

UNIVERSIDAD PABLO DE OLAVIDE

DEPARTAMENTO DE SISTEMAS FÍSICOS, QUÍMICOS Y NATURALES



**EFEECTO DEL FUEGO SOBRE LA  
DISPONIBILIDAD DE N Y P**

**EL CASO CONCRETO DE LOS PINARES DE LA ISLA DE  
LA PALMA**

TESIS DOCTORAL

Jorge Durán Humia

Sevilla, 2009



# **EFFECTO DEL FUEGO SOBRE LA DISPONIBILIDAD DE N Y P**

**EL CASO CONCRETO DE LOS PINARES DE LA ISLA DE  
LA PALMA**

Memoria que el licenciado Jorge Durán Humia presenta para aspirar  
al Grado de Doctor por la Universidad Pablo de Olavide

Esta memoria ha sido realizada bajo la dirección del Dr. Antonio  
Gallardo Correa y del Dr. José María Fernández-Palacios

Ldo. Jorge Durán Humia  
Aspirante al Grado de Doctor

Sevilla, Marzo del 2009



**Dr. Antonio Gallardo Correa**, Profesor Titular de Ecología de la Universidad Pablo de Olavide y **Dr. José María Fernández-Palacios**, Profesor Titular de Ecología de la Universidad de La Laguna

CERTIFICAN

**Que los trabajos de investigación desarrollados en la Memoria de Tesis Doctoral: “Efecto del fuego sobre la disponibilidad de N y P: El caso concreto de los pinares de la isla de La Palma”, son aptos para ser presentados por el Ldo. Jorge Durán Humia ante el Tribunal que en su día se designe, para aspirar al Grado de Doctor por la Universidad Pablo de Olavide.**

**Y para que así conste, en cumplimiento de las disposiciones vigentes, extendemos el presente certificado a 15 de Abril de 2009**

**Dr. Antonio Gallardo Correa**

**Dr. José María Fernández-Palacios**



**Durante el periodo de realización de esta Tesis Doctoral he disfrutado de una Beca de Tercer Ciclo de la Universidad de Vigo y una beca Predoctoral de la Xunta de Galicia**



**Este trabajo ha sido financiado por por el Ministerio de Ciencia y Tecnología del Gobierno de España (REN 2003-08620-C0201; CGL 2006-13665-C02-01)**

**Los trabajos de investigación presentados en esta Tesis Doctoral se realizaron en el Departamento de Ecología y Biología Animal de la Universidad de Vigo y en el Departamento de Sistemas Físicos, Químicos y Naturales de la Universidad Pablo de Olavide**



a Noemí (madre, tía, abuela)



*“Algo he aprendido en mi larga vida: toda nuestra ciencia, contrastada con la realidad, es primitiva y pueril; y sin embargo, es lo más valioso que tenemos”*

Albert Einstein



# AGRADECIMIENTOS

Esta Tesis Doctoral acarrea un error desde la misma portada, donde reza “Tesis Doctoral - Jorge Durán Humia”. Y es que si he de ser sincero, este trabajo es también de mucha otra gente, anónima o no, que a lo largo de estos casi 5 años ha puesto su granito o su puñado de arena para que esta Tesis se llevara a cabo. Estas líneas intentan ser sólo un pequeño homenaje a toda esa gente, ridículo en comparación con lo que de ellos he recibido.

En primer lugar, me gustaría dar las gracias a los directores de esta Tesis, Antonio Gallardo y José María Fernández-Palacios. A Antonio Gallardo le debo, literalmente, haber hecho una Tesis. Antonio, nunca podré agradecerte lo suficiente tu ayuda el día que llegué al laboratorio escapando de una de las caras más feas de la investigación, ya sabes de qué hablo. Gracias por mojarte cuando lo más fácil hubiera sido echarse a un lado y no meterse en líos, por evitar la injusticia y por apostar por mí. Espero haber cumplido tus expectativas. Gracias por todo lo que me has enseñado y sigues enseñándome. Espero poder seguir aprendiendo de ti muchos años más. Gracias José Mari por tu hospitalidad, por tu apoyo estos años y por abrirme las puertas de La Palma y contagiarme tu amor por las islas. Sin tu trabajo y tus gestiones este proyecto no habría ni arrancado.

Son muchos los que a lo largo de estos años han contribuido al duro trabajo de campo de esta Tesis. Rocío, Rosana, Florance, Marjo, Alfredo, Feluco... a todos vosotros os pertenece un trocito de este trabajo. Pero mención especial merecen Gustavo Morales (Tavo) y Javier Méndez (Javito), o lo que es lo mismo “Los gomeros” (aunque uno sea canarión y el otro chicharrero). Vosotros empezasteis siendo compañeros de muestreo, pero habéis acabado siendo amigos, de esos que están para toda la vida. Gracias por ser como sois, por vuestra generosidad, por vuestro curro, por hacer fáciles muestreos que de otra manera serían insufribles. Ahora casi no me acuerdo del frío, del viento, de la lluvia, de las interminables horas de 4x4, del calor, de las cuestas, de las caídas, del cansancio... ahora me acuerdo de las risas, de vuestra calma ante la tempestad, de vuestro apoyo, de la confianza, de la complicidad, de la Dorada al llegar a los Tilos, del *What is love?*, de

*Friends...* y de todas esas cosas que hacen inolvidable mi paso por La Palma. Aquí me tenéis pa lo que queráis.

Gracias al personal de la Universidad de Vigo, de la Universidad Pablo de Olavide y del Cabildo de La Palma, cuya labor ha sido mucho más importantes de lo que podría parecer. Y gracias a todos los compañeros de ambas universidades, de congresos, de cursos... que han compartido conmigo este barco de la investigación. Especialmente, gracias a Felisa Covelo, un apoyo incondicional desde nuestra llegada a Sevilla, y a Jesús Rodríguez, el mejor técnico de laboratorio que he conocido, pero mejor, si cabe, como persona, compañero de trabajo y amigo, infinitas gracias por ser como eres.

Gracias también a mis amigos, a los de Pontevedra, a los de Vigo y a los de Aguasantas. Afortunadamente sois tantos que no voy a poder citaros uno por uno aquí, pero como se suele decir, vosotros ya sabéis quienes sois. Gracias por hacerme desconectar, por comprender mis idas y venidas, por ser el nexo con el mundo real, por un montón de momentos irrepetibles. Soy consciente de que os he sido infiel con esta Tesis, pero estoy seguro que lo comprendéis. Gracias por estar ahí también en los momentos malos y por escucharme, comprenderme y animarme a seguir. Por supuesto, gracias a esas personas que han hecho mucho más llevadera nuestra emigración sureña, especialmente a Antonio y Valle (no sé si mejores como vecinos o como amigos), a Juando y Natalia (nuestro trocito de Canarias particular y unos amigos inolvidables) y a Jesús y Paqui (gracias por los escasos pero fantásticos momentos vividos, espero que compartamos muchas *fondues* más).

Y sobre todo, gracias a mis padres. Ya sabéis que no soy muy dado a expresar mis sentimientos, pero quizá sea un buen momento para deciros que os quiero y para agradeceros vuestro continuo sacrificio y todo lo que habéis hecho por mi. Nunca podré recompensaros por todo vuestro apoyo, siempre dejando en segundo plano vuestras necesidades para dárnoslo todo a Elsa y a mi. Sólo espero estar a la altura de la educación y de los valores que he recibido de vosotros. Gracias a mi hermana Elsa, *my sister*, gracias por todos estos años, por estar siempre ahí, por interesarte por mí y por ser tan buena gente. Ojalá te vaya todo tan bien como tú te mereces. Y gracias a Noemí, a ella va dedicada esta Tesis. Eres mi Abuela, mi Tía y mi Madre, todo en una sola persona, y por eso mi cariño hacia ti es

tan grande. Gracias por todos estos años de ayuda, de sacrificio, de apoyo, de cariño, y por tenerme siempre presente en tus oraciones.

Gracias también al resto de la familia, a la que nombraré por calles (cada familia tiene sus costumbres); así que gracias a los de San Antoniño, a los de Loureiro Crespo, a los de Joaquín costa... y a los abuelos del Regueiro. Gracias por vuestro cariño y vuestros consejos en estos años y por todas esas reuniones, comidas y cenas que no olvidaré y que espero continúen durante muchos, muchos años. Gracias también a la que ya se ha convertido en mi familia, Quicolo, Lita y compañía. Gracias por recibirme tan bien desde el primer día y por vuestro cariño y vuestra ayuda en esto años. Y sobre todo, gracias por haberme hecho el mejor regalo de mi vida...

Xandra, tú no deberías estar en agradecimientos, deberías estar bajo el título, porque tuya es también esta Tesis. Resultaría infructuoso intentar plasmar en papel todo lo que debo agradecerte, todo lo que me aportas día a día, todo lo que te quiero y todo lo feliz que me haces. Llegaste por sorpresa y no dejas de recordarme cada día que la vida puede ser maravillosa. Gracias por todos los momentos vividos, por el trabajo en equipo, por la complicidad, por el apoyo mutuo, por tu paciencia, por tu esfuerzo, por hacer mejores los buenos momentos y por superar los malos junto a mí... en fin, por ser como eres.

A todos, gracias.

Sevilla, Abril de 2009



*“stay hungry, stay foolish”*

Stewart Brand



# ÍNDICE

Capítulo 1 - Introducción General	1
Capítulo 2	9
Cambios en la disponibilidad de N y P en una cronosecuencia de incendios de <i>Pinus canariensis</i>	
Capítulo 3	21
Disminución a largo plazo tras el fuego en las formas orgánicas e inorgánicas de N en un bosque de <i>Pinus canariensis</i>	
Capítulo 4	37
Cambios en las tasas de mineralización de N y en las concentraciones de N y P en una cronosecuencia de incendios de un bosque de <i>Pinus canariensis</i>	
Capítulo 5	51
Cambios en los rasgos nutricionales de la hoja en una cronosecuencia de incendios	
Capítulo 6	65
Evaluación de análisis foliares y edáficos como índices de disponibilidad de N y P en una cronosecuencia de incendios	
Capítulo 7 - Discusión General	79
Conclusiones	91
Bibliografía	95



# CAPÍTULO 1

## Introducción general

---

Los bosques de *Pinus canariensis* de la isla de La Palma se encuentran entre los últimos pinares naturales y no manejados de Europa. Como la mayor parte de las Islas Canarias, La Palma es una de las zonas habitadas con menor deposición atmosférica de N (Galloway et. al 2008); sus bosques suelen estar limitados por este nutriente y frecuentemente se observan deficiencias de N en las acículas de los pinos, lo que aumenta el interés en los estudios sobre el ciclo de nutrientes en estos sistemas forestales (Tausz et al. 2004, Durán et al. 2008). Estos bosques se ven afectados ocasionalmente por incendios severos que eliminan completamente el sotobosque. Aunque el fuego suele alcanzar las copas de los pinos (fuegos de copa), los individuos maduros de *P. canariensis* suelen resistir estos incendios, lo que hace que las zonas quemadas en diferentes años puedan ser muy comparables en términos de estructura y edad. En la isla de La Palma se pueden encontrar una gran cantidad de zonas para componer una cronosecuencia de incendios, que van desde zonas quemadas hace décadas a zonas quemadas recientemente (2005) y zonas no quemadas, pero sólo algunas de estas zonas son comparables en términos de altura, pendiente, aspecto y características edáficas.

La visión de los científicos sobre el efecto del fuego en los ecosistemas forestales ha cambiado a lo largo de la historia. Inicialmente se les consideró como una fuerza destructiva que afectaba negativamente a los sistemas forestales (Clements 1916, Fowells y Stephenson 1933), pero a partir de la década de los 70

esta visión empezó a cambiar y el fuego se transformó paulatinamente en una herramienta potencial para el manejo forestal, que podría tener efectos positivos para el bosque (Kozlowski y Ahlgren 1974, Raison 1979, Collins y Wallace 1990, Kaye et al. 1999). Actualmente, sabemos que los efectos del fuego sobre la dinámica de nutrientes de los sistemas forestales dependen de muchos factores, como el tipo de vegetación, la intensidad y duración del incendio o las condiciones ambientales (ej. Wan et al. 2001). Además, la certeza de que el cambio climático puede aumentar la frecuencia e intensidad de los incendios ha aumentado el interés en los efectos del fuego sobre el funcionamiento de los ecosistemas y ha estimulado una gran cantidad de artículos científicos sobre la ecología del fuego (Dumonet et al. 1996, Piñol et al. 1998, Rambal y Hoeff 1998, Scholze et al. 2006, Westerling et al. 2006).

En la literatura científica podemos encontrar muchas referencias al efecto del fuego sobre los ecosistemas forestales y, más concretamente, sobre la disponibilidad de nutrientes (ej. Wan et al. 2001, González et al. 2006). Una parte substancial de ellos se ha enfocado y ha puesto de manifiesto la importancia del efecto de los incendios sobre las dinámicas de nitrógeno (N) y de fósforo (P), debido a que son los nutrientes esenciales que más frecuentemente limitan la producción primaria neta en muchos de los ecosistemas terrestres (Vitousek y Howarth 1991, Elser et al. 2007, Lebauer y Treseder 2008). En la mayoría de estos estudios se han observado efectos claros de los incendios forestales tanto sobre la disponibilidad de nutrientes, medida a partir de análisis edáficos, como a partir de análisis foliares de disponibilidad de N y P (Vitousek y Farrington 1997, Neary et al. 1999, Aerts y Chapin 2000, Hobbie y Gough 2002, Vitousek 2004, Hart et al. 2005, Huang y Boerner 2007, Townsend et al. 2007). Sin embargo, la mayor parte de los estudios ha puesto su interés en los efectos a corto plazo del fuego, mientras que el conocimiento sobre las consecuencias a largo plazo de los incendios en las dinámicas de nutrientes de los ecosistemas es todavía escaso. Por tanto, son necesarios estudios que vayan más allá de los efectos inmediatos del fuego para entender mejor el grado al cual los incendios forestales afectan a las reservas de N y P de los sistemas forestales, alteran sus tasas de transformación y modifican su disponibilidad (Christensen 1977, Adams y Reiske 2003, Palese et al. 2004, Mabuhay et al. 2006, Huang y Boerner 2007). Además, una buena parte de las comunidades

de coníferas utilizadas en los estudios revisados se encuentran en zonas expuestas durante décadas a altas entradas de N atmosférico, explicando probablemente por qué el N es menos limitante para el crecimiento de la vegetación de lo que previamente se asume en los ecosistemas terrestres (Elser et al. 2007). Gracias a que estos bosques de *P. canariensis* son unos de los últimos pinares naturales europeos con baja deposición atmosférica, pueden proporcionar una oportunidad única para estudiar, sin ninguna interferencia resaltable, los efectos a largo plazo de los incendios sobre el estado nutricional de los pinares naturales, con el fuego como única perturbación significativa, y podrían servir en cierta medida como control para los bosques de coníferas sí contaminados.

Así, los objetivos principales de la presente tesis doctoral fueron los siguientes:

*i) Conocer el efecto a largo plazo de los incendios forestales sobre las formas inorgánicas de N y P del suelo y sus tasas de transformación*

Los incendios afectan indudablemente a los regímenes de nutrientes del ecosistema; la degradación del suelo del bosque, la volatilización y la erosión, además de la pérdida de materia orgánica, pueden dar lugar a una reducción de la concentración de las formas inorgánicas de N y P. Con respecto al N, aunque a corto plazo el fuego suele aumentar su disponibilidad, a largo plazo pueden tener el efecto contrario (Boerner 1982, Vitousek y Howarth 1991, Kutiel y Naveh 1997, Wan et al. 2001, Nardoto y Bustamente 2003, Knoepp et al. 2004, Bormann et al. 2008). Las pérdidas totales de N, incluyendo las debidas a la volatilización y a la erosión, junto con la ausencia de un reemplazo efectivo, podrían dar lugar a una reducción significativa de la disponibilidad de este nutriente en el suelo (Carreira et al. 1994). En cuanto a la disponibilidad de P, la tendencia más comúnmente observada es similar; el aumento tras el fuego puede estar seguido de una disminución a largo plazo debido a la reducción de la cantidad de P orgánico, a una menor actividad fosfatasa y a una menor infección micorrícica (Klopatek et al. 1988, Romanya et al. 1994, Saa et al. 1998, Alauzis et al. 2004). Estos efectos del fuego, junto con los producidos sobre las poblaciones microbianas del suelo, pueden alterar

significativamente las tasas de transformación de N del suelo y, en último término, el ciclo global del N (Klopatek et al. 1990, Neary et al. 1999).

Para la consecución de este objetivo calculamos las cantidades de N-NH<sub>4</sub>, N-NO<sub>3</sub> y P-PO<sub>4</sub> presentes en muestras de suelo recogidas en las parcelas de nuestra cronosecuencia y medimos *in situ* las tasas de mineralización real de N. Además, usamos la técnica de las membranas de intercambio iónico para estimar la disponibilidad de N y P en nuestras parcelas. Entre los diferentes métodos para estudiar la disponibilidad de N y P en suelos forestales, hoy en día se cree que la extracción de nutrientes del suelo con membranas de intercambio es uno de los métodos más eficaces (Ziadi et al. 2006). Esto se debe a que muchos estudios han mostrado una fuerte correlación entre las concentraciones de iones de extractos de resinas y la toma de N y P por parte de las plantas (Quian y Schoenau 1995, Huang y Schoenau 1996, Fernandes y Coutinho 1997, Ziadi et al. 1999, MacGrath et al. 2000, D'Angelo et al. 2001).

*ii) Conocer el efecto a largo plazo de los incendios forestales sobre las formas orgánicas de N del suelo*

Los microorganismos pueden actuar como fuentes y/o como sumideros de nutrientes a través de procesos como la mineralización y la inmovilización, jugando un papel clave en la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Singh et al. 1989, Díaz-Rabiña et al. 1993, Gallardo y Schlesinger 1994). La biomasa microbiana ha sido considerada a menudo como un rápido indicador de cambios a largo plazo que pueden afectar a la fertilidad y a otras propiedades del suelo (Singh et al. 1989, Neary et al. 1999, Mabuhay et al. 2003) y muchos autores han propuesto el uso de la biomasa microbiana y su composición como indicadores de la calidad del suelo del bosque y su sostenibilidad (Srivastava y Singh 1991, Fauci y Dick 1994, Chang et al. 1995). El fuego puede disminuir el tamaño de la biomasa microbiana, reducir su diversidad y restringir su capacidad catalítica (Ahlgren y Ahlgren 1965, Dumonet et al. 1996, Hernández et al. 1997) y varios estudios confirman que estos efectos pueden ser fuertes y a largo plazo (Dumonet et al. 1996). Así, conocer cómo los incendios afectan a los microorganismos del suelo puede mejorar el conocimiento existente de cómo todo el ecosistema se ve afectado por esta perturbación. Por

ello, analizamos el contenido de N de la biomasa microbiana presente en muestras de suelo recogidas en las parcelas de nuestra cronosecuencia. Además, calculamos también la cantidad de nitrógeno orgánico disuelto presente en nuestras parcelas. Tradicionalmente se ha creído que las plantas toman sólo N inorgánico, por lo que pocos estudios han considerado los efectos del fuego sobre las formas orgánicas lábiles de N como clave para entender los impactos globales de los incendios sobre los sistemas forestales (Vitousek et al. 1979). Sin embargo, la toma de N orgánico por las plantas está actualmente ganando importancia, especialmente en sistemas pobres en N (Kranabetter et al. 2007), en los que plantas y microorganismos podrían competir principalmente por formas orgánicas de N (Schimel y Bennett 2004).

*iii) Conocer el efecto a largo plazo de los incendios forestales sobre las concentraciones foliares de N y P de Pinus canariensis*

Muchos estudios han demostrado que los nutrientes de la hoja son un reflejo de la disponibilidad de nutrientes del suelo para las plantas (ej. Vitousek y Farrington 1997, Aerts y Chapin 2000, Hobbie y Gough 2002, Vitousek 2004, Townsend et al. 2007), ya que integran diversos factores ambientales como las propiedades del suelo, el clima, la herbivoría o la deposición atmosférica de nutrientes. Revisiones de la bibliografía demuestran que las concentraciones de N y P en la hoja pueden condicionar la productividad de la comunidad (Koerselman y Verhoeven 1995, Mengel y Kirby 2001, Tausz et al. 2004). Más recientemente, otros estudios publicados han propuesto el uso de la relación N/P foliar como una alternativa rápida, fiable y simple a los laboriosos experimentos de fertilización para predecir la naturaleza de la limitación de nutrientes en las comunidades vegetales (Koerselman y Meuleman 1996, Tessier y Raynal 2003).

A pesar de esto, en comparación con las aproximaciones edáficas, la bibliografía es escasa en cuanto a los efectos del fuego sobre las concentraciones foliares de N y P, existiendo una gran discrepancia en los resultados y un claro déficit de información sobre los cambios a largo plazo inferidos por los incendios en el estado nutricional de las plantas (Christensen 1977, Adams y Reiske 2003, Huang y Boerner 2007). Por ello, medimos las concentraciones foliares de N y P y la relación

N/P de las acículas de individuos de *P. canariensis* a lo largo de nuestra cronosecuencia de incendios.

*iv) conocer el grado de relación entre los diferentes índices de disponibilidad de N y P y cuál de ellos es el más adecuado para monitorizar los cambios inferidos por el fuego en los ecosistemas forestales.*

La mayoría de las referencias que se pueden encontrar en la literatura al efecto de los incendios forestales sobre las dinámicas de nutrientes han utilizado esencialmente dos tipos de medidas para monitorizar los cambios inferidos por esta perturbación en la disponibilidad de N y P de los ecosistemas forestales. Por un lado, las medidas de disponibilidad de nutrientes a través de sus concentraciones o tasas de transformación en el suelo son muy sensibles a la perturbación y pueden definir eficazmente la disponibilidad de nutrientes para toda la comunidad (Neary et al. 1999, Hart et al. 2005, Huang y Boerner 2007). Sin embargo, son medidas costosas, variables en el tiempo y en el espacio y difíciles de estudiar independientemente. Además, los resultados obtenidos con estas medidas puntuales no tienen por qué reflejar siempre y necesariamente la disponibilidad real de nutrientes para una especie vegetal en concreto o para el conjunto de la comunidad vegetal (Jenny 1980, Binkley y Hart 1989, Stark y Hart 1997). Por otro lado, las medidas de disponibilidad de nutrientes a partir de sus concentraciones foliares podrían reflejar fielmente el estado nutricional de la vegetación (ver pag. 5). Sin embargo, todavía existen dudas razonables acerca de la validez general de esas herramientas, ya que la química foliar no depende sólo de la disponibilidad de nutrientes, sino que puede estar regulada por múltiples factores como el clima, el pasado evolutivo o la herbivoría (Reich et al. 1999, 2003, Wright et al. 2001, 2004, Ackerly et al. 2002). Además, las diferencias estacionales también pueden ser importantes y en una comunidad vegetal la medida de un taxón individual no representa necesariamente la disponibilidad de nutrientes para el conjunto de la comunidad (Valentine y Allen 1990, Grime 1998, Tessier y Raynal 2003, Drenovsky y Richards 2004, Townsend et al. 2007).

A pesar del gran número de artículos que han demostrado el efecto del fuego sobre ambos tipos de medidas de la disponibilidad de N y P en suelos

forestales, existen muy pocos estudios que relacionen los índices foliares con los índices edáficos para mostrar su grado de concordancia (Bridgham et al. 2001). Nosotros utilizamos herramientas de análisis multivariante para conocer qué tipo de medidas es más eficaz a la hora de discriminar, dentro de nuestra cronosecuencia de incendios, entre parcelas quemadas en diferentes años y parcelas no quemadas. Además, intentamos responder a la cuestión de si la variedad de índices de disponibilidad de nutrientes que hemos utilizado dan resultados consistentes o comparables, a pesar de que cada índice mide una forma de nutriente o una tasa diferente y de que la variabilidad temporal puede ser importante (Binkley y Hart 1989).



## CAPÍTULO 2

### Cambios en la disponibilidad de N y P en una cronosecuencia de incendios de *Pinus canariensis*

con Alexandra Rodríguez, J.M. Fernández-Palacios y Antonio Gallardo

*Publicado en Forest Ecology and Management 256: 384-387 (2008)*

---

El fuego induce cambios en el régimen de nutrientes del ecosistema y puede producir grandes pérdidas de N y P. Se ha escrito mucho sobre el efecto del fuego en la disponibilidad de nutrientes del suelo, pero la mayoría de los estudios se han concentrado en los efectos a corto plazo de esta perturbación. El objetivo principal de nuestro estudio fue conocer el efecto a largo plazo de los incendios sobre la disponibilidad de N y P. Para ello, utilizamos el método de las membranas de intercambio iónico en una cronosecuencia de incendios forestales (1987, 1990, 1994, 1998, 2000 y 2005). El estudio se llevó a cabo en la isla de La Palma (Islas Canarias, España) en Octubre del 2006. En nuestra hipótesis predecimos un rápido incremento en la disponibilidad de nutrientes tras el fuego, seguido de una reducción de la misma debido a la erosión y al lavado y, tras esta, una recuperación gradual y un eventual retorno a los niveles iniciales. La disponibilidad de N-NH<sub>4</sub>, N-NO<sub>3</sub> y N mineral aumentó significativamente un año después del fuego. Sin embargo, 5 años después del fuego los niveles de N fueron similares a los encontrados en las parcelas no quemadas. La disponibilidad de P disminuyó significativamente un año después del incendio pero se recuperó gradualmente con el paso del tiempo. La relación entre el N y el P disponibles aumentó significativamente tras el fuego, cayendo a lo largo de la cronosecuencia, y encontrando los niveles más bajos en las parcelas no quemadas. Esos resultados confirman que el fuego produjo (a) un aumento rápido y a corto plazo de la disponibilidad de N, aunque no una disminución a largo plazo, y (b) una reducción a largo plazo de la disponibilidad de P pero con una tendencia a la recuperación a medida que transcurre el tiempo tras el incendio.

---

## INTRODUCCIÓN

Los incendios afectan a los regímenes de nutrientes del ecosistema, a la composición de especies y al crecimiento de las plantas y de la biota del suelo (Wan et al. 2001). La degradación del suelo tras el fuego se debe al daño en su estructura (Betremieux et al. 1960, Giovannini et al. 1998), a la pérdida de materia orgánica (Vallete et al. 1994, Gillon et al. 1995) y a la pérdida de nutrientes minerales (DeBano y Conrad 1987, Kutiel y Naveh 1987). El fuego suele aumentar la disponibilidad de N a corto plazo (Boerner 1982, Nardoto y Bustamente 2003, Knoepp et al. 2004), pero puede tener el efecto contrario a largo plazo (Vitousek y Howarth 1991). Las pérdidas totales de N, incluyendo las debidas a la volatilización y a la erosión, junto con la ausencia de un reemplazo efectivo, podrían dar lugar a una reducción significativa de la disponibilidad de N en el suelo (Carreira et al. 1994). Una tendencia similar se observa para el P; el aumento de su disponibilidad tras el fuego puede estar seguido de una disminución a largo plazo debido a la disminución de la cantidad de P orgánico, a una menor actividad fosfatasa y a una menor infección micorrícica (Klopatek et al. 1988, Romanya et al. 1994, Saa et al. 1998, Alauzis et al. 2004). La mayoría de los estudios, sin embargo, se han enfocado en los efectos a corto plazo del fuego, y todavía se conoce poco acerca de las consecuencias a largo plazo de los incendios forestales sobre la disponibilidad de nutrientes de los ecosistemas (Palese et al. 2004). Son necesarios estudios que vayan más allá de los efectos inmediatos del fuego para conocer el grado al cual los incendios forestales reducen las reservas de nutrientes de los ecosistemas, aumentan sus tasas de transformación y alteran su disponibilidad.

Los sistemas forestales de la isla de La Palma son únicos en Europa. Sus bosques de *Pinus canariensis* no han sido intensivamente manejados por el hombre y, gracias a su distancia al continente europeo, no sufren la creciente deposición atmosférica de nutrientes que la actividad antropogénica produce sobre el resto de Europa (Galloway 2008). Así, la única perturbación significativa a la que están sometidos estos bosques son los incendios forestales. Por todo ello, son perfectos para nuestro trabajo, cuyo objetivo es identificar el efecto de los incendios forestales sobre la disponibilidad de N y P. Nuestra hipótesis inicial predice un aumento de la disponibilidad de nutrientes tras el incendio, seguido de una

reducción de la misma debido a la erosión y al drenaje, y de un retorno gradual a sus niveles iniciales.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Zona de estudio**

El estudio se llevó a cabo en la isla de La Palma (latitud: 28°41'N; longitud: 17°45'O). Todas las zonas tuvieron una altitud de entre 1200 y 1800 m sobre el nivel del mar, con una precipitación media anual de 600 mm y una temperatura media anual de 16 °C (Climent et al. 2004). Los suelos son de origen volcánico y su evolución está estrechamente relacionada con las condiciones climáticas. Predominan los Leptosoles, Vertisoles y Andosoles (IUSS Working Group WRB 2006) y el contenido de materia orgánica de las áreas muestreadas varió del 2% al 4%, con un pH de 6,5-7 (datos propios). La vegetación está dominada por la presencia de *P. canariensis* Chr. Sm. ex DC., con una cobertura cercana al 80%, formada por árboles adultos (hasta 700 años) y de gran altura (20-30 m). El sotobosque es escaso, con pocos individuos de *Adenocarpus viscosus* (Wild.) Webb y Berthel, *Erica arborea* L. y *Cistus symphytifolius* Lam.

### **Diseño experimental y análisis de laboratorio**

En octubre de 2006 se seleccionaron 26 parcelas a lo largo de una cronosecuencia de incendios. Contamos con parcelas quemadas en diferentes años (1987, 1990, 1994, 1998, 2000 y 2005) y con parcelas no quemadas. Los fuegos que afectan a estos sistemas forestales destruyen completamente el sotobosque y, aunque el fuego alcanza las copas de los árboles, raramente se produce la muerte del individuo adulto. El número de réplicas, elegido para abarcar la máxima variabilidad geográfica, geológica y biológica posible, fue de 4 parcelas de 25 x 25 m por cada año de fuego, excepto para el incendio de 1987, en el que sólo fue posible obtener dos replicados con características homogéneas. En cada una de las parcelas se seleccionaron aleatoriamente 15 puntos de muestreo.

Muchos estudios han mostrado que existe una fuerte correlación entre las concentraciones de iones de extractos de resinas y la toma por las plantas (Abrams

y Jarrel 1992, Maclaughlin et al. 1993, Huang y Schoenau 1996, Fernandes y Coutinho 1997), y esta técnica ha sido usada de manera efectiva en diferentes estudios sobre la disponibilidad de N (Quian y Schoenau 1995, Ziadi et al. 1999) y de P (Cooperband y Logan 1994, MacGrath et al. 2000, D'Angelo et al. 2001). Originalmente se usaron bolas de resina enterradas dentro de bolsas, pero este método presentaba importantes desventajas debido a la naturaleza tridimensional de las bolsas (perturbación del suelo y esfuerzo de colocación). Esas desventajas pueden evitarse con el uso de las bidimensionales membranas de intercambio iónico (IEM's, Subler et al. 1995). Hoy en día se cree que la extracción de nutrientes del suelo usando membranas de intercambio es uno de los métodos más eficaces para medir la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Ziadi et al. 2006). Se usaron membranas de intercambio iónico (I-100 y I-200, Electropure Excellion-Inc., Laguna Hills, California) para estimar la disponibilidad de N y de P en el suelo. Antes de su utilización fueron sometidas a un tratamiento de expansión por inmersión en agua destilada a 82-90 °C durante 48 horas. Después, para facilitar su colocación y extracción del suelo, se cortaron en cuadrados de 2,5 x 2,5 cm y se pegaron en banderillas de plástico con pegamento acrílico. Con este diseño, la capacidad de intercambio iónico de las membranas permanece intacto (Cain et al. 1999). Las membranas se colocaron a una profundidad de 5 cm con una espátula de metal, compactando el suelo adyacente para asegurar un buen contacto entre las membranas y el suelo. En cada punto de muestreo se incubaron durante 15 días una membrana de intercambio catiónico y otra de intercambio aniónico. Tras ser retiradas, las membranas se transportaron de manera individualizada hasta el laboratorio y se secaron a temperatura ambiente. Se retiró el suelo adherido a las membranas, se cortó la varilla de plástico y se realizó una extracción con 50 ml de KCl 2M mediante agitación orbital durante 1h a 200 rpm en botes de 125 ml. Esos extractos se usaron para calcular la cantidad de N-NH<sub>4</sub>, N-NO<sub>3</sub>, y N mineral total (N-NH<sub>4</sub> + N-NO<sub>3</sub>) mediante el método del azul de indofenol (Sims et al. 1995), y de P-PO<sub>4</sub> mediante el método del azul de molibdeno (Allen et al. 1986), usando un lector de microplacas.

## Análisis estadísticos

Se usaron test no paramétricos de Kruskal-Wallis para conocer el efecto del fuego sobre las variables estudiadas y test de permutaciones para identificar las diferencias entre los años de fuego. Además, se usaron tests de Spearman para examinar el grado de correlación entre las variables. Todos los análisis se llevaron a cabo usando el paquete estadístico R 2.4.0 para Linux (R Development Core Team 2007).

## RESULTADOS

El fuego tuvo un efecto significativo sobre todas las variables estudiadas ( $P < 0,005$ ). La disponibilidad de N-NH<sub>4</sub>, de N-NO<sub>3</sub> y de N mineral fue significativamente mayor en las parcelas muestreadas 1 año después del fuego (Fig. 1a-c). Este incremento fue mayor en el caso del N-NO<sub>3</sub> (10 veces más que en las parcelas control) que del N-NH<sub>4</sub> (2,5 veces más que en las parcelas control).

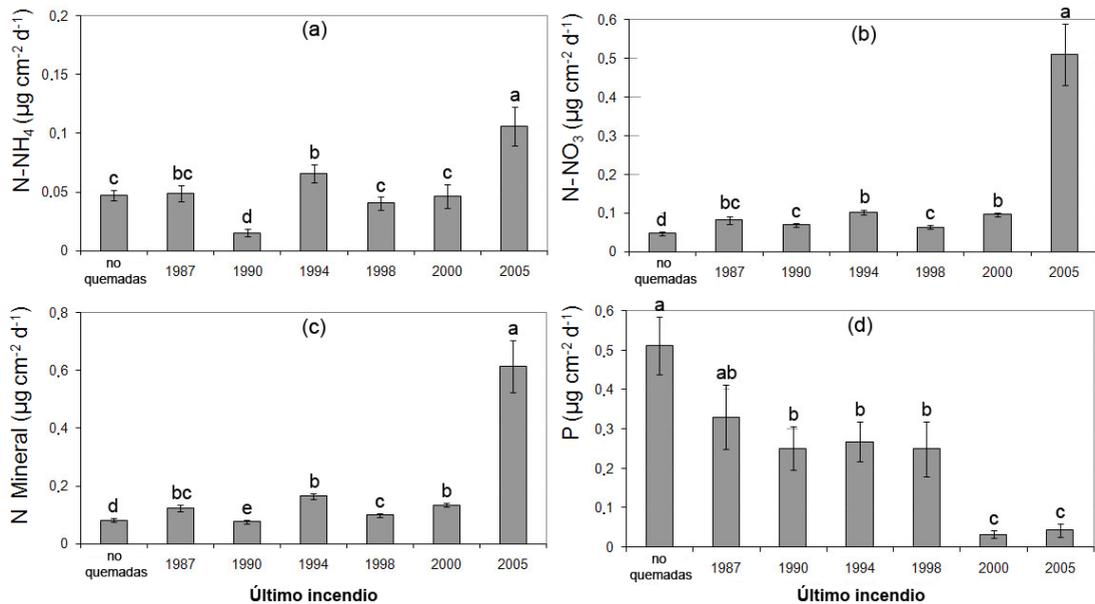


Figura 1: Disponibilidad de N-NH<sub>4</sub> (a), N-NO<sub>3</sub> (b), N mineral (c) y P (d) en parcelas quemadas en diferentes años y en parcelas no quemadas. Letras diferentes muestran diferencias significativas.

Los niveles de disponibilidad de N fueron máximos en las parcelas quemadas 1 año antes del muestreo:  $0,11 \mu\text{g}$  de  $\text{N-NH}_4 \text{ cm}^{-2}\text{d}^{-1}$ ,  $0,51 \mu\text{g}$  de  $\text{N-NO}_3 \text{ cm}^{-2}\text{d}^{-1}$  y  $0,62 \mu\text{g}$  de N mineral  $\text{cm}^{-2}\text{d}^{-1}$  (Fig. 1a-c). En las parcelas quemadas 6 años antes del muestreo, sin embargo, los niveles de N fueron similares a los de las parcelas no quemadas. Desde este punto en adelante, los niveles permanecieron similares en el resto de parcelas, con una media de  $0,04 \mu\text{g}$  de  $\text{N-NH}_4 \text{ cm}^{-2}\text{d}^{-1}$ ,  $0,08 \mu\text{g}$  de  $\text{N-NO}_3 \text{ cm}^{-2}\text{d}^{-1}$  y  $0,12 \mu\text{g}$  de N mineral  $\text{cm}^{-2}\text{d}^{-1}$  (Fig. 1a-c).

En las parcelas quemadas, la disponibilidad de  $\text{N-NO}_3$  fue mayor que la de  $\text{N-NH}_4$ , siendo máxima esta diferencia 1 año después del último incendio ( $0,51 \mu\text{g}$  de  $\text{N-NO}_3 \text{ cm}^{-2}\text{d}^{-1}$  (Fig. 1b) frente a los  $0,11 \mu\text{g}$  de  $\text{N-NH}_4 \text{ cm}^{-2}\text{d}^{-1}$  (Fig. 1a)), mientras que en el resto de las parcelas quemadas, la disponibilidad de  $\text{N-NO}_3$  fue aproximadamente el doble que la de  $\text{N-NH}_4$ . Encontramos una correlación significativamente positiva ( $R=0,53$ ,  $P<0,05$ ) entre la disponibilidad de  $\text{N-NH}_4$  y  $\text{N-NO}_3$  un año después del incendio, mientras que no observamos ninguna correlación ni en las otras parcelas de la cronosecuencia ni en las parcelas control no quemadas. La disponibilidad de P aumentó con el tiempo tras el incendio (Fig. 1d). En las parcelas quemadas más recientemente se registraron los niveles de disponibilidad de P más bajos ( $0,03 \mu\text{g}$  de P  $\text{cm}^{-2}\text{d}^{-1}$ ) y esos valores aumentaron a medida que transcurrió el tiempo tras el incendio, encontrando los mayores niveles de

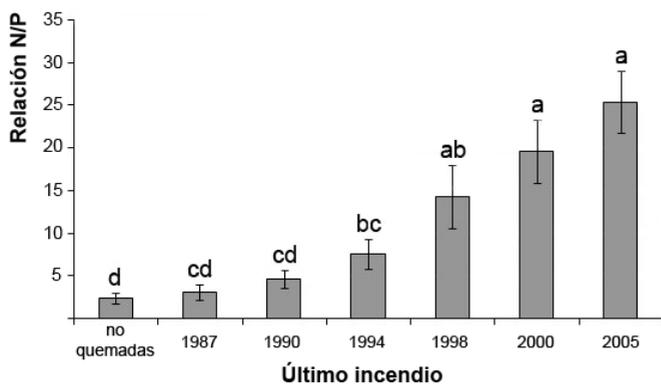


Figura 2: Relación N/P disponible para parcelas quemadas en diferentes años y parcelas no quemadas. Letras diferentes muestran diferencias significativas (Test de permutaciones,  $P<0,05$ ).

disponibilidad de P en las parcelas no quemadas ( $0,51 \mu\text{g}$  de P  $\text{cm}^{-2}\text{d}^{-1}$ ).

La relación entre la disponibilidad de N y P aumentó significativamente 1 año después del fuego y después disminuyó progresivamente a lo largo de la cronosecuencia, registrándose los niveles más bajos en las parcelas no quemadas (Fig. 2).

## DISCUSIÓN

De manera similar a otros estudios llevados a cabo en diferentes ecosistemas, nuestros resultados muestran un efecto significativo del fuego sobre la disponibilidad de N y P (Smithwick et al. 2005). La disponibilidad de N-NH<sub>4</sub> fue significativamente mayor en las parcelas muestreadas 1 año después del fuego, a pesar de las posibles pérdidas por lavado y erosión durante ese tiempo. Esta tendencia es común a muchos ecosistemas (DeBano y Conrad 1987) y se debe a la deposición de ceniza rica en N-NH<sub>4</sub> y a la creación de condiciones que mejoran la mineralización (Raison 1979). Este incremento en la disponibilidad de N-NH<sub>4</sub> un año después del fuego no se encontró en las parcelas quemadas cinco años antes del muestreo, donde la cantidad de N-NH<sub>4</sub> no fue significativamente diferente de la de las parcelas no quemadas. Estos resultados son similares a los obtenidos por otros autores (Chorover et al. 1994), que mostraron que la toma de nutrientes por las plantas, la inmovilización microbiana y la nitrificación podrían ser las causas de esta reducción de la disponibilidad de N-NH<sub>4</sub> a medio plazo (Covington y Sackett 1992). Además, el lavado también puede reducir la cantidad de N-NH<sub>4</sub> presente en el suelo, lo que contribuiría a reducir su disponibilidad en los ecosistemas terrestres (DeBano y Conrad 1987). En nuestras parcelas, sin embargo, no encontramos que el fuego haya causado una reducción de las formas biodisponibles de N, ya que los niveles de N-NH<sub>4</sub> y de N-NO<sub>3</sub> de las parcelas quemadas no fueron más bajos que los de las parcelas no quemadas. Esto podría sugerir la existencia de mecanismos efectivos de retención del N en estos bosques tras el fuego; sin embargo, sería necesario comparar estos resultados con los niveles totales de N para poder defender tal conclusión.

La disponibilidad de N-NO<sub>3</sub> un año después del fuego fue casi cinco veces mayor que la disponibilidad de N-NH<sub>4</sub>. Muchos estudios post-fuego sobre las diferentes formas de N en diferentes tipos de ecosistemas mostraron un incremento a corto plazo del N-NH<sub>4</sub>, seguido de un aumento del N-NO<sub>3</sub> (Grogan et al. 2000). Tras el fuego, el N-NH<sub>4</sub> procedente de los depósitos de cenizas, junto con el aumento de la temperatura, el pH y la humedad, podrían mejorar la nitrificación (Raison 1979). Nosotros encontramos una correlación significativamente positiva

entre la disponibilidad de  $\text{N-NH}_4$  y la de  $\text{N-NO}_3$  un año después del fuego, lo que apoya un acoplamiento entre la amonificación y la nitrificación. Sin embargo, dicho acoplamiento no se encontró en ninguna de las otras parcelas muestreadas, lo que sugiere que en estos casos la disponibilidad de esos dos nutrientes está determinada por procesos independientes.

Al contrario que otros estudios, encontramos un fuerte descenso de la disponibilidad de P un año después del incendio (Juo y Manu 1996). La literatura, sin embargo, arroja resultados contradictorios sobre los efectos del fuego sobre la disponibilidad de P. Mientras que algunos encuentran un aumento del P total y de su disponibilidad en el suelo tras el fuego (Brewer 1995, Ross et al. 1997, Giardina y Rhoades 2001), otros hallan lo contrario (Giardina et al. 2000). Esta reducción de la disponibilidad podría sugerir que tras el fuego estos bosques retienen el P de una manera menos eficiente que el N, lo que indicaría que están limitados por la disponibilidad de N. Así, incluso si hubiera existido un incremento inicial de la disponibilidad de P, la ausencia de mecanismos de retención de P podría dar lugar a pérdidas de este nutriente por drenaje (Sardans et al. 2006). Sin embargo, debido a que el P suele ser menos móvil que el N en los suelos y mucho menos susceptible a pérdidas por lavado, especialmente en suelos volcánicos (Schlesinger 1997), es posible una hipótesis alternativa. La quema podría haber producido una reestructuración de fracciones biogeoquímicas de P, dando lugar a un aumento de la fijación mineral y a un descenso de la biodisponibilidad. Por ejemplo, el fuego podría haber quemado parte de la materia orgánica exponiendo nuevas superficies inorgánicas (óxidos y/o alofanos) capaces de retener fuertemente el P, haciéndolo indisponible para las plantas y para las resinas de intercambio (García-Montiel et al. 2000). Tras esta pérdida inicial de disponibilidad, encontramos una recuperación gradual de los niveles de P disponible a medida que transcurre el tiempo tras el incendio. Esto podría sugerir la existencia de una fuente externa y continua de este nutriente. Crews et al. (1995) mostraron que la entrada de polvo atmosférico puede ser un agente preventivo frente a la limitación de P en los suelos, y Moreno et al. (2006) encontraron que los procesos eólicos transfieren cada año grandes cantidades de partículas minerales con un alto contenido en fosfato desde los desiertos de África hasta las Islas Canarias. Estos procesos podrían ser responsables de la recuperación observada. Por otro lado, cambios en la

biogeoquímica del P durante la sucesión del bosque tras el fuego también podrían dar lugar a la liberación de formas no ocluidas de P a partir de formas ocluidas, aumentando la biodisponibilidad de este nutriente (García-Montiel et al. 2000). Los resultados obtenidos para la relación entre la disponibilidad de N y de P confirman que el balance de nutrientes varía a lo largo de la cronosecuencia. Los altos valores observados para la relación N/P en las parcelas quemadas en 2005 indican un potencial déficit de P tras el incendio. De nuevo, una mayor capacidad de retención de N que de P en las fases tempranas de la regeneración del bosque podría dar lugar a un aumento de la disponibilidad de N y un déficit potencial de P. Con el tiempo, sin embargo, las fuentes externas de P sugeridas por Moreno et al. (2006), junto con los cambios en la biogeoquímica del P, podrían dar lugar a una reducción de la relación entre la disponibilidad de N y la de P debido a un aumento de la disponibilidad de P. Los mínimos niveles obtenidos para la relación N/P en las parcelas no quemadas muestran que en ausencia de una perturbación significativa, y en términos relativos, los bosques de la isla de La Palma parecen estar limitados por N, mientras que una perturbación significativa como el fuego podría cambiar radicalmente el patrón de disponibilidad de nutrientes provocando un déficit temporal de P tras el incendio.

Nuestros resultados confirman nuestra hipótesis de que el fuego aumenta la disponibilidad de N y que ese incremento es de corta duración. Aunque nosotros establecimos como hipótesis una reducción a largo plazo de la disponibilidad de nitrógeno en comparación con las parcelas no quemadas, ésta no fue encontrada en nuestra cronosecuencia. En cuanto al P, los resultados no confirman el aumento de su disponibilidad tras el fuego pero muestran evidencias de una reducción a largo plazo de su disponibilidad, aunque con una recuperación gradual a medida que transcurre el tiempo tras el incendio.

### **AGRADECIMIENTOS**

Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología del Gobierno de España (REN 2003-08620-C0201; CGL 2006-13665-C02-01). Damos las gracias al Cabildo de La Palma por permitirnos el acceso y proporcionarnos soporte logístico durante las campañas de muestreo, y a Rocío Paramá, Rosana Estévez, Javier Méndez, Gustavo Morales y Félix Medina por su gran ayuda en los trabajos de campo. Especialmente, gracias a Felisa Covelo por su ayuda incondicional.





## CAPÍTULO 3

### Disminución a largo plazo tras el fuego en las formas orgánicas e inorgánicas de N en un bosque de *Pinus canariensis*

con Alexandra Rodríguez, J.M. Fernández-Palacios y Antonio Gallardo

*Publicado en Annals of Forest Science (En prensa)*

---

La creciente preocupación sobre los incendios y el aumento de su frecuencia y severidad debido al cambio climático han estimulado un gran número de artículos científicos sobre la ecología del fuego. La mayoría de los investigadores se han centrado en los efectos a corto plazo del fuego, y el conocimiento sobre las consecuencias a largo plazo de los incendios en las dinámicas de nutrientes de los ecosistemas es todavía escaso. Nuestro objetivo fue mejorar el conocimiento existente acerca de los efectos a largo plazo de los incendios sobre las formas de N orgánico e inorgánico del bosque. Proponemos como hipótesis de partida que los incendios deberían causar un descenso inicial (4 años después del fuego) de la disponibilidad de N orgánico e inorgánico y de la cantidad de N de la biomasa microbiana (NBM); tras lo cual debería observarse una recuperación a largo plazo de los niveles de N anteriores al fuego. Seleccionamos una cronosecuencia de incendios en bosques de *Pinus canariensis* de la isla de La Palma (Islas Canarias, España). En estos bosques, la deposición atmosférica de origen antropogénico es escasa y el manejo forestal inexistente; los incendios son, por tanto, la única perturbación significativa. Se recogieron muestras de suelo en primavera e invierno en 22 parcelas quemadas y no quemadas. El fuego produjo un descenso significativo del NBM, del N mineral y del N orgánico disuelto. Casi 20 años después del fuego, los niveles de N anteriores al incendio no se habían recuperado. Estos resultados demuestran que los suelos de los bosques de *P. canariensis* tienen una resiliencia frente al fuego menor de lo esperado. La magnitud de los cambios observados sugiere que los incendios en estos pinares pueden inducir cambios a largo plazo en el suelo y en la producción primaria neta vegetal.

---

## INTRODUCCIÓN

En la literatura podemos encontrar muchas referencias a la perturbación del ciclo de nutrientes y a la degradación del suelo del bosque por causa del fuego (Wan et al. 2001, González et al. 2006). Esta degradación se debe al daño sobre la estructura del suelo (Giovannini et al. 1998) y a pérdidas de materia orgánica (Valette et al. 1994, Gillon et al. 1995) y de nutrientes minerales (DeBano y Conrad 1987, Kutiel y Naveh 1987). A corto plazo, el fuego puede aumentar la disponibilidad de N del ecosistema pero a largo plazo el efecto es normalmente el contrario (Boerner 1982, Knoepp et al. 2004). Las pérdidas totales de N, causadas principalmente por volatilización y erosión, junto con la ausencia de un reemplazo efectivo pueden causar una disminución significativa de este nutriente del suelo esencial para las plantas (Carreira et al. 1994).

El fuego puede disminuir el tamaño de la biomasa microbiana, reducir su diversidad y restringir su capacidad catalítica (Ahlgren y Ahlgren 1965, Dumonet et al. 1996, Hernández et al. 1997) y varios estudios confirman que estos efectos pueden ser fuertes y duraderos (Dumonet et al. 1996). Los microorganismos pueden actuar como fuentes o como sumideros de nutrientes a través de procesos como la mineralización y la inmovilización, jugando un papel clave en la disponibilidad de nutrientes para las plantas (Singh et al. 1989, Díaz-Rabiña et al. 1993, Gallardo y Schlesinger 1994). Además, la biomasa microbiana ha sido considerada a menudo como un rápido indicador de cambios a largo plazo que pueden afectar a la fertilidad y a otras propiedades del suelo (Singh et al. 1989, Neary et al. 1999, Mabuhay et al. 2003). Muchos autores han propuesto el uso de la biomasa microbiana y su composición como indicadores de la calidad del suelo del bosque y su sostenibilidad (Srivastava y Singh 1991, Fauci y Dick 1994, Chang et al. 1995). Así, conocer cómo los incendios afectan a los microorganismos puede mejorar el conocimiento existente sobre cómo todo el ecosistema se ve afectado por esta perturbación.

Tradicionalmente, se ha creído que las plantas toman sólo N inorgánico y que compiten por él con los microorganismos, siendo las plantas mucho más eficientes (Vitousek et al. 1979). Por esta razón, pocos estudios han considerado los efectos del fuego sobre las formas orgánicas lábiles de N como clave para

entender los impactos globales de los incendios sobre los sistemas forestales. Sin embargo, la toma de N orgánico por las plantas está actualmente ganando importancia, especialmente en sistemas pobres en N (Kranabetter et al. 2007), en los que plantas y microorganismos podrían competir principalmente por formas orgánicas de N (Schimel y Bennett 2004).

La creciente preocupación sobre los incendios y el aumento de su frecuencia y severidad debido al cambio climático han estimulado un gran número de artículos científicos sobre la ecología del fuego (Dumonet et al. 1996, Piñol et al. 1998, Rambal y Hoff 1998). Sin embargo, la mayoría de los estudios se han enfocado en los efectos a corto plazo del fuego, mientras que el conocimiento sobre las consecuencias a largo plazo de los incendios en las dinámicas de nutrientes de los ecosistemas es todavía escaso (Palese et al. 2004, Mabuhay et al. 2006). Por ello, son necesarios estudios que vayan más allá de los efectos inmediatos del fuego para entender mejor el grado al cual los incendios forestales disminuyen las reservas de N orgánico y mineral y reducen la biomasa microbiana y su actividad.

El objetivo principal de nuestro estudio fue ampliar el conocimiento existente sobre los efectos a largo plazo de los incendios forestales en la biomasa microbiana del bosque y sobre la disponibilidad de las formas inorgánicas y orgánicas de N. Para ello, usamos una cronosecuencia de incendios en bosques de *Pinus canariensis* de la isla de La Palma (Islas Canarias, España). Esos bosques no están manejados y, debido a la situación geográfica de la isla, no sufren la creciente deposición atmosférica que la actividad antropogénica causa en los bosques continentales europeos (Klein et al. 2007). Nuestras hipótesis sugieren que los incendios pueden causar una disminución inicial de la disponibilidad de N orgánico e inorgánico para las plantas, junto con un descenso paralelo de la cantidad de N de la biomasa microbiana (NBM), pero que deberían estar seguidos de una recuperación a largo plazo de los niveles de N anteriores al fuego.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Zona de estudio**

Llevamos a cabo el estudio en parcelas de bosque situadas en la isla de La Palma (Islas Canarias, latitud: 28° 41' N, longitud: 17° 45' O). La isla de La Palma proporciona una oportunidad excepcional para probar la hipótesis de trabajo, ya que en estos bosques es relativamente fácil encontrar parcelas similares con características edáficas parecidas, pero quemadas en diferentes años. Tres características hacen únicos a estos bosques. Primero, son de los últimos pinares europeos no manejados. Segundo, gracias a su lejanía con el continente europeo y a escasas emisiones locales de N, la deposición atmosférica de este nutriente es muy baja, pudiendo observarse frecuentemente deficiencias nutricionales en los árboles, lo que aumenta el interés en los estudios sobre el ciclo de nutrientes. Tercero, los individuos adultos de *P. canariensis* resisten incendios severos, por lo que las parcelas quemadas son muy comparables en términos de estructura y edad. Las parcelas se encuentran entre los 1200 y 1800 m sobre el nivel del mar, con una precipitación media anual de 600 mm y una temperatura media anual de 16°C (Climent et al. 2004). Los suelos son de origen volcánico (Leptosoles, Vertisoles y Andosoles, IUSS Working Group WRB, 2006). El contenido de materia orgánica de las zonas muestreadas varió de 2 a 4%, con una cantidad de N total de 0,3-0,4% y un pH de 6,6-6,9. La vegetación está dominada por la presencia de grandes individuos de *Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC., con una cobertura media del 80%. La población de pinos está formada por individuos adultos (20-30 m de altura) y ocasionalmente individuos muy viejos (hasta 700 años). El sotobosque es escaso, con pocos individuos de *Adenocarpus viscosus* (Wild.) Webb y Berthel, *Erica arborea* L., *Cistus symphytifolius* Lam. y, ocasionalmente, algún pino joven. Los incendios que afectan a estos bosques eliminan completamente el sotobosque y, aunque el fuego alcanza las copas (incendios de copa), raramente mata a los árboles, por lo que es común encontrar individuos que superan los 100 cm de diámetro.

### **Diseño experimental y selección de parcelas de la cronosecuencia**

En la isla de La Palma se pueden encontrar un gran número de zonas para formar una cronosecuencia de incendios, que van desde zonas no quemadas

hasta zonas recientemente quemadas (2005). Sin embargo, sólo unos pocos sitios son comparables en términos de altitud, pendiente, aspecto y características del suelo. Así, la cronosecuencia de incendios estuvo formada por parcelas no quemadas (control) y parcelas quemadas en 1987, 1990, 1994, 1998 y 2000. Para cada año y para el control, seleccionamos 4 parcelas-replicados de 25 x 25 m, excepto para el año 1987, donde sólo fue posible encontrar dos replicados con características homogéneas. Los criterios para la selección de parcelas fueron los siguientes: la mitad de los replicados fueron parcelas de poca pendiente (4-8%) y la mitad parcelas de fuerte pendiente (20-25%); de manera similar, se seleccionaron también parcelas con orientación Norte y Sur. Las características del suelo fueron similares a lo largo de la cronosecuencia, con un estrecho rango de materia orgánica y pH (ver arriba). La intensidad y severidad de los incendios se determinó gracias a la cantidad y altura de las manchas de carbón depositadas sobre el tronco de los pinos. Basándonos en esas señales y en la información proporcionada por la agencia ambiental local, todos los incendios fueron clasificados como incendios de copa. Además, para evitar diferencias en la intensidad y severidad del incendio causadas por la cantidad de combustible de las parcelas, nos aseguramos de que ésta fuera similar a lo largo de la cronosecuencia (Fernandes et al. 2004).

### **Muestreo de campo**

Llevamos a cabo dos muestreos, el primero en primavera (abril del 2004), durante la estación de crecimiento, y el segundo en invierno (febrero del 2005), cuando el crecimiento suele estar limitado por las bajas temperaturas. En cada parcela seleccionamos aleatoriamente 15 puntos para la recogida de muestras de suelo. Dichas muestras se recogieron usando un cilindro metálico de 15 x 5 cm, que nos permitió recoger los primeros 10 cm del perfil del suelo (incluyendo el horizonte 0 y la capa mineral), previa retirada de la hojarasca. Las muestras se transportaron al laboratorio en refrigeración dentro de bolsas de polietileno.

### **Análisis de laboratorio**

Las muestras recogidas se tamizaron (malla de 2 mm) para eliminar pequeños trozos de piedra y hojarasca no descompuesta. Para calcular las

propiedades del suelo en términos de peso seco, medimos el contenido de agua gravimétrica de las muestras de suelo secando una submuestra en una estufa de aire forzado a 80 °C durante 48 horas (siempre hasta peso constante). El contenido de carbono y de materia orgánica se estimó mediante digestión húmeda (Allen et al. 1986). El N total se estimó mediante digestión Kjeldahl con ácido sulfúrico y sulfato de cobre como catalizador (Allen et al. 1986). Analizamos el N mineral extrayendo 5 g de muestra fresca de suelo con 50 ml de KCl 2 M y calculando la cantidad de N presente en los extractos usando el método colorimétrico del azul de indofenol (Sims et al. 1995). El N de la biomasa microbiana (NBM) se calculó usando el método de la fumigación-extracción de Brookes et al. (1982). Para ello, fumigamos con cloroformo 5 g de muestra fresca de suelo durante 5 días. Los suelos fumigados se extrajeron con 50 ml de K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0,5 M y se filtraron a través de filtros Millipore de 0,45 µm. Usamos como control submuestras extraídas con 50 ml de K<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> 0,5 M justo antes de la fumigación. El N total de esos extractos se calculó usando la técnica de oxidación con persulfato (D'Elia et al. 1977) y el método colorimétrico del azul de indofenol ya mencionado. El NBM se calculó extrayendo el N total de las muestras no fumigadas al N total de las muestras fumigadas. Finalmente, estimamos el nitrógeno orgánico disuelto (NOD) restando a la cantidad total de N de las muestras no fumigadas, el N mineral obtenido en esas mismas muestras (Cabrera y Beare 1993, Doyle et al. 2004). Definimos como nitrógeno orgánico lábil (NOL) la suma del NOD y el NBM.

### **Análisis estadísticos**

Usamos el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para determinar el efecto del fuego sobre cada variable estudiada y tests de permutaciones para conocer las diferencias entre parcelas quemadas en diferentes años y entre parcelas muestreadas en diferentes estaciones (Hollander y Wolfe 1999). Calculamos los coeficientes de correlación de Spearman para identificar las relaciones entre el NBM, el NOD y el N mineral. Se ajustó el valor medio de los valores de las variables a una línea de regresión (con el último año de incendio como variable independiente) para identificar tendencias significativas en el descenso detectado en los valores a medida que transcurre el tiempo tras el incendio. Los análisis se

llevaron a cabo mediante el paquete estadístico para Linux R 2.4.0 (R Development Core Team 2007).

## RESULTADOS

Tanto el último año de incendio como la época de muestreo (primavera o invierno) mostraron un efecto significativo sobre todas las formas orgánicas e inorgánicas de N ( $P < 0,05$ , Tabla 1).

Así, los niveles de N de la biomasa microbiana del suelo, de N mineral y de NOD de las parcelas quemadas fueron siempre menores que las registradas en las parcelas no quemadas, tanto en primavera como en invierno (Figs. 1a y 1b). Las relaciones NOD/N mineral y NOL/N mineral fueron también significativamente mayores en las parcelas control (no quemadas) que en las parcelas quemadas. Los valores de NOD y de la relación NOD/N mineral registrados en el muestreo de primavera mostraron una disminución lineal significativa ( $df = 3$ ;  $F = 19,46$ ;  $P < 0,05$  y  $df = 3$ ;  $F = 14,13$ ;  $P < 0,05$  respectivamente) a medida que transcurre el tiempo tras el incendio (Fig. 1a). Se observó una tendencia similar, aunque no significativa, para el N mineral en primavera ( $df = 3$ ;  $F = 5,364$ ;  $P = 0,103$ ) y para el NBM en invierno ( $df = 3$ ;  $F = 6,873$ ;  $P = 0,078$ ). Para el resto de las variables estudiadas no se observó ninguna tendencia (Figs. 1a y 1b).

Sólo se detectaron diferencias significativas entre los muestreos de primavera e invierno para el NBM en las parcelas quemadas en 1987 y 1990, con valores significativamente mayores en el muestreo de primavera que en el de invierno (Tabla 2). Sin embargo, los valores de NOD y de la relación NOD/N Mineral fueron significativamente menores en primavera que en invierno a lo largo de toda la cronosecuencia. Encontramos diferencias similares entre épocas de muestreo para

Tabla 1. Efecto del año de incendio y de la época de muestreo sobre el N de la biomasa microbiana (NBM), el N mineral, el N orgánico disuelto (NOD) y las relaciones NOD/N mineral y NOL/N mineral (Test Kruskal-Wallis).

	Año de incendio						Época de muestreo		
	Primavera			Invierno			df	Chi <sup>2</sup>	P
NBM	5	100,99	<0,001	5	89,56	<0,001	1	4,27	<0,05
N Mineral	5	31,46	<0,001	5	59,43	<0,001	1	93,02	<0,001
NOD	5	35,14	<0,001	5	73,32	<0,001	1	157,55	<0,001
NOD/N Min	5	20,02	<0,005	5	73,13	<0,001	1	186,99	<0,001
NOL/N Min	5	96,43	<0,001	5	37,53	<0,001	1	8,72	<0,005

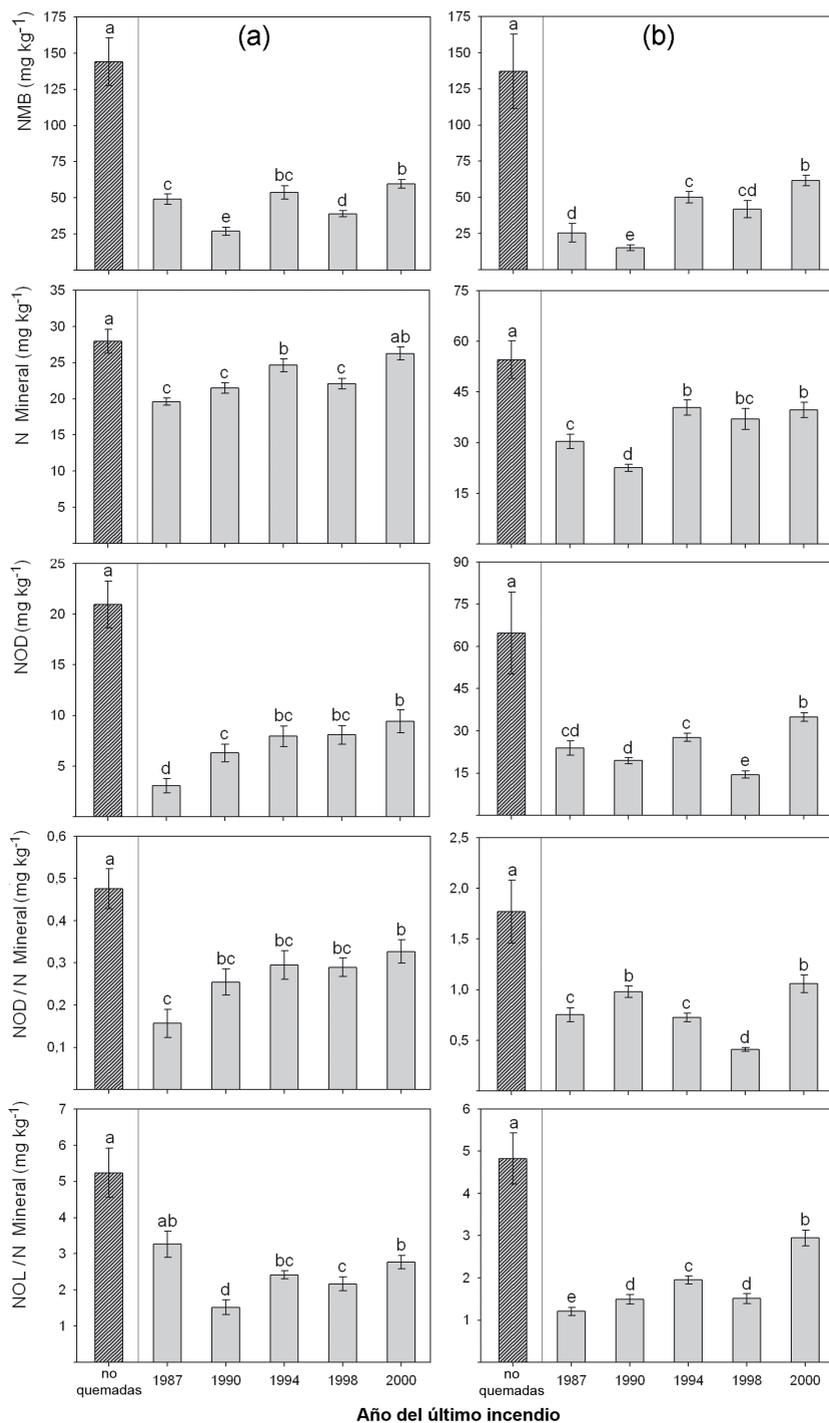


Figura 1. N de la biomasa microbiana (NMB), N mineral, N orgánico disuelto y relaciones NOD/N mineral y NOL/N mineral (NOL= NOD+NBM) en parcelas no quemadas y quemadas en diferentes años, muestreadas en primavera (a) e invierno (b). Letras diferentes muestran diferencias significativas (Test de permutaciones,  $P < 0,05$ ).

el N mineral, excepto para las parcelas quemadas en 1990, donde las diferencias no fueron significativas. Se observó una tendencia similar para la relación NOD/N mineral, pero no para la relación NOL/N mineral, donde los valores de primavera tendieron a ser mayores que los de invierno, aunque las diferencias sólo fueron estadísticamente significativas en las parcelas quemadas en 1987 y 1998 ( $P < 0,05$ , Tabla 2).

Tabla 2. Media  $\pm$  Error estándar de todas las variables estudiadas en las parcelas no quemadas (control) y en las parcelas quemadas en diferentes años, en las dos épocas de muestreo. Los resultados se expresan en  $\text{mg kg}^{-1}$  suelo. \* = Diferencias significativas entre épocas de muestreo (Test de permutaciones,  $P < 0,05$ ).

		NBM	N Min	NOD	NOD/N Min	NOL/N Min
Control	Primavera	144,01 $\pm$ 16,5	27,97 $\pm$ 1,65 *	20,97 $\pm$ 2,31 *	0,48 $\pm$ 0,50 *	5,24 $\pm$ 0,68
	Invierno	137,02 $\pm$ 25,6	54,54 $\pm$ 5,57	64,79 $\pm$ 14,57	1,77 $\pm$ 0,31	4,83 $\pm$ 0,60
1987	Primavera	49,02 $\pm$ 3,55 *	19,60 $\pm$ 0,47 *	3,07 $\pm$ 0,71 *	0,16 $\pm$ 0,03 *	3,27 $\pm$ 0,36 *
	Invierno	25,53 $\pm$ 6,29	30,37 $\pm$ 2,13	23,89 $\pm$ 2,51	0,75 $\pm$ 0,07	1,20 $\pm$ 0,10
1990	Primavera	26,93 $\pm$ 2,69 *	21,48 $\pm$ 0,75	6,30 $\pm$ 0,87 *	0,25 $\pm$ 0,03 *	1,52 $\pm$ 0,21
	Invierno	15,12 $\pm$ 1,92	22,54 $\pm$ 1,12	19,43 $\pm$ 1,05	0,98 $\pm$ 0,06	1,49 $\pm$ 0,12
1994	Primavera	53,88 $\pm$ 4,61	21,48 $\pm$ 0,89 *	7,95 $\pm$ 1,01 *	0,30 $\pm$ 0,03 *	2,42 $\pm$ 0,11
	Invierno	50,00 $\pm$ 3,89	40,37 $\pm$ 2,30	27,70 $\pm$ 1,45	0,72 $\pm$ 0,04	1,95 $\pm$ 0,10
1998	Primavera	38,95 $\pm$ 2,16	22,09 $\pm$ 0,72 *	8,09 $\pm$ 0,91 *	0,29 $\pm$ 0,02 *	2,17 $\pm$ 0,19 *
	Invierno	41,78 $\pm$ 5,9	37,03 $\pm$ 3,11	14,48 $\pm$ 1,29	0,41 $\pm$ 0,02	1,51 $\pm$ 0,12
2000	Primavera	59,69 $\pm$ 2,96	26,26 $\pm$ 0,87 *	9,42 $\pm$ 1,12 *	0,33 $\pm$ 0,03 *	2,77 $\pm$ 0,19
	Invierno	61,56 $\pm$ 3,55	39,65 $\pm$ 2,25	34,94 $\pm$ 1,53	1,06 $\pm$ 0,08	2,95 $\pm$ 0,19

NBM = N de la biomasa microbiana, N Min = N mineral, NOD = N orgánico disuelto, NOL = N orgánico lábil (NBM+NOD)

Detectamos una correlación significativa y positiva entre el NBM y el N mineral, tanto en el muestreo de primavera ( $Rho = 0,235$ ;  $P < 0,05$ ) como en el de invierno ( $Rho = 0,551$ ;  $P < 0,05$ ). Se detectaron correlaciones significativas similares entre el NBM y el NOD (primavera:  $Rho = 0,178$ ;  $P < 0,05$ ; invierno:  $Rho = 0,509$ ;  $P < 0,05$ ) y entre el N mineral y el NOD (primavera:  $Rho = 0,667$ ;  $P < 0,05$ ; invierno:  $Rho = 0,494$ ;  $P < 0,05$ ). Sin embargo, el fuego no tuvo ninguna influencia sobre esas relaciones, en ninguno de los dos muestreos (Tabla 3).

Tabla 3. Tests de correlación de Spearman entre variables en parcelas no quemadas (control) y quemadas en diferentes años, en los muestreos de primavera e invierno.

	Primavera						Invierno					
	NBM-NMin		NBM-NOD		NOD-NMin		NBM-NMin		NBM-NOD		NOD-NMin	
	<i>P</i>	$\rho$	<i>P</i>	$\rho$	<i>P</i>	$\rho$	<i>P</i>	$\rho$	<i>P</i>	$\rho$	<i>P</i>	$\rho$
Control	<0,05*	0,364	0,38	0,146	<0,05*	0,708	<0,05*	0,413	<0,05*	0,532	<0,05*	0,672
1987	0,38	0,166	0,39	0,393	0,49	0,321	<0,05*	0,620	0,28	0,267	<0,05*	0,493
1990	<0,05*	0,357	0,11	0,328	<0,05*	0,635	0,29	0,163	0,67	-0,069	0,09	0,224
1994	0,95	0,008	0,10	0,305	<0,05*	0,388	<0,05*	0,409	<0,05*	0,360	<0,05*	0,572
1998	<0,05*	0,213	0,75	0,042	<0,05*	0,502	<0,05*	0,713	<0,05*	0,628	<0,05*	0,767
2000	0,06	-0,248	0,19	-0,203	<0,05*	0,639	<0,05*	0,429	<0,05*	0,554	<0,05*	0,404

NBM = N de la biomasa microbiana, NMin = N mineral, NOD = N orgánico disuelto, NOL = N orgánico lábil (NBM+NOD).

## DISCUSIÓN

Como predecimos hipótesis de partida, los incendios disminuyeron las concentraciones de las formas orgánicas e inorgánicas de N. Así, las cantidades de NBM, N mineral, NOD y también las relaciones NOD/N mineral y NOL/N mineral experimentaron una disminución significativa cuatro años después del último incendio (parcelas quemadas en el 2000). Muchos estudios han demostrado que los microorganismos del suelo se ven afectados por el fuego, tanto directa como indirectamente, principalmente a través de los efectos producidos por un aumento de la erosión, una pérdida de fertilidad o el incremento de compuestos tóxicos (Dumonet et al. 1996, Kim et al. 2003, Certini 2005). Al igual que nosotros, muchos autores han encontrado en diferentes ecosistemas reducciones significativas en los niveles de biomasa microbiana tras un incendio (Fritze et al. 1993, Dumonet et al. 1996, Hernández et al. 1997, Prieto-Fernández et al. 1998, Choromanska y DeLuca 2002, Mabuhay et al. 2006). Como sugeríamos anteriormente, la muerte de los microorganismos debido al calentamiento del suelo y al descenso de la calidad y cantidad de sustrato tras el fuego podría explicar esta disminución (Ahlgren y Ahlgren 1965, Vance y Nadkarni 1990, Sparling et al. 1994). Sin embargo, otros autores han encontrado diferentes respuestas de la biomasa microbiana al fuego. Por ejemplo, Wüthrich et al. (2002) no observaron cambios significativos tras el fuego en un bosque de castaños, mientras que otros estudios encontraron un

aumento de la biomasa microbiana tras el fuego en bosques tropicales (García y Rice 1994, Singh 1994) y en praderas de la Sabana (Deka y Mishra 1983, Van Reenen et al. 1992). Los diferentes resultados pueden estar explicados por diferentes respuestas de la vegetación al fuego, diferencias en la composición de la comunidad microbiana y diferencias microclimáticas como la temperatura y la precipitación (Liu et al. 2007). Además, diferentes intensidades de fuego causan diferentes respuestas a los incendios. De acuerdo con esto, Andersson et al. (2004) demostraron que una alta severidad de fuego debido a grandes cantidades de combustible pueden dar lugar a una reducción de la biomasa microbiana, mientras que los fuegos de baja severidad pueden estimularla.

La mayoría de los autores han encontrado un aumento de las formas inorgánicas de N justo después de un incendio (Rundel 1983, Kufiel y Naveh 1987, Prieto-Fernández et al. 1993) debido a la deposición de ceniza y a aumentos en el pH y la temperatura del suelo, que mejoran las tasas de mineralización tras el fuego (Raison 1979). Sin embargo, la disminución de los niveles de N mineral observada en nuestro estudio varios años después del incendio también se ha encontrado en otros estudios a lo largo del mundo (Chorover et al. 1994, Grogan et al. 2000). Por ejemplo, cinco años después de un incendio, Covington et al. (1991) hallaron que el aumento inicial del amonio y el nitrato había desaparecido; mientras que Grogan et al. (2000) encontraron que el pulso de amonio generado en bosques maduros de *P. muricata* se había perdido al final de la segunda estación de crecimiento tras el incendio. El aumento de la toma por parte de las plantas y de los procesos de erosión pueden estar detrás de la disminución de los niveles de N mineral observada en nuestro estudio (Keeley y Zadler 1978, Weston y Attiwill 1990, Carreira et al. 1994, Singh 1994).

El NOD es un reservorio importante de N en muchos ecosistemas, y representa una fuente de N lábil tanto para las plantas como para los microorganismos del suelo (Chapin et al. 1993, Jones y Kielland 2002, Schimel y Bennet 2004). A pesar de su gran importancia ecológica y de las recientes evidencias de toma de NOD por parte de las plantas, se sabe poco de los factores que controlan las dinámicas del NOD en el suelo, y todavía menos sobre los efectos de las perturbaciones en esas dinámicas (Murphy et al. 2000, Neff et al. 2003, Christou et al. 2006). Hemos observado una clara reducción de las cantidades de

NOD del suelo en las parcelas quemadas en comparación con las parcelas control. Tras un incendio, son probables tanto una disminución de la calidad como de la cantidad de la materia orgánica del suelo. Bajo esas condiciones, el NOD puede representar una fuente de N lábil preferente para los microorganismos del suelo, disminuyendo su concentración a largo plazo (Chapin et al. 1993, Jones y Kielland 2002). A escalas de tiempo menores, las pérdidas por volatilización y pirólisis o las debidas a la toma por parte de las plantas, podrían explicar la disminución en el NOD del suelo (Raison 1979, Schimel y Bennet 2004, Smithwick 2005).

Nosotros esperábamos detectar una lenta recuperación de las formas orgánicas e inorgánicas de N varios años después del incendio, aproximándose paulatinamente a los niveles de N de las parcelas no quemadas. Dichas expectativas se basan en la presencia de fijadores de N y en la mejora de las tasas de descomposición y mineralización esperables bajo las condiciones del suelo tras el incendio. Sin embargo, ninguna de las formas de N, orgánicas o inorgánicas, alcanzaron los niveles de N de las parcelas no quemadas, ni tampoco se observaron evidencias de recuperación con el paso del tiempo. Además, algunas variables mostraron una tendencia inversa de disminución de las cantidades de N a medida que transcurre el tiempo tras el incendio, y otras variables mostraron reducciones significativas en las formas de N entre los incendios más antiguos (1987) y los más recientes. La ausencia de recuperación de N en los suelos quemados observada en nuestro estudio puede ser consecuencia de la escala de nuestra cronosecuencia (20 años). Así, los incendios forestales pueden producir profundas transformaciones a largo plazo en la calidad del suelo, afectando directamente a diferentes formas de N a través de procesos como la combustión, la reestructuración de moléculas orgánicas en formas complejas recalcitrantes y la translocación del N entre capas orgánicas y minerales del suelo (Knicker et al. 2005, Smithwick 2005). Además, la deposición de compuestos orgánicos hidrofóbicos sobre la superficie del suelo (Raison 1970) y la retirada de la protección proporcionada por la vegetación y la materia orgánica, aumentan los riesgos de erosión (Mabuhay et al. 2003). El efecto combinado de estos mecanismos puede ser una reducción a largo plazo de la productividad del ecosistema, evitando la recuperación de las condiciones anteriores al incendio (Ojima et al. 1994, Wirth et al. 2002). La recuperación tras la quema depende de la capacidad de los

microorganismos y las plantas de inmovilizar los nutrientes liberados (Singh 1994, Carreira et al. 1994, Weston y Attiwill 1990), de las estrategias de regeneración de las plantas y de la capacidad de la vegetación rebrotante de reponer la protección del suelo (Keeley y Zadler 1978). En los bosques de *P. canariensis*, una lenta recuperación de esos elementos protectores puede deberse a la escasa cobertura vegetal del sotobosque y a la población de pinos viejos, que pueden restringir la respuestas de las plantas a las nuevas condiciones, dando lugar a una erosión que continúa operando durante muchos años y a una recuperación más lenta de lo esperable (Carreira et al. 1994). Además, la considerable pendiente de estos bosques los hace particularmente susceptibles a la erosión (Owens y Collins 2006).

En las parcelas quemadas el NBM y el NOD disminuyeron relativamente más que el N mineral. Esta reducción significativa de las fracciones de N orgánico lábil puede deberse a la pobre calidad de la materia orgánica residual, lo que podría limitar la actividad de la biomasa microbiana y su capacidad para producir NOD (Hernández et al. 1997). Además, la combustión y la erosión afectan principalmente a los horizontes orgánicos superficiales, que tienen mayor relación N orgánico/N inorgánico (DeBano y Conrad 1978). Es posible también que los microorganismos de las parcelas quemadas estén usando NOD como fuente de C y N en mayor medida que los de las parcelas no quemadas, en las que está presente una mayor variedad de fuentes de C y N (Kranabetter et al. 2007).

Hemos observado una disminución del NBM del suelo en las muestras de invierno en comparación con las de primavera. Sin embargo, el NOD y el N mineral aumentaron en las muestras de invierno. La disminución del NBM fue menor que el aumento del NOD en el mismo periodo, lo que sugiere que el aumento del NOD en invierno surge tanto de la muerte de la biomasa microbiana como de la descomposición de la materia orgánica a NOD; y la acumulación de NOD podría producirse debido a la reducción de las tasas de mineralización durante el invierno (Gallardo y Schlesinger 1994). Así, los procesos de descomposición de moléculas complejas a NOD y su mineralización a formas inorgánicas parecen estar poco acopladas.

La acumulación de N mineral observada en las muestras de invierno, en comparación con las muestras de primavera sugiere una disminución de la toma por las plantas, debida a la inactividad de los pinos inducida por las condiciones

invernales. Sin embargo, una menor inmovilización de N en la biomasa microbiana también puede ser la responsable, tal y como se demuestra por la disminución del NBM del suelo en invierno. De manera similar, la acumulación de NOD también podría explicarse por una disminución de la toma de NOD por parte de las plantas, pero nosotros no tenemos pruebas de que las plantas que crecen en estos pinares tengan la capacidad de tomar NOD, como sí se ha demostrado en otros ecosistemas poco productivos que sufren limitación por N (Kranabetter et al. 2007).

Nuestros resultados confirman la hipótesis de que los incendios causan una disminución a largo plazo en las formas orgánicas e inorgánicas de N del suelo, incluyendo el N inmovilizado por la biomasa microbiana del suelo en los bosques de *Pinus canariensis*. Además, casi dos décadas después del incendio no hubo muestras de recuperación de los niveles de N orgánicos e inorgánicos anteriores al fuego. La magnitud de los cambios observados sugiere que los incendios pueden inducir cambios a largo plazo en el suelo y en la producción primaria de las plantas de estos pinares.

#### **Agradecimientos.**

Gracias al Cabildo de La Palma por permitirnos el acceso y proporcionarnos soporte logístico para las campañas de muestreo, y a Félix Medina, Rocío Paramá, Rosana Estévez, Javier Méndez, Gustavo Morales y Jesús Rodríguez por su gran ayuda en los trabajos de campo y en los análisis de laboratorio. De manera especial, gracias a Jordi Cortina y Fernando Maestre por su ayuda en la redacción de este manuscrito, y a Felisa Covelo por su ayuda continua e incondicional. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología del Gobierno de España (REN 2003-08620-C0201; CGL 2006-13665-C02-01).





## CAPÍTULO 4

### Cambios en las tasas de mineralización de N y en las concentraciones de N y P en una cronosecuencia de incendios de un bosque de *Pinus canariensis*

con Alexandra Rodríguez, J.M. Fernández-Palacios y Antonio Gallardo

*Enviado*

---

La preocupación por el aumento en la frecuencia e intensidad de los incendios que el cambio climático puede provocar ha aumentado el interés en los efectos del fuego sobre el funcionamiento del ecosistema. Aunque se conocen bien los efectos a corto plazo del fuego sobre los suelos forestales, hay menos información disponible sobre el efecto a largo plazo de los incendios en la fertilidad del suelo. Nuestro objetivo fue estudiar el efecto del fuego sobre las tasas de mineralización neta y las cantidades de nitrógeno (N) y fósforo (P) del suelo en una cronosecuencia de incendios de 17 años. Nuestras hipótesis son: (i) las zonas quemadas deberían exhibir tasas de mineralización más lentas y concentraciones de N y P más bajas que las zonas no quemadas; (ii) las diferencias deberían ser máximas durante la estación de crecimiento; (iii) deberían observarse también diferencias en las variables edáficas entre parcelas quemadas en diferentes años; y (iv) debido a los procesos geoquímicos resistentes al fuego que controlan la disponibilidad del P, este nutriente debería recuperarse más rápido que el N. Usamos una cronosecuencia de incendios en bosques naturales y no manejados de *Pinus canariensis* de la isla de La Palma (Islas Canarias). Se recogieron muestras de suelo durante primavera e invierno en 22 parcelas no quemadas y quemadas en diferentes años. En la mayoría de los casos, la mineralización neta y las cantidades de N disponible fueron significativamente mayores en las parcelas no quemadas. Estas diferencias fueron mayores en el muestreo de invierno que en el de primavera. Al contrario que para el N, los niveles de P de las parcelas quemadas mostraron una recuperación gradual con el tiempo tras la disminución inicial. Estos resultados demuestran que los bosques de *P. canariensis* muestran una baja resiliencia tras el fuego, especialmente para el N (casi 20 años después del fuego los niveles de N anteriores al incendio no se habían recuperado), y que esta perturbación puede inducir cambios a largo plazo en el funcionamiento del ecosistema.

---

## INTRODUCCIÓN

El interés en los efectos del fuego sobre la fertilidad del suelo a aumentado recientemente debido a la preocupación por el incremento que el cambio climático puede provocar en la intensidad y frecuencia de los incendios (Scholze et al. 2006, Westerling et al. 2006). Son bien conocidos los efectos a corto plazo del fuego sobre los suelos forestales, particularmente de las quemadas controladas (Palese et al. 2004); sin embargo, hay mucha menos información disponible sobre el efecto a largo plazo de los incendios forestales (Wan et al. 2001). Los incendios pueden dar lugar a la degradación del suelo, incluyendo el deterioro de su estructura (Giovannini et al. 1998) y pérdidas de materia orgánica (Vallete et al. 1994, Gillon et al. 1995) y nutrientes (Kutiel y Naveh 1987, Bormann et al. 2008). Aunque el fuego suele causar un aumento inmediato de los pools de N disponible, a menudo se observa el efecto opuesto a largo plazo (Boerner 1982, Nardoto y Bustamante 2003, Knoepp et al. 2004). Las pérdidas totales de N, incluyendo las provocadas por la volatilización y la erosión, junto con entradas insuficientes de N a través de la fijación y la deposición atmosférica de N, pueden dar lugar a una disminución significativa de la disponibilidad de N (Carreira et al. 1994, Durán et al. 2008). Estos efectos del fuego, junto con los producidos sobre las poblaciones microbianas del suelo, pueden alterar significativamente las tasas de transformación de N del suelo y, en último término, el ciclo global del N (Klopatek et al. 1990, Neary et al. 1999). De manera similar, los incendios suelen provocar un aumento a corto plazo de la disponibilidad de P para las plantas y microorganismos del suelo (Alaucis et al. 2004, Nadel et al. 2007). Este aumento puede estar seguido de una disminución de su disponibilidad a largo plazo, debido a una reducción de la cantidad de P orgánico, de la actividad fosfatasa y de la infección micorrícica (Klopatek et al. 1988, Romanya et al. 1994, Saa et al. 1998). Al contrario que el N, el P está controlado por mecanismos geoquímicos y es menos susceptible que el N a las perturbaciones del ecosistema (Vitousek y Howarth 1991), pero cambios en las fracciones biogeoquímicas del P pueden dar lugar a incrementos o disminuciones de la disponibilidad de P tras los incendios (García-Montiel et al. 2000).

La mayoría de los estudios en pinares se han realizado en bosques manejados donde los efectos del fuego y del manejo forestal suelen combinarse.

Nuestro objetivo fue estudiar el efecto de los incendios forestales sobre las formas inorgánicas de N y P del suelo y sobre las tasas de transformación de N en bosques de pino no manejados y que no sufren la creciente deposición atmosférica que la actividad antropogénica causa en los bosques continentales europeos (Klein et al. 2007), siendo los incendios forestales la única perturbación significativa que sufren. Se usó para ello una cronosecuencia de incendios en bosques naturales de *Pinus canariensis* de la isla de La Palma (Islas Canarias).

Nuestras hipótesis son las siguientes: (i) las concentraciones de N y P del suelo deberían ser menores en las zonas quemadas y, debido a la baja calidad del C del suelo, estas zonas deberían mostrar tasas de mineralización (tanto nitrificación como amonificación) más bajas que las zonas no quemadas; (ii) las diferencias deberían ser mayores durante la estación de crecimiento (primavera, cuando la actividad microbiana es máxima) que en invierno; (iii) deberían observarse también diferencias en las variables edáficas entre parcelas quemadas en diferentes años y (iv) el P debería recuperarse más rápido que el N debido a que, al contrario que éste, su disponibilidad está controlada tanto por procesos geoquímicos como biológicos.

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Zona de estudio**

El trabajo de campo se llevó a cabo en parcelas situadas en la isla de La Palma (Islas Canarias, latitud: 28°41' N; longitud: 17°45' O). Existen varias características que hacen atractivos a estos bosques para este tipo de estudios. Primero, son unos de los últimos pinares europeos naturales y no manejados. Segundo, están situados lejos del continente europeo y las emisiones locales de N son escasas, por lo que la deposición atmosférica de N es extremadamente baja. Así, se observan frecuentemente deficiencias de N en los árboles, lo que aumenta el interés en este tipo de estudios sobre el ciclo de nutrientes. Tercero, los individuos maduros de *P. canariensis* resisten los incendios severos, por lo que las parcelas que usamos son muy comparables en términos de estructura y edad. Y cuarto, es

relativamente fácil encontrar en estos bosques parcelas en zonas similares y con suelos parecidos, pero quemadas en diferentes años.

Nuestras parcelas están situadas entre los 1200 y 1800 m sobre el nivel del mar, con una precipitación media anual de 600 mm y una temperatura media anual de 16 °C (Climent et al. 2004). Los suelos (de origen volcánico) se clasificaron como Leptosoles, Vertisoles y Andosoles (IUSS Working Group WRB 2006). El contenido de materia orgánica de las zonas muestreadas varió del 2 al 4 %, con un N total de 0,3-0,4 % y un pH de 6,6-6,9. La vegetación está dominada por la presencia de grandes individuos de *Pinus canariensis* Chr. SM. ex. DC. con una cobertura media del 80%. La población de pinos está compuesta por árboles adultos (20-30 m de altura) y ocasionalmente árboles muy viejos (hasta 700 años). El sotobosque es muy escaso, con pocos individuos de *Adenocarpus viscosus* (Wild.) Webb y Berthel, *Erica arborea* L., y *Cistus symphytifolius* Lam. Los incendios eliminan completamente el sotobosque y, aunque el fuego alcanza las copas (fuegos de copa), raramente mata a los árboles, por lo que comúnmente se encuentran individuos que superan los 100 cm de diámetro.

### **Diseño experimental y selección de parcelas de la cronosecuencia**

En la isla de La Palma se pueden encontrar una gran cantidad de zonas para formar una cronosecuencia de incendios, que van desde zonas quemadas hace décadas a zonas quemadas recientemente (2005) y zonas no quemadas. Sin embargo, sólo algunas zonas son comparables en términos de altura, pendiente, aspecto y características edáficas. Así, la cronosecuencia de incendios estuvo formada por parcelas no quemadas (control) y parcelas quemadas en 1987, 1990, 1994, 1998 y 2000. Para cada año y para el control seleccionamos 4 parcelas-replicados de 25 x 25 m, excepto para la zona quemada en 1987, donde sólo se encontraron 2 replicados con características homogéneas. La mitad de los replicados tuvieron baja pendiente (4-8 %) y la otra mitad alta pendiente (20-25 %). De manera similar, se seleccionaron aspectos Norte y Sur en todos los sitios. Las características del suelo fueron similares en toda la cronosecuencia, con un estrecho rango de materia orgánica y pH (ver arriba). Se determinó la intensidad del fuego y su severidad por la cantidad y la altura de las manchas de carbón depositadas en el tronco de los pinos. Basándonos en esas señales y en la

información proporcionada por la agencia ambiental local, clasificamos todos los incendios como fuegos de copa.

Llevamos a cabo dos muestreos, uno en primavera (abril del 2004) durante la estación de crecimiento, y un segundo en invierno (febrero del 2005), cuando el crecimiento suele estar limitado por las bajas temperaturas. Se seleccionaron al azar 15 puntos en cada parcela para la recogida de 15 muestras de suelo; que se realizó con la ayuda de un cilindro metálico de 15 x 5 cm, que permite el muestreo de los 10 primeros centímetros de suelo. Antes de la recogida se retiró la capa de hojarasca y las muestras se trasladaron en refrigeración al laboratorio dentro de bolsas de polietileno. Medimos las tasas de mineralización neta real de N mediante el método descrito por Eno (1960). En zonas adyacentes a los 15 puntos seleccionados anteriormente se extrajeron los 10 primeros centímetros de suelo, se introdujeron en bolsas de polietileno y se enterraron de nuevo para una incubación de 30 días. Tras esta incubación las bolsas fueron retiradas y transportadas al laboratorio en refrigeración. La mineralización neta del N se definió como el aumento neto del N mineral ( $N-NH_4 + N-NO_3$ ) durante el intervalo de incubación de las muestras en el campo, mientras que el aumento neto del  $N-NH_4$  y del  $N-NO_3$  se usó para calcular las tasas de amonificación y nitrificación netas respectivamente.

### **Análisis de laboratorio**

Las muestras recogidas se tamizaron (2 mm) antes del análisis y, para presentar los resultados en unidades de peso seco, se secó una submuestra a 80°C en estufa de aire forzado hasta peso constante. El contenido de C y materia orgánica se estimaron mediante el método de la digestión húmeda, y el N total se calculó por digestión Kjeldahl con ácido sulfúrico y sulfato de cobre como catalizador (Allen et al. 1986). Analizamos la cantidad de  $N-NH_4$  y  $N-NO_3$  extrayendo 5 g de muestra fresca con 50 ml de KCl 2 M y calculando la cantidad de N presente en los extractos mediante el método colorimétrico del azul de indofenol usando un lector de microplacas (Sims et al. 1995, D'Angelo et al. 2001). Calculamos la cantidad de  $P-PO_4$  mediante el método descrito por Nelson y Sommers (1996) para suelos básicos, extrayendo 2 g de muestra fresca de suelo con 40 ml de  $Na_2CO_3$  0,5 N y calculando la cantidad de  $P-PO_4$  presente en los extractos usando un auto-analizador colorimétrico de nutrientes Bran+Luebbe-AA3.

### **Análisis de los datos**

Usamos el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para conocer el efecto del incendio y de la época de muestreo sobre las variables estudiadas. También se llevaron a cabo tests de permutaciones para comparar los niveles de las variables entre diferentes años de incendio y épocas de muestreo. Los niveles de significación se corrigieron mediante el procedimiento de Bonferroni. Para detectar tendencias significativas a medida que transcurre el tiempo tras el incendio, se ajustaron los valores medios de las variables a una línea de regresión lineal o exponencial, con el último año de incendio como variable independiente. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo mediante el paquete estadístico R 2.7.2 para Linux (R Development Core Team 2008).

### **RESULTADOS**

Tanto el fuego como la época de muestreo (primavera o invierno) mostraron un efecto significativo sobre todas las variables estudiadas ( $P < 0,05$ ). Encontramos diferencias significativas entre parcelas quemadas y no quemadas para todas las variables estudiadas, con mayores tasas de mineralización del N, mayores valores de N y P, y menores valores de la relación N/P en las parcelas no quemadas ( $P < 0,05$ , Tabla 1). Sin embargo, las diferencias no fueron constantes en ambos muestreos. Así, la tasa de nitrificación y las concentraciones de N-NH<sub>4</sub> y N-NO<sub>3</sub> de las parcelas quemadas frente a las no quemadas mostraron diferencias significativas en el muestreo de invierno pero no en el de primavera. Para el resto de variables se encontraron diferencias significativas entre parcelas quemadas y no quemadas en ambas fechas de muestreo, pero esas diferencias fueron mayores en invierno que en primavera (Tabla 1). Además, todas las variables mostraron mayores valores en invierno que en primavera (Fig. 1 y 2).

Tabla 1. Media y errores estándar para las tasas netas de amonificación, nitrificación y mineralización ( $\text{mg kg suelo}^{-1} \text{ día}^{-1}$ ), y para las cantidades de N y P del suelo ( $\text{mg kg suelo}^{-1}$ ). (\*) =  $P < 0,05$ ; (\*\*) =  $P < 0,01$ ; NS = No significativo (Test de permutaciones).

		Primavera			Invierno		
		Media	EE	P	Media	EE	P
Amonificación	No quemadas	0,016	0,006	*	0,543	0,038	*
	Quemadas	-0,004	0,001		0,129	0,031	
Nitrificación	No quemadas	-0,007	0,003	NS	0,204	0,001	**
	Quemadas	-0,005	0,001		0,036	0,003	
Mineralización	No quemadas	0,019	0,008	*	0,747	0,019	**
	Quemadas	-0,009	0,002		0,165	0,033	
N-NH <sub>4</sub>	No quemadas	21,03	3,86	NS	49,25	9,77	*
	Quemadas	18,00	0,69		25,76	1,22	
N-NO <sub>3</sub>	No quemadas	6,92	0,84	NS	47,97	10,04	*
	Quemadas	8,28	0,24		9,47	0,18	
P-PO <sub>4</sub>	No quemadas	39,4	2,84	*	60,83	4,78	*
	Quemadas	19,82	1,52		30,010	2,61	
N/P	No quemadas	0,68	0,08	*	1,810	0,42	NS
	Quemadas	2,55	0,32		2,500	0,36	

gl=1, n=4 (no quemadas), 18 (quemadas)

Las diferencias entre parcelas quemadas en diferentes años fueron muy variables. Así, el P-PO<sub>4</sub> extraíble del suelo mostró una tendencia lineal significativa ( $P < 0,05$ ) al aumento a medida que transcurre el tiempo tras el incendio en las muestras recogidas en primavera, y cercana al nivel de significación en las muestras de invierno ( $P = 0,088$ , Fig. 2). Estos valores de P-PO<sub>4</sub> llegaron a alcanzar los de las parcelas no quemadas tanto en el muestreo de invierno como en el de primavera. Por el contrario, la relación N mineral/P extraíble mostró una disminución exponencial paulatina, igualando rápidamente los niveles de las parcelas no quemadas ( $P = 0,036$  y  $P = 0,064$  para los muestreos de primavera e invierno respectivamente). No observamos ningún otro patrón repetitivo para el resto de las variables.

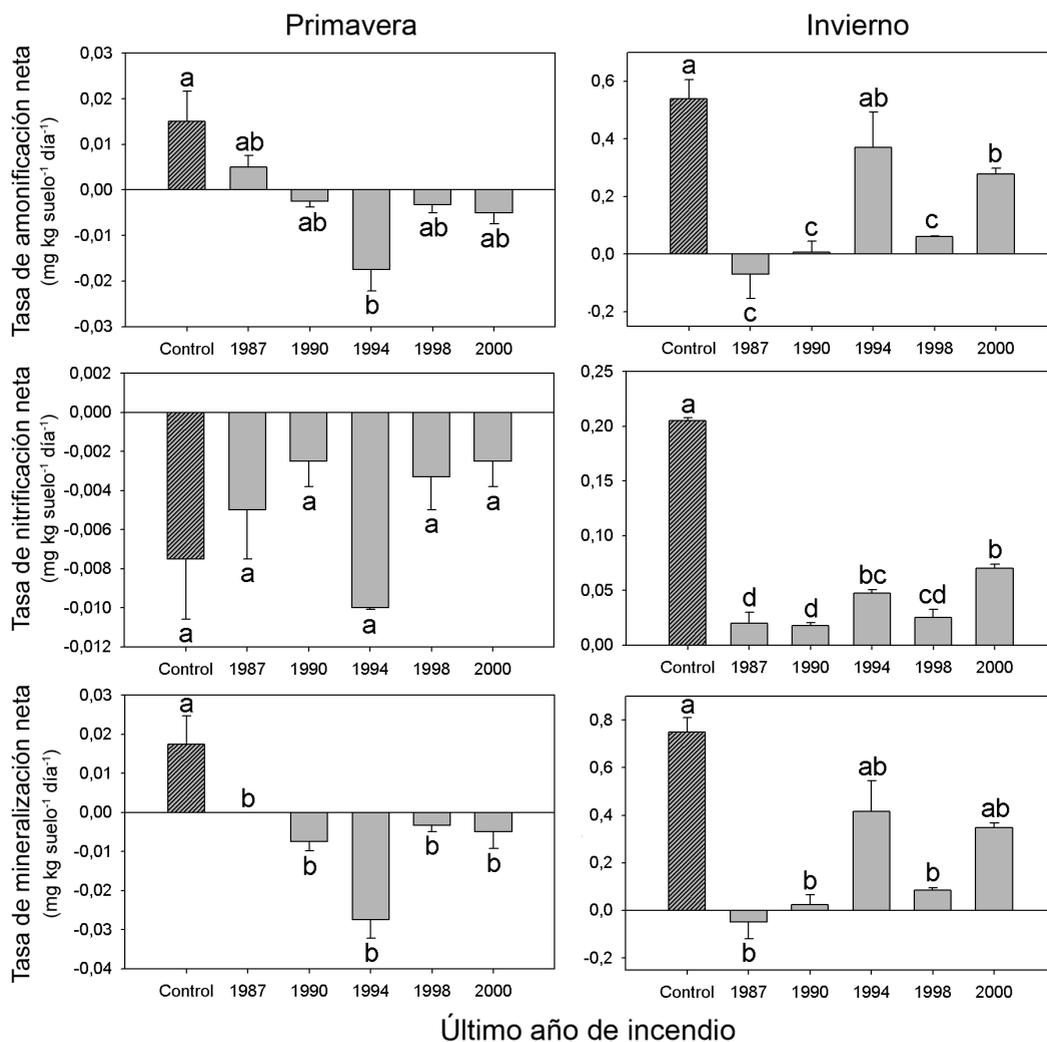


Figura 1: Tasas netas de amonificación, nitrificación y mineralización de los 10 primeros centímetros del perfil del suelo de parcelas no quemadas y quemadas en diferentes años en bosques de *Pinus canariensis*. Letras distintas muestran diferencias significativas entre años de fuego (Test de permutaciones,  $P < 0,05$ ).

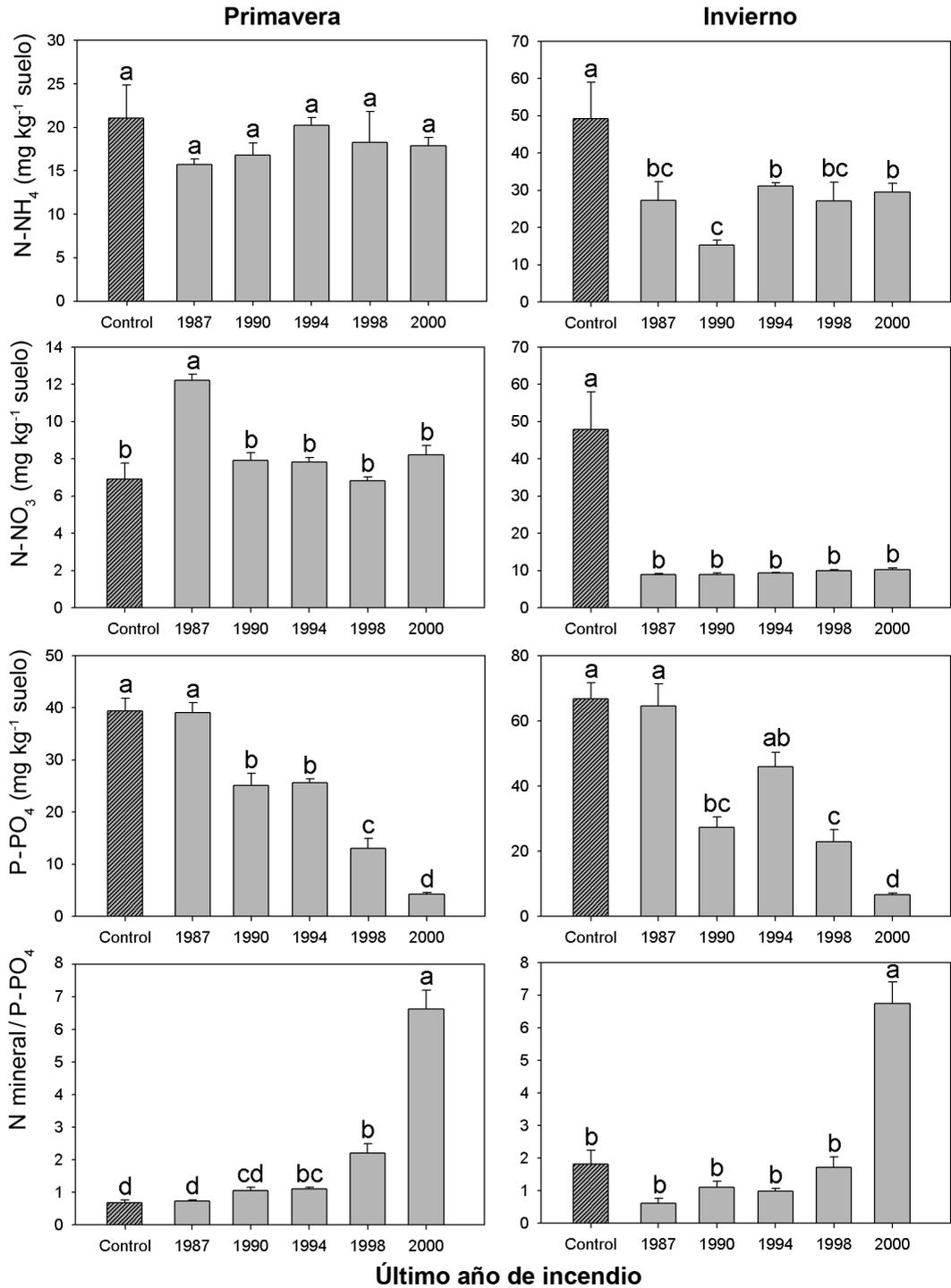


Figura 2. Medias y errores estándar para el amonio, nitrato y fosfato extraíble del suelo y para la relación N mineral (N-NH<sub>4</sub> + N-NO<sub>3</sub>) / P-PO<sub>4</sub>. Letras distintas muestran diferencias significativas entre parcelas (P < 0,05, Test de permutaciones).

## DISCUSIÓN

Como predecimos en nuestra primera hipótesis, pocos años después del incendio las parcelas quemadas mostraron tasas de mineralización netas (tanto de nitrificación como de amonificación) más bajas que las parcelas no quemadas. Los incendios reducen dramáticamente la cantidad y la calidad del carbono orgánico del suelo (Chandler et al. 1983, Gillon et al. 1995), permaneciendo en el suelo las fracciones orgánicas más recalcitrantes (White 1986). Esta baja calidad de la materia orgánica podría explicar la disminución de las tasas de mineralización en las parcelas quemadas. También pueden contribuir a explicar estas bajas tasas de mineralización tras el fuego otros procesos como el agotamiento de las reservas de N por combustión y pérdidas por lavado, la reducción de la biomasa microbiana tras el fuego y fluctuaciones en la relación hongo/bacterias (Grogan et al. 2000, Turner et al. 2007, Bladon et al. 2008). Tras las fases iniciales posteriores al fuego se han detectado aumentos en las tasas de mineralización del N y de la actividad microbiana debidos al aumento de la temperatura y de la humedad, del pH y de las fuentes de C y N lábil para los microorganismos (Christensen y Muller 1975, Hobbs y Schimel 1984, Klopatek et al. 1990, Attiwill y Adams 1993). Nuestros resultados apoyan la idea de que esos incrementos tienen una vida corta, ya que 4 años después del incendio observamos la tendencia opuesta para todas las parcelas quemadas. Además, 17 años después del último incendio (parcelas quemadas en el 1987), todavía se observa una disminución significativa de las tasas de mineralización en comparación con las parcelas no quemadas, lo que revela una lenta recuperación de las tasas de renovación del N en estos pinares. En el muestreo de invierno, el  $\text{N-NH}_4$  y  $\text{N-NO}_3$  del suelo también mostraron concentraciones más bajas en las parcelas quemadas; sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para esos nutrientes del suelo en las muestras recogidas en primavera. Los bajos valores de las concentraciones de nutrientes registrados en el muestreo de primavera sugieren una toma más intensa por parte de las plantas y los microorganismos del suelo, lo que puede reducir las diferencias absolutas en las concentraciones de nutrientes entre las parcelas quemadas y no quemadas. Además, las medidas de las concentraciones de  $\text{N-NH}_4$  y  $\text{N-NO}_3$  del suelo se basan en un esquema de muestreo de un sólo día, por lo que la

variabilidad temporal de las parcelas suele suponer una parte significativa de la varianza.

Esperábamos que las diferencias en las tasas de mineralización entre parcelas quemadas y no quemadas fuesen mayores en el muestreo de primavera que en el de invierno, debido a una mayor temperatura del suelo, que podría promover una mayor actividad microbiana (Gallardo y Schlesinger 1994). Sin embargo, las diferencias en los valores absolutos de las tasas de mineralización neta entre parcelas quemadas y no quemadas fueron mucho mayores en invierno que en primavera. En las muestras de primavera, o bien se observaron bajas tasas de mineralización neta o tasas de inmovilización neta, en comparación con las muestras de invierno. Debido a que no encontramos diferencias significativas en el contenido de humedad de las muestras de primavera e invierno (datos no presentados), una mayor relación C/N en primavera que en invierno podría explicar las tasas de inmovilización observadas en primavera (Gallardo y Merino 1998). Esta disponibilidad relativa de carbono podría proceder de la producción de exudados de las raíces durante la estación de crecimiento (Greyston et al. 1996). Así, cuando la fuente principal de carbono para los microorganismos no es sólo materia orgánica estable, si no también C derivado de la planta, una mayor tasa de inmovilización puede dar lugar a diferencias en las tasas de mineralización entre las parcelas quemadas y no quemadas (en términos absolutos) menores en primavera que en invierno.

Esperábamos encontrar variaciones en las tasas de mineralización neta de N y en las formas de N a lo largo de parcelas quemadas en diferentes años, con los valores aproximándose a los de las parcelas no quemadas en los incendios más antiguos. Sin embargo, no se observaron evidencias de recuperación con el paso del tiempo. Los incendios forestales pueden producir profundas transformaciones a largo plazo en la calidad de la materia orgánica del suelo a través de diferentes procesos, como la combustión de moléculas orgánicas y su reestructuración en formas complejas recalcitrantes (Knicker et al. 2005, Smithwick et al. 2005), lo que afecta directamente a las tasas de mineralización y a las formas de N. Adicionalmente, el fuego afecta a la capa de hojarasca y a la vegetación del sotobosque, dando lugar a un suelo particularmente susceptible a la erosión (Mabuhay et al. 2003). En los bosques de *P. canariensis*, la supervivencia de los pinos

adultos tras el fuego puede limitar el rebrote y el crecimiento del sotobosque, dando lugar a una lenta recuperación de esos elementos protectores. Este efecto, junto con la pendiente moderada de estos bosques de *P. canariensis*, podría dar lugar a una erosión que sigue operando durante muchos años (Owens y Collins 2006). El efecto combinado de esos mecanismos puede causar una reducción a largo plazo de la productividad del ecosistema, impidiendo que el ecosistema recuperase las condiciones anteriores al fuego (Ojima et al. 1994, Wirth et al. 2002).

Como esperábamos en nuestra cuarta hipótesis, al contrario que el N, el P sí mostró síntomas de recuperación a medida que transcurría el tiempo tras el incendio. Las parcelas quemadas más recientemente exhibieron los valores más bajos de disponibilidad de P, lo que sugiere una ausencia de mecanismos de retención que daría lugar a la pérdida de este nutriente por drenaje (Sardans et al. 2006). Sin embargo, el P tiende a ser mucho menos móvil que el N en el suelo, y mucho menos susceptible a las pérdidas por lavado, especialmente en los suelos volcánicos (Schlesinger 1997). De acuerdo con esto, una hipótesis alternativa puede ser que la quema podría haber producido una reestructuración de las fracciones biogeoquímicas de P, dando lugar a un aumento en la absorción y una disminución de la biodisponibilidad (García-Montiel et al. 2000, Durán et al. 2008). Así, la menor dependencia del P de mecanismos de retención biológica podría hacer a este nutriente menos susceptible a las pérdidas que el N (Vitousek y Howarth 1991). Consecuentemente, durante el desarrollo del bosque tras el incendio, los cambios en la biogeoquímica del P pueden dar lugar a la liberación de formas no ocluidas de P, recuperándose los niveles de P anteriores a la perturbación (García-Montiel et al. 2000). Sin embargo, el aumento de la disponibilidad de P con el tiempo también puede explicarse con entradas externas de partículas atmosféricas ricas en P, que pueden convertirse en un agente preventivo frente a la limitación de P en los suelos (Crews et al. 1995). Moreno et al. (2006) detectaron una importante transferencia de partículas minerales con un alto contenido de fosfato desde los desiertos africanos a las Islas Canarias, lo que apoyaría la importancia de este proceso. Tanto las diferencias biogeoquímicas en el ciclo del N y el P como las entradas externas de P podrían explicar la recuperación más rápida del P en relación al N tras los incendios.

Nuestros resultados sugieren que los bosques de *P. canariensis* muestran, para las tasas de mineralización del N, una baja resiliencia tras los incendios, y que las diferencias entre las parcelas quemadas y no quemadas para las tasas de mineralización y las concentraciones de N se minimizan durante la estación de crecimiento. Además, al contrario que el N, el P extraíble mostró una clara recuperación de los niveles anteriores al fuego a lo largo de nuestra cronosecuencia. Estos resultados pueden tener importantes consecuencias en el manejo del bosque, ya que los incendios pueden exacerbar las limitaciones de N y los desequilibrios nutricionales en el ecosistema. Así, el estado nutricional encontrado en las parcelas quemadas revela que los efectos de los incendios son más importantes para el funcionamiento del ecosistema que lo que podría esperarse de la simple observación de las parcelas quemadas, en las que los árboles adultos y la estructura física del bosque no parecen afectadas tras los incendios.

#### **Agradecimientos.**

Gracias al Cabildo de La Palma por permitirnos el acceso y proporcionarnos soporte logístico para las campañas de muestreo, y a Félix Medina, Rocío Paramá, Rosana Estévez, Javier Méndez, Gustavo Morales y Jesús Rodríguez por su gran ayuda en los trabajos de campo y en los análisis de laboratorio. De manera especial, gracias a Felisa Covelo por su ayuda continua e incondicional. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología del Gobierno de España (REN 2003-08620-C0201; CGL 2006-13665-C02-01).



## CAPÍTULO 5

### Cambios en los rasgos nutricionales de la hoja en una cronosecuencia de incendios

con Alexandra Rodríguez, J.M. Fernández-Palacios y Antonio Gallardo

*Enviado*

---

Los efectos del fuego sobre el funcionamiento de los ecosistemas están ganando interés, ya que se espera un aumento de la intensidad y la frecuencia de los incendios debido al cambio climático. Los incendios alteran el estado nutricional de los ecosistemas forestales, pero pocos estudios han evaluado los cambios producidos por el fuego en los rasgos nutricionales de la hoja. Usamos una cronosecuencia de incendios de 17 años en bosques de *Pinus canariensis* para conocer la naturaleza de la limitación de nutrientes en pinares naturales y no manejados de las Islas Canarias. Se muestrearon acículas de pino en invierno y primavera y se calcularon sus concentraciones de N y P. Como esperábamos, encontramos las menores concentraciones de N y P de la hoja en las parcelas quemadas recientemente. Sin embargo, la relación N/P aumentó en las parcelas quemadas en relación a las no quemadas, lo que sugiere una mayor disminución de la disponibilidad de P frente a la de N tras el fuego. Para todos los rasgos de la hoja y ambas épocas de muestreo, los valores de las parcelas quemadas igualaron los de las no quemadas 17 años después del incendio. La relación N/P encontrada en las acículas de *P. canariensis* es una de las más bajas encontrados en la literatura para especies leñosas y sugiere que los pinos de nuestra cronosecuencia están indudablemente limitados por una baja disponibilidad de N. Nuestros resultados muestran que los valores de N y P de la hoja y la relación N/P pueden ser herramientas útiles para describir tendencias temporales en el status nutricional tras una perturbación en un bosque. El fuego produjo una disminución a corto y medio plazo de las concentraciones foliares de N y P. Estos bosques de pino limitados por N retuvieron este nutriente más eficientemente que el P cuatro años después del incendio, pero la recuperación de los niveles de N de la hoja es más lenta que la de los niveles de P, sugiriendo que los mecanismos responsables de la limitación de N se mantienen operando constantemente.

---

## INTRODUCCIÓN

El cambio climático puede incrementar la frecuencia e intensidad de los incendios y ha aumentado el interés en los efectos del fuego sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Scholze et al. 2006, Westerling et al. 2006). El fuego puede afectar al estado nutricional de las plantas alterando la disponibilidad de nutrientes del suelo (Wan et al. 2001, Huang y Boerner 2007). Estudios previos han mostrado que las concentraciones de nutrientes de la hoja pueden experimentar un aumento de sus niveles justo después del incendio, pero pocos años después puede observarse una disminución de la concentración de nutrientes y la aparición o exacerbación de la limitación por nutrientes (Christensen 1977, Reich et al. 1990, Adams y Reiske 2003, Huang y Boerner 2007). Sin embargo, existe un déficit de información acerca de los cambios en el estado nutricional de las plantas a escalas de tiempo mayores después del fuego.

Muchos estudios han demostrado que los nutrientes de la hoja reflejan la disponibilidad de nutrientes del suelo para las plantas (ej. Vitousek y Farrington 1997, Aerts y Chapin 2000, Hobbie y Gough 2002, Vitousek 2004, Townsend et al. 2007). Otros estudios publicados han propuesto que valores bajos de la relación N/P foliar son un reflejo de la limitación por N, mientras que valores altos de esta relación pueden reflejar una limitación por P. Así, con valores de la relación N/P de 14-16 debería existir colimitación por N y P (Koerselman y Meuleman 1996, Reich y Oleksyn 2004). A nivel de vegetación, valores de la relación N/P menores de 10 y mayores de 20 a menudo se corresponden con una limitación de la producción de biomasa por N y P respectivamente, como ha sido demostrado en experimentos de fertilización a corto plazo (Güsewell 2004). Así, la relación N/P de la hoja puede usarse como una alternativa rápida, fiable y simple a los laboriosos experimentos de fertilización para predecir la naturaleza de la limitación por nutrientes en las comunidades vegetales (Koerselman y Meuleman 1996, Tessier y Raynal 2003). Sin embargo, todavía existen dudas razonables sobre la validez general de esas herramientas. Por ejemplo, la relación N/P ha fallado a la hora de predecir la limitación por N o P en ecosistemas áridos (Drenovsky y Richards 2004). La química foliar no depende solo de la disponibilidad de nutrientes; puede estar regulada por múltiples factores, como el clima, la historia evolutiva o la herbivoría (Reich et al.

1999, 2003, Wright et al. 2001, 2004, Ackerly et al. 2002). Las diferencias estacionales en la química de la hoja también pueden ser importantes; por ejemplo, Townsend et al. (2007) encontraron que las hojas muestreadas en la estación seca sugerían una limitación por N, mientras que las muestras de la estación húmeda sugerían limitación por P. Por otro lado, Güssewell (2004) encontró que la plasticidad de las respuestas de las plantas al aporte de N y P causaba variaciones de hasta 50 veces en la relación N/P de la biomasa asociada con respuestas fisiológicas a la disponibilidad de nutrientes, lo que sugiere una alta sensibilidad a los cambios en el estado nutricional del ambiente.

Desafortunadamente, la mayoría de los estudios se han llevado a cabo en áreas con tasas de deposición atmosférica de N relativamente altas, que alteran el ciclo de nutrientes aliviando las pérdidas de N esperadas tras un régimen de perturbación (Vitousek y Howarth 1991, Galloway 1998). Así, el efecto absoluto de los incendios sobre el ciclo de nutrientes se entendería mejor en áreas con bajas entradas antropogénicas de nutrientes.

Estudiamos el efecto de los incendios sobre el N foliar, el P foliar y la relación N/P foliar a lo largo de un periodo de 17 años en una cronosecuencia de incendios en bosques naturales y no manejados de *Pinus canariensis* de la isla de La Palma (Islas Canarias). Estos pinares no están expuestos a la creciente tasa de deposición atmosférica detectada en los bosques continentales europeos, por lo que los incendios forestales son la única perturbación significativa de estos bosques (Klein et al. 2007, Durán et al. 2008, Galloway et al. 2008). Establecimos como primera hipótesis que en las zonas recientemente quemadas (cuatro años después del incendio) la población de pinos debería mostrar las menores concentraciones de N y P, reflejando las fuertes pérdidas de esos nutrientes en el ecosistema. A partir de entonces, las concentraciones foliares de N y P de los pinos deberían aumentar a medida que transcurre el tiempo tras el incendio, recuperando eventualmente los niveles de las zonas no quemadas. Debido a que el N es más susceptible que el P a las pérdidas debidas a la perturbación (Vitousek y Howarth 1991), esperamos encontrar la mínima relación N/P en las zonas recientemente quemadas, pero los mecanismos de retención del N deberían producir un aumento de dicha relación hasta alcanzar los niveles de las zonas no quemadas

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Area de estudio**

Llevamos a cabo el estudio en bosques de *Pinus canariensis* situados en la isla de La Palma (Islas canarias, latitud: 28°41' N; longitud: 17°45' O). Estos bosques se encuentran entre los últimos pinares naturales y no manejados de Europa. Como la mayor parte de las Islas Canarias, La Palma es una de las zonas habitadas con menor deposición atmosférica de N (Galloway et. al 2008). Por ello, estos bosques suelen estar limitados por N y frecuentemente se observan deficiencias en N en las acículas de los pinos (Tausz et al. 2004, Durán et al. 2008). Estos bosques se ven ocasionalmente afectados por incendios severos que eliminan completamente el sotobosque. Aunque estos incendios suelen alcanzar las copas de los pinos (fuegos de copa), raramente matan a los árboles, por lo que es fácil encontrar individuos con más de 100 cm de diámetro. La supervivencia de los individuos de *P. canariensis* tras el fuego hace a nuestras parcelas comparables en términos de edad de individuos y estructura.

Las parcelas de pinar se sitúan entre los 1200 y 1800 m sobre el nivel del mar, con una precipitación media anual de 600 mm y una temperatura media anual de 16 °C (Climent et al. 2004). Los suelos son de origen volcánico (Leptosoles, Vertisoles y Andosoles (IUSS Working Group WRB 2006). El contenido de materia orgánica de las zonas muestreadas varió del 2 al 4%, el N total del 0,3 al 0,4% y el pH del 6,6 al 6,9. La vegetación está dominada por la presencia de individuos grandes de *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC. con una cobertura media del 80%. La población de pinos está formada por árboles adultos (20-30 m de altura) y ocasionalmente individuos muy viejos (hasta 700 años). La vegetación de sotobosque es muy escasa, con pocos individuos de *Adenocarpus viscosus* (Wild.) Webb y Berthel, *Erica arborea* L., y *Cistus symphytifolius* Lam.

### **Diseño experimental y selección de parcelas de la cronosecuencia**

La cronosecuencia de incendios estuvo formada por parcelas no quemadas (control) y parcelas quemadas en 1987, 1990, 1994, 1998 y 2000. Para cada año de incendio y para las parcelas control, seleccionamos cuatro parcelas-replicados de 25 x 25 m, excepto para las parcelas de 1987, donde sólo se encontraron dos

replicados con características homogéneas. Los criterios para la selección de parcelas fueron los siguientes: la mitad de los replicados fueron parcelas con baja pendiente (4 - 8%), y la otra mitad parcelas con alta pendiente (20 - 25%); de manera similar, se seleccionaron aspectos Norte y Sur en todos los sitios y las propiedades físicas y químicas del suelo fueron similares a lo largo de toda la cronosecuencia, con un estrecho rango de materia orgánica y pH (ver pag. 54). La intensidad y severidad de los incendios se determinó a partir de la cantidad y la altura de las manchas de carbón depositadas sobre el tronco de los pinos. Basándonos en estas señales y en la información proporcionada por la agencia ambiental local, todos los fuegos se clasificaron como fuegos de copa. La historia previa de fuego también fue proporcionada por la agencia ambiental local, constatándose que las zonas de nuestra cronosecuencia no se habían quemado al menos desde 1967.

Llevamos a cabo dos muestreos, uno en primavera (abril de 2004) durante la estación de crecimiento, y un segundo en invierno (febrero de 2005), cuando el crecimiento suele estar limitado por las bajas temperaturas. Se seleccionaron aleatoriamente 10 individuos de cada parcela y se recogieron acículas verdes a tres alturas diferentes (15, 13 y 11 m aprox.) para formar una única muestra compuesta. Las muestras de acículas se guardaron en bolsas de polietileno, se enviaron al laboratorio en refrigeración y se mantuvieron a 4 °C hasta su análisis.

### **Análisis de laboratorio**

Antes de los análisis químicos, secamos las muestras de acículas a 80 °C durante 48 h, tras lo cual se molieron y se sometieron a una digestión ácida (Allen et al. 1986). Después, se analizaron alícuotas de la digestión para calcular la cantidad de N y P mediante colorimetría, usando un lector de microplacas (métodos del azul de indofenol, Sims et al. 1995, y del azul de molibdeno, Allen et al. 1986, respectivamente). Las concentraciones de N y P se expresaron como mg de N por g de hoja seca.

### **Análisis de los datos**

Usamos un ANOVA de medidas repetidas para conocer los efectos globales de los incendios y de la época de muestreo sobre las variables estudiadas. O bien

las variables no transformadas o tras una transformación logarítmica satisficieron los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianzas (Tests de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente). Se realizaron tests de permutaciones para comparar los niveles foliares a lo largo de diferentes años de incendio y épocas de muestreo, corrigiéndose los niveles de significación por el procedimiento de Bonferroni. Para comprobar la existencia de tendencias significativas con el paso del tiempo tras el incendio, los valores medios de las variables se ajustaron a una línea de regresión lineal con el año de incendio como variable independiente. Los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico R 2.7.2 para Linux (R Development Core Team 2008).

## RESULTADOS

Las concentraciones de N y P y la relación N/P de la hoja se vieron significativamente afectadas por el fuego y por la época de muestreo, sin interacción entre ambos factores (Tabla 1). Las concentraciones de N y P tendieron a ser menores en las zonas quemadas que en las no quemadas en ambas épocas de muestreo (Tabla 2). Inversamente, la relación N/P foliar fue máxima en las parcelas quemadas. Observamos una disminución significativa de las concentraciones de N y P cuatro años después del incendio, comparado con las parcelas no quemadas, tanto en el muestreo de primavera como en el de invierno (Fig. 1). La concentración de P de la hoja disminuyó un 58 y un 53% en los muestreos de primavera e invierno respectivamente, mientras que el N de la hoja disminuyó un 45 y un 18% en esos mismos muestreos.

Tabla 1. Resultados del ANOVA de medidas repetidas comparando los efectos del año de incendio y la época de muestreo sobre las concentraciones foliares de N y P (mg g hoja<sup>-1</sup>) y la relación N/P foliar.

	N foliar			P foliar			Relación N/P foliar		
	gl	F	P	gl	F	P	gl	F	P
Año de fuego	5	6,57	***	5	11,14	***	5	4,54	**
Época de muestreo	1	135,27	***	1	28,69	***	1	26,55	***
Fuego:Muestreo	5	0,48	NS	5	0,45	NS	5	2,26	NS

(\*) = P<0,05; (\*\*) = P<0,01; (\*\*\*) = P<0,001; NS = no significativo

Tabla 2. Medias y errores estándar de las concentraciones de N y P foliar ( $\text{mg g}^{-1}$ ) y de la relación N/P foliar registradas en parcelas quemadas y no quemadas en primavera e invierno.

		Primavera			Invierno		
		Media	EE	P	Media	EE	P
N foliar	No quemadas	6,89	0,64	NS	11,52	0,91	NS
	Quemadas	5,84	0,33		10,83	0,35	
P foliar	No quemadas	1,61	0,11	*	2,47	0,06	*
	Quemadas	1,22	0,09		1,75	0,13	
Relación N/P	No quemadas	4,38	0,63	NS	4,7	0,48	*
	Quemadas	4,98	0,23		6,46	0,38	

(\*) =  $P < 0,05$ ; NS= no significativo (Test de permutaciones).

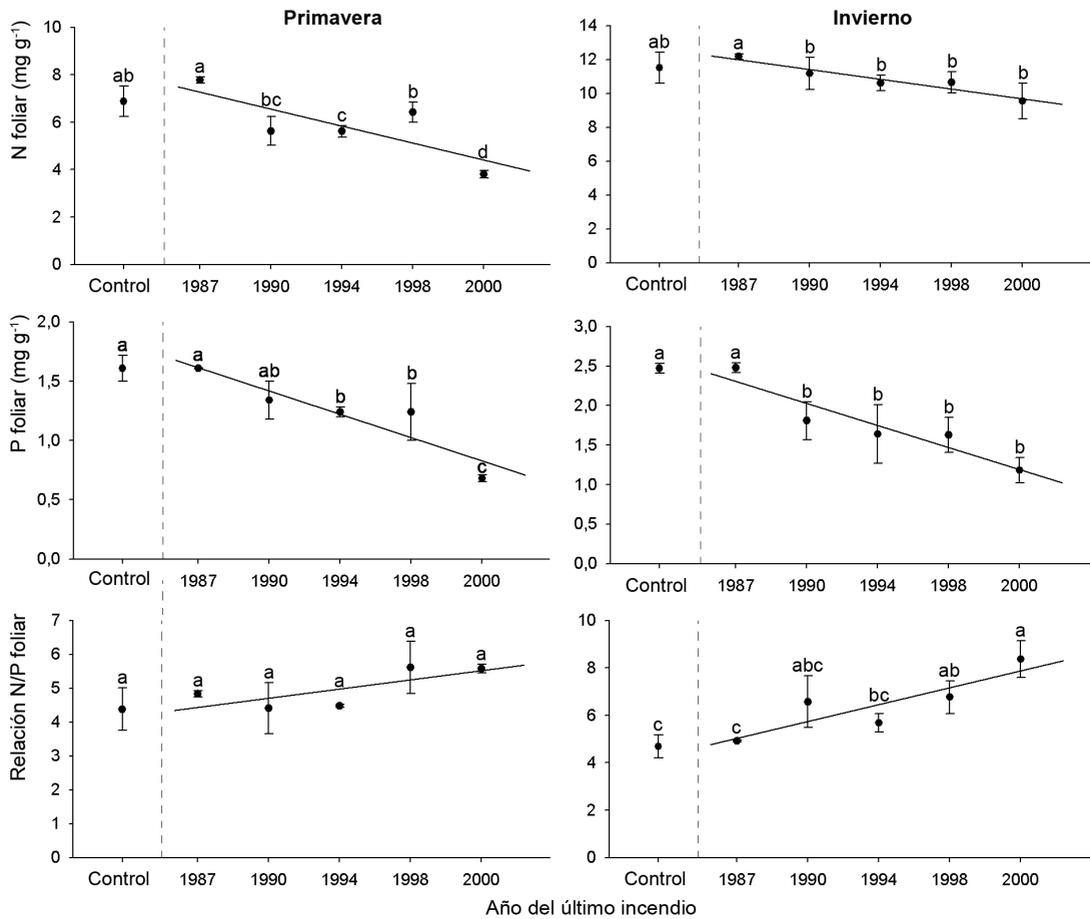


Figura 1. Rectas de regresión, medias y errores estándar para las concentraciones de N y P foliares y la relación N/P foliar en parcelas no quemadas y quemadas en diferentes años de bosques de *Pinus canariensis*. Letras distintas muestran diferencias significativas entre parcelas ( $P < 0,05$ , Tests de permutaciones).

Para ambas fechas de muestreo, la concentración de nutrientes de la hoja tendió a aumentar a medida que transcurría el tiempo tras el incendio. La pendiente de esta tendencia fue significativamente diferente de cero para el muestreo de invierno y para ambos nutrientes ( $P < 0,05$ ). La relación N/P foliar mostró un aumento tras el incendio y, después, niveles decrecientes a medida que transcurre el tiempo tras el incendio. Para ambas fechas de muestreo, los valores de todos los rasgos nutricionales de la hoja igualaron a los de las parcelas no quemadas 17 años después del incendio.

Las concentraciones de N y P de la hoja fueron consistentemente mayores en las acículas recogidas en invierno (Tabla 3). Las mismas diferencias se encontraron para la relación N/P foliar, pero fueron menos consistentes y sólo significativas para las parcelas quemadas en el 2000 y en el 1994.

Tabla 3. Medias  $\pm$  errores estándar de las concentraciones de N y P ( $\text{mg g hoja}^{-1}$ ) y de la relación N/P foliar registrada en los muestreos de primavera e invierno en parcelas quemadas y no quemadas.

		Control	1987	1990	1994	1998	2000
N foliar	Primavera	6,89 $\pm$ 0,64 *	7,78 $\pm$ 0,14 *	5,63 $\pm$ 0,61 *	5,56 $\pm$ 0,24 *	6,42 $\pm$ 0,42 *	3,81 $\pm$ 0,16 *
	Invierno	11,52 $\pm$ 0,91	12,17 $\pm$ 0,17	11,18 $\pm$ 0,94	10,61 $\pm$ 0,46	10,64 $\pm$ 0,63	9,55 $\pm$ 1,04
P foliar	Primavera	1,61 $\pm$ 0,11 *	1,62 $\pm$ 0,003 *	1,34 $\pm$ 0,16 NS	1,24 $\pm$ 0,04 NS	1,24 $\pm$ 0,25 NS	0,68 $\pm$ 0,03 *
	Invierno	2,47 $\pm$ 0,06	2,48 $\pm$ 0,06	1,81 $\pm$ 0,24	1,64 $\pm$ 0,37	1,63 $\pm$ 0,22	1,18 $\pm$ 0,16
N/P foliar	Primavera	4,38 $\pm$ 0,63 NS	4,83 $\pm$ 0,09 NS	4,41 $\pm$ 0,75 NS	4,48 $\pm$ 0,04 *	5,61 $\pm$ 0,77 NS	5,58 $\pm$ 0,13 *
	Invierno	4,7 $\pm$ 0,48	4,92 $\pm$ 0,04	6,57 $\pm$ 1,09	5,68 $\pm$ 0,39	6,77 $\pm$ 0,69	8,37 $\pm$ 0,78

(\*) =  $P < 0,05$ ; NS= no significativo (Test de permutaciones)

## DISCUSIÓN

Como sugerimos en nuestra hipótesis principal, las concentraciones de N y P de la hoja tendieron a ser menores en las parcelas quemadas que en las no quemadas, con valores mínimos en las parcelas quemadas más recientemente. Esos bajos valores pueden reflejar probablemente las pérdidas de nutrientes que los incendios causan a través de procesos como la volatilización, el lavado y la erosión (Certini 2005). En la misma cronosecuencia, nosotros observamos los valores más bajos de P extraíble mediante membranas de intercambio iónico cuatro años después de un incendio, pero no para el N extraíble mediante membranas de

intercambio (Durán et al. 2008). Así, la concentración de nutrientes foliares puede reflejar cambios en la disponibilidad de P del suelo mejor que la disponibilidad de N pocos años después del fuego. La indudable tendencia lineal temporal observada para el N y el P foliar en la cronosecuencia de fuegos contrastó con una tendencia mucho menos clara observada por Durán et al. (2008) para los índices de disponibilidad de nutrientes edáficos, lo que sugiere que los nutrientes de la hoja son un método más preciso para detectar cambios en la disponibilidad de nutrientes en la sucesión secundaria que medidas puntuales del suelo. La principal ventaja de las medidas foliares de nutrientes es que la disponibilidad de nutrientes del suelo se integra a lo largo de la estación de crecimiento. La principal desventaja es que esa disponibilidad de nutrientes no representa la de toda la comunidad vegetal (incluso menos para los microorganismos del suelo), sino solo para la especie vegetal analizada. Sin embargo, en nuestro estudio *P. canariensis* es la especie absolutamente dominante en la comunidad de plantas, por lo que sí podría reflejar el estado nutricional del conjunto de la comunidad (Grime 1998, Tessier y Raynal 2003).

Comparado con las parcelas no quemadas, el incendio produjo una mayor reducción de la disponibilidad para las plantas de P que de N, como sugiere la disminución de las concentraciones foliares de N y P que observamos. Como propusieron Vitousek y Howarth (1991), cualquier perturbación debería afectar a los mecanismos de retención de N más que a los de P, debido a que el N está retenido en el ecosistema principalmente por procesos biológicos, mientras que el P está retenido tanto por mecanismos biológicos como geoquímicos (Vitousek y Howarth 1991). Así, el P debería ser menos móvil que el N en los suelos quemados y mucho menos susceptible a pérdidas por lavado, especialmente en suelos volcánicos (Schlesinger 1997). Por ello, esperábamos encontrar las concentraciones más bajas de la relación N/P en las parcelas recientemente quemadas, en comparación con parcelas quemadas hace más tiempo o no quemadas. Sin embargo, la mayor relación N/P de la cronosecuencia de incendios se observó en las parcelas quemadas más recientemente. Esta alta relación N/P, más que indicar mayores pérdidas de P del ecosistema, podría estar revelando una reestructuración de las fracciones biogeoquímicas del P del suelo debidas al aumento de la absorción y a una disminución de la biodisponibilidad producida por el incendio (García-Montiel

et al. 2000). Curiosamente, la concentración foliar de P se recuperó más rápido que que la del N a medida que transcurría el tiempo tras el incendio, aunque tanto el N como el P foliar mostraron una recuperación lineal de sus concentraciones a lo largo de la cronosecuencia, alcanzando valores similares a los de las parcelas no quemadas 17 años después del incendio. La recuperación de los niveles de N del ecosistema tras una perturbación se produce por deposición atmosférica y por fijación biológica (Vitousek y Howarth 1991), mientras que la recuperación del P recae en el lavado de los minerales del suelo. Así, esos mecanismos podrían recuperar los niveles anteriores al fuego más largo plazo, pero pueden tener menos influencia en los cambios en la disponibilidad de N y P a una escala temporal como la de nuestra cronosecuencia. El aumento de la disponibilidad de nutrientes a medida que transcurre el tiempo tras un incendio se ha explicado como una consecuencia de la acumulación de la materia orgánica perdida durante y tras el fuego (MacKenzie et al. 2004, Yermakov y Rothstein 2006). Así, debido a que los incendios de la isla de La Palma no producen la muerte del arbolado, la acumulación de materia orgánica en el suelo tras el incendio a partir de la hojarasca del pino debería ser relativamente rápida, lo que explicaría la rápida recuperación de las concentraciones de N y P foliares que observamos en nuestra cronosecuencia. Sin embargo, el hecho de que la recuperación de la concentración de P de la hoja fuese más rápida que la de N fue inesperado, y sugiere que podrían estar operando mecanismos específicos para la recuperación del P. Por ejemplo, cambios en la biogeoquímica del P podrían dar lugar a la liberación gradual de formas no ocluidas de P a partir de formas ocluidas (debido al incendio, ver arriba), acelerando así la recuperación de los niveles de P anteriores al incendio (García-Montiel 2000, Durán et al. 2008). Adicionalmente, las entradas externas de polvo rico en P desde el desierto del Sahara pueden ayudar a explicar esta más rápida recuperación de la disponibilidad de P en comparación con la de N tras los incendios (Crews et al. 1995, Moreno et al. 2000).

La similitud y el paralelismo en las tendencias observadas para los muestreos de primavera e invierno, tanto para las concentraciones foliares de N y P y para la relación N/P foliar, refuerzan el efecto del fuego sobre el estado nutricional de los bosques de *P. canariensis*. Las diferencias entre las parcelas quemadas y no quemadas fueron mayores en el muestreo de invierno que en el de primavera,

reflejando quizá el final del periodo de crecimiento en el muestreo de invierno frente a las dinámicas de reabsorción y retranslocación desde las acículas viejas a las nuevas durante la primavera. Por otro lado, mientras las concentraciones foliares de N y P tienden a ser mayores en el muestreo de invierno que en el de primavera, se observan menos cambios en la relación N/P de la hoja, lo que apoya la idea de que esta relación es más fiable para el estudio del estado nutricional del bosque que únicamente las concentraciones foliares de nutrientes (Koerselman y Meuleman 1996, Verhoeven et al. 1996, Tessier y Raynal 2003). Aún así, creemos recomendable la realización de muestreos estacionales (especialmente en especies perennes) para corroborar la limitación de N o P en parcelas de bosque con reconocida estacionalidad (Townsend et al. 2007).

La relación N/P foliar que registramos en las acículas de *P. canariensis* es uno de los valores más bajos encontrados en la literatura para especies arbóreas (Tessier y Raynal 2003, Güsewell 2004), y sugiere que los pinos de la cronosecuencia están indudablemente limitados por una baja disponibilidad de N (Verhoeven et al. 1996). Además, la concentración foliar de N en la cronosecuencia de incendios se mantuvo siempre por debajo de los 13-14 mg g<sup>-1</sup>, un indicio adicional de limitación por N propuesto por Wassen et al (1995). Como consecuencia directa de las diferentes dinámicas de las concentraciones foliares de N y P, la relación N/P foliar tendió a descender desde las parcelas recientemente quemadas hasta las parcelas no quemadas, lo que sugiere una desviación desde los valores críticos (u óptimos) de la relación N/P, y que el incendio causa un alivio temporal de la limitación por N del ecosistema. Comparado con las especies continentales de pino más relacionadas con *P. canariensis* (*P. halepensis* y *P. pinaster*), parece que la limitación por N se debe a la baja disponibilidad de N en el ecosistema, ya que los rangos de P foliar no son diferentes de los niveles normales de esas especies continentales (ej. Fürst 1997, Tausz et al. 2004). La causa principal de la limitación por N puede ser la baja tasa de deposición atmosférica en esta zona del océano Atlántico (ver Galloway et al. 2008), mientras que la fijación biológica también parece ser baja, a tenor de la escasa presencia de leguminosas. Contrariamente, la mayoría de las comunidades de pino de la Europa continental han estado expuestas durante décadas a altas entradas de N atmosférico, explicando probablemente por qué el N es menos limitante para el crecimiento de la

vegetación de lo que previamente se asume en los ecosistemas terrestres (Elser et al. 2007). Los bosques de *P. canariensis* de la isla de La Palma son unos de los últimos pinares europeos no manejados y con baja deposición atmosférica. Por ello, estos sistemas pueden proporcionarnos una oportunidad única para estudiar, sin ninguna interferencia resaltable, los efectos a largo plazo de los incendios sobre el estado nutricional de los pinares naturales, con el fuego como única perturbación significativa, y podrían servir en cierta medida como control para los bosques de coníferas sí contaminados.

Nuestros resultados demuestran que las concentraciones foliares de N y P y la relación N/P foliar pueden ser herramientas útiles para describir las tendencias temporales del estado nutricional del bosque tras una perturbación. El fuego produjo una disminución a corto y medio plazo de las concentraciones foliares de N y P, aunque 17 años después del incendio se habían recuperado los niveles iniciales. Estos pinares limitados por N retuvieron más eficientemente el N que el P cuatro años después del incendio, pero la recuperación del N foliar es más lenta que la recuperación del P, lo que sugiere que los mecanismos responsables de la limitación por N se mantienen operando continuamente en estos bosques.

### **Agradecimientos.**

Gracias al Cabildo de La Palma por permitirnos el acceso y proporcionarnos soporte logístico para las campañas de muestreo, y a Félix Medina, Alfredo Bermúdez, Rocío Paramá, Rosana Estévez, Javier Méndez, Gustavo Morales y Jesús Rodríguez por su gran ayuda en los trabajos de campo y en los análisis de laboratorio. De manera especial, gracias a Felisa Covelo por su ayuda continua e incondicional. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología del Gobierno de España (REN 2003-08620-C0201; CGL 2006-13665-C02-01). Los experimentos cumplieron con las leyes vigentes del país en el cual fueron llevados a cabo.





## CAPÍTULO 6

### Evaluación de análisis foliares y edáficos como índices de disponibilidad de N y P en una cronosecuencia de incendios

con Alexandra Rodríguez, J.M. Fernández-Palacios y Antonio Gallardo

*En preparación*

---

Tradicionalmente se han utilizado dos tipos de medidas a la hora de monitorizar los cambios en la disponibilidad de nutrientes en ecosistemas forestales: (a) las concentraciones y tasas de transformación de nutrientes en el suelo y (b) las concentraciones foliares de nutrientes. Utilizamos una cronosecuencia de incendios en bosques naturales y no manejados de *Pinus canariensis* para conocer, primero, qué tipo de medidas es más eficaz a la hora de discriminar entre parcelas quemadas en diferentes años y parcelas no quemadas y, segundo, si los diferentes índices de disponibilidad arrojan resultados consistentes o comparables dentro de la cronosecuencia y entre los diferentes muestreos. Los resultados demostraron que (i) las variables que mejor discriminan entre parcelas de la cronosecuencia son las medidas foliares de concentración de N y P y (ii) que los índices de disponibilidad de N del suelo, al contrario que los del P, no muestran una interrelación constante ni predicen la disponibilidad de N para las plantas. Debido a la naturaleza cambiante de las formas de N en el suelo, muestreos más reiterados y/o prolongados en el tiempo podrían arrojar resultados diferentes a los aquí expuestos. Sin embargo, el gran esfuerzo de muestreo necesario justificaría el uso de la concentración foliar de N como indicador del estado nutricional de la comunidad.

---

## INTRODUCCIÓN

En la literatura se pueden encontrar multitud de referencias al efecto de los incendios forestales sobre la disponibilidad de nutrientes de los ecosistemas (Ej. Wan et al. 2001). Estos estudios han utilizado esencialmente dos tipos de medidas a la hora de monitorizar los cambios inferidos por las perturbaciones en los ecosistemas forestales. Por un lado, (a) las medidas de disponibilidad de nutrientes a través de sus concentraciones o tasas de transformación en el suelo han demostrado ser medidas muy sensibles a la perturbación, pudiendo definir eficazmente la disponibilidad de nutrientes para toda la comunidad, incluidos los microorganismos (Neary et al. 1999; Hart et al. 2005; Huang y Boerner 2007). Sin embargo, son medidas muy variables en el tiempo y en el espacio, son difíciles de estudiar independientemente (debido a una elevada tasa de interacción entre componentes orgánicos e inorgánicos) y llevan asociado un alto coste en términos de tiempo y recursos. Además, los resultados obtenidos con estas medidas no reflejan necesariamente la disponibilidad de nutrientes para una especie en concreto ni para toda la comunidad vegetal (Jenny 1980, Binkley y Hart 1989, Stark y Hart 1997). Por otro lado, (b) las medidas de disponibilidad de nutrientes a partir de sus concentraciones foliares pueden reflejar fielmente el estado nutricional de la vegetación (Vitousek y Farrington 1997, Aerts y Chapin 2000, Hobbie y Gough 2002, Vitousek 2004; Townsend et al. 2007) e integran diversos factores ambientales como las propiedades del suelo, el clima, la herbivoría o la deposición atmosférica de nutrientes (Mengel y Kirby 2001, Tausz et al. 2004). Revisiones de la bibliografía demuestran que las concentraciones de N y P en la hoja condicionan la productividad de la comunidad (Koerselman y Verhoeven 1995) y recientemente se ha propuesto el uso de la relación N/P de la hoja como una alternativa simple y fácil a los laboriosos experimentos de fertilización para predecir la naturaleza de la limitación de nutrientes en las comunidades de plantas (Koerselman y Meuleman 1996; Tessier y Raynal 2003). Lamentablemente, en una comunidad vegetal, la medida de un taxón individual no representa necesariamente la disponibilidad de nutrientes para el conjunto de la comunidad. Sin embargo, en comunidades en las que una especie claramente dominante rige los procesos biogeoquímicos y soporta la mayor parte de la producción de biomasa, los análisis foliares de una especie

individual sí pueden reflejar el estado nutricional del sistema (Valentine y Allen 1990, Grime 1998, Tessier y Raynal 2003).

Nuestros trabajos previos y muchos otros encontrados en la bibliografía demuestran que los incendios forestales modifican las concentraciones de nutrientes del suelo y sus tasas de transformación, principalmente a escalas de tiempo de pocos meses o años, existiendo más discrepancia en cuanto a sus efectos a largo plazo (Kutiel y Naveh 1987, Knoep et al. 2004, Palese et al. 2004, Durán et al. 2008, Capítulos 2 y 3). Nuestros estudios previos también muestran un efecto claro del fuego sobre la concentración de N y P de la hoja en una cronosecuencia de incendios de casi dos décadas (Capítulo 4). Sin embargo, la bibliografía es escasa en comparación con las aproximaciones edáficas y existe una gran discrepancia en los resultados y un claro déficit de información sobre los cambios a largo plazo en el estado nutricional de las plantas (Christensen 1977, Adams y Reiske 2003, Huang y Boerner 2007). Además, existen muy pocos estudios que relacionen los índices foliares con índices edáficos para mostrar su grado de concordancia (Bridgham et al. 2001).

Utilizamos herramientas de análisis multivariante para conocer qué tipo de medidas es más eficaz a la hora de discriminar entre parcelas quemadas en diferentes años y parcelas no quemadas, dentro de una cronosecuencia de incendios en bosques naturales y no manejados de *Pinus canariensis*. Alternativamente, intentamos responder a la cuestión de si la variedad de índices de disponibilidad de nutrientes que hemos utilizado dan resultados consistentes o comparables en nuestra cronosecuencia y en los diferentes muestreos, a pesar de que cada índice mide una forma de nutriente o una tasa diferente y de que la variabilidad temporal puede ser importante (Binkley y Hart 1989).

## **MATERIAL Y MÉTODOS**

### **Área de estudio, diseño experimental y selección de parcelas de la cronosecuencia**

Ver secciones correspondientes de los capítulos anteriores.

### **Análisis de Laboratorio**

Se calcularon las cantidades de N y P foliar, y la relación N/P foliar (capítulo 5); la cantidad de N de la biomasa microbiana (NBM) y de nitrógeno orgánico disuelto (NOD, capítulo 3); las cantidades de N en forma de  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$ , y de  $\text{PO}_4$  extraíble (N- $\text{NO}_3$ , N- $\text{NH}_4$  y P- $\text{PO}_4$  respectivamente; capítulo 4), las tasas de amonificación y nitrificación real (T-Am y T-Ni respectivamente, capítulo 4) y las cantidades de  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$  y  $\text{PO}_4$  extraíble mediante membranas de intercambio iónico ( $\text{NO}_3$ -mi,  $\text{NH}_4$ -mi y  $\text{PO}_4$ -mi respectivamente, capítulo 2).

### **Análisis estadístico de los datos**

Se usó un análisis de componentes principales (PCA) basado en la totalidad de las variables de estudio para conocer el grado de similitud entre las parcelas de la cronosecuencia respecto a sus características biogeoquímicas. La validez de los análisis se contrastó mediante el test de Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) y el test de esfericidad y sólo se seleccionaron los factores con autovalores mayores de 1. La relación entre cada componente principal y las variables estudiadas se determinaron mediante análisis de correlación de Pearson. También se llevaron a cabo análisis de correlación de Pearson entre las variables estudiadas para conocer el grado de interrelación entre los diferentes índices de disponibilidad de nutrientes. Se realizaron análisis regresión lineal ('stepwise') para construir un modelo predictor de las cantidades de N y P foliares y de la relación N/P foliar ('N-fol', 'P-fol' y 'N/P-fol', respectivamente) a partir del resto de variables de estudio. Cuando fue requerido, se realizó una transformación logarítmica de los datos para cumplir las premisas de los análisis estadísticos paramétricos. Los análisis se realizaron con los paquetes estadísticos SPSS-17 y R-2.7.2 (R Development Core Team, 2008).

## **RESULTADOS**

El análisis de componentes principales (PCA) basado en las 12 variables de N y P que estudiamos muestra que las parcelas quemadas en diferentes años son diferentes entre sí en función de dichas variables, tanto para el muestreo de primavera como para el de invierno (Fig. 1). En el muestreo de primavera los 4

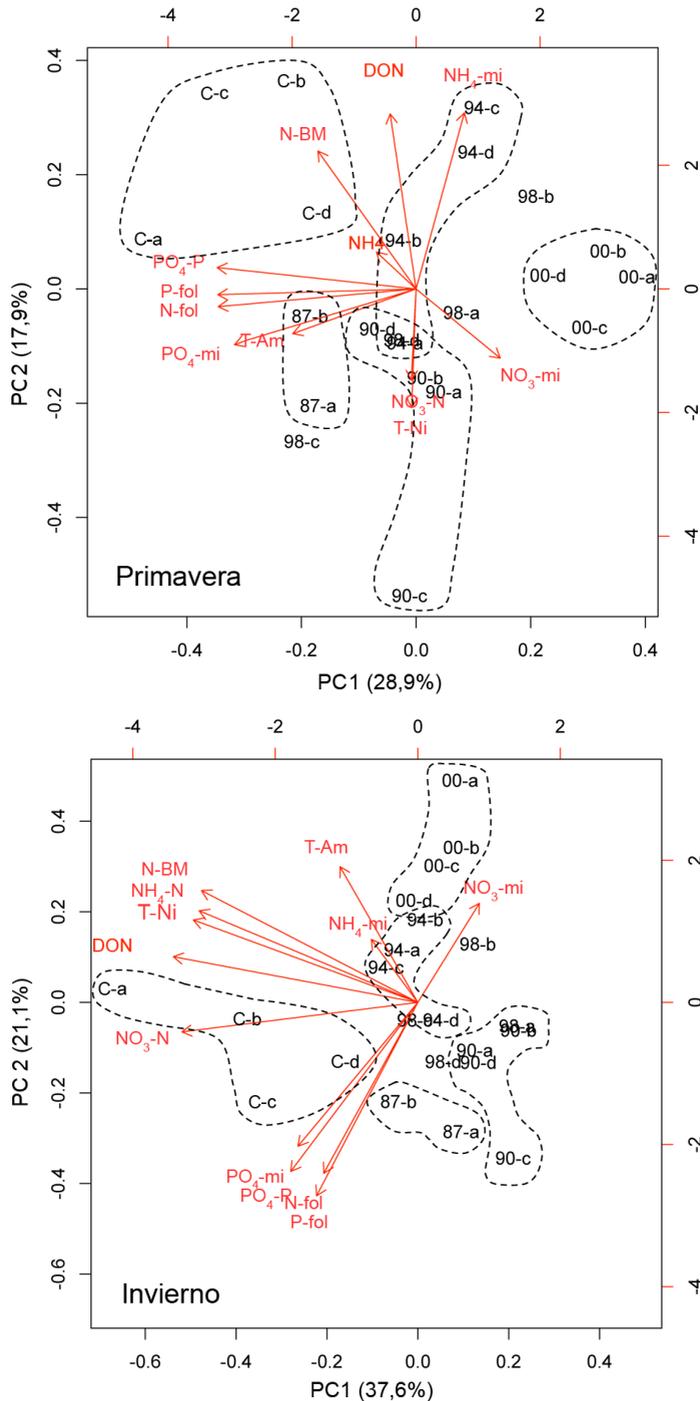


Figura 1: Biplot de los dos primeros componentes principales extraídos a partir de los índices de disponibilidad en parcelas no quemadas (c) y en parcelas quemadas en diferentes años, en los muestreos de primavera e invierno. Las flechas representan los vectores de carga de los índices de disponibilidad.

componentes obtenidos mediante el PCA explicaron el 75 % de la variación en los datos de las variables estudiadas (Tabla 1). El primer componente (29 %) es el que tuvo un mayor peso a la hora de diferenciar entre parcelas y estuvo robustamente correlacionado con el N y P de la hoja, el P extraíble y con el P extraíble mediante resinas, todos ellos en la dirección positiva (Tabla 2). El segundo eje (17%) estuvo correlacionado con el NBM, con el DON, con el amonio extraíble mediante resinas y con la tasa de nitrificación, sólo este último en la dirección negativa. En el muestreo de invierno, los 4 componentes extraídos por el PCA explicaron más del 80% de la variación (Tabla 1). El primer componente (36%) estuvo positiva y significativamente correlacionado con el NBM, el NOD, el amonio, el nitrato y el P extraíble, con la tasa de nitrificación y con el P extraíble mediante resinas (Tabla 2). El segundo componente (23%), que en este muestreo es el que mejor discrimina entre parcelas quemadas en diferentes años, estuvo correlacionado significativa y positivamente con el N y P de la hoja, con el P extraíble y con el P extraíble mediante resinas, igual que el primer componente extraído por el PCA del muestreo de primavera.

Tabla 1. Análisis de componentes principales de los índices de disponibilidad de nutrientes analizados.

Primavera	PC1	PC2	PC3	PC4	Invierno	PC1	PC2	PC3	PC4
P fol	<b>0,918</b>	-0,009	-0,041	-0,162	NOD	<b>0,915</b>	0,208	0,001	-0,01
P-PO <sub>4</sub>	<b>0,894</b>	0,143	-0,119	0,044	T-Ni	<b>0,902</b>	0,101	0,152	-0,125
N fol	<b>0,835</b>	0,123	0,161	0,009	NBM	<b>0,898</b>	-0,06	0,027	0,215
PO <sub>4</sub> -mi	<b>0,807</b>	-0,044	0,158	0,141	N-NH <sub>4</sub>	<b>0,856</b>	0,031	0,021	0,322
NBM	0,202	<b>0,857</b>	-0,003	0,182	NO <sub>3</sub> -N	<b>0,799</b>	0,358	-0,241	-0,033
NOD	-0,088	<b>0,787</b>	-0,066	-0,435	P-PO <sub>4</sub>	0,138	<b>0,828</b>	-0,113	0,085
T-Ni	-0,133	-0,085	<b>0,803</b>	-0,056	PO <sub>4</sub> -mi	0,168	<b>0,818</b>	0,142	-0,285
T-am	0,272	0,407	<b>0,796</b>	0,082	N fol	0,031	<b>0,797</b>	-0,066	-0,021
NH <sub>4</sub> -mi	-0,195	0,498	-0,688	<b>0,131</b>	P fol	0,078	<b>0,619</b>	-0,611	0,209
NO <sub>3</sub> -N	0,024	-0,137	0,134	<b>0,873</b>	NO <sub>3</sub> -mi	-0,202	-0,003	<b>0,867</b>	0,134
N-NH <sub>4</sub>	0,127	0,305	-0,188	<b>0,701</b>	T-Am	0,392	-0,035	<b>0,698</b>	-0,078
NO <sub>3</sub> -mi	-0,264	-0,35	-0,157	0,477	NH <sub>4</sub> -mi	0,162	-0,06	0,016	<b>0,957</b>
Autovalor	3,466	2,152	1,891	1,47	Autovalor	4,515	2,527	1,546	1,051
VarAc (%)	28,882	46,819	62,581	74,833	VarAc (%)	37,626	58,682	71,567	80,326

Matriz de factores (rotación varimax), eigenvalues y la varianza acumulada (VarAc) del análisis de componentes principales (PCA).

Tabla 2. Coeficientes de correlación de Pearson entre diferentes formas de nutrientes y tasas de mineralización y los 4 componentes principales extraídos por el PCA

	Muestreo de Primavera											
	N Foliar	P Foliar	BM-N	DON	NH <sub>4</sub> -N	NO <sub>3</sub> -N	PO <sub>4</sub> -P	Tasa Amonif.	Tasa Nitrif.	NH <sub>4</sub> -mi	NO <sub>3</sub> -mi	PO <sub>4</sub> -mi
CP 1	0,852***	0,853***	0,421	0,115	0,166	0,016	0,855***	0,529*	0,016	-0,189	-0,374	0,780***
CP 2	-0,08	-0,043	0,622**	0,74***	0,215	-0,341	0,088	-0,19	-0,517*	0,791***	-0,24	-0,23
CP 3	0,036	0,035	0,029	-0,482*	0,639**	0,681***	0,214	-0,369	-0,462*	0,339	0,495*	0,172
CP 4	-0,71	-0,375	0,493	0,169	0,391	0,468*	-0,224	0,655**	0,438*	-0,018	0,052	-0,082
	Muestreo de Invierno											
CP 1	0,35	0,377	0,811***	0,914***	0,820***	0,881***	0,473*	0,293	0,839***	0,214	-0,225	0,445*
CP 2	0,642**	0,723***	-0,416	-0,167	-0,343	0,115	0,634**	-0,504*	-0,302	-0,261	-0,383	0,546**
CP 3	0,257	-0,353	-0,163	0,028	-0,184	-0,087	0,173	0,547**	0,163	-0,492*	0,623**	0,548**
CP 4	0,201	0,13	-0,008	-0,129	0,117	-0,167	0,262	0,102	-0,201	0,768***	0,475*	0,033

\* (&lt;0,05), \*\* (&lt;0,005), \*\*\* (&lt;0,0005)

Tabla 3. Análisis de regresión lineal de los índices edáficos de disponibilidad de nutrientes como predictores de los índices foliares de disponibilidad. Sólo se muestran los modelos significativos.

Muestreo	Variable Dependiente	Variable explicativa	Constante	Beta (EE)	R <sup>2</sup>	P
Primavera	P foliar	P-PO <sub>4</sub>	0,327	0,140 (0,02)	0,67	<0,0001
	Relación N/P foliar	P-PO <sub>4</sub>	0,987	-0,118 (0,04)	0,28	0,012
Invierno	P foliar	P-PO <sub>4</sub>	0,415	0,110 (0,04)	0,28	0,011
	Relación N/P foliar	P-PO <sub>4</sub>	-0,668	-0,15 (0,04)	0,55	<0,001
		NO <sub>3</sub> -mi		5,66 (2,47)		

P-PO<sub>4</sub> (P extraíble), NO<sub>3</sub>-mi (Nitrato extraíble con membranas de intercambio)

Los análisis de regresión múltiple mostraron que ninguna de las variables estudiadas fue significativamente predictora de la cantidad de N foliar, en ninguna de las dos épocas de muestreo (Tabla 3). Sin embargo, en ambos muestreos, el P extraíble aparece como un robusto y significativo predictor de la cantidad de P de la hoja ( $R^2=0,671$ ,  $P<0,001$ ,  $F=40,76$ ;  $R^2=0,29$ ,  $P<0,05$ ,  $F=7,77$ ; muestreos de primavera e invierno respectivamente). El P extraíble fue, de nuevo, el único predictor significativo de la relación N/P de la hoja en el muestreo de primavera ( $R^2=0,28$ ,  $P<0,02$ ,  $F=7,62$ ). En el muestreo de invierno el P extraíble fue, por si solo, un buen predictor de la relación N/P de la hoja, aunque el modelo más robusto fue el formado por el P extraíble junto con el nitrato extraíble mediante resinas ( $R^2=0,55$ ,  $P<0,001$ ,  $F=11,42$ ).

Los tests de correlación realizados entre los diferentes índices de disponibilidad de N muestran una clara inconsistencia entre muestreos. En el muestreo de primavera sólo existió una correlación significativa entre el NOD y NBM ( $r=0,507$ ,  $P<0,05$ ,  $n=22$ ), entre el NOD y el N-NO<sub>3</sub> ( $r=-0,491$ ,  $P<0,05$ ,  $n=22$ ) y entre la T-Ni y el NH<sub>4</sub>-mi ( $r=-0,451$ ,  $P<0,05$ ,  $n=22$ , Tabla 4). En el muestreo de invierno, en cambio, encontramos correlaciones positivas y significativas entre el NBM y el NOD, el NH<sub>4</sub>-N, el N-NO<sub>3</sub> y la T-Ni, entre el NOD y el N-NH<sub>4</sub>, N-NO<sub>3</sub> y la T-Ni, entre el N-NH<sub>4</sub> y el N-NO<sub>3</sub> y la T-Ni, y entre el N-NO<sub>3</sub> y la T-Ni (Tabla 4). Contrariamente, los diferentes índices de disponibilidad de P muestran una estrecha correlación y una gran consistencia entre muestreos. Tanto en el muestreo de primavera como en el de invierno encontramos una correlación positiva y significativa entre el P-fol, el P-PO<sub>4</sub> y el PO<sub>4</sub>-mi (Tabla 4).

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson entre los diferentes índices de disponibilidad de N y P

<b>Muestreo de Primavera</b>											
	<b>Índices de Disponibilidad de N</b>								<b>I. D. de P</b>		
	N-BM	DON	NH <sub>4</sub> -N	NO <sub>3</sub> -N	T-Am	T-Ni	NH <sub>4</sub> -mi	NO <sub>3</sub> -mi	PO <sub>4</sub> -P	PO <sub>4</sub> -mi	
N-fol	0,205	0,047	0,125	0,022	0,352	0,117	-0,101	-0,224	P-fol	0,819**	0,628**
N-BM		0,507*	0,345	-0,043	0,362	-0,032	0,42	-0,112	PO <sub>4</sub> -P		0,580**
NOD			-0,054	-0,491*	0,224	-0,139	0,315	-0,292			
N-NH <sub>4</sub>				0,409	-0,028	-0,179	0,188	0,091			
N-NO <sub>3</sub>					0,213	-0,036	0,004	0,28			
T-Am						0,395	-0,393	-0,358			
T-Ni							-0,451*	0,032			
NH <sub>4</sub> -mi								0,047			
<b>Muestreo de Invierno</b>											
	<b>Índices de Disponibilidad de N</b>								<b>I. D. de P</b>		
	N-BM	DON	NH <sub>4</sub> -N	NO <sub>3</sub> -N	T-Am	T-Ni	NH <sub>4</sub> -mi	NO <sub>3</sub> -mi	PO <sub>4</sub> -P	PO <sub>4</sub> -mi	
N-fol	-0,114	0,224	-0,017	0,401	0,006	0,171	-0,037	-0,068	P-fol	0,529*	0,297*
N-BM		0,743**	0,853**	0,599**	0,342	0,749**	0,331	-0,146	PO <sub>4</sub> -P		0,722**
NOD			0,744**	0,824**	0,298	0,873**	0,121	-0,1			
N-NH <sub>4</sub>				0,652**	0,194	0,702**	0,387	-0,066			
N-NO <sub>3</sub>					0,167	0,655**	0,121	-0,384			
T-Am						0,432*	0,067	0,315			
T-Ni							0,016	-0,024			
NH <sub>4</sub> -mi								0,837			

\* (&lt;0,05), \*\* (&lt;0,005) \*\*\* (&lt;0,0005)

## DISCUSIÓN

Las variables con más peso a la hora de agrupar parcelas no quemadas y las quemadas en diferentes años fueron las concentraciones foliares de nutrientes (tanto la concentración foliar de N como la de P). Además, a pesar de la variación interanual indudablemente observada en nuestros trabajos anteriores (Capítulo 4), esta tendencia se repitió en las dos épocas de muestreo, lo que da una idea de la robustez de los patrones observados. Nuestros trabajos previos y otros encontrados en la bibliografía demuestran un efecto significativo de los incendios forestales tanto sobre las concentraciones foliares de nutrientes como sobre los diferentes índices de disponibilidad de nutrientes del suelo (Ej. Christensen 1977, Neary et al. 1999, Huang

y Boerner 2007, Durán et al. 2008, Capítulo 2, 3 y 4). Sin embargo, cada uno de los índices edáficos de disponibilidad de nutrientes mide una forma o una tasa de transformación de nutrientes diferentes que, además, están sujetos a una fuerte y compleja variabilidad espacial y temporal (Stevenson 1986, Binkley y Hart 1989, Bridgham et al. 2001). Contrariamente, las concentraciones foliares de nutrientes integran las variaciones en la disponibilidad de nutrientes durante la estación de crecimiento, así como los cambios en el clima, en la tasa de herbivoría o en la deposición atmosférica de nutrientes en periodos de tiempo largos (Vitousek y Farrington 1997, Mengel y Kirby 2001, Townsend et al. 2007). Por ello, diversos autores sostienen que las concentraciones foliares de nutrientes pueden reflejar fielmente y de un modo más global el estado nutricional de un sistema forestal que los índices de disponibilidad de nutrientes del suelo (Foulds 1993, Thompson et al. 1997, Marschner 1995, Hobbie and Gough 2002). Además, en las parcelas de nuestra cronosecuencia, *P. canariensis* es la especie absolutamente dominante, por lo que su estado nutricional probablemente refleje el de toda la comunidad vegetal (Valentine y Allen 1990, Grime 1998; Tessier y Raynal 2003).

Paralelamente, tanto el P-PO<sub>4</sub> como el PO<sub>4</sub>-mi tuvieron un peso significativo a la hora de separar las parcelas según el año del incendio. Este resultado no es inesperado, debido a la correlación significativa entre ambos índices edáficos de disponibilidad de P y la concentración de P foliar en ambos muestreos, lo que sugiere que todos ellos miden de una manera efectiva componentes de una forma de P disponible común (Bridgham et al. 2001). Contrariamente, los diferentes índices de disponibilidad de N que analizamos estuvieron inconsistentemente correlacionadas. Mientras que en el muestreo de invierno sí encontramos correlaciones significativas entre algunos de los índices de disponibilidad de N en el suelo (aunque en ningún caso entre índices de disponibilidad foliar y edáfica), en el muestreo de primavera el número de correlaciones significativas fue sensiblemente menor. Esta inconsistencia sugiere, o bien que los diferentes métodos para determinar la disponibilidad de N están caracterizando diferentes formas de N del suelo que no cambian de una manera concertada a lo largo del tiempo, o que muchos de los índices que se usan para estimar la disponibilidad de nutrientes no son adecuados, al menos en sistemas con una clara variabilidad estacional (Bridgham et al. 2001). En la misma línea de lo anterior, los análisis de regresión

múltiple demuestran que, al contrario que el con el P, ninguna de las variables de N edáfico, ni ninguna combinación de ellas puede predecir significativamente la cantidad de N foliar, en ninguna de las dos épocas de muestreo.

La falta de concordancia entre los índices de disponibilidad edáficos y foliares podría estar sugiriendo que el N no es un nutriente limitante en nuestra cronosecuencia. Sin embargo, tanto la baja relación N/P como la baja concentración de N en las acículas de *P. canariensis* sugieren una intensa limitación por N (Capítulo 4, Wassen et al. 1995, Koerselman y Meuleman 1996, Tessier y Raynal 2003, Güsewell 2004, Verhoeven et al. 1996). Más probablemente, las profundas diferencias entre muestreos observadas para todas las variables de N del suelo, claramente mayores que para las del P (Durán et al. 2008, Capítulo 2 y 3), pueden ayudar a explicar esta discrepancia. La menor variabilidad de P con respecto a N tiene que ver con la simplicidad de las reacciones biogeoquímicas de este elemento en comparación con el N. Así, el nitrógeno puede presentarse en cinco formas inorgánicas ( $N_2$ ,  $NO_2$ ,  $NO$ ,  $N_2O$ ,  $NH_4$ ,  $NO_3$ ,  $NO_2$ ), de las cuales las cuatro primeras son formas gaseosas, y la transformación entre unas y otras requieren la participación de grupos microbianos muy diversos. Por el contrario el P no dispone de formas gaseosas en condiciones naturales, y tan solo una única forma inorgánica ( $PO_4$ ) en el suelo. Esta menor variabilidad y complejidad de las reacciones biológicas del P puede ser una de las causas que explique su mayor poder predictor sobre las concentraciones de P foliar (Schlesinger 1997). Alternativamente, otras causas fisiológicas podrían estar detrás de las discrepancias entre N edáfico y N foliar. Por ejemplo, el hecho de que las plantas adaptadas a suelos pobres en nutrientes (como lo son para el N los bosques de *P. canariensis* que estudiamos) tengan una inherente incapacidad fisiológica de responder rápidamente a los cambios en la disponibilidad de nutrientes podría ayudar a explicar la incapacidad de nuestras medidas edáficas puntuales de crear un modelo predictor de la concentración foliar de N (Chapin et al. 1986, Pastor y Bridgham 1999, Aerts y Chapin 2000). Este efecto tendría menos importancia para el P al no ser un elemento limitante en el pinar de *P. canariensis*.

En conclusión, los índices de N y P foliar parecen tener una mayor capacidad de discriminar entre condiciones nutricionales cambiantes (como las que se dan en una cronosecuencia de fuegos) que los índices edáficos; en

particular la concentración foliar de N, ya que la concentración edáfica de P inorgánico también muestra capacidad de discriminar entre parcelas en diferente estadio nutricional. Esta conclusión podría ser válida al menos en ecosistemas limitados por N, pero puede que también en los limitados por el P, ya que las diferencias intrínsecas de las reacciones biogeoquímicas de N y P puede que expliquen su diferente capacidad de detectar cambios en la disponibilidad de nutrientes. Dada la naturaleza cambiante de las formas de N en el suelo, un muestreo más prolongado en el tiempo podría darnos resultados diferentes a los aquí expuestos; sin embargo, el mayor esfuerzo de muestreo necesario justificaría el uso de la concentración foliar de N como indicador del estado nutricional de la comunidad.

#### **Agradecimientos.**

Gracias al Cabildo de La Palma por permitirnos el acceso y proporcionarnos soporte logístico para las campañas de muestreo, y a Félix Medina, Alfredo Bermúdez, Rocío Paramá, Rosana Estévez, Javier Méndez, Gustavo Morales y Jesús Rodríguez por su gran ayuda en los trabajos de campo y en los análisis de laboratorio. De manera especial, gracias a Felisa Covelo por su ayuda continua e incondicional. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología del Gobierno de España (REN 2003-08620-C0201; CGL 2006-13665-C02-01). Los experimentos cumplieron con las leyes vigentes del país en el cual fueron llevados a cabo.





## CAPÍTULO 7

### Discusión general

---

Nuestros resultados demuestran que los incendios forestales tienen un efecto significativo sobre todos los índices de disponibilidad de nutrientes que estudiamos en los bosques de *Pinus canariensis*, incluidas las formas orgánicas e inorgánicas de N y P, sus tasas de transformación, y las concentraciones foliares de estos nutrientes.

#### *i) Efecto de los incendios forestales sobre las formas inorgánicas de N y P del suelo y sus tasas de transformación*

Los análisis de disponibilidad de N y P inorgánico mediante el uso de las membranas de intercambio iónico nos permitieron conocer el efecto a corto plazo de los incendios forestales sobre las formas inorgánicas de N y P, gracias a un primer muestreo realizado un año después del incendio. Los resultados demostraron que la disponibilidad de las formas inorgánicas de N ( $\text{N-NH}_4$  y  $\text{N-NO}_3$ ) aumentan significativamente un año después del incendio. Este aumento coincide con lo observado en muchos otros estudios post-fuego, y se debe a la deposición de ceniza rica en  $\text{N-NH}_4$  y a una mejora de las condiciones para la mineralización

debida al aumento de la temperatura, el pH y la humedad del suelo tras el fuego (Raison 1979, DeBano y Conrad 1987, Grogan et al. 2000). Sin embargo, tanto estas medidas de disponibilidad de N inorgánico (mediante membranas de intercambio) como los análisis de concentración de N inorgánico (mediante extracciones químicas de muestras de suelo) nos permitieron demostrar que este aumento es de corta duración, ya que la disponibilidad de las formas inorgánicas de N se redujo significativamente cinco años después del incendio hasta prácticamente igualar los niveles de las parcelas no quemadas. Estos resultados son comunes a los encontrados en otros trabajos (ej. Chorover et al. 1994), en los que se demuestra que la toma de nutrientes por las plantas y la inmovilización microbiana pueden estar detrás de esta disminución de la disponibilidad de N a medio plazo después del aumento inicial tras el fuego. Además, las pérdidas totales de N provocadas por los incendios, incluyendo las debidas a la volatilización y al aumento de la erosión, junto con la ausencia de un reemplazo efectivo, podrían dar lugar a una reducción significativa de la disponibilidad de N en el suelo (Carreira et al. 1994). Sin embargo, nosotros no encontramos una tendencia clara en las parcelas quemadas en diferentes años, ni tampoco una reducción de las formas biodisponibles de N debido al fuego, ya que los niveles de disponibilidad de  $\text{N-NH}_4$  y  $\text{N-NO}_3$  de las parcelas quemadas no fueron más bajos que los de las parcelas no quemadas. Este resultado podría hacernos pensar en la existencia de mecanismos efectivos de retención de N en estos bosques tras el fuego, y que el efecto a largo plazo de los incendios sobre las formas inorgánicas de este nutriente no es significativo. Sin embargo, los resultados observados para las concentraciones de las formas inorgánicas de N arrojan resultados diferentes. Con este tipo de medida, hemos observado que cuatro años después del incendio las concentraciones de N inorgánico en el suelo del bosque se habían reducido significativamente, y que 17 años después del incendio los niveles todavía no se habían recuperado. Por otro lado, los dos muestreos realizados nos permitieron constatar que, aunque las tendencias son relativamente estables, existe cierta variabilidad estacional y/o temporal en los resultados. Así, en el muestreo de invierno la tendencia explicada anteriormente es mucho más clara, reflejando quizá una toma por parte de las plantas mucho más intensa en primavera, lo que puede reducir las diferencias absolutas en las concentraciones de nutrientes entre parcelas quemadas y no

quemadas. Las medidas de concentraciones de  $\text{N-NH}_4$  y  $\text{N-NO}_3$  se basan en un esquema de muestreo de un sólo día y el método de las resinas es altamente dependiente de las condiciones hídricas del suelo durante el periodo de incubación, por lo que la variabilidad temporal podría estar detrás de la diferente respuesta a largo plazo observada entre estos dos tipos de índices edáficos de disponibilidad de N.

Los resultados obtenidos a través de las tasas de mineralización de N apoyan la teoría de que el fuego tiene un efecto significativo y duradero sobre el estado nutricional del bosque. Cuatro años después del incendio, las parcelas quemadas mostraron tasas de mineralización netas (tanto de nitrificación como de amonificación) más bajas que las parcelas no quemadas, y esta reducción se seguía observando en las parcelas quemadas 17 años antes del muestreo, lo que demuestra una lenta o nula recuperación de las tasas de renovación de N en estos bosques. Los incendios reducen la cantidad y la calidad del carbono orgánico del suelo, permaneciendo en el suelo las fracciones orgánicas más recalcitrantes (Chandler et al. 1983, White 1986, Gillon et al. 1995). Esta baja calidad de la materia orgánica podría explicar la disminución de las tasas de mineralización en las parcelas quemadas. Además, procesos habituales tras el fuego, como el agotamiento de las reservas de N por combustión y erosión, la reducción de la biomasa microbiana y fluctuaciones en la relación hongo/bacterias, pueden ayudar a explicar esta drástica disminución a corto plazo de las tasas de mineralización del N (Grogan et al. 2000, Turner et al. 2007, Bladon et al. 2008). De nuevo, y aunque las tendencias generales se mantienen, se hacen patentes las diferencias estacionales. Aunque una probable mayor temperatura del suelo en primavera (que podría promover una mayor actividad microbiana, Gallardo y Schlesinger 1994) nos hacía esperar lo contrario, las diferencias en las tasas de mineralización entre parcelas quemadas y no quemadas fueron mayores en invierno que en primavera. En primavera, o bien se observaron tasas muy bajas de mineralización neta o bien tasas de inmovilización neta, en comparación con las muestras de invierno. La explicación podría ser una mayor relación C/N en primavera que en invierno; esta mayor disponibilidad relativa de C puede proceder de la producción de exudados de las raíces durante la estación de crecimiento (Greyston et al. 1996, Gallardo y Merino 1998). Así, cuando la fuente de carbono

para los microorganismos no fuese sólo materia orgánica estable, sino también C derivado de la planta, una mayor tasa de inmovilización podría dar lugar a diferencias entre parcelas quemadas y no quemadas menores en primavera que en invierno.

En el caso del P, las parcelas quemadas más recientemente exhibieron los valores más bajos de disponibilidad de P, y a partir de ahí se observó una tendencia a la recuperación de los niveles de P de las parcelas no quemadas. La tendencia es muy similar tanto si medimos la disponibilidad mediante membranas de intercambio como si lo hacemos mediante extracciones químicas del P-PO<sub>4</sub> del suelo. Esta drástica reducción inicial podría sugerir una ausencia de mecanismos de retención tras el fuego que daría lugar a la pérdida de este nutriente por drenaje (Sardans et al. 2006). Sin embargo, el hecho de que el P tienda a ser mucho menos móvil que el N en el suelo y mucho menos susceptible a las pérdidas por lavado (especialmente en suelos volcánicos, Schlesinger 1997), nos hace pensar en una hipótesis alternativa. El fuego podría haber producido una reestructuración de las fracciones biogeoquímicas de P, dando lugar a un aumento en la absorción y a una disminución de su biodisponibilidad (García-Montiel et al. 2000). Así, durante el desarrollo del bosque tras el incendio, los cambios en la biogeoquímica del P podrían dar lugar a la liberación de formas no ocluidas de P, lo que explicaría que, al contrario que lo sucedido con el N, el P si mostrara síntomas de recuperación a medida que transcurre el tiempo tras el incendio. Alternativamente, el aumento de la disponibilidad de P con el tiempo también podría explicarse a partir de entradas externas de partículas atmosféricas ricas en P (Crews et al. 1995). Los resultados obtenidos por Moreno et al. (2006), que demuestran una importante transferencia de partículas minerales con un alto contenido de fosfato desde África a las Islas Canarias, apoyarían la importancia de este proceso. En resumen, tanto los aportes externos de P como las diferencias biogeoquímicas en el ciclo del N y el P podrían explicar que la recuperación tras el incendio fuese más rápida para el P que para el N.

Por otro lado, las diferencias estacionales parecen ser menores en el caso del P que en el del N, y se reducen a una menor concentración de P-PO<sub>4</sub> en las muestras de invierno, lo que podría deberse a una disminución de la toma por las plantas, motivada por la inactividad de los pinos durante el periodo invernal.

Asimismo, entre los dos tipos de análisis (membranas de intercambio y extracciones químicas) las diferencias también son menos importantes que para el N; la tendencia es similar para ambos tipos de medidas y la única diferencia se reduce al hecho de que con las membranas de intercambio, las parcelas quemadas no llegan a alcanzar con el paso del tiempo los niveles de las parcelas no quemadas, mientras que con las extracciones químicas sí se alcanzan. De nuevo, detrás de esta variación podría estar el hecho de que las extracciones químicas de P se basen en un esquema de muestreo de un sólo día y que el método de las resinas sea dependiente de las condiciones del suelo durante la incubación.

#### ii) *Efecto de los incendios forestales sobre las formas orgánicas de N del suelo*

Los resultados obtenidos para las formas orgánicas de N refuerzan la idea del efecto a largo plazo de los incendios sobre el estado nutricional de los bosques de *P. canariensis*. Cuatro años después del incendio las cantidades de N de la biomasa microbiana (NBM), de N orgánico disuelto (NOD) y de N orgánico lábil (NOL) experimentaron una disminución significativa y ninguna de estas formas orgánicas de N alcanzaron los niveles de N de las parcelas no quemadas con el paso del tiempo. Además, lejos de observarse evidencias de recuperación con el paso del tiempo, algunas variables mostraron una tendencia inversa de disminución de sus valores a medida que transcurre el tiempo tras el incendio. Muchos estudios han demostrado que los microorganismos del suelo se ven afectados por el fuego, tanto directa como indirectamente, a través de las profundas transformaciones que los incendios forestales pueden producir a largo plazo en la calidad del suelo y en las diferentes formas de N a través de procesos como la combustión, la reestructuración de moléculas orgánicas en formas complejas recalcitrantes, la translocación del N entre capas orgánicas y minerales del suelo y el aumento del riesgo de erosión (Dumonet et al. 1996, Kim et al. 2003, Mabuhay et al. 2003, Certini 2005, Knicker et al. 2005, Smithwick 2005). El efecto combinado de estos mecanismos puede ser una reducción a largo plazo de la productividad del ecosistema, evitando la recuperación de las condiciones anteriores al incendio (Ojima et al. 1994, Wirth et al. 2002). La recuperación tras la quema dependería de la capacidad de los microorganismos y las plantas de inmovilizar los nutrientes

liberados, de las estrategias de regeneración de las plantas, de la capacidad de la vegetación rebrotante de reponer la protección del suelo, y de los aportes externos de N. En los bosques de *P. canariensis* podría producirse una lenta recuperación de esos elementos protectores, debido a la escasa cobertura vegetal del sotobosque y a la población de pinos viejos (que pueden restringir la respuestas de las plantas a las nuevas condiciones), dando lugar a una erosión que continúa operando durante muchos años. Esto, unido a una baja tasa de deposición atmosférica de N y a la considerable pendiente de estos bosques, que los hace particularmente susceptibles a la erosión, podría dar lugar a una recuperación de los niveles de N orgánico más lenta de lo esperable (Keeley y Zadler 1978, Weston y Attiwill 1990, Carreira et al. 1994, Singh 1994, Owens y Collins 2006, Galloway et al. 2008).

De nuevo, comprobamos que la variabilidad estacional puede ser importante a la hora de monitorizar los cambios inferidos por los incendios en el estado nutricional de los suelos forestales. Observamos una disminución del NBM del suelo en las muestras de invierno en comparación con las de primavera, acompañada de un aumento en las cantidades de NOD. Sin embargo, la disminución del NBM fue menor que el aumento del NOD en el mismo periodo, lo que podría sugerir que el aumento del NOD en invierno puede deberse tanto a la muerte de la biomasa microbiana como a la descomposición de la materia orgánica a NOD (Gallardo y Schlesinger 1994). La mayor cantidad de NBM registrada en primavera coincidió con la aparición de procesos de inmovilización neta durante ese período, frente a los procesos de mineralización neta que mayoritariamente se observaron en invierno. Sin embargo, el aumento de la cantidad de NOD del suelo en invierno se produce a pesar de que las tasas de mineralización fueron significativamente mayores en ese muestreo (Capítulo 4). Por ello, la acumulación de NOD también podría explicarse por una disminución de la toma de NOD por parte de las plantas (como parece suceder en el caso del N y el P inorgánico, Cap. 3 y 4); sin embargo, no tenemos pruebas de que las plantas que crecen en estos pinares tengan la capacidad de tomar NOD, como sí se ha demostrado en otros ecosistemas poco productivos que sufren limitación por N (Kranabetter et al. 2007).

iii) efecto de los incendios forestales sobre las concentraciones foliares de N y P de *Pinus canariensis*

Los cambios producidos por el fuego sobre la disponibilidad de N y P del suelo parecen reflejarse en la cantidad de estos nutrientes registrada en las acículas de *Pinus canariensis*. Las concentraciones foliares de N y P tendieron a ser menores en las parcelas quemadas que en las no quemadas, con valores mínimos en las parcelas quemadas más recientemente, lo que probablemente se deba a las pérdidas que los incendios causaron en todas las formas de N y P del suelo y que nosotros registramos en las parcelas de nuestra cronosecuencia (Capítulos 2, 3 y 4). Por otro lado, debido a que el N está retenido en el ecosistema principalmente por procesos biológicos mientras que el P está retenido tanto por mecanismos biológicos como geoquímicos, cualquier perturbación debería afectar a los mecanismos de retención de N más que a los de P (Vitousek y Howarth 1991). Así, el P debería ser menos móvil que el N en los suelos quemados y mucho menos susceptible a pérdidas por lavado (Schlesinger 1997). Por ello esperábamos encontrar las concentraciones más bajas de la relación N/P en las parcelas recientemente quemadas, en comparación con parcelas quemadas hace más tiempo o no quemadas. Sin embargo, y coincidiendo con los resultados de los análisis de disponibilidad de nutrientes del suelo (Cap. 2, 3 y 4), el incendio produjo una mayor reducción de las concentraciones foliares de P que de N, por lo que la mayor relación N/P de la cronosecuencia de incendios se observó en las parcelas quemadas más recientemente. Como planteábamos en los capítulos 1 y 4, esta reducción, más que indicar mayores pérdidas de P del ecosistema, podría estar revelando una reestructuración de las fracciones biogeoquímicas del P del suelo acompañada de un aumento de la absorción y una disminución de la biodisponibilidad para las plantas producida por el incendio (García-Montiel et al. 2000). De hecho, sorprendentemente, tras el descenso inicial de las concentraciones foliares producido por el fuego, la recuperación de los niveles de P con el paso del tiempo fue más rápido que la del N, por lo que parece que los mecanismos específicos para la recuperación del P edáfico (ver pag. 82) también están detrás de esta rápida recuperación del P foliar.

Las concentraciones de N foliar y los valores de la relación N/P foliar que registramos en las acículas de *P. canariensis* sugieren que los pinos de nuestra cronosecuencia están indudablemente limitados por una baja disponibilidad de N (Wassen et al. 1995, Verhoeven et al. 1996, Tessier y Raynal 2003, Güsewell 2004) y que el incendio causa un alivio temporal de la limitación por N del ecosistema, alivio que va desapareciendo paulatinamente a medida que transcurre el tiempo tras el incendio. Además, si comparamos los niveles de nuestra cronosecuencia con los de las especies de pino continental más relacionadas con *P. canariensis* (*P. halepensis* y *P. pinaster*), parece que la limitación por N se debe a la baja disponibilidad de N en el ecosistema, ya que los rangos de P foliar no son diferentes de los niveles normales de esas especies continentales (ej. Fürst 1997, Tausz et al. 2004). La causa principal de la limitación por N puede ser una baja tasa de deposición atmosférica en esta zona del océano Atlántico (ver Galloway et al. 2008) y una baja tasa fijación biológica, a tenor de la escasa presencia de leguminosas. Los bajos niveles de N edáfico que registramos, tanto orgánico como inorgánico, apoyarían esta idea. Estos bosques de *P. canariensis* de la isla de La Palma son de los últimos pinares europeos no manejados y con baja deposición atmosférica de N. Por ello, pueden proporcionarnos una oportunidad única para estudiar, sin interferencias resaltables, los efectos a largo plazo de los incendios sobre el estado nutricional de los pinares naturales. Pueden, además, servir en cierta medida como control para los bosques de coníferas sí contaminados.

En este caso, las tendencias observadas para los muestreos de primavera e invierno son paralelas y con una variación estacional mucho menor que la encontrada en las aproximaciones edáficas, lo que refuerza el efecto del fuego sobre el estado nutricional de los bosques de *P. canariensis*. Así, las diferencias que observamos entre muestreos se restringen a unas concentraciones foliares de N y P ligeramente mayores en el muestreo de invierno que en el de primavera. Además, la variación estacional en la relación N/P de la hoja fue aún menor, lo que apoya la idea de que esta relación es más fiable para el estudio del estado nutricional del bosque que únicamente las concentraciones foliares de nutrientes (Koerselman y Meuleman 1996, Verhoeven et al. 1996, Tessier y Raynal 2003). Aún así, consideramos recomendable la realización de muestreos estacionales (especialmente en

especies perennes) para corroborar la limitación de N o P en parcelas de bosque con reconocida estacionalidad (Townsend et al. 2007).

Por otro lado, la indudable tendencia lineal temporal (hacia la recuperación de los valores de parcelas no quemadas) observada para el N y el P foliar en la cronosecuencia de fuegos contrastó con una tendencia mucho menos clara observada para los índices de disponibilidad de nutrientes edáficos. Esta discrepancia podría sugerir que los nutrientes de la hoja son un método más preciso para detectar cambios en la disponibilidad de nutrientes en la sucesión secundaria que medidas puntuales del suelo, ya que las medidas foliares de nutrientes integran la variación temporal y estacional en la disponibilidad de nutrientes del suelo. Esta discrepancia se trata en profundidad en el siguiente apartado.

iv) *Grado de relación entre los diferentes índices de disponibilidad de N y P. ¿Cuál de ellos es el más adecuado para monitorizar los cambios inferidos por el fuego en los ecosistemas forestales?*

El análisis de componentes principales reveló que las concentraciones foliares de nutrientes fueron las variables que tuvieron más peso a la hora de agrupar las parcelas no quemadas y las quemadas en diferentes años. Cada uno de los índices edáficos de disponibilidad de nutrientes que nosotros analizamos mide una forma o una tasa de transformación de nutrientes diferente que, además, están sujetos a una fuerte y compleja variabilidad espacial y temporal (Stevenson 1986, Binkley y Hart 1989, Bridgham et al. 2001). Sin embargo, los índices foliares de disponibilidad de nutrientes integran las variaciones en la disponibilidad de nutrientes durante la estación de crecimiento, así como los cambios en el clima, en la tasa de herbivoría o en la deposición atmosférica de nutrientes (Vitousek y Farrington 1997, Mengel y Kirby 2001, Townsend et al. 2007). Por ello, las concentraciones foliares de nutrientes podrían reflejar de una manera más fiel y global el estado nutricional de nuestro sistema forestal que los índices de disponibilidad de nutrientes del suelo (Foulds 1993, Marschner 1995, Thompson et al. 1997, Hobbie y Gough 2002). Además, debido a que *P. canariensis* es la especie absolutamente dominante en las parcelas de nuestra cronosecuencia, su estado

nutricional probablemente refleje el de toda la comunidad vegetal (Valentine y Allen 1990, Grime 1998; Tessier y Raynal 2003).

En ambos muestreos se observó una correlación significativa entre los índices edáficos de disponibilidad de P y la concentración de P foliar, lo que sugiere que todos ellos miden de una manera efectiva componentes de una forma de P disponible común (Bridgham et al. 2001). Sin embargo, los diferentes índices de disponibilidad de N que analizamos estuvieron inconsistentemente correlacionadas, lo que sugiere que o bien que los diferentes métodos para determinar la disponibilidad de N están caracterizando diferentes formas de N del suelo que no cambian de una manera concertada a lo largo del tiempo, o bien que muchos de los índices que usados para estimar la disponibilidad de nutrientes no son adecuados, al menos en sistemas con una clara variabilidad estacional (Bridgham et al. 2001). Apoyando lo anterior, los análisis de regresión múltiple demuestran que los índices de P edáfico sí predicen la concentración foliar de P en ambos muestreos, mientras que ninguna de las variables de N edáfico, ni ninguna combinación de ellas, puede predecir significativamente la cantidad de N foliar en ninguna de las dos épocas de muestreo. Esta falta de concordancia entre los índices de disponibilidad edáficos y foliares podría hacernos pensar que el N no es un nutriente limitante en nuestra cronosecuencia, pero tanto la baja relación N/P como la baja concentración de N en las acículas de *P. canariensis* sugieren una intensa limitación por N (Capítulo 4, Wassen et al. 1995, Verhoeven et al. 1996, Koerselman y Meuleman 1996, Tessier y Raynal 2003, Güsewell 2004). Por ello, probablemente sea la indudable variabilidad temporal observada para todas las variables de N del suelo, claramente mayor que para las del P, la que mejor explique esta discrepancia. La menor variabilidad de P con respecto a N tiene que ver con la menor cantidad y complejidad de las reacciones biogeoquímicas del P, y puede ser una de las causas que explique su mayor poder predictor sobre las concentraciones de P foliar (Schlesinger 1997). Además, otras causas fisiológicas podrían estar detrás de las discrepancias entre N edáfico y N foliar, como el hecho de que las plantas adaptadas a suelos pobres en nutrientes tengan una inherente incapacidad fisiológica de responder rápidamente a los cambios en la disponibilidad de nutrientes (Chapin et al. 1986, Pastor y Bridgham 1999, Aerts y Chapin 2000). Así, esta característica tendría menos importancia en el caso del P, ya

que éste, al contrario que el N, no parece ser un nutriente limitante en los pinares de *P. canariensis* de la isla de La Palma.



## CONCLUSIONES

1. El fuego aumentó la disponibilidad de N (N extraíble mediante membranas de intercambio iónico), pero este aumento fue de corta duración (1 año).
2. El fuego no produjo una reducción a largo plazo (17 años) de la disponibilidad de N (N extraíble mediante membranas de intercambio iónico).
3. El fuego produjo una reducción a corto y largo plazo de la disponibilidad de P (P extraíble mediante membranas de intercambio iónico), pero con evidencias de una recuperación gradual a medida que transcurre el tiempo tras el incendio.
4. El fuego causó una disminución a corto y largo plazo en las formas orgánicas de N del suelo, sin síntomas de recuperación a medida que transcurre el tiempo tras el incendio.
5. El fuego produjo una disminución a corto y largo plazo de las tasas de mineralización de N, sin síntomas de recuperación tras el descenso inicial.
6. El fuego produjo una disminución a corto y largo plazo de las concentraciones de N inorgánico del suelo, sin síntomas de recuperación a medida que transcurre el tiempo tras el incendio.
7. El fuego causó una disminución a corto plazo de las concentraciones de P inorgánico del suelo, tras la cual se observó una recuperación paulatina de los niveles hasta igualar el de las parcelas no quemadas 17 años después del incendio.
8. Las diferencias entre las parcelas quemadas y no quemadas para las tasas de mineralización y las concentraciones de N del suelo se minimizan durante la primavera.

9. Las concentraciones foliares de N y P, y la relación N/P foliar fueron herramientas útiles para describir tendencias temporales en el estado nutricional del bosque tras una perturbación.
10. El fuego produjo una disminución a corto y medio plazo de las concentraciones foliares de N y P, aunque 17 años después del incendio se habían recuperado los niveles de las parcelas no quemadas.
11. Los análisis foliares revelaron que los pinares canarios retuvieron el N más eficientemente que el P cuatro años después del incendio.
12. La recuperación de los niveles foliares de N es más lenta que la de los niveles foliares de P, lo que sugiere que los mecanismos responsables de la limitación por N se mantienen operando de manera continua en estos bosques.
13. Los índices de N y P foliar parecen tener una mayor capacidad que los índices edáficos a la hora de discriminar entre las condiciones nutricionales cambiantes que se dan en nuestra cronosecuencia de fuegos, al menos para el N.
14. Al contrario que para el P, no se han encontrado relaciones robustas y/o constantes entre los índices de disponibilidad de N, lo que sugiere o bien que los diferentes índices están caracterizando distintas formas de N del suelo que no cambian de una manera concertada a lo largo del tiempo, o que muchos de los índices que se usan para estimar la disponibilidad de N no son adecuados, al menos en sistemas con una clara variabilidad temporal y/o estacional.
15. Dada la naturaleza cambiante de las formas de N del suelo, un muestreo más prolongado en el tiempo podría darnos resultados diferentes y más coincidentes con los índices foliares, pero el mayor esfuerzo de muestreo justificaría el uso de las concentraciones foliares de N como indicador del estado nutricional de la comunidad.
16. Los resultados obtenidos pueden tener importantes consecuencias en el manejo forestal, ya que demuestran que los incendios pueden exacerbar las limitaciones de N (y en menor medida de P) y los desequilibrios nutricionales en el ecosistema.

17. El estado nutricional observado en las parcelas quemadas revela que los efectos de los incendios son más importantes para el funcionamiento del ecosistema que lo que podría esperarse de la simple observación de las parcelas quemadas, en las que los árboles adultos y la estructura física del bosque no parecen afectadas por los incendios.



## BIBLIOGRAFÍA

- Abrams MM, Jarrel WM (1992) Bioavailability index for phosphorus using ion exchange resin impregnated membranes. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 56:1532-1537
- Ackerly D, Knight C, Weiss S, Barton K, Starmer K (2002) Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130:449-457
- Adams AS, Rieske LK (2003) Prescribed fire affects white oak seedling phytochemistry: implications for insect herbivory. *For Ecol Manage* 176:37-47
- Aerts R, Chapin FSIII (2000) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv. Ecol. Res.* 30:1-68
- Ahlgren IF, Algren CE (1965) Effects of prescribed burning on soil microorganisms in a Minnesota Jack pine forest. *Ecology* 46:304-310
- Alauzis MV, Mazzarino MJ, Raffaele E, Roselli L (2004) Wildfires in NW Patagonia: Long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *For. Ecol. Manage.* 192:131-142
- Allen SE, Grimshaw HM, Rowland AP (1986) Chemical analysis En: Moore PD, Chapman SB (Eds), *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 285-344
- Andersson M, Michelsen A, Jensen M, Kjoller A (2004) Tropical savannah woodland: effects of experimental fire on soil microorganisms and soil emissions of carbon dioxide. *Soil Biol. Biochem.* 36:849-858
- Attwill PM, Adams MA (1993) Nutrient cycling in forests. *New Phytol.* 124:561-582
- Betremieux R, Le borgne E, Monnier G (1960) Évolution de certaines propriétés de sol sous l'influence du chauffage. *C. R. Acad. Sci.* 251:2753-2755
- Binkley D, Hart SC (1989) The components of nitrogen availability in forest soils. *Advances Soil Sci.* 10: 57-112
- Binkley D, Vitousek P (1989). Soil nutrient availability. En Pearcy RW, Ehleringer JR, Mooney HA, Rundel PW (ed.) *Plant physiology ecology*. Chapman & Hall, London, UK. pp. 75-96

- Bladon KD, Silins U, Wagner MJ, Stone M, Emelko MB, Mendoza CA, Devito KJ, Boon S (2008) Wildfire impacts on nitrogen concentration and production from headwater streams in southern Alberta's Rocky Mountains. *Can. J. For. Res.* 38:2359-2371
- Boerner REJ (1982) Fire and nutrient cycling in temperate ecosystems. *Bioscience* 32:187-192
- Bormann BT, Homann PS, Darbyshire RL, Morrisette BA (2008) Intense forest wildfire sharply reduces mineral soil C and N: the first direct evidence. *Can. J. For. Res.* 38:2771-2783
- Bridham SD, Updegraf K, Pastor J (2001) A comparison of nutrient availability indices along an ombrotrophic-minerotrophic gradient in Minnesota Wetlands. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65: 259-269
- Brewer JS (1995) The relationship between soil fertility and fire-stimulated floral induction in 2 populations of grass-leaved golden aster, *Pityopsis graminifolia*. *Oikos* 74:45-54
- Brookes PC, Powlson DS, Jenkinson DS (1982) Measurement of microbial biomass phosphorus in soil. *Soil Biol. Biochem.* 14:319-329
- Cabrera ML, Beare MH (1993) Alkaline persulfate oxidation for determining total nitrogen in microbial biomass extracts. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 57:1007-1012
- Cain ML, Subler S, Evans JP, Fortin MJ (1999) Sampling spatial and temporal variation in soil nitrogen availability. *Oecologia* 118:397-404
- Carreira JA, Niell X, Lajtha K (1994) Soil nitrogen availability and nitrification in mediterranean shrublands of varying fire history and successional stage. *Biogeochemistry* 26:189-209
- Certini G (2005) Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143:1-10
- Chandler C, Cheney P, Thomas P, Trabaud L, Williams D (1983) Fire in forestry. Vol. I: Forest fire behavior and effects. John Wiley and Sons, New York, pp. 171-202

- 
- Chang SX, Preston CI, Weetman GF (1995) Soil microbial biomass and microbial and mineralizable N in a clear-cut chronosequence on northern Vancouver-Island, British-Columbia. *Can. J. Forest Res.* 25:1595-1607
- Chapin III FS, Moilanen L, Kielland K (1993) Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature* 361:150-153
- Chapin III FS, Vitousek PM, Van Cleve K (1986) The nature of nutrient limitation in plant communities. *Am. Nat.* 127:48–58
- Choromanska U, DeLuca TH (2002) Microbial activity and nitrogen mineralization in forest mineral soils following heating: evaluation of post-fire effects. *Soil Biol. Biochem.* 34:263-271
- Chorover J, Vitousek PM, Everson DA, Esperanza AM, Turner D (1994) Solution chemistry profiles of mixed-conifer forests before and after fire. *Biogeochemistry* 26:115-144
- Christensen NL (1977) Fire and soil-plant nutrient relations in a pine-wiregrass savanna on the coastal plain of North Carolina. *Oecologia* 31:27-44
- Christensen NL, Muller C (1975) Effects of fire on factors controlling plant growth in *Adenostoma chaparral*. *Ecol. Monogr.* 45:29-55
- Christou M, Avramides EJ, Jones DL (2006) Dissolved organic nitrogen dynamics in a Mediterranean vineyard soil. *Soil Biol. Biochem.* 38:2265-2277
- Clements FE (1916) *Plant succession - an analysis of the development of vegetation.* Carnegie Institute. Washington Publishing, Washington DC, USA
- Climent J, Tapias R, Pardos JA, Gil L (2004) Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*). *Plant Ecol.* 171:185-196
- Collins SL, Wallace LL (1990) *Fire in North American tallgrass prairie.* University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma, USA
- Cooperband LR, Logan TJ (1994) Measuring in situ changes in labile soil phosphorus with anion-exchange membranes. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58:105-114
- Covington WW, Sackett SS (1992) Soil mineral nitrogen changes following prescribed burning in ponderosa pine. *For. Ecol. Manage.* 54:175-191

- Crews TE, Kitayama K, Fownes JH, Riley RH, Herbert DA, Mueller-Dombois D, Vitousek P (1995) Changes in soil phosphorus fractions and ecosystem dynamics across a long chronosequence in Hawaii. *Ecology* 76:1407-1424
- D'Angelo E, Crutchfield J, Vandiviere M (2001) Rapid, sensitive, microscale determination of phosphate in water. *J. Environ. Qual.* 30:2206-2209
- Debano LF, Conrad CE (1987) Effect of fire on nutrients in a chaparral ecosystem. *Ecology* 59:489-497
- Deka HK, Mishra RR (1983) The effect of slash burning on soil microflora. *Plant Soil* 73: 67-175
- D'Elia CF, Steudler PA, Corwin N (1977) Determination of total nitrogen in aqueous samples using persulfate digestion. *Limnol. Oceanogr.* 22:760-764
- Diaz-Raviña M, Acea MJ, Carballa T (1993) Microbial biomass and its contribution to nutrient concentrations in forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 25:25-31
- Doyle A, Weintraub MN, Schimel JP (2004) Persulfate digestion and simultaneous colorimetric analysis of carbon and nitrogen in soil extracts. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 68:669-676
- Drenovsky RE, Richards JH (2004) Critical N:P values: Predicting nutrient deficiencies in desert shrublands. *Plant Soil* 259:59-69
- Dumontet S, Diné H, Scopa A, Mazzatura A, Saracino A (1996) Post-fire soil microbial biomass and nutrient content of a pine forest soil from a dunal Mediterranean environment. *Soil Biol. Biochem.* 28:1467-1475
- Durán J, Rodríguez A, Fernández-Palacios JM, Gallardo A (2008) Changes in soil N and P availability in a *Pinus canariensis* fire chronosequence. *For. Ecol. Manage.* 256:384-387
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007) Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecol. Lett.* 10:1135-1142
- Eno CF (1960) Nitrate production in the field by incubating the soil in polyethylene bags. *Soil. Sci. Soc. Am. Proc.* 24:277-279

- Fauci F, Dick RP (1994) Microbial biomass as an indicator of soil quality: effects of long-term management and recent soil amendments. En: Doran JW, Coleman DC, Bezdicek DF, Stewart BA (Eds.) *Defining soil quality for a sustainable environment*. Soil Sci. Soc. Am. J., Madison, WI, pp. 229-234
- Fernandes MLV, Coutinho J (1997) Anion and cation exchange resin membranes to assess the phosphorus status of some Portuguese soils. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 28, 483-495.
- Fernandes PAM, Loureiro CA, Botelho HS (2004) Fire behaviour and severity in a maritime pine stand under differing fuel conditions. *Ann. For. Sci.* 61:537-544
- Foulds W (1993) Nutrient concentrations of foliage and soil in South-western Australia. *New Phytol.* 125:529-546
- Fowells HA, Stephenson RE (1933) Effect of burning on forest soils. *Soil Sci.* 38:175-181
- Fritze H, Pennanen T, Pietikainen J (1993) Recovery of soil microbial biomass and activity from prescribed burning. *Can. J. Forest Res.* 23:1286-1290
- Fürst A (1997) *Literaturübersicht: Nährstoffdaten Koniferen*. Austrian Federal Forest Research Centre, Vienna
- Gallardo A, Schlesinger WH (1994) Factors limiting microbial biomass in the mineral soil and forest floor of a warm-temperate forest. *Soil Biol. Biochem.* 26:1409-1415
- Gallardo A, Merino J (1998) Soil nitrogen dynamics in response to carbon increase in a Mediterranean shrubland of SW Spain. *Soil Biol. Biochem.* 30:1349-1358
- Galloway JN, Townsend AR, Erisman JW, Bekunda M, Cai Z, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *Science* 320:889-892
- Garcia FO, Rice CW (1994) Microbial biomass dynamics in tallgrass prairie. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58:816-823
- Garcia-Montiel DC, Neill C, Melillo J, Thomas S, Steudler PA, Cerri CC (2000) Soil phosphorus transformations following forest clearing for pasture in the Brazilian Amazon. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 64:1792-1804

- Giardina CP, Rhoades CC (2001) Clear cutting and burning affect nitrogen supply, phosphorus fractions and seedling growth in soils from a Wyoming lodgepole pine forest. *For. Ecol. Manage.* 174:459-475
- Giardina CP, Sanford RL, Dockersmith IC, Jaramillo VJ (2000) The effects of slash burning on ecosystem nutrients during the land preparation phase of shifting cultivation. *Plant Soil* 220:247-260
- Gillon D, Gemendy V, Houssard C, Maréchal J, Valette JC (1995) Combustion and nutrient losses during laboratory burns. *Int. J. Wildland Fire* 51:1-12
- Giovannini G, Lucchesi S, Giachetti M (1998) Effect of heating on some physical and chemical parameters related to soil aggregation and erodibility. *Soil Sci.* 146:255-262
- González JR, Palahí M, Trasobares A, Pukkala T (2006) A fire probability model for forest stands in Catalonia (north-east Spain). *Ann. For. Sci.* 63:169-176
- Grayston SJ, Vaughan D, Jones D (1996) Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Appl. Soil Ecol.* 5:29-56
- Grime JP (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* 86:902-910
- Grogan P, Burns TD, Chapin III FS (2000) Fire effects on ecosystem nitrogen cycling in a Californian bishop pine forest. *Oecología* 122:537-544
- Güsewell S (2004) N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytol.* 164:243-266
- Hart SC, DeLuca TH, Newman GS, Mackenzie MD, Boyle SI (2005) Post-fire vegetative dynamics as drivers of microbial community structure and function in forest soils. *For. Ecol. Manage.* 220:166-184
- Hernández T, García C, Reinhardt I (1997) Short-term effect of wildfire on the chemical, biochemical and microbiological properties of Mediterranean pine forest soils. *Biol. Fert. Soils* 25:109-116
- Hobbs NT, Schimel DS (1984) Fire effects on nitrogen mineralization and fixation in mountain shrub grassland communities. *J. Range. Manage.* 37:402-405

- Hobbie S, Gough L (2002) Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. *Oecologia* 131:453-462
- Hollander M, Wolfe DA (1999) Nonparametric statistical methods. 2nd Edition, John Wiley & Sons, New York, pp. 787
- Huang J, Boerner R (2007) Effects of fire alone or combined with thinning on tissue nutrient concentrations and nutrient resorption in *Desmodium nudiflorum*. *Oecologia* 153:233-243
- Huang WZ, Schoenau JJ (1996) Microsite Assessment of forest soil nitrogen, phosphorus, and potassium supply rates in-field using ion exchange membranes. *Comm. Soil. Can. Plant. Anal.* 27:2895-2908
- IUSS Working Group WRB (2006) World reference base for soil resources 2006. 2nd edition. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Rome
- Jenny H (1980). The soil resource. Origin and behavior. Springer Verlag, New York
- Jones DL, Kielland K (2002) Soil amino acid turnover dominates the nitrogen flux in permafrost-dominated taiga forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 34:209-219
- Juo ASR, Manu A (1996) Chemical dynamics in slash-and-burn agriculture. *Agric. Ecosyst. Environ.* 58:49-60
- Kaye JP, Hart SC, Cobb RC, Stone JE (1999) Water and nutrient outflow following the ecological restoration of a ponderosa pine-bunchgrass ecosystem. *Restor. Ecol.* 7:252-261
- Keeley JE, Zedler PJ (1978) Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *Am. Midl. Nat.* 99:142-161
- Kim EJ, Oh JE, Chang YS (2003) Effects of forest fire on the level and distribution of PCDD/Fs and PAHs in soil. *Sci. Total Environ.* 311:177-189
- Klein H, Benedictow A, Fagerli H (2007) Transboundary air pollution by main pollutants (S, N, O<sub>3</sub>) and PM. The European Community, Norwegian Meteorological Institute, Oslo, pp. 26
- Klopatek CC, de Bano LF, Klopatek JM (1988) Effects of simulated fire on vesicular-arbuscular mycorrhizae in Pinyon-Juniper woodland soil. *Plant Soil* 109:245-249

- Klopatek JM, Klopatek CC, DeBano LF (1990) Potential variation of nitrogen transformations in pinyon±juniper ecosystems resulting from burning, *Biol. Fert. Soils* 10:35-44
- Knicker H, González-Vila FJ, Polvillo O, González JA, Almendros G (2005) Fire-induced transformation of C- and N- forms in different organic soil fractions from a Dystric Cambisol under a Mediterranean pine forest (*Pinus pinaster*). *Soil Biol. Biochem.* 37:701-718
- Knoepp JD, Vose JM, Swank WT (2004) Long-Term soil responses to site preparation burning in the southern Appalachians. *Forest Sci.* 50:540-550
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996) The vegetation N: P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *J. Appl. Ecol.* 33:1441-1450
- Koerselman W, Verhoeven JTA (1995) Eutrophication of fen ecosystems; external and internal sources and restoration strategies. En: Wheeler BD, Shaw SC, Fojt WJ, Robertson RA (Eds) *Restoration of temperate wetlands*, John Wiley & Sons, Chichester. pp. 91-112
- Kozłowski TT, Ahlgren CE (1974) *Fire and ecosystems*. Academic Press, New York, USA
- Kranabetter JM, Dawson CR, Dunn DE (2007) Indices of dissolved organic nitrogen, ammonium and nitrate across productivity gradients of boreal forests. *Soil Biol. Biochem.* 39:3147-3158
- Kutiel P, Naveh Z (1987) The effect of fire on nutrients in a pine forest soil. *Plant Soil* 104:269-274
- Lebauer DS, Treseder KK (2008) Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology* 89:371-379
- Liu W, Xu W, Han Y, Wang C, Wan S (2007) Responses of microbial biomass and respiration of soil to topography, burning, and nitrogen fertilization in a temperate steppe. *Biol. Fert. Soils* 44:259-268
- Mabuhay J, Nakagoshi N, Horikoshi T (2003) Microbial biomass and abundance after forest fire in pine forests in Japan. *Ecol. Res.* 18:431-441

- 
- Mabuhay J, Nakagoshi N, Isagi Y (2006) Soil microbial biomass, abundance, and diversity in a Japanese red pine forest: first year after fire. *J. Forest Res-Jpn.* 11:165-173
- MacKenzie MD, DeLuca TH, Sala A (2004) Forest structure and organic horizon analysis along a fire chronosequence in the low elevation forests of western Montana. *For. Ecol. Manage.* 203:331-343
- Maclaughlin MJ, Lancaster PA, Sale PWG, Uren NC, Peverill KI (1993) Use of cation/anion exchange membranes for multi-element testing of acidic soils. *Plant Soil* 156:223-226
- Marschner H (1995) *Mineral Nutrition of Higher Plants*, 2nd ed. Academic Press, London
- McGrath DA, Comerford NB, Duryea ML (2000) Litter dynamics and monthly fluctuations in soil phosphorus availability in an Amazonian agroforest. *For. Ecol. Manage.* 131:167-181
- Mengel K, Kirby EA (2001) *Principles of plant nutrition*, 5th ed. Kluwer academic Publishers, Dordrecht. 864 pp.
- Moreno T, Querol X, Castillo S, Alastuey A, Cuevas E, Herrmann L, Mounkalia M, Elvira J, Gibbons W (2006) Geochemical variations in aeolian mineral particles from the Sahara-Sahel dust Corridor. *Chemosphere* 65:261-270
- Murphy DV, Macdonald AJ, Stockdale EA, Goulding KWT, Fortune S, Gaunt JL, Poulton PR, Wakefield JA, Webster CP, Wilmer WS (2000) Soluble organic nitrogen in agricultural soils. *Biol. Fert. Soils* 30:374-387
- Nadel RL, Scholes MC, Byrne MJ (2007) Slash burning, faunal composition, and nutrient dynamics in a *Eucalyptus grandis* plantation in South Africa. *Can. J. For. Res.* 37:226-235
- Nardoto GB, Bustamante MM da C (2003) Effects of fire on soil nitrogen dynamics and microbial biomass in Savannas of Central Brasil. *Pesc. Agropec. Bras.* 8:955-962
- Neary DG, Klopatek CC, DeBano LF, Ffolliott PF (1999) Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecol. Manage.* 122:51-71

- Neff JC, Chapin FS, Vitousek PM (2003) Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 1:205-211
- Nelson DW, Sommers LE (1996) Total carbon, organic carbon and organic matter. In: *Methods of soil analysis. Part 3, Chemical methods.* Soil Sci. Soc. Am. and Am. Soc. Agron. SSSA Book Ser. no. 5
- Ojima DS, Schimel DS, Parton WJ, Owensby CE (1994) Long- and short-term effects of fire on nitrogen cycling in tallgrass prairie. *Biogeochemistry* 24:67-84
- Owens PN, Collins AJ (2006) Soil erosion and sediment redistribution in river catchments measurement, Modelling and Management, Wallingford, UK, pp. 352
- Palese AM, Giovannini G, Lucchesi G, Dumonet S, Perucci P (2004) Effects of fire on soil C, N and microbial biomass. *Agronomie* 24:47-53
- Pastor J, Bridgham SD (1999) Nutrient efficiency along nutrient availability gradients. *Oecologia* 118:50-58
- Piñol J, Terradas J, Lloret L (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal Eastern Spain. *Climatic Change* 38:345-357
- Prieto-Fernández A, Villar MC, Carballas M, Carballas T (1993) Short-term effects of a wildfire on the nitrogen status and its mineralization kinetics in an atlantic forest soil. *Soil Biol. Biochem.* 25:1657-1664
- Prieto-Fernández A, Acea MJ, Carballas T (1998) Soil microbial and extractable C and N after wildfire. *Biol. Fert. Soils.* 27:132-142
- Quian P, Schoenau JJ (1995) Assessing nitrogen mineralization from soil organic matter using anion exchange membranes. *Fert. Res.* 40:143-148
- R Development Core Team (2007) R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna
- Raison RJ (1979) Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. *Plant Soil* 51:73-108
- Rambal S, Hoeff C (1998) Mediterranean ecosystems and fire: the threats of global change. In: Moreno J.M. (Ed.), *Large Forest Fires*, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 187-213

- 
- Reich PB, Abrams MD, Ellsworth DS, Kruger EL, Tabone TJ (1990) Fire affects ecophysiology and community dynamics of central Wisconsin oak forest regeneration. *Ecology* 71:2179-2190
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999) Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80:1955-1969
- Reich PB, Oleksyn J (2004) Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *P. Natl. Acad. Sci.* 101:11001-11006
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *Int. J. Plant. Sci.* 164:143-164
- Romanya J, Khanna PK, Raison RJ (1994) Effects of slash burning on soil phosphorus fractions and sorption and desorption of phosphorus. *For. Ecol. Manage.* 65:89-103
- Ross DJ, Speir TW, Tate KR, Feltham CW (1997) Burning in a New Zealand snow-tussock grassland: effects on soil microbial biomass nitrogen and phosphorus availability. *N. Z. J. Ecol.* 21:63-71
- Rundel PW (1983) Impact of fire on nutrient cycles in mediterranean-type ecosystems with reference to chaparral. En: Kruger FJ, Mitchel DT, Jarvis JUM (Eds.) *Mediterranean-type Ecosystems: The Role of Nutrients*, Springer-Verlag, New York, pp. 193-207
- Saa A, Trasar-Cepeda MC, Carballas T (1998) Soil P status and phosphomonoesterase activity of recently burned and unburned soil following laboratory incubation. *Soil. Boil. Biochem.* 30:419-428
- Sardans J, Rodà F, Peñuelas J (2006) Effects of a nutrient pulse supply on nutrient status of the Mediterranean trees *Quercus ilex* subsp. *ballota* and *Pinus halepensis* on different soils and under different competitive pressure. *Trees* 20:619-632
- Schimel JP, Bennett J (2004) Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85:591-602

- Schlesinger WH (1997) *Biogeochemistry: An analysis of global change*. Academic Press, San Diego, USA, 588 pp.
- Scholze M, Knorr W, Arnell NW, Prentice IC (2006) A climate-change risk analysis for world ecosystems. *P. Natl. Acad. Sci.* 103:13116-13120
- Sims GK, Ellsworth TR, Mulvaney RL (1995) Microscale determination of inorganic nitrogen in water and soil extracts. *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 26:303-316
- Singh JS, Raghubanshi AS, Singh RS, Srivastava SC (1989) Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature* 338:499-500
- Singh RS (1994) Changes in soil nutrients following burning of dry tropical savanna. *Int. J. Wildland Fire* 4:187-194
- Smithwick E, Turner M, Mack M, Chapin III FS (2005) Postfire Soil N cycling in northern conifer forests affected by severe, stand-replacing wildfires. *Ecosystems* 8:163-181
- Sparling GP, Hart PBS, August JA, Leslie DM (1994) A comparison of soil and microbial carbon, nitrogen, and phosphorus contents, and macro-aggregate stability of a soil under native forest and after clearance for pastures and plantation forest. *Biol. Fert. Soils* 17:91-100
- Srivastava SC, Singh JS (1991) Microbial C, N and P in dry tropical forest soils: Effects of alternate land-uses and nutrient flux. *Soil Biol. Biochem.* 23:117-124
- Stark JM, Hart SC (1997) High rates of nitrification and nitrate turnover in undisturbed coniferous forests. *Nature* 385:61-64
- Stevenson FJ 1986. *Cycles of soil: Carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients*. Wiley, New York
- Subler S, Blair JM, Edwards CA (1995) Using anion-exchange membranes to measure soil nitrate availability and net nitrification. *Soil Biol. Biochem.* 27:911-917
- Tausz M, Trummer W, Wonisch A, Goessler W, Grill D, Jiménez MS, Morales D (2004) A survey of foliar mineral nutrient concentrations of *Pinus canariensis* at field plots in Tenerife. *For. Ecol. Manage.* 189:49-55

- 
- Tessier JT, Raynal DJ (2003) Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *J. Applied Ecol.* 40:523-534
- Thompson K, Parkinson JA, Brand SR, Spencer RE (1997) A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytol.* 136:679-689
- Townsend AR, Cleveland CC, Gregory PA, Bustamante MMC (2007) Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology* 88:107-118
- Turner MG, Smithwick EAH, Metzger KL, Tinker DB, Romme WH (2007) Inorganic nitrogen availability after severe stand-replacing fire in the Greater Yellowstone ecosystem. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 104:4782-4789
- Valette JC, Gomendy V, Maréchal J, Houssard C, Guillon D (1994) Heat transfer in the soil during very low-intensity experimental fires: the role of duff and soil moisture content. *Int. J. Wildland Fire* 44:225-237
- Valentine DW, Allen HL (1990) Foliar responses to fertilization identify nutrient limitation in loblolly pine. *Can. J. Forest Res.* 20:144-151
- Van Reenen CA, Visser GJ, Loos MA (1992) Soil microorganisms and activities in relation to season, soil factors and fire. En: Van Wilgen BW, Richardson DM, Kruger FJ, Van Hensbergen HJ (Eds) *Fire in South African Mountain Fynbos. Ecosystem, Community and Species Response at Swartboskloof*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 258-272
- Vance ED, Nadkarni NM (1990) Microbial biomass and activity in canopy organic matter and the forest floor of a tropical cloud forest. *Soil Biol. Biochem.* 22:677-684
- Verhoeven JTA, Koerselman W, Meuleman AFM (1996) Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends Ecol. Evol.* 11:494-497
- Vitousek PM (2004) *Nutrient cycling and limitation: Hawaii as a model system*. Princeton University Press, Princeton
- Vitousek PM, Aplet G, Turner D, Lockwood JJ (1992) The Mauna Loa environmental matrix: foliar and soil nutrients. *Oecologia* 89:372-382

- Vitousek PM, Farrington H (1997) Nutrient limitation and soil development: Experimental test of a biogeochemical theory. *Biogeochemistry* 37:63-75
- Vitousek PM, Gosz JR, Grier CC, Melillo JM, Reiners WA, Todd RL (1979) Nitrate losses from disturbed ecosystems. *Science* 204:469-474
- Vitousek PM, Howarth RW, (1991) Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13:87-115
- Wan S, Hui D, Luo Y (2001) Fire effects on nitrogen pools and dynamics in terrestrial ecosystems: a meta-analysis. *Ecol. Appl.* 11:1349-1365
- Wassen MJ, Venterink HGMO, De Swart E (1995) Nutrient concentrations in mire vegetation as a measure of nutrient limitation in mire ecosystems. *J. Veg. Sci.* 6:5-5
- Westerling AL, Hidalgo HG, Cayan DR, Swetnam TW (2006) Warming and Earlier Spring Increase Western U.S. Forest Wildfire Activity. *Science* 313:940-943
- Weston CJ, Attiwill PM (1990) Effects of fire and harvesting on nitrogen transformations and ionic mobility in soils of *Eucalyptus regnans* forests of south-eastern Australia. *Oecologia* 83:20-26
- White CS (1986) Effects of prescribed fire on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a ponderosa pine ecosystem. *Biol. Fertil. Soils* 2:87-95
- Wirth C, Schulze E-D, Lühker B, Grigoriev S, Siry M, Hordes G, Ziegler W, Backor M, Bauer G, Vygodskaya NN (2002) Fire and site type effects on the long-term carbon and nitrogen balance in pristine Siberian Scots pine forests. *Plant Soil* 242:41-63
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M (2001) Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Funct. Ecol.* 15:423-434
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JH C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827

- Wuthrich C, Schaub D, Weber M, Marxer P, Conedera M (2002) Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland. *Catena* 48:201-215
- Yermakov Z, Rothstein D (2006) Changes in soil carbon and nitrogen cycling along a 72-year wildfire chronosequence in Michigan jack pine forests. *Oecologia* 149:690-700
- Ziadi N, Simard RR, Allard G, Lafond J (1999) Field evaluation of anion exchange membranes as a N soil testing method for grasslands. *Can. J. Soil Sci.* 79:281-294
- Ziadi N, Cambouris AN, Nolin MC (2006) Anionic exchange membranes as a soil test for nitrogen availability. *Commun. Soil Sci. Plan.* 37:2411-2422



