlograma de la cobertura total en 1994 con la biomasa prefuego presentó una dependencia más débil y aunque los dos picos señalados anteriormente son aparentes, esta menor dependencia resultó en tamaños de mancha de 18 m, por tanto, básicamente sólo la primera estructura fue la que determinó el rango de la variación espacial conjunta.

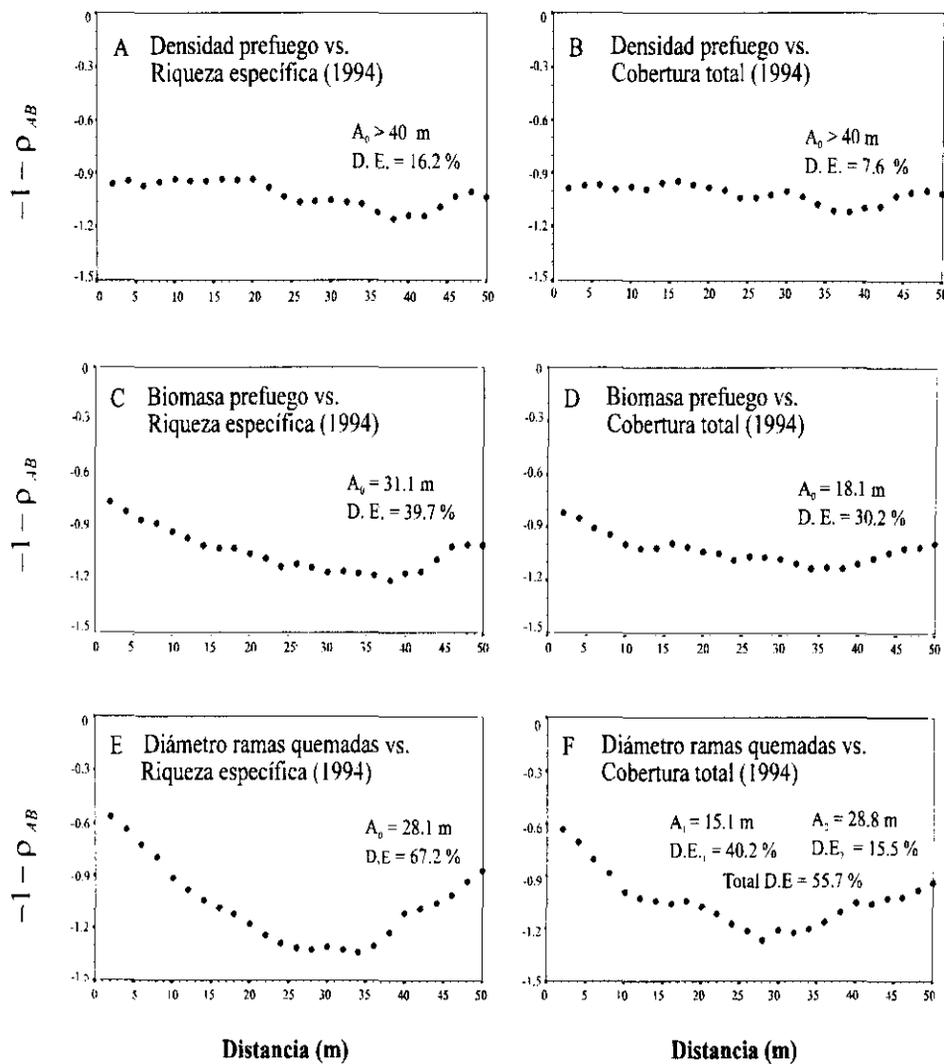


Fig. 4.7. Correlogramas cruzados de los pares de variables formados por diámetro mínimo de las ramas quemadas y riqueza específica media en 1994, 1995 y 1997 (A, C y E) y de cobertura total (%) en 1994, 1995 y 1997 (B, D y F) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Intervalo máximo activo igual a 50 m. Distancia mínima de separación entre observaciones igual a 2 m. Dentro de la gráfica se incluyen la correlación lineal de los datos, así como los parámetros A_0 : tamaño de mancha y D.E.: dependencia espacial, que resultaron según modelos empleados (ver Tabla 5.4a y b).

Por último, los correlogramas cruzados entre la riqueza específica media en 1994 y la cobertura total en 1994 mostraron una continuidad espacial entre ambas variables moderada (inferior al 36 %) (Tabla 4.8), y tamaño de manchas conjunto de unos 23 m.

4.3.4. Relación entre la cobertura total y de las principales especies con respecto a la germinación y la población de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego

4.3.4.1. Relaciones no espaciales

Los coeficientes de correlación no significativos entre la cobertura de la comunidad vegetal en junio de 1994 y la germinación postfuego de *C. eriocarpus* indican que ambas variables no se encuentran relacionadas (Tabla 4.9). Tampoco lo estuvieron los valores de cobertura en 1994 y años siguientes estudiados, considerando las especies más abundantes con respecto a la densidad de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego (siempre y cuando hubiera habido germinación), excepto *A. truncatula* en 1995 frente a la densidad de dicha especie.

Tabla 4.9. Coeficientes de correlación de Pearson (r) y de Spearman (ρ) (se excluyen los casos con valor cero) entre la germinación de *C. eriocarpus* y la densidad de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego (considerando donde hubo germinación) frente las variables más importantes de la comunidad vegetal en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. Se excluyen los valores cero. Valores de $p \geq 0.05$ corresponden a correlaciones no significativas; *: $0.05 < p \leq 0.01$; **: $0.01 < p \leq 0.001$; *** $p < 0.001$.

Pares de variables	r	ρ	N
Cobertura total (1994) vs. Germinación total postfuego	0.16	-0.04	105
Cobertura total (1994) vs. Densidad postfuego (1997)	-0.03	-0.08	70
<i>R. angiocarpus</i> (1994) vs. Densidad postfuego (1997)	-0.20	-0.27	37
Cobertura total (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	-0.02	0.01	70
<i>A. truncatula</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	-0.24*	-0.33**	70
<i>R. angiocarpus</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	-0.09	-0.12	70
<i>M. tenellum</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	0.05	0.12	41
Cobertura total (1997) vs. Densidad postfuego (1997)	-0.06	0.01	23
<i>A. truncatula</i> (1997) vs. Densidad postfuego (1997)	-0.25	-0.12	22

Por otro lado, los valores medios de cobertura total de herbáceas en 1994 donde hubo germinación no fueron estadísticamente diferentes de donde no hubo germinación de *C. eriocarpus* (Fig. 4.8, Tabla 4.10).

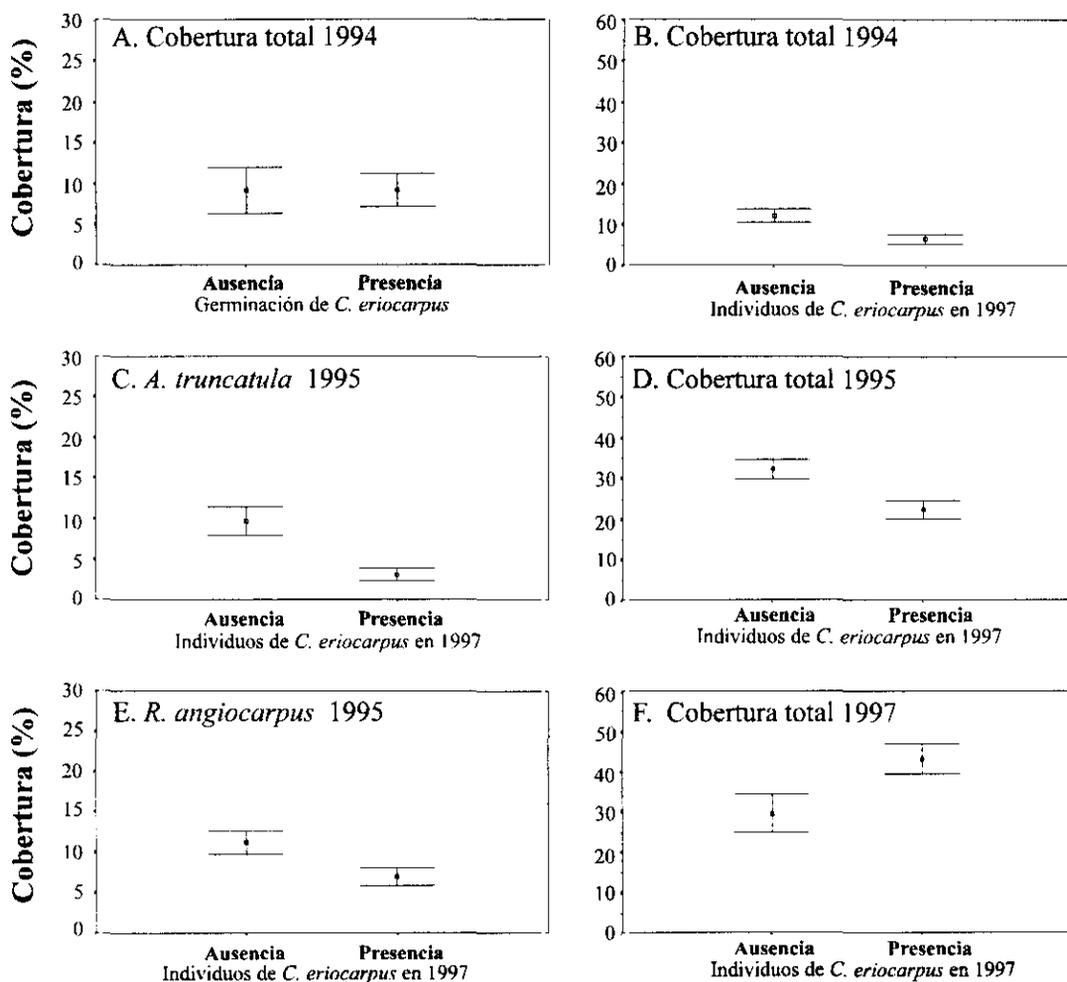


Fig. 4.8. Valores medios de cobertura (%) en 1994 en cuadrados donde haya o no haya habido germinación (A) y valores de cobertura total en 1994 (B), 1995 (C) y 1997 (D), así como de las especies *R. angiocarpus* (E) y *A. truncatula* (F) en 1995 en cuadrados donde hubo presencia o ausencia de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego (considerando únicamente aquellos en donde haya habido germinación de *C. eriocarpus*) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos.

Asimismo, los valores de cobertura en 1994, 1995 y, en especial, de *A. truncatula* fueron significativamente mayores en las zonas donde fracasó el establecimiento de al

menos una plántula de *C. eriocarpus* tras el cuarto año, con respecto a los lugares donde sí hubo establecimiento, considerando aquellos en los que había habido germinación anterior (Tabla 4.10, Fig. 4.8). En 1997, dicha tendencia fue contraria a la de los dos años anteriores, siendo los valores de cobertura total de herbáceas mayores donde más plantas de *C. eriocarpus* hubo cuatro años tras el fuego, aunque dicha tendencia no fue tan clara como la de años anteriores.

Tabla 4.10. Resultados de un ANOVA de un factor entre cobertura (%) en 1994 en cuadrados donde haya o no haya habido germinación (A) y valores de cobertura total en 1994 (B), 1995 (C) y 1997 (D), así como de las especies *R. angiocarpus* (E) y *A. truncatula* (F) en 1995 en cuadrados donde hubo presencia o ausencia de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego (considerando únicamente aquellos en donde haya habido germinación de *C. eriocarpus*) en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos.

Pares de variables	G. L.	F	p
Cobertura total (1994) vs. Germinación total postfuego	249	0.00	0.995
Cobertura total (1994) vs. Densidad postfuego (1997)	132	8.02	0.005**
Cobertura total (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	132	8.95	0.003**
<i>A. truncatula</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	132	12.68	0.001***
<i>R. angiocarpus</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	132	5.27	0.023*
Cobertura total (1997) vs. Densidad postfuego (1997)	38	5.15	0.029*

4.3.4.2. Análisis espacial

Los correlogramas cruzados entre la cobertura total de herbáceas en junio de 1994 frente a las germinaciones totales que ocurrieron tras el fuego (hasta dicho mes, ver capítulo 2) resultaron con dependencias espaciales muy débiles (Tabla 4.11, Fig. 4.9). Sin embargo, si existió una dependencia espacial moderada, y de signo negativo, entre la cobertura total de herbáceas en junio de 1994 frente a la población superviviente de *C. eriocarpus* al final del periodo estudiado, cuatro años tras el fuego. La dependencia

espacial de la especie más importante en dicho año, *R. angiocarpus*, fue más baja que la obtenida en el cruce con la cobertura total.

No obstante, la cobertura total de herbáceas en junio de 1995 presentó una dependencia espacial de casi un 26% frente a la población de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego, es decir mayor que en 1994 (Tabla 4.11). Al igual que ocurrió en 1994, dichas relaciones espaciales fueron de signo negativo. Esta dependencia espacial conjunta fue aun mayor para la especie dominante, *A. trunctatula* (29%), pero menor para las dos especies que le siguieron en importancia en dicho año. El rango en el que se obtuvieron dichas dependencias espaciales entre *A. trunctatula* y la población de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego fue de 24.4 m.

Tabla 4.11. Parámetros de los modelos a los que se ajustaron los correlogramas cruzados de la cobertura total y principales especies en diferentes momentos del muestreo frente a la germinación total tras el fuego y la densidad cuatro años después del fuego. Estas dos últimas variables fueron analizadas de manera semicuantitativa (ver capítulo 2). Estudio realizado con intervalo máximo activo de 50m y distancia mínima de entre observaciones de 2m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial ó varianza estructural, es el porcentaje de varianza determinado por el factor espacial $(C / C_0 + C) * 100$ e I.B.A: Indicativo de la bondad de ajuste.

Pares de variables	Modelo	C_0	$C_0 + C$	A_0 (m)	D.E. (%)	I.B.A.
Cobertura total (1994) vs. Germinación total postfuego	Esférico	0.92	1.04	28.1	11.5	$5.8 \cdot 10^{-3}$
Cobertura total (1994) vs. Densidad postfuego (1997)	Esférico	-0.80	-1.05	20.3	23.8	$3.6 \cdot 10^{-3}$
<i>Rumex angiocarpus</i> (1994) vs. Densidad postfuego (1997)	Esférico	-0.81	-1.02	11.4	20.6	$2.7 \cdot 10^{-3}$
Cobertura total (1995) vs. Densidad postfuego ('97)	Esférico	-0.81	-1.09	33.8	25.7	$2.4 \cdot 10^{-3}$
<i>Agrostis trunctatula</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	Esférico	-0.75	-1.06	24.4	29.3	$5.1 \cdot 10^{-3}$
<i>Rumex angiocarpus</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	Esférico	-0.81	-1.01	10.9	19.8	$1.6 \cdot 10^{-3}$
<i>Micropyrum tenellum</i> (1995) vs. Densidad postfuego (1997)	Esférico	-0.81	-1.01	10.4	19.8	$1.8 \cdot 10^{-3}$
Cobertura total (1997) vs. Densidad postfuego (1997)	Esférico	0.80	1.06	18.2	24.5	$1.7 \cdot 10^{-3}$
<i>Agrostis trunctatula</i> (1997) vs. Densidad postfuego (1997)	Esférico	0.80	1.03	11.1	22.3	$2.1 \cdot 10^{-3}$

En 1997, descendieron las dependencias espaciales de las variables cobertura total de herbáceas y *A. truncatula* frente a la población de *C. eriocarpus* cuatro años tras el fuego (25 y 22%, respectivamente) y dicha relación pasó a ser de signo positivo (Tabla 4.9).

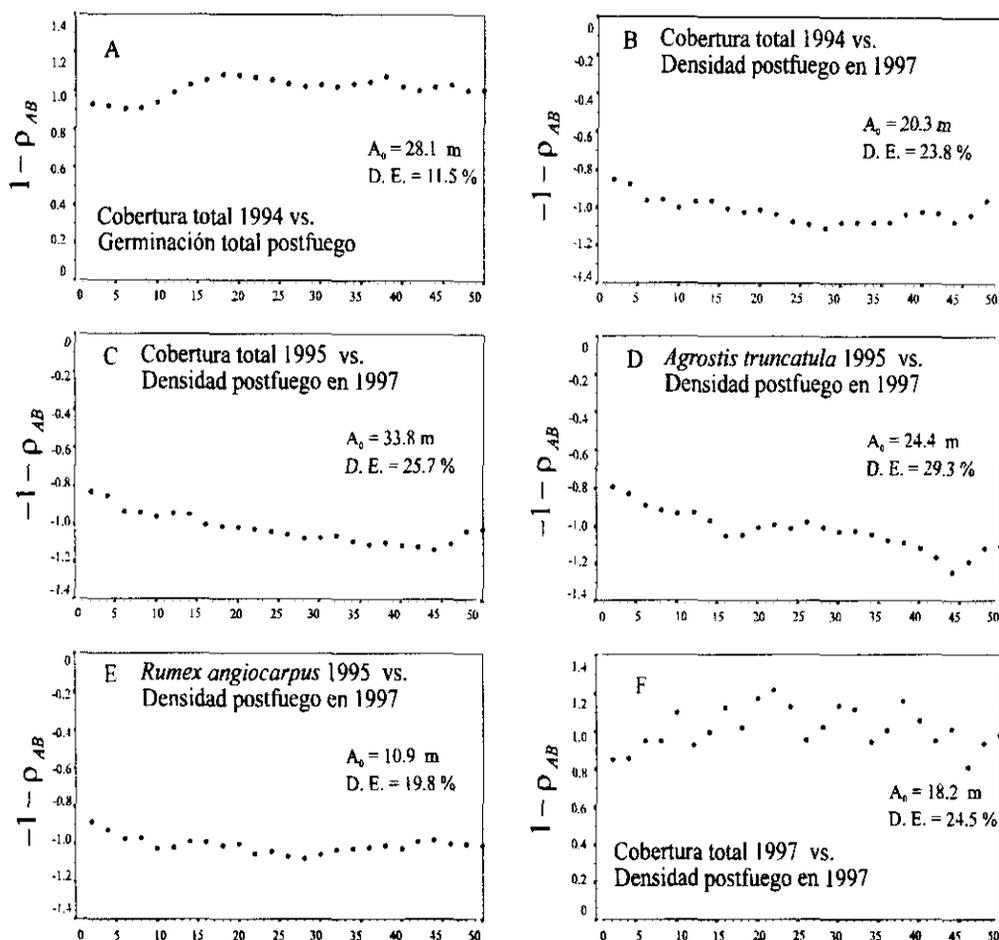


Fig. 4.9. Correlogramas cruzados de la cobertura total en 1994 frente a la germinación total tras el fuego (A) y cobertura en 1994, 1995 y 1997 (B-D) y principales especies en 1995 (E-F) frente a la y la densidad de *C. eriocarpus* cuatro año después del fuego en un escobonal de *C. eriocarpus* quemado en 1993 en la Sierra de Gredos. La densidad de *C. eriocarpus* cuatro año después del fuego y la germinación total tras el fuego fueron analizadas de manera semicuantitativa (ver capítulo 3). Estudio realizado con intervalo máximo activo de 50m y distancia mínima de entre observaciones de 2m. C_0 : Semivarianza a la distancia cero; $C_0 + C$: Semivarianza a la distancia máxima de correlación (A_0); A_0 : Distancia máxima de correlación o rango (expresado en metros); D.E.: Dependencia espacial ó varianza estructural.

4.4 DISCUSIÓN

4.4.1 Dinámica postincendio a corto plazo de la comunidad vegetal

El rebrote de las plantas herbáceas fue el principal mecanismo de regeneración de la vegetación en los primeros meses después del fuego. Una de las especies responsable de esta rápida respuesta fue *Rumex angiocarpus*, especie que dominó el primer año tras el fuego. A partir del primer año, *Agrostis trunctatula*, también rebrotador facultativo, experimentó un incremento importante en su abundancia, llegando a dominar claramente cuatro años tras el fuego (Tabla 4.1). Hubo un grupo de especies, en el que abundaron las anuales, que alcanzaron el máximo de cobertura en el primer (o segundo) año tras el fuego y luego desaparecieron prácticamente al cuarto año (*Micropyrum tenellum*, *Anthoxanthum aristatum* y *Spergula morisonii*). Otras especies perennes hemicriptófitas además de *Agrostis trunctatula* como *Digitalis thapsi*, *Festuca elegans* y el terófito *Senecio sylvaticus* permanecieron en la comunidad, no experimentando descensos a pesar del incremento en cobertura de *A. trunctatula* a partir del segundo año.

Nuestros resultados muestran que la dinámica de la comunidad obtenida en este estudio fue diferente a la encontrada en otras parcelas quemadas como matorral en esta zona. Así, las especies leñosas (*C. eriocarpus* y *H. viscosum*) cuatro años después del fuego no llegaron a alcanzar el 3% de cobertura, mientras que la media de otras parcelas con la misma edad tras el fuego estuvo en torno al 60% (Faraco et al. 1993, Moreno et al. 1995). Igualmente, estos datos muestran una regeneración de la cubierta vegetal inferiores a los obtenidos en otros ecosistemas mediterráneos europeos (Arianoutsou 1984, Casal 1987, Abad et al. 1997), australianos (Hobbs y Atkins 1990) y californianos (Keeley et al. 1981, Keeley y Keeley 1981, Keeley y Keeley 1984). Otro tanto ocurrió con las especies herbáceas que tuvieron un desarrollo de cobertura más lento que lo

habitual en estas zonas (Faraco et al. 1993; Moreno et al. 1995) aunque cuatro años tras el fuego estas especies parecían seguir aumentando su cobertura. Este colapso de la comunidad vegetal, que se une al de la población de la principal especie leñosa, muestra que la respuesta de este matorral puede ser altamente inestable como consecuencia del incendio, dejándolo prácticamente desprovisto de cubierta vegetal que le permita resistir a la erosión. Dado que se estima que el riesgo de erosión es elevado con valores de recubrimiento inferiores al 30% (Thornes 1990), durante los cuatro primeros años tras el fuego este matorral estuvo prácticamente desprovisto de protección. Ciertamente, como consecuencia de las lluvias en otoño (Fig. 3.2) pudieron observarse masivos fenómenos de erosión en la parcela (observación personal). Las lluvias otoñales en zonas incendiadas pueden conllevar fenómenos erosivos muy importantes (Bautista et al. 1997)

Esta dinámica de la comunidad herbácea, dominada por especies perennes rebrotadoras desde el primer año tras el fuego, coincide con estudios tras el fuego en la Comunidad Valenciana (Abad et al. 1997) y es diferente a la descrita para otros tipos de vegetación mediterránea, principalmente pinares, en las que los terófitos juegan un papel más importante en los primeros años tras el fuego (Trabaud et al. 1985, Thanos et al. 1989, Kazanis y Arianoutsou 1996, Pérez y Moreno 1998). Dinámicas similares a la aquí encontrada han sido descritas en fuegos de vegetación subarabustiva de la costa californiana (Westman 1981, Keeley y Keeley 1984). Al igual que en nuestro caso, la comunidad herbácea postincendio estuvo mayoritariamente dominada por gramíneas, aunque en el caso californiano la regeneración de las especies leñosas, fundamentalmente por vía de rebrote, fue mayor, lo que repercutió en una disminución más temprana de la cobertura de especies herbáceas, a diferencia de lo sucedido en nuestro estudio.

La existencia en etapas intermedias de la sucesión postincendio de especies herbáceas perennes coincide con lo obtenido para otras zonas en la Sierra de Gredos, en las que a medida que avanza la sucesión estas especies tienden a ganar protagonismo (Faraco et al. 1993). Esto mismo ha sido descrito para otros ecosistemas de matorral mediterráneo, como el *fynbos* surafricano y los brezales australianos (Spetch 1969, Krugger 1983). Igualmente, en la vegetación madura de la garriga francesa se encuentran este tipo de herbáceas perennes, como es *Brachypodium ramosum*, aunque dispersas y

ligadas a lugares con alta frecuencia de fuegos (Spetch 1969, Trabaud 1973). También existen ejemplos en el chaparral, como es *Stipa lepida* en zonas dominadas por *Ceanothus megacarpus* (Kruger 1983). Estas especies herbáceas perennes suelen tener un crecimiento rápido tras el fuego, lo que les permite disputar el espacio a especies arbustivas y subarbustivas, son bastante longevas y poseen una capacidad reproductiva entre periodos largos de fuego, ocupando claros dentro del matorral (Kruger 1983). En la comunidad valenciana ha sido estudiada la dinámica postincendio de *Brachypodium retusum* (Abad et al. 1997). Esta gramínea hemicriptófita perenne, al igual que *A. truncatula*, es responsable de gran parte del recubrimiento vegetal en zonas incendiadas y al igual que en nuestro caso desde los primeros años suele ser la especie dominante del estrato herbáceo (entre el 20 y el 40 % el primer año tras el fuego). Esto es debido en gran parte a su vigoroso rebrote el primer año tras el fuego gracias a su alta relación de biomasa subterránea/biomasa aérea, reflejo de su adaptación a las perturbaciones. De hecho, su biomasa se ve favorecida en situaciones de altas frecuencias de fuego con respecto a otras especies. Estos autores apuntan la existencia de una relación compleja entre variables meteorológicas, recurrencia de fuegos y competencia interespecífica con respecto a la respuesta de *B. retusum*. Quizás *A. truncatula* esté jugando un papel similar al jugado por *B. retusum* en la sucesión postincendio de otros ecosistemas.

Nuestros resultados muestran que, si bien, en general, las entradas de nuevas especies con el paso del tiempo fue la nota dominante, otras, sin embargo, tuvieron una clara tendencia a desaparecer, y ello a pesar de la baja cobertura total de las plantas, lo que indica que otros factores debieron jugar un papel en ello. Llama la atención, por ejemplo, la práctica desaparición de *Rumex angiocarpus*, después de ser dominante durante los dos primeros años, sin que se detectase relación alguna significativa con la otra especie que aumentó su cobertura, *Agrostis truncatula*. Su abundancia en el segundo año y la notable producción de frutos y semillas que se observó (observación personal) indican que factores asociados al reclutamiento deben haber sido los responsables de que esta especie no siguiese jugando un papel importante en la comunidad. Otro tanto podría decirse de *Anthoxanthum aristatum* o de *Micropyrum tenellum*, cuya desaparición de la comunidad parece clara al cabo del cuarto año tras el

fuego. El conocimiento de los factores que determinan estas dinámicas es un aspecto de la ecología del fuego de los matorrales mediterráneos que merece ser estudiado en detalle.

Nuestros resultados muestran que las dos variables elegidas para caracterizar la comunidad (riqueza específica media y cobertura total) tuvieron efectos diferentes en su dinámica temporal. Así, la riqueza específica media en 1994 permaneció siempre correlacionada positivamente y de forma significativa con dicha variable en los años sucesivos, lo que indica una mayor inercia de las condiciones iniciales. Los cuadrados ricos en especies en el primer año tras el fuego lo siguieron siendo al cabo del cuarto año. Eso no fue así con la cobertura total, cuya relación en el cuarto año consigo misma en el primer año no fue estadísticamente significativa. Por tanto, parece que el estado inicial sí determinó en parte lo que ocurrió al menos hasta el segundo año tras el fuego, pero en el cuarto año desapareció tal influencia.

4.4.2. Dinámica de la estructura espacial de la comunidad y factores determinantes

Aunque no tenemos datos para la comunidad entera antes del incendio, los patrones espaciales obtenidos en el capítulo anterior sugieren que, como consecuencia del incendio, la configuración espacial de la comunidad cambió drásticamente, pasando de un sistema poco estructurado espacialmente, a escalas de hasta unas decenas de metros, a otro fuertemente estructurado, con un alto nivel de dependencia espacial para algunas de las principales variables descriptoras de la comunidad o de alguna de las especies principales. Este hecho se ve reforzado por la configuración espacial con "efectos agujero" muy marcados, lo que indica una configuración en manchas claramente diferenciadas que se repiten en el espacio. Los factores que determinaron esta configuración espacial fueron tan importantes para el caso de la riqueza que cuatro años tras el fuego todavía eran patentes, aunque con ligeras variaciones y diferencias para las

distintas variables, como se comenta más adelante. Estos patrones espaciales no se debilitaron con el paso del tiempo, aunque sería de esperar que así ocurra transcurrido un lapso mayor de tiempo (Kershaw 1958, Brereton 1971, Shafi y Yarranton 1973, Yarranton y Morrison 1974, Dale y McIsaac 1989), aunque haya casos que no permitan generalizar esta asunción (Anderson 1967, Dale y Blundon 1990 y Sheaffer 1993).

Nuestros resultados muestran la diferente respuesta de las plantas en lo que podemos denominar variables cuantitativas del sistema (cobertura vegetal) o cualitativas (riqueza específica). Mientras que la cobertura vegetal sufrió cambios notables con el tiempo y, poco a poco, pareció perder fuerza su estructuración espacial, en el caso del grado de dependencia espacial de la riqueza específica permanecieron altos y sin una tendencia a la disminución. Esto indica una mayor inercia en el caso de la riqueza específica, cuyo patrón espacial seguía siendo casi el mismo cuatro años tras el fuego, todo ello incluso a pesar del trasiego de especies que ocurrió durante este tiempo.

De los diferentes factores que pudieron intervenir en la configuración espacial comentada parece claro que la gravedad del fuego, medida esta por el diámetro de las ramas quemadas, fue el factor determinante, como lo avala la covariación espacial conjunta de casi el 70% entre esta variable y la riqueza específica. Aunque la relación con la biomasa antes del incendio fue también importante, la mayor relación la hubo con el diámetro de las ramas quemadas, tanto al nivel espacial como al no espacial. Todo ello implica que variaciones en la cantidad y calidad de la biomasa antes del fuego pueden suponer variaciones en la gravedad del fuego (segundo capítulo) y determinar importantes configuraciones espaciales en algunas de las variables de la vegetación, como son la cobertura total o, en mayor medida, la riqueza específica. Esta no linealidad entre estos procesos es, sin duda, uno de los aspectos más sobresalientes de este estudio. El hecho de que en los ambientes quemados, sobre todo en las zonas altamente productivas como son las aquí estudiadas, la configuración espacial de variables representativas de la respuesta vegetal, como es la riqueza específica, puedan estar condicionadas por variaciones espaciales del combustible, hace que debamos tener en cuenta estas variaciones espaciales de forma particular a la hora de estudiar los efectos del fuego.

Al nivel espacial y a escala 2 x 2 m, las variables generales del estado de la comunidad, como fueron el índice de riqueza y la cobertura total, presentaron un patrón claramente contagioso con intensidades de patrón altas y existiendo una periodicidad en torno a 40 m, indicada por un claro efecto agujero (Tabla 4.5 y Fig. 4.3 y 4.4). Los patrones espaciales de las variables riqueza y cobertura que aparecieron dentro de las manchas de 40 m presentaron un aumento del tamaño de las manchas (Tabla 4.5). Sin embargo, la periodicidad cada 40 m se mantuvo desde 1994 a 1997 en el caso de la riqueza específica y en 1994 y 1995 en el caso de la cobertura total. La mayor parte de los trabajos anteriores coincidieron en que la escala de estudio tiende a aumentar a medida que avanza la sucesión (Kershaw 1958, Greig-Smith 1964, Anderson 1967, Brereton 1971, Yarranton y Morrison 1974, Dale y McIsaac 1989), aunque estos estudios fueron a más largo plazo que en el presente trabajo. Por otro lado, Dale y Blundon (1990) y Sheaffer (1993) no encontraron diferencias importantes en la estructura espacial con respecto a la etapa sucesional.

La dependencia espacial de la riqueza estimada disminuyó en 1995 y en 1997 volvió a los valores obtenidos en 1994, mientras que la dependencia espacial de la cobertura total descendió, especialmente entre 1995 y 1997. Los descensos importantes en la intensidad de patrón espacial se pueden producir en etapas de clímax o en etapas de cierta estabilidad (Shafi y Yarranton 1973). En nuestro trabajo, mientras la variable cobertura tiende hacia una etapa de cierta estabilidad, la riqueza estimada parece aún estar en fase de transición o reajuste, a juzgar por los elevados valores de dependencia espacial en 1997.

4.4.3. Dinámica del patrón espacial por especies

El hecho de que la cobertura en 1994 estuviese relacionada con la riqueza específica en ese año y sucesivos años y que, a su vez, estuviese relacionada con la

cobertura de las dos especies dominantes (*A. truncatula* y *R. angiocarpus*), sugiere que esas zonas actuaron como sitios seguros, los cuales pudieron actuar como centros de dispersión y recolonización del sistema entero. La mayor cobertura alcanzada en esos cuadrados por las dos especies dominantes no parece que fuera negativa para la progresión del sistema, por cuanto sólo en el cuarto año la relación entre la cobertura de *A. truncatula* y la riqueza específica media se hizo significativamente negativa. La dinámica de *A. truncatula* sugiere que esta especie siguió expandiéndose con el paso del tiempo, y no fue hasta el cuarto año en que terminó afectando negativamente a otras especies. Por el contrario, la dinámica de *R. angiocarpus*, cuya relación con la riqueza al cabo del cuarto año fue positiva aunque no significativa, probablemente debido a la desaparición de esta especie en el cuarto año, sugiere que la liberación de espacio permitió la entrada de nuevas especies.

Hubo diferencias en la dinámica espacial de las distintas especies, concretamente de *A. truncatula* y *R. angiocarpus*. Esta última fue la especie dominante en cuanto a su frecuencia en 1994 y la segunda en importancia en 1995, presentó tamaños de mancha similares a los de la cobertura total (15 m), aunque con una disminución del grado de dependencia espacial. Dado que de un año a otro la frecuencia y cobertura de esta especie aumentó esto sugiere que la especie se expandió ligeramente por toda el área de una forma más bien aleatoria, sin una clara expansión a partir de las zonas en las que estaba inicialmente, y manteniéndose principalmente en los sitios ya colonizados. El hecho de que presentase un patrón similar al de la cobertura y que, además, se relacionase positiva y significativamente con esta variable en los dos primeros años indica que, probablemente, los factores que contribuyeron a conformar a la cobertura total fueron los que actuaron sobre esta especie.

La dinámica de *A. truncatula* fue muy diferente, aumentando en el tamaño de las manchas y, especialmente, en su grado de dependencia espacial. Esto sugiere que la colonización de *A. truncatula* tuvo lugar a partir de unos pocos focos a partir de los cuales fue colonizando el espacio de forma contagiosa, dando lugar a patrones que aumentan de tamaño y se hacen más acusados. Sin embargo, Abad et al. (1996), aunque no realizaron medidas específicas, no encontraron un patrón espacial contagioso para

Brachypodium retusum, una especie que puede jugar un papel tras el fuego similar al de *A. truncatula*. Este aumento del tamaño de la mancha entre el segundo y cuarto año tras el fuego (de 9 a 36 m) probablemente fuera debido a la unión de varias manchas de 9 m citadas, como ha sido documentado en trabajos anteriores (Greig-Smith 1964, Yarranton y Morrison 1974, Dale y MacIsaac 1989). Esta agregación de manchas fue causada probablemente por la colonización de nuevas zonas a través del desarrollo de los rebrotes y al establecimiento de nuevas plántulas a partir del segundo año tras el fuego (obs. pers.).

Dado que ninguno de los tamaños de mancha obtenidos para *A. truncatula* tuvieron que ver con los obtenidos para la riqueza específica o la cobertura, esto sugiere que la dinámica espacial de esta especie fue diferente, y al margen de los principales factores que conformaron el espacio tras el fuego. Es posible que las semillas de *Agrostis truncatula* sean fácilmente destruidas por el fuego. *Agrostis truncatula* no presentó un establecimiento importante de nuevas plantas hasta el segundo año tras el fuego (obs. pers.), como ocurrió con *Stipa lepidota* en la vegetación costera de California (Keeley y Keeley 1984) y con *B. retusum* en el levante español (Abad et al. 1997). Los nuevos reclutamientos, ocurridos después de 1995, pudieron ser importantes en los cambios en el patrón espacial de *A. truncatula*. Por otro lado, dentro de estas zonas de 36 m delimitadas por el efecto agujero que se repitieron en el espacio, se encontró que el cambio era suave, indicativo de un gradiente.

Por último, la tercera especie para la que se pudo estudiar el patrón espacial, fue *Micropyrum tenellum* en 1995, año en el que fue suficientemente frecuente para poder aplicar dicho análisis. Dicho análisis indicó que sus manchas fueron menos acusadas pero de rango similar a lo obtenido para *R. angiocarpus*, lo que indica una dinámica similar, y lo que corrobora con el hecho de que esta especie tendiese a desaparecer también en el cuarto año.

Por tanto, nuestros apuntes apuntan a que las especies estudiadas se comportan de forma diferente y que, cambios en la estructuración espacial del ecosistema pueden ser decisivos en dinámicas ulteriores. Dado los cambios observados aquí, suficientemente

importantes como para que en un siguiente incendio pudiesen alterarse los patrones de la gravedad del fuego, es posible que estemos ante un sistema altamente inestable, con dinámicas espaciales poco conocidas pero que pueden ser decisivas para su funcionamiento y mantenimiento. Nuevamente nuestros resultados muestran la variable espacial también debe ser abordada para el conocimiento de las relaciones entre especies.

4.4.4. Relaciones espaciales entre la cobertura total y las especies más abundantes con respecto a la población de *C. eriocarpus*

La germinación de *C. eriocarpus* no estuvo relacionada con la cobertura de herbáceas en junio de 1994 debido a que se produjo antes de esta fecha, cuando la cobertura de herbáceas era más baja. Esto se ve confirmado por el análisis de correlación con coeficientes no significativos, las diferencias no significativas entre las medias de cobertura en zonas donde hubo o no hubo germinación y el análisis espacial conjunto con escasa dependencia espacial.

Sin embargo, la dinámica de la mortalidad sí pareció estar relacionada con la cobertura de herbáceas, como lo demuestra el grado de dependencia espacial negativo entre la densidad de plántulas de *C. eriocarpus* en 1997 con respecto a la cobertura en 1994, y en mayor medida con respecto a la cobertura en 1995. Esta dinámica de mortalidad relacionada con la cobertura en 1994 y 1995 pudo contribuir a mantener la estructura espacial contagiosa de la germinación de *C. eriocarpus*, para seguir siendo contagiosa en 1997. Las especies responsables de esta posible competición entre las especies herbáceas y *C. eriocarpus*, fueron *R. angiocarpus* en 1994 y 1995 y, más claramente, *A. truncatula* en 1995, como indica el mayor coeficiente de correlación, su mayor dependencia espacial conjunta con la densidad de plántulas de *C. eriocarpus* en 1997, que la presentada por la cobertura total y las medias de cobertura superiores en aquellos sitios donde la densidad cuatro años tras el fuego de *C. eriocarpus* fue menor.

Por otro lado, la cobertura de herbáceas en 1997 estuvo relacionada positivamente con respecto a la densidad de *C. eriocarpus* en 1997, posiblemente porque los individuos de esta especie habían alcanzado tal desarrollo que la competencia con las herbáceas ya no contribuye de forma importante a determinar su mortalidad.

Capítulo 5

Conclusiones

5.1. Patrones espaciales del combustible y de la gravedad del fuego

1. Las variables indicadoras de la cantidad y calidad del combustible no necesariamente presentan los mismos patrones, en cuanto a su grado de dependencia espacial o en cuanto al tamaño de las manchas que forman.

2. En general, la intensidad de los patrones espaciales del combustible fue escasa, menor para la biomasa total que para las variables indicadoras de la calidad del mismo, y sin aparente relación con variables indicadoras de la calidad del suelo, como es su pedregosidad.

3. El patrón espacial de la gravedad del fuego fue muy acusado, con una estructura compleja que refleja, en orden de importancia relativa, las variaciones espaciales en la calidad y en la cantidad total de combustible antes del fuego.

4. La intensificación del patrón espacial de la variable indicadora de la gravedad del fuego indica que pequeñas variaciones en la distribución espacial del combustible pueden significar grandes variaciones en la gravedad del fuego. Esta falta de linealidad en la relación puede ser importante a la hora de determinar los impactos del fuego.

5. El diámetro mínimo de las ramas quemadas, acompañado de un conocimiento detallado de las relaciones alométricas de las especies en estudio, puede ser un buen procedimiento para determinar el patrón espacial de la gravedad del fuego.

5.2. Demografía y patrón espacial postincendio de *C. striatus* subsp. *eriocarpus*

1. Como consecuencia de un sólo fuego las poblaciones de *C. eriocarpus* pueden sufrir importantes reducciones en el número de individuos y grandes cambios en su estructura espacial, haciéndolo pasar de un matorral poco estructurado espacialmente y de grandes manchas a otro bien estructurado espacialmente y con manchas de tamaño más pequeño.

2. La germinación de *C. eriocarpus* tras el fuego se produce fundamentalmente durante marzo, abril, mayo y excepcionalmente en junio. El crecimiento y la supervivencia de estas plantas es independiente de la fecha de germinación.

3. La mortalidad de las plantas que germinan tras el incendio es importante en el primer año, mientras que en el segundo año la mayoría de ellas sobreviven. La mortalidad se produce en cualquier momento desde la emergencia, y, aunque en el verano puede aumentar, es prácticamente tan importante durante la primavera como durante el verano.

4. La germinación total de *C. eriocarpus* y las plantas establecidas de esta misma especie cuatro años tras el fuego, así como sus patrones espaciales son poco predecibles en función de las variables caracterizadoras del sistema antes del fuego (como es la densidad, la biomasa o la pedregosidad) ni tampoco en función de la gravedad del mismo. No obstante, la gravedad del fuego resultó espacialmente el factor más relacionado, e inversamente, con la germinación total postincendio.

5. La intensidad del patrón espacial de la población de *C. eriocarpus*, tras un inicial incremento, tiende a disminuir, aunque la intensidad siguió siendo importante cuatro años tras el fuego. El tamaño de las manchas tiende a aumentar ligeramente durante los dos primeros años para estabilizarse al cuarto año tras el fuego.

5.3. Dinámica y patrón espacial postincendio de la comunidad vegetal

1. Los escobonales de *C. eriocarpus* pueden ser colapsados y sustituidos por sistemas dominados por especies herbáceas perennes rebrotadoras como consecuencia del fuego. Esto implica una mayor susceptibilidad a pérdidas de suelo por erosión y a la inestabilidad del ecosistema.

2. La dinámica temporal y espacial de la comunidad vegetal tras el fuego son diferentes, de manera que las dinámicas temporales no necesariamente se corresponden con dinámicas equivalentes al nivel espacial, esto es, un aumento en la abundancia o frecuencia de una variable caracterizadora de la comunidad o una especie no siempre implica cambios en su patrón de distribución espacial.

3. Las dinámicas temporales del patrón espacial de la riqueza de especies y la cobertura vegetal son diferentes. La cobertura vegetal tiene una dinámica más rápida, y al cabo del tiempo, se diferencia de su estructura inicial postincendio. Sin embargo, la riqueza específica presentó una estructuración espacial más duradera en el tiempo, lo que implica una mayor influencia de los estadios iniciales en cuanto a riqueza de especies.

4. La gravedad del fuego determina la configuración espacial de la riqueza específica y, en menor medida, de la cobertura vegetal. La gravedad del fuego influye negativamente en ambas variables durante los dos primeros años tras el fuego. Los aspectos de la calidad del ecosistema, expresado por su riqueza específica pueden tener una mayor sensibilidad a la gravedad del fuego y mostrarla durante más tiempo, que otros aspectos más cuantitativos, como los relacionados con la abundancia vegetal, tales como la cobertura total.

5. Aunque de forma indirecta, parece que la supervivencia de la población estudiada de *C. eriocarpus* y su patrón de distribución espacial pueden estar afectados por la abundancia, especialmente durante los dos primeros años, de especies herbáceas hemicriptófitas perennes de estrategia rebrotadora, como es *A. truncatula*.

Bibliografía

BIBLIOGRAFÍA

- Abad, N., Caturla, R. N., Baeza J., Bladé, C., Vieira, F., Carbó, E., Valdecantos, A., Bonet, A., Serrasolsas, I., Guàrdia, R., Raventós, J., Alloza, J. A., Escarré, A., Bellot, J. y Vallejo, V. R. 1997. Regeneración de los montes quemados. En: La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. Ed: V. R. Vallejo. pp 51-148. CEAM. Valencia.
- Abdallah, M. M. F., Jones, R. A. y El-Beltagy A. S. 1989. An efficient method to overcome seed dormancy in Scotch Broom (*Cytisus scoparius*). *Environmental y Experimental Botany*. 29(4):499-505.
- Albini, F. A. y Anderson, E. B. 1982. Predicting behavior in US Mediterranean ecosystems. In: Conrad, C. E. y Oechel, W. C. (eds.). Proc. Symp. on Dynamics and Management of Mediterranean type ecosystems. USDA Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station Gen. Tech. Report PSW-58, Berkley, CA.
- Anderson, D. J. 1967. Studies on structure in plant communities. III. Data on pattern in colonizing species. *Journal of Ecology* 55: 397-404.
- Anónimo. 1970. Mapa geológico 1:200 000. Instituto Geológico y Minero de España.
- Anónimo. 1989. Mapa de Cultivos y Aprovechamientos de España (1:200000). Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Dirección General de la Producción Agraria, Madrid.
- Añorbe, M., Gómez, J. M., Pérez, M. A. y Fernández, B. 1990. Influencia de la temperatura sobre la germinación de semillas de *Cytisus multiflorus* (L'Her) Sweet y *Cytisus oromediterraneus* Riv. Mar. *Studia Oecologica* VII:85-100.
- Arianotsou-Faragggitaki, M. 1984. Post-fire sucesional recovery of a phryganic (east Mediterranean) ecosystem. *Acta Oecologica. Oecologia Plantarum*. 5:387-394.
- Ashby, E. 1948. Statistical Ecology. II. A reassessment. *Botanical Review* 14: 222-234.
- Atkins, L. y Hobbs, R. J. 1995. Measurement and effects of fire heterogeneity in south-west Australian wheatbelt vegetation. *CALMScience Supplement* 4: 67-76.
- Auld, T. D. 1986. Population dynamics of the shrub *Acacia suaveolens* (Sm.) Willd: dispersal and the dynamics of the soil seed bank. *Australian Journal of Ecology* 11:235-254.

- Barbero, M., Bonin, G., Loisel, R., Miglioretti, F. y Quezel, P. 1987. Impact of forest fires on structure and architecture of mediterranean ecosystems. *Ecologia Mediterranea* XIII(4): 39-50.
- Bautista, S., Abad, N., Llovet, J., Bladé, C., Ferrán, A., Ponce, J. M., Caturla, R. N., Alloza, J. A., Bellot, J. y Vallejo, V. R. 1997. Siembra de herbáceas y aplicación de mulch para la conservación de suelos afectados por incendios forestales. En: La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. CEAM. Ed: V. R. Vallejo. pp. 395-434.
- Bell, G., Lechowicz, M. J., Appenzeller, A., Chandler, M., DeBlois, E., Jackson, L., Mackenzie, B., Preziosi, R., Shallemberg, M. y Tinker, N. 1993. The spatial structure of the physical environment. *Oecologia* 96: 114-121.
- Betti, A. 1983. *Cytisus scoparius* entomofauna. *Italia Forestale e Montana* 38: 98-103.
- Biondi, F., Myers D. E. y Avery, C. C. 1994. Geostatistically modeling stem size and increment in an old-growth forest. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1354-1368.
- Blachman, G. E. 1935. A study by statistical methods of the distribution of species in grassland. *Ann. Bot. Lond.* 49: 749-777.
- Black, C. H. 1987. Biomass, nitrogen and phosphorous accumulation over a southern California fire cycle chronosequence. In: Tenhunen, J. D. et al. (eds.) Plant response to stress. Functional analysis in mediterranean ecosystems, pp. 445-448. Springer-Verlag. New York, NY.
- Bond, W. J., le Roux, D. y Erntzen, R. 1990. Fire intensity and regeneration of myrmecochorous Proteaceae. *S. Afr. Tydskr. Plantk.* 56(3): 326-330
- Bond, W. J. y van Wilgen, B. W. 1996. Fire and plants. Population and Community Biology Series 14, Chapman y Hall, pp. 263.
- Borcard, D., Legendre P. y Drapeau P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3): 1045-1055
- Bossard, C. C. 1993. Germination of *C. scoparius*. *Madroño* 40:47-61.
- Bossard, C. C. y Rejmanek, M. 1992. Why have green stems?. *Functional Ecology* 6: 197-205.
- Bossard, C. C. y Rejmanek M. 1994. Herbivory, growth, seed production and resprouting of an exotic invasive shrub *Cytisus scoparius*. *Biological Conservation* 67: 193-200.
- Bouxin, G. y Gautier, R. 1982. Pattern analysis in Belgian limestone grasslands. *Vegetatio* 49: 65-83.

- Bradstock, R. A., Auld, T. D., Ellis, M. E. y Cohn J. S. 1992. Soil temperatures during bushfires in semi-arid, mallee shrublands. *Australian Journal of Ecology* 17: 433-440
- Bradstock, R. A. y Myerscough, P. J. 1988. The survival and population response to frequent fires of two woody resprouters *Banksia serrata* and *Isopogon anemonifolius*. *Australian Journal of Botany* 36: 415-431.
- Bravo, L. 1980. We are loosing the war against brooms. *Fremontia* 15: 27-29.
- Brereton, A. J. 1971. The structure of species population in the initial stages of salt-marsh succession. *Journal of Ecology* 59: 321-338.
- Burgess, T. M. y Webster, R. 1980a. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. I. The semivariogram and the punctual krigging. *Journal of Soil Science* 31: 315-331.
- Burgess, T. M. y Webster, R. 1980b. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. II. Block krigging. *Journal of Soil Science* 31: 333-341.
- Burgess, T. M., Webster, R. y McBratney, A. B. 1981. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. IV. Sampling strategy. *Journal of Soil Science* 32: 643-659.
- Burrough, P. A. 1983a. Multiscale sources of spatial variation in soil. I. The application of fractal concepts to nested levels of soil variation. *Journal of Soil Science* 34: 577-597.
- Burrough, P. A. 1983b. Multiscale sources of spatial variation in soil. II. *Journal of Soil Science* 34: 599-620.
- Carpenter, S. R. y Chaney, J. E. 1983. Scale of spatial pattern: four methods compared. *Vegetatio* 53: 153-160.
- Carreira, J. A. 1992. Biogeoquímica y disponibilidad del N y P en una cronosecuencia de suelos semiáridos dolomíticos asociada a distintos regímenes de incendios. Tesis Doctoral. Universidad de Málaga.
- Carreira, J. A., Sánchez Vázquez, F y Neill, F. X. 1992. Plant nutrient changes in a semi-arid Mediterranean shrublands after fire. *Journal of Vegetation Science* 3: 457-466
- Casal, M. 1982. Sucesión secundaria en vegetación de matorral de Galicia tras dos tipos de perturbación: incendio y roza. Tesis Doctoral. Universidad de Sevilla.
- Casal, M. 1985. Cambios en la vegetación de matorral tras incendio en Galicia. En: Estudios sobre la prevención y efectos ecológicos de los incendios forestales. pp. 93-101. ICONA. Madrid.

- Casal, M. 1987. Post-fire dynamics of shrublands dominated by papiloneceae plants. *Ecología Mediterránea* XIII(4): 87-97.
- Casal, M., Basanta, M y García Novo, F. 1984. La regeneración de los montes incendiados en Galicia. Monografía nº 99. Servicio de Publicaciones. Universidad de Santiago de Compostela.
- Casal, M., Basanta, M. y García Novo, F. 1986. Sucesión secundaria de la vegetación herbácea tras el incendio de matorral, bajo repoblación forestal de *Pinus*. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Biología)* 82(1-4): 25-34.
- Casal, M., Basanta, M. y González, F., Montero, R., Pereiras, J. y Puentes, A. 1990. Post-fire dynamics in experimental plots of shrubland ecosystems in Galicia (NW Spain) En: *Fire in ecosystem dynamics*, pp. 71-75. Ed. J. G. Goldamer y M. J. Jenkins. SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands, pp. 33-41.
- Castro, J. F., Bento, J. y Rego, F. 1990. Regeneration of *Pinus pinaster* after wildfire. In: *Fire in ecosystem dynamics*, pp. 71-75. Ed. J. G. Goldamer y M. J. Jenkins. SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands.
- Chandler, C., Cheney, P., Thomas, P., Trabaud, L. y Williams, D. 1983. *Fire in forestry. I. Forest fire behavior and effects*. John Wiley and Sons. Canada.
- Christensen, N. L. 1984. The biogeochemical consequences of fire and their effects on the vegetation of the Coastal Plain of the Southeastern of Unites States. In: *The role of fire in ecological systems*. Ed. L. Trabaud. SPB Academic Publishing.
- Christensen, N. L. y Muller, C. H. 1975. Relative importance of factors controlling germination and seedling survival in *Adenostoma chaparral*. *American Midland Naturalist* 93: 71-78.
- Chou, Y. H. 1992. Spatial correlation and weighting functions in the distribution of wildlands fuels. *International Journal of Wildland Fire* 2: 169-176.
- Claphan, A. R. 1936. Over-dispersion in grassland. *Journal of Ecology* 24: 232-251.
- Dale, M. R. T. y Blundon, D. J. 1990. Quadrat variance analysis and pattern development during primary succession. *Journal of Vegetation Science* 1: 153-164.
- Dale, M. R. T. y MacIsaac, D. A. 1989. New methods for the analysis of spatial pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 77: 78-91.
- Dancer, W. S., Handley, J. F. y Bradshaw, A. D. 1977. Nitrogen accumulation in kaolin mining wastes in Cornwall. I. Natural communities. *Plant & Soil* 48: 153-167.
- Davis, F. W., Borchert, M. I. y Odion, D. 1989. Establishment of microscale vegetation pattern in maritime chaparral after fire. *Vegetatio* 84: 53-67.

- Davis, F. W., Hickson, D. E. y Odion, D. 1988. Composition of maritime chaparral related to fire history and soil, Burton Mesa, Santa Barbara County, California. *Madroño* 35 (3): 169-195
- Delattre, I. R. (editor). 1993. Forest fires in Southern Europe: Overview of the EC actions: towards an international cooperation?. The European Parliament, Directorate General for Research, The Stoa Programme, 272 pages.
- De Souza, J., Silka, P. A. y Davis, S. D. 1986. Comparative physiology of burned and unburned *Rhus laurina* after chaparral wildfire. *Oecologia* 71:63-68.
- Debano, L. F. y Conrad, C. E. 1978. The effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. *Ecology* 59(3): 489-497.
- DeBell, D. S. y Rolston, C. W. 1970. Release of nitrogen by burning light forest fuels. *Soil Science Society of America Proceedings* 34: 936-938.
- Debussche, M., Escarré, J y Lepart, J. 1980. Changes in mediterranean shrubs communities with *Cytisus purgans* and *Genista scorpius*. *Vegetatio* 43: 73-82.
- Doussi, M. A. y Thanos, C. A. 1994. Post-fire regeneration of hardseeded plants: ecophysiology of seed germination. *Proceedings 2º International Conference of Forest Fire Research*. Vol. II, pp. 1035-1044, Coimbra.
- Faraco, A. M., Fernández, F. y Moreno, J. M. 1993. Post-fire vegetation dynamics of pine woodlands and shrublands in Sierra de Gredos, Spain. En: *Fire in Mediterranean Ecosystems* (Eds.: L. Trabaud y R. Prodon), Ecosystems Research Report 5, Commission of the European Communities, Brussels-Luxembourg, pp. 101-112.
- Fernández Ales, R., Martín, A., Ortega, F. y Ales, E. E. 1992. Recent changes in landscape structure and function in a Mediterranean region of SW Spain (1950-1984). *Landscape Ecology* 7: 3-18.
- Fernández Santos, B. 1991. Estudio autoecológico de *Cytisus balansae* (Boiss.) Ball y *C. multiflorus* (L'Her.) Sweet. Tesis doctoral, Universidad de Salamanca.
- Fernández Santos, B. y Gómez Gutiérrez, J. M. 1994. Changes in *Cytisus balansae* populations after fire. *Journal of Vegetation Science* 5: 463-472
- Fernández Santos, B., Gómez Gutiérrez, J. M. y Moreno Marcos, G. 1991. Influencia de la topografía en la estructura de la población de *C. multiflorus*. *Studia Ecologica* VIII: 83-95.
- Franklin, S. C., Robertson, P. A. y Fralish, J. S. 1997. Small-scales fire temperature patterns in upland *Quercus* communities. *Journal of Applied Ecology* 34: 613-630.

- Franquesa, T. 1985. Regeneració de les brolles silisícoles de la península del Cap de Creus. *Quaderns d'Ecologia Aplicada*. Diputació de Barcelona.
- Frazer, J. M. y Davis, S. D. 1988. Differential survival of chaparral seedlings during the first summer drought after wildfire. *Oecologia* 76:215-221.
- Fuentes, E. R., Segura, A. M. y Holmgren, M. 1994. Are the responses of matorral shrubs different from those in a ecosystems with reputed fire history?. In: The role of fire in mediterranean-type ecosystems. Eds.: J. M. Moreno y W. C. Oechel. *Ecological Studies* 107, Springer Verlag, New York, pages 16-25.
- Galiano, E. F. 1982a. Detection et mesure de la heterogénéité spatiale des espèces dans les pâturages. *Oecologia Plantarum* 3: 269-278.
- Galiano, E. F. 1982b. Pattern detection in plant population through the analysis of plant-to-all-plant distances. *Vegetatio* 49: 39-43.
- Galiano, E. F. 1983. Detection of multi-species patterns in plant populations. *Vegetatio* 53: 129-138.
- Galiano, E. F., Castro, I. y Sterling, A. 1987. A test for spatial pattern in vegetation using a Monte-Carlo simulation. *Journal of Ecology* 79: 915-924.
- Gallardo Lancho, J. F., Cuadrado Sánchez, S. y González Hernández, M. I. 1981. Suelos forestales de la vertiente sur de la Sierra de Gredos. *Centro de Edafología y Biología aplicada de Salamanca* VII: 155-168.
- Gibson, D. J. y Greig-Smith, P. 1986. Community pattern analysis: a method for quantifying community mosaic structure. *Vegetatio* 66: 41-47.
- Gibson, D. J., Hartnett, D. C. y Merrill, G. L. S. 1990. Fire temperature heterogeneity in contrast fire prone habitat: Kansas tallgrass prairie and Florida sandhill. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117: 349-356.
- Giovannini, G. y Lucchesi, S. 1997. Modifications induced in soil physic-chemical parameters by experimental fires at different intensities. *Soil Science* 162(7): 479-486.
- Gloaguen, J. C. 1990. Post-burn succession on brittany heathlands. *Journal of Vegetation Science* 1: 147-152.
- Gómez Gutiérrez, J. M., González Bartolomé, R., Fernández Santos, B. y Galindo Villardón, P. 1988. Regeneración postfuego del piornal serrano. *Anuario del Centro de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca* XIII: 261-277.
- Gomez Gutiérrez, J. M., Galindo P., Martínez V. y Pérez M. A. 1991. Efectos restrictivos de la fertilidad del suelo sobre la distribución de *C. multiflorus*. *Suelo y planta* 1: 335-350.

- Goodall, D. W. 1974. A new method for the analysis of spatial pattern by random pairing quadrats. *Vegetatio* 29: 135-146.
- Goodall, D. W. y West, N. E. 1979. A comparison of techniques for assessing dispersion pattern. *Vegetatio* 40: 15-27.
- Goodman, D. 1978. Applications of eigenvector analysis in the resolution of spatial patterns in spatial and temporal ecological sequences. *INTECOL* 2-S: 12-16.
- Gray, J. T. 1982. Community structure and productivity in *Ceanothus chaparral* and coastal sage scrub of southern California. *Ecological Monographs* 52: 415-435.
- Greig-Smith, P. 1952a. The use of random and contiguous quadrats in the study of the structure of plant communities. *Am. Bot. Lond. N. S.* 16: 293-316.
- Greig-Smith, P. 1952b. Ecological succession on degraded and secondary forest in Trinidad, British West Indies. *Journal of Ecology* 40: 316-330.
- Greig-Smith, P. 1964. Quantitative plant ecology. Butterworths, London. 2ª Edición.
- Greig-Smith, P. 1979. Pattern in vegetation. *Journal of Ecology* 67: 755-779.
- Greuter, W., Burdet, H. M. y Long, C. 1984/1989. Med-Checklist, vol. 1, 3 y 4. Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève, Genève.
- Gross, K. L., Pregitzer, K. S. y Burton, A. J. 1995. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. *Journal of Ecology* 83: 357-367.
- Gurrea, P., Sanz Benito, M. J. y García, A. 1991. Patrones de comportamiento en gorgojos seminívoros de genisteas (Coleoptera: curculionidea). *Elytron Suppl.* 5(1): 261-267.
- Gutiérrez, D. 1994. Efecto del tratamiento térmico y del tamaño de la semilla sobre la germinación de *Ulex europaeus* L. y *U. gallii* Planchon. *Studia Ecologica* X-XI: 241-246.
- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science* 6: 572-582.
- Haase, P., Pugnaire, F. I., Clark, S. C. y Incoll, L. D. 1996. Spatial patterns in a two-tiered semi-arid shrubland in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 7:527-534.
- Haase, P., Pugnaire, F. I., Clark, S. C. y Incoll, L. D. 1997. Spatial patterns in *Anthyllis cytisoides* shrubland on abandoned land in southeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 8: 627-634.

- Hanes, T. L. 1967. Post-fire chaparral succession in Southern California. *Ecology* 48: 259-264
- Hanes, T. 1971. Succession after fire in the chaparral of Southern California. *Ecological Monographs* 41: 27-52.
- Hellmers, H., Bonner, J. F. y Kelleher, J. M. 1955. Soil fertility: a watershed management problem in the San Gabriel Mountains of Southern California. *Soil Science* 80: 189-197.
- Hernando, C. 1987. Informe experiencia sobre los combustibles forestales del incendio ocurrido en la provincia de Avila el 21-7-86, en el Valle del Tiétar. Memoria sobre el incendio del Valle del Tiétar, Apéndice III.
- Hill, M. O. 1973a. The intensity of spatial pattern in plant communities. *Journal of Ecology* 61: 225-235.
- Hill, M. O. 1973b. Reciprocal averaging: a eigenvector method for ordination. *Journal of Ecology* 61: 237-249.
- Hobbs, R. J. y Gimingham, C. H. 1984. Studies on fire in scottish heathland communities. *Journal of Ecology* 72: 223-240.
- Hobbs, R. J., Currall, J. E. P. y Gimingham, C. H. 1984. The use of 'thermocolor' pyrometers in the study of heath fire behaviour. *Journal of Ecology* 72: 241-250.
- Hobbs, R. J. y Atkins, L. 1988. Spatial variability of experimental fires in south-west Western Australia. *Australian Journal of Ecology* 13: 295-299.
- Hobbs, R. J. y Atkins, L. 1990. Fire-related of a Banksia woodland in South-Western Australia. *Australian Journal of Botany* 38:97-110.
- Hobbs R. J. y Mooney, H. A. 1985. Vegetative regrowth following cutting in the shrub *Bacharis pilulifera* subsp. *consanguinea* (D. C.) C. B. Wolf. *American Journal of Botany* 72: 514-519.
- Horton, J. S. y Kraebel, C. J. 1955. Development of vegetation after fire in the chamise chaparral of southern California. *Ecology* 36: 244-262.
- Isaaks, E. H., y Srivastava, R. M. 1989. An introduction to applied geostatistics. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- Izaki, I., Lahav, H. y Ne'eman, G. 1992. Spatial distribution patterns of *Rhus coriaria* seedlings after fire in a Mediterranean pine forest. *Acta Ecologica* 13(3): 279-289.
- Jackson, R. B. y Caldwell, M. M. 1993. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology* 81: 683-692.

- James, S. 1984. Lignotubers and burls. Their structure, function and ecological significance in mediterranean ecosystems. *Botanical Review*. 50: 225-266.
- Jiménez Guerra, A. 1975. Evolución de los suelos con la altitud en la Vertiente Sur de la Sierra de Gredos. *Anales de Edafología y Agrobiología* 34: 991-1010.
- Journel, A. G. y Huijbregts, C. J. 1978. Mining geostatistics. Academic Press, London.
- Kalabokidis, K. D. y Omi, P. N. 1992. Quadrat analysis of wildland fuel spatial variability. *International Journal of Wildland Fire* 2(4): 145-152.
- Kareiva, P. 1994. Space: the final frontier for ecological theory. *Ecology* 75: 1.
- Kazanis, D. y Arianoutsou, M. 1996. Vegetation composition in a post-fire successional gradient of *Pinus halepensis* forests in Attica, Greece. *International Journal of Wildland Fire* 6(2): 83-91.
- Keeley, J. E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California Chaparral. *Ecology* 68: 434-443.
- Keeley, J. E. 1991. Demographic structure of California chaparral in the long-term absence of fire. *Journal of Vegetation Science* 3: 79-90
- Keeley, J. E. 1992. Recruitment of seedling and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73(4): 1198-1208.
- Keeley, J. E. y Keeley, S. C. 1981. Post-fire regeneration of Southern California Chaparral. *American Journal of Botany* 68(4): 524-530.
- Keeley, J. E. y Keeley, S. C. 1984. Postfire recovery of California Coastal Sage Scrub. *American Midland Naturalist* III(1): 105-117.
- Keeley S. C., Keeley J. E., Hutchinson, S. M. y Johnson, A. W. 1981. Postfire succession of the herbaceous flora in Southern California Chaparral. *Ecology* 62: 1608-21.
- Keeley, J. E. y Zedler, P. H. 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *American Midland Naturalist* 99: 142-161.
- Kenkel, N. C. 1988a. Pattern of self-thinning in jack pine: testing the random mortality hypothesis. *Ecology* 69: 1017-1024.
- Kenkel, N. C. 1988b. Spectral analysis of hummock-hollow pattern in a weakly mineratrophic mire. *Vegetatio* 78: 45-52.
- Kershaw, K. A. 1958. An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of *Agrostis tenuis*. *Journal of Ecology* 47: 31-53.

- Kruger, F. J. 1983. Plant community diversity and dynamics in relation to fire. En: Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients. Eds.: F. J. Kruger, D. T. Mitchell y J. U. M. Jarvis. Springer-Verlag. Berlín, pp. 446-472.
- Krummel, J. R., Gardner, R. H., Sugihara, G., O'Neill, R. V. y Coleman, P. R. 1987. Landscape pattern in a disturbed environment. *Oikos* 48: 321-324.
- Lamont, B. B., Witkowski, E. T. F. y Enright, N. J. 1993. Post-fire litter microsites: safe for seeds, unsafe for seedlings. *Ecology* 74(2): 501-512.
- Legendre P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology* 74(6): 1659-1673.
- Ludwig, J. A. y Goodall, D. W. 1978. A comparison of paired- with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial patterns. *Vegetatio* 38: 49-59.
- Ludwig, J. A. y Reynolds, J. F. 1988. Statistical Ecology. John Wiley y Sons Inc. U.S.A.
- Malanson, G. P. y O'Leary, J. F. 1982. Post-fire regeneration strategies of californian coastal sage shrubs. *Oecologia* 53: 355-358.
- Malanson, G. P. y Trabaud, L. 1988. Vigor of postfire resprouting by *Quercus coccifera* L. *Journal of Ecology* 76: 351-365.
- Mandelbrot, B. B. 1982. The fractal geometry of nature. Freeman, N. Y. 460 pp.
- Margalef, R. 1958. Information theory in Ecology. *General Systematics* 3: 36-71.
- Marion, G. M., Moreno, J. M. y Oechel, W. C. 1991. Fire severity, ash deposition and clipping effects on soil nutrient in chaparral. *Soil Science Society American Journal* 55: 235-240.
- Martin, R. E., Miller, R. L. y Cushwa, C. T. 1975. Germination response of legumes seeds subjected to moist and dry heat. *Ecology* 56: 1441-1445.
- May, T. 1990. Vegetation development and surface runoff after fire in a catchment of Southern Spain. In: Fire in ecosystem dynamics, pp. 117-126. Ed. J. G. Goldamer y M. J. Jenkins. SPB Academic Publishing. The Hague, The Netherlands.
- McBratney, A. B. y Webster, R. 1983. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. V. Co-regionalization and multiple sampling strategy. *Journal of Soil Science* 34: 137-162.
- McMaster, G. S. Jow, W. M. y Kummerow, J. 1982. Response of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus greggi* chaparral to nutrient addition. *Journal of Ecology* 70: 745-756.

- Mills, J. N. 1983. Herbivory and seedlings establishment in postfire southern California chaparral. *Oecologia* 60: 267-270.
- Moreno Marcos, G. Gómez Gutiérrez, J. M. y Fernández Santos, B. 1992. Primary dispersal of *Cytisus multiflorus* seeds. *Pirineos* 140: 75-88.
- Moreno, J. M. 1989. Los ecosistemas terrestres mediterráneos y el fuego. *Política Científica* 18: 46-50
- Moreno, J. M. y Oechel, W. C. 1989. A simple method for estimating fire intensity after a burn in California Chaparral. *Acta Ecologica* 10(1): 57-68.
- Moreno, J. M. y Oechel, W. C. 1991. Fire intensity effects on germination of shrubs and herbs in southern California chaparral. *Ecology* 72(6): 1993-2004.
- Moreno, J. M. y Oechel, W. C. 1992. Factors controlling postfire seedling establishment in Southern California Chaparral. *Oecologia* 90: 50-60.
- Moreno, J. M. y Oechel, W. C. 1993. Demography of *Adenostoma fasciculatum* after fires of different intensities in Southern California Chaparral. *Oecologia* 96: 95-101.
- Moreno, J. M. y Oechel, W. C. 1994. Fire intensity in chaparral. In: The role of fire in Mediterranean ecosystem. Eds.: J. M. Moreno y W. C. Oechel. New York. Springer-Verlag. Ecological Studies vol. 107, pp. 26-45.
- Moreno, J. M., Vázquez, A., Pérez, B., Faraco, A. M., Fernández, F., Quintana, J. R. y Cruz, A. 1995. Los incendios forestales en España y su impacto sobre los ecosistemas: lecciones del estudio de los Montes de Gredos. En: Avances de fitosociología. Ed.: J. Loidi. Servicio Editorial de la Universidad del País Vasco.
- Moreno, J. M., Vázquez, A. y Vélez, R. 1998. Recent history of forest fires in Spain. In: Large Forest Fires. Ed. J. M. Moreno. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands. pp. 159-185.
- Morrison, D. A. y Cary, G. J. 1994. Robustness of demographic estimates of plant responses to fire. *Australian Journal of Ecology* 19: 110-114
- Morrison, R. G. y Yarranton, G. A. 1973. Diversity richness and evenness during a primary sand dune succession at Grand Bend, Ontario. *Canadian Journal of Botany* 51: 2401-2411.
- Naveh Z. 1974. Effect of fire in the Mediterranean Region. En: Fire and Ecosystems. Ed.: T. T. Kozlowski y C. E. Ahlgren. Academic Press. 1974. pp. 401-431.
- Naveh, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the mediterranean region. *Vegetatio* 29: 199-208.

- Ne'eman, G., Lahav, H. y Izaki, I. 1992. Spatial pattern of seedlings 1 year after fire in a Mediterranean pine forest. *Oecologia* 91: 365-370.
- Nicolás, J. P., Galiano, E. F. y García Quintas, M. A. 1980. Análisis de la microestructura espacial de la vegetación en los pastizales. *Studia Ecologica* 1: 109-130.
- Nilsen, E. T., Karpa, D., Mooney, H. A. y Field, C. 1993. Patterns of stem photosynthesis in two invasive legumes (*Spartium junceum*, *Cytisus scoparius*) of the California Coastal Region. *American Journal of Botany* 80(10): 1126-1136.
- Olsvig-Whitakker, L., Shachaw, M y Yair, A. 1983. Vegetation pattern related to environmental factors in a Negev Desert Watershed. *Vegetatio* 54: 153-165.
- Palmer, M. W. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio* 75: 91-102.
- Palmer, M. W. 1990. Spatial scale and patterns of species-environment relationships in hardwood forest of the North Carolina Piedemont. *Coenoses* 5(2): 79-87.
- Panatier, Y. 1994. Variowin 2.3. Institute of Mineralogy. University of Lausanne. Switzerland.
- Patric, J. H. y Hanes, T. L. 1964. Chaparral succession in a San Gabriel Mountain area of California. *Ecology* 45: 353-360
- Pérez, B. 1997. Factores que controlan la variabilidad espacial de la respuesta de la vegetación al fuego en la Sierra de Gredos. Usos del territorio e intensidad del fuego. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Pérez, B. y Moreno, J. M. Methods for quantifying fire severity in shrublands-fire (en prensa).
- Pérez, B. y Moreno, J. M. 1998. Fire-type and forestry management effects on the early postfire vegetation dynamics of a *Pinus pinaster* woodland. *Plant Ecology* 134: 27-41.
- Pérez, B., Sánchez-Mata, D. y Moreno, J. M. 1997. Effects of past and current land-use on post-fire vegetation in Sierra de Gredos, Spain. pp. 419-424. En: P. Balabanis, G. Eftichidis y R. Fantechi (eds), Forest fire risk and management. EUR 16719 Report Series, Commission of the European Communities.
- Phillips, J. D. 1985. Measuring complexity of environmental gradients. *Vegetatio* 64: 95-102.
- Phillips, M. E. 1954. Studies in quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersal. *Journal of Ecology* 42: 187-210.

- Pielou, E. C. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York, 286 pp.
- Pielou, E. C. 1977. Mathematical ecology. J. Wiley y Sons, Inc. New York, 385 pp.
- Platt, T. y Denman, K. L. 1975. Spectral analysis in ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 189-210
- Puentes, M. A., Pereiras, J. y Casal, M. 1985. Dinámica de la población de plántulas de *Ulex europaeus* L. tras el incendio, y su relación con la microtopografía. *Studia Ecologica* VI: 135-148.
- Purdie, R. W. 1977. Early stages of regeneration after burning in Dry Sclerophyll vegetation. I. Regeneration of the understorey by vegetative means. *Australian Journal of Botany* 25: 21-34.
- Raison, R. J. 1979. Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. *Plant y Soil* 51: 73-108.
- Rego, A., Botelho, H. y Bunting, S. (1987). Prescribed fire effects on soils and vegetation in *Pinus pinaster* forests in northern Portugal. *Ecologia Mediterranea*, XIII (4):189-195.
- Rice, S. K. 1993. Vegetation establishment in post-fire *Adenostoma* chaparral in relation to fine-scale pattern in fire intensity and soil nutrient. *Journal of Vegetation Science* 4: 115-124.
- Riggan, P. J., Goode, S., Jacks, P. M. y Lockwood, R. N. 1988. Interaction of fire and community development in chaparral of Southern California. *Ecological Monographs* 58(3): 155-176.
- Riggan, P. J. y López, E. 1982. Nitrogen relation in a *Quercus dumosa* chaparral community. En: Proceeding of the symposium on dynamics and management of mediterranean-type ecosystems. U. S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station, General Technical Report PSW-58, Berkley, California, USA. Eds.: C. E. Conrad y W. C. Oechel, 631 pags.
- Ripley, B. D. 1976. The second-order analysis of stationary process. *J. Appl. Prob.* 13: 255-266.
- Ripley, B. D. 1978. Spectral analysis and the analysis in plant communities. *Journal of Ecology* 66: 965-981.
- Rivas-Martínez, S. (1987). Mapas de las Series de Vegetación de España. 1:400000. Instituto para la Conservación de la Naturaleza. Ministerio de Agricultura. Madrid.

- Robertson, G. P. 1987. Geostatistic in Ecology: interpolating with known variance. *Ecology* 68(3): 744-748.
- Robertson, G. P., Crum, J. R. y Ellis, B. G. 1993. The spatial variability of soil resources following long-term disturbance. *Oecologia* 96: 451-456.
- Robertson, G. P. y Gross, K. L. 1994. Assessing the heterogeneity of belowground resources: quantifying pattern and Scale, pp. 237-253. In: M. Caldwell and R. W. Pearcy, eds. Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Academic Press, San Diego, California, USA.
- Robertson, G. P., Huston, M. A., Evans, F. C. y Tiedje, J. M. 1988. Spatial variability in a successional plant community: patterns on nitrogen availability. *Ecology* 69(5): 1517-1524.
- Robertson, G. P., Klingensmith, K. M., Klug, M. J., Paul, E. A., Crum, J. R. y Boyd, G. E. 1997. Soil resources, microbial, and primary production across an agricultural ecosystem. *Ecological Applications* 7: 158-170
- Rolston, M. Ph. 1978. Water impermeable seed dormancy. *The Botanical Review* 44(3): 365-396.
- Rolston, M. P. y Talbot, J. 1980. Soil temperatures and regrowth of gorse burnt after treatment with herbicides. *New Zealand Journal of Experimental Agronomy* 8: 55-61.
- Rosseau, S. y Loiseau, P. 1982. Structure et cycle de développement des peuplement à *Cytisus scoparius* L. dans la chaîne des Puys. *Acta Oecologica (Ecol. Applic.)* 3(2): 155-168.
- Rossi, R. E., Mulla, D. J., Journel, A. G. y Franz, E. H. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62(2): 277-314.
- Rundel, P. W., Baker, G. A., Parsons, D. J. y Stohlgren, T. J. 1987. Postfire demography of resprouting and seedling establishment by *Adenostoma fasciculatum* in California Chaparral. NATO ASI Series, Vol. g15. Plant Response to Stress. Ed. J. D. Tenhunen, F. M. Catarino, O. L. Lange y W. C. Oechel. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp 575-596.
- Rundel, P. W. y Parsons, D. J. 1979. Structural changes in chamise (*Adenostoma fasciculatum*) along a fire induced age gradient. *Journal of Range Management* 32: 462-466
- Rundel P. W. y Parsons D. J. 1980. Nutrient changes in two chaparral shrubs along a fire age gradient. *American Journal of Botany* 67: 51-58.

- Sancho Comins, J., Bosque Sendra, J. y Moreno Sanz, F. 1993. Crisis and permanence of the traditional Mediterranean landscape in the central region of Spain. *Landscape and Urban Planning* 23: 155-166.
- Sanz Benito, M. J. y Gurrea, P. 1991. Inventario y análisis biogeográfico preliminar de las especies de circulionidea (coleóptera) de genisteae en las Sierras del Sistema Central (Península Ibérica). *Graellsia* 47:117-127.
- Sanz Benito, M. J., Gurrea, P., Garcia-Ocejo, P. y Domingo Marugan, M. 1990. Fauna de gorgojos (Coleoptera: Curculionidea) de las retamas de la especie *Cytisus multiflorus* en la Sierra de Gredos (España Central). *Actas de Gredos. Boletín Universitario* 10: 43-48.
- Sarracino, A. y Leone, V. 1993. Natural regeneration 2 and 4 years after fire of *Pinus halepensis* Miller in dunal environment. En: *Fire in Mediterranean Ecosystems* (edited by L. Trabaud y R. Prodon), Ecosystems Research Report 5, Commission of the European Communities, Brussels-Luxembourg. pp 141-150.
- Schlesinger W. H. y Gill D. S. 1980. Biomass, production and changes in the availability of light, water and nutrients during the development of pure stands of the chaparral shrub, *Ceanothus megacarpus*, after fire. *Ecology* 61(4): 781-789.
- Schlesinger, W. H., Gray, J. T., Gill, S. D. y Mahall, B. E. 1982. *Ceanothus megacarpus* chaparral: a synthesis of ecosystem processes during development and annual growth. *Botanical Review*. 48: 71-117.
- Schlesinger, W. H., Raikes, J. A., Hartley, A. E. y Cross, A. E. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology* 77(2): 364-374.
- Schaefer, J. A. 1993. Spatial pattern in taiga plant communities following fire. *Canadian Journal of Botany* 71: 1568-1573.
- Shafi, M. I. y Yarranton, G. A. 1973. Vegetational heterogeneity during a secondary (postfire) succession. *Can. J. Bot.* 51: 73-90.
- Schimmel, J. y Granström, A. 1996. Fire severity and vegetation response in the boreal Swedish forest. *Ecology* 77: 1436-1450.
- Shmida, A. y Whittaker, R. H. 1981. Pattern and biological microsite effects in two shrub communities, southern California. *Ecology* 62(1): 234-251.
- Skarpe, C. 1991. Spatial pattern and dynamics of woody vegetation in an arid savanna. *Journal of Vegetation Science* 2: 565-572
- Specht, R. L. 1969. A comparison of the sclerophyllous vegetation characteristic of Mediterranean type climates in France, California and Southern Australia. Y. Structure, morphology and succession. *Australian Journal of Botany* 17: 293-308.

- Sterling, A., Peco, B., Casado, M. A., Galiano, E. F. y Pineda, F. D. 1984. Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. *Oikos* 42: 334-342.
- St. John, T. V. y Rundel, P. 1976. The role of fire as a mineralizing Agent in a Sierran Coniferous Forest. *Oecologia* 25: 35-45.
- Sweeney, J. R. 1956. Response of vegetation to fire. A study of the herbaceous vegetation following chaparral fires. *University California Publications of Botany* 24: 143-350.
- Thanos, C. A., Marcou, S., Christodoulakis, D. y Yannitsaros, A. 1989. Early post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystems of Samos Island (Greece). *Acta Oecologica/Ecol. Plant.* 10(1): 79-94.
- Thomas, C. M., Davis, S. D. 1989. Recovery patterns of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia* 80: 309-320.
- Thornes, J. 1990. The interaction of erosional and vegetation dynamics in land degradation: spatial outcomes. En: *Vegetation and Erosion*. Ed. J. Thornes. Wiley, New York. pp 41-54.
- Trabaud, L. 1989. Les feux des forêts. mecanismes, comportement et environnement. France-Sélection, Aubervilliers, pp. 278.
- Trabaud, L. 1994. Post-fire vegetation dynamics in Mediterranean Basin. Role of fire in Mediterranean ecosystem. Eds. J. M. Moreno and W. C. Oechel. pp 1-27.
- Trabaud, L., y Campant, C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du Pin de Salzmann *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation* 58:329-343.
- Trabaud, L., Grosman J. y Walter, T. 1985. Recovery of burnt *Pinus halepensis* Mill. forests. I. Understory and litter phytomass development after wildfire. *Forest Ecology and Management* 12: 269-277.
- Trabaud, L. y Lepart, J. 1981. Changes in the floristic composition of a *Quercus coccifera* garrigue in relation to different fire regime. *Vegetatio* 46: 105-116.
- Trangmar, B. B., Yost, R. S. y Uehara, G. 1985. Application of geostatistics to spatial studies of soil properties. *Advances in Agronomy* 38: 45-94.
- Trumbois, A. Y. y Trabaud, L. 1986. Comparison of reproductive biological attributes of two *Cistus* species. *Acta Oecologica/Ecol. Plant.* 7: 235-250.
- Turner, M. G., Gardner, R. H., Dale, V. H. y O'Neill, R. V. 1989. Predicting the spread of disturbance across heterogeneous landscapes. *Oikos* 55:121-9.

- Turner, M. G., Hargrove, W. W., Gardner, R. H. y Romme, W. H. 1994. Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science* 5: 731-745.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Walters, S. M. y Webb, D. A. 1964-1980. Flora Europea. Cambridge University Press, Cambridge.
- Twigg, L. E., Fox, B. J. y Jia, L. 1989. The modified primary succession following sand mining: a validation of the use of chronosequence analysis. *Australian Journal of Ecology* 14:441-447.
- Tyler, C. M. 1995. Factors contributing to postfire seedling establishment in chaparral: direct and indirect effects of fire. *Journal of Ecology* 83: 1009-1020.
- Tyler, C. M. 1996. Relative importance of factors contributing to postfire seedling establishment in maritime chaparral. *Ecology* 77(7): 2182-2195.
- Vallejo, R. V. y Alloza, J. A. 1998. The restoration of burned lands: the case of Eastern Spain. In: Large Forest Fires. Ed. J. M. Moreno. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 91-108.
- van der Maarel, E. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* 77: 7-19.
- van Wilgen, B. W. 1982. Some effects of post-fire age on the above-ground plant biomass of fynbos (macchia) vegetation in South Africa. *Journal of Ecology* 70: 217-225.
- van Wilgen, B. W., Higgins, K. B. y Bellstedt, D. U. 1990. The role of vegetation structure and fuel chemistry in excluding fire from forest patches in the fire-prone fynbos shrublands of South Africa. *Journal of Ecology* 78: 210-222.
- Vázquez, A. 1996. Régimen de incendios de España peninsular: 1974-1994. Relaciones con la climatología y el paisaje. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Vázquez, A. y Moreno, J. M. Mapping forest fires in Sierra de Gredos (enviado).
- Vega, J. A. 1985a. Datos preliminares sobre comportamiento de fuego prescrito para reducción de combustible bajo pinares en Galicia. En: Estudios sobre prevención y efectos ecológicos de los incendios forestales. ICONA 1985, pp. 51-60
- Vega, J. A. 1985b. Empleo del fuego controlado en Eucaliptales en Galicia. En: Estudios sobre prevención y efectos ecológicos de los incendios forestales. ICONA 1985, pp. 37-50
- Vega, J. A., Bara, S., Alonso, M., Fonturbel, T. y García, P. 1987. Preliminary results of a short term effects of prescribed fire in pine stands in NW Spain. *Ecología Mediterránea* XIII(4): 177-188

- Velez-Muñoz, R. 1985. Primeros resultados de los programas de estudios sobre el fuego y de la ordenación del combustible en ecosistemas mediterráneos en España. En: Estudios sobre prevención y efectos ecológicos de los incendios forestales. ICONA 1985, pp. 23-35.
- Velez-Muñoz, R. 1990. Algunas observaciones para una selvicultura preventiva de incendios forestales. *Ecología* 1: 567-571.
- Vera de la Fuente, M. L. 1994. Regeneración de un "aulagar" con *Ulex europaeus* después de un incendio en el Norte de España. *Pirineos* 143-144: 78-98.
- Vieria, S. R., Hatfield, J. L., Nielsen, D. R. y Biggar, J. W. 1983. Geostatistical theory and application to variability of some agronomical properties. *Hilgardia* 51: 1-75.
- Vogl, R. J. 1977. Fire frequency and site degradation. In: Mooney, H. A. y Conrad, C. E. (eds.) Proceedings of the symposium on the environmental consequences of fire and fuel management in mediterranean ecosystems, pp. 151-162. USDA Forest Service, Pacific Southwest Forest and Range Experimentation Station, Gen. Tech. Rep. WO-3.
- Walker, J., Noy-Meir, I., Anderson, D. J. y Moore, R. M. 1972. Multiple pattern analysis of a woodland in south central Queensland. I. The original trees and shrubs. *Australian Journal of Botany* 20: 105-118.
- Waloff, N. 1966. Scotch broom *Sarothamnus scoparius* and its insect fauna introduced into the Pacific Northwest of North America. *Journal of Applied Ecology* 3: 293-311.
- Waloff, N., Richards, O. W. 1977. Effect of insect fauna on growth, mortality and natality of broom, *Sarothamnus scoparius*. *Journal of Applied Ecology* 14: 787-798.
- Watt, A. S. 1947. Pattern and process in plant community. *Journal of Ecology* 12: 1-22.
- Webster, R. 1985. Quantitative spatial analysis of soil in the field. *Advances of Soil Science* 3: 1-70.
- Webster, R. y Burguess, T. M. 1980. Optimal interpolation and isarithmic mapping of soil properties. III. Changing drift and universal krigging. *Journal of Soil Science* 31: 505-524.
- Wheeler, C. T., Helgerson, O. T., Perry, D. A. y Gordon J. C. 1987. Nitrogen fixation and biomass accumulation in plant communities dominated by *Cytisus scoparius* L. in Oregon and Scotland. *Journal of Applied Ecology* 24: 231-237.
- Whelan, R. J. 1995. Approaches to population studies. Cambridge University Press.

- Whellington, A. B. y Noble, I. R. 1985. Post-fire recruitment and mortality in a population of the mallee *Eucalyptus incrassata* in semi-arid, south-eastern Australia. *Journal of Ecology* 73: 645-656.
- Westman, W. E. 1981. Diversity relations and succession in Californian coastal sage scrub. *Ecology* 62: 170-184.
- Whitford, P. B. 1949. Distribution of woodland plants in relation with succession and clonal growth. *Ecology* 30: 199-208.
- Whittaker, R. H. 1953. A consideration of the climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23: 41-78.
- Whittaker, R. H., Gilbert, L. E. y Conell, J. H. 1979a. Analysis of two-phase pattern in a mesquite grassland, Texas. *Journal of Ecology* 67: 935-952.
- Whittaker, R. H., Niering, W. A. y Crisp, M. D. 1979b. Structure pattern and diversity of a mallee community in New South Wales. *Vegetatio* 39: 65-76.
- Wiens, J. A. 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematic* 7: 81-120.
- Williams, P. A. 1981. Aspects of the ecology of broom (*Cytisus scoparius*) in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 19: 31-43.
- Yarranton, G. A. y Morrison, R. G. 1974. Spatial dynamics of a primary succession: nucleation. *Journal of Ecology* 62: 417-428.
- Zabkiewicz, J. A. 1979. Gorse-growth characteristics and control. *What's new in Forest Research* 73: 1-4.
- Zammit, C. A. y Zedler, P. H. 1988. The influence of dominant shrubs, fire, and time since fire on soil seed banks in mixed chaparral. *Vegetatio* 75: 175-187.
- Zhang, W. y Skarpe, C. 1995. Small-scale species dynamics in semi-arid steppe vegetation in Inner Mongolia. *Journal of Vegetation Science* 6: 583-592.
- Zedler, P. H., Gautier C. R. y McMaster, G. S. 1983. Vegetation change in response to extreme events: the effect of a short interval between fires in California chaparral and coastal scrub. *Ecology* 64: 809-818.

Apéndice

Apéndice. Inventario de especies y biotipos

Familia	Especie	Biotipo
Amaryllidaceae	<i>Narcissus pallidulus</i>	Geófito bulboso
Campanulaceae	<i>Campanula lusitanica</i> <i>Jasione echinata</i>	Terófito Terófito
Caryophyllaceae	<i>Arenaria montana</i> <i>Cerastium brachypetalum</i> <i>Spergula morisonii</i>	Caméfito Terófito Terófito
Cistaceae	<i>Halimium viscosum</i>	Caméfito
Compositae	<i>Andryala integrifolia</i> <i>Anthemis arvensis</i> <i>Arnoseris minima</i> <i>Carlina hispanica</i> <i>Hispidella hispanica</i> <i>Lactuca viminea</i> <i>Logfia minima</i> <i>Senecio sylvaticus</i>	Hemicriptófito Terófito Terófito Hemicriptófito Terófito Hemicriptófito bianual Terófito Terófito
Cruciferae	<i>Teesdalia nudicaulis</i>	Terófito
Gramineae	<i>Agrostis castellana</i> <i>Agrostis truncatula</i> <i>Anthoxanthum aristatum</i> <i>Avenula sulcata</i> <i>Festuca elegans</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Holcus mollis</i> <i>Micropyrum tenellum</i> <i>Vulpia myuros</i>	Hemicriptófito Hemicriptófito Terófito Hemicriptófito Hemicriptófito Hemicriptófito Hemicriptófito Terófito Terófito
Hypolepidaceae	<i>Pteridium aquilinum</i>	Geófito rizomatoso
Juncaceae	<i>Luzula lactea</i>	Hemicriptófito
Papilionaceae	<i>Cytisus eriocarpus</i> <i>Ornithopus compressus</i>	Nanofanerófito Terófito
Polygonaceae	<i>Rumex angiocarpus</i>	Hemicriptófito
Scrophulariaceae	<i>Digitalis thapsi</i> <i>Linaria nivea</i> <i>Linaria elegans</i>	Hemicriptófito Hemicriptófito Terófito

