

Rebote después de incendio e inversión reproductiva en *Erica cinerea* y *E. vagans*

M.L. Vera, M.C. Alonso y J.R. Obeso

Universidad de Oviedo. Departamento de Biología Organismos y Sistemas
33071 Oviedo. Spain

Resumen

Se estudió el crecimiento anual y la distribución de recursos de clones control y de rebotes en áreas incendiadas y en zonas control en *Erica vagans* y *E. cinerea*, encontrándose que no existen diferencias significativas entre ambas especies. Sin embargo, el crecimiento de los rebotes tras el incendio fue superior al estimado en los controles. La asignación reproductiva en el rebote después de incendios disminuyó en ambas especies, sobre todo en *E. cinerea*. Los patrones de asignación reproductiva dependientes del tamaño que aparecen en los controles no se encuentran en el rebote, lo cual sugiere una asignación reproductiva plástica.

Palabras clave: brezos, rebote tras incendio, estrategias de regeneración, asignación reproductiva.

Abstract. *Post-burn resprout and reproductive allocation in Erica vagans and E. cinerea*

Post-fire growth and annual growth of control branches were studied in *Erica vagans* and *E. cinerea* in two northern Spain localities. The dry weight of the resprouts was greater than that of the control branches. However, neither growth of the control branches nor resprouts differed among species. Reproductive allocation did not show differences among species, but significantly decreased in burned areas, specially in *E. cinerea*. Reproductive allocation was size-dependent in control branches, but this pattern did not appear in the resprouts. This variations suggest a flexible reproductive strategy.

Key words: Ericaceae, heaths, post-fire growth, regenerative strategies, reproductive allocation, resprout.

Introducción

El fuego es una perturbación de reconocida incidencia en los ecosistemas, determinante de muchas de las características estructurales y funcionales de las comunidades leñosas (Mooney & Hobbs, 1986). Características como el rebote vegetativo o la germinación después de incendios son adaptaciones funcionales

a este tipo de perturbación, especialmente cuando los fuegos se manifiestan como perturbaciones recurrentes.

Un aspecto crucial de estas adaptaciones funcionales es la asignación o distribución de recursos a las diferentes estructuras de la planta, que normalmente varía con las condiciones ambientales y forma parte de la denominada plasticidad fenotípica (Crawley, 1986). Esta plasticidad en la asignación de recursos pudo haber sido seleccionada en relación con la impredecibilidad ambiental (por ej.: Hickman, 1975; Fitter, 1986) y suele ajustarse mediante el crecimiento proporcional de estructuras aéreas y subterráneas (Fitter, 1986) y mediante la variación de la asignación reproductiva (Waller, 1988). Cambios en la asignación de recursos al crecimiento o a la reproducción después de incendios han sido descritos para algunas especies (por ej.: Hartnett, 1987, 1989). Puesto que un incendio provoca: a) un incremento de nutrientes debido a su liberación de la biomasa; b) una defoliación de las plantas. La respuesta predecible en los rebrotes será: 1) incremento en el crecimiento, 2) aumento de la asignación a estructuras fotosintéticas (véase, no obstante, Christensen, 1985). Ambas respuestas serán competitivas en un ambiente en el que ha desaparecido la cubierta vegetal.

Otro aspecto crucial en los cambios de asignación de recursos es el tamaño (Samson & Werk, 1986; Hartnett, 1990; para una revisión, véase Weiner, 1988). De forma que debe separarse la plasticidad derivada de factores alométricos de la producida por los cambios ambientales.

La capacidad de rebrote después de incendios ha sido estudiada en muchas *Ericaceae* (Hobbs & Gimingham, 1984a; Lloret & López-Soria, 1993; Canadell et al., 1991) y la mayoría tienen una estrategia de regeneración vegetativa muy eficaz (Gratani & Amadori, 1991). En este estudio abordamos la capacidad de rebrote y las variaciones en la asignación de recursos después de incendios en *Erica vagans* y *E. cinerea*. La habilidad regenerativa de esta última especie ha sido ampliamente documentada (Bannister, 1965; Mallik & Gimingham, 1985; Grime et al., 1988), sin embargo la capacidad regenerativa de *E. vagans* es desconocida, no habiéndose realizado ningún estudio en este sentido. Los aspectos concretos que aborda este estudio son: 1) Evaluación del crecimiento de ambas especies en el rebrote después de incendios y en situaciones control; 2) Asignación de recursos a estructuras reproductivas, fotosintéticas y de sostén en clones control y en el rebrote después de incendio; 3) Efecto del tamaño en el crecimiento y la asignación de recursos.

Material y métodos

El estudio se realizó en dos localidades, La Fresneda (Siero; 43°25'N, 5°48'W) y Perlora (Carreño; 43°35'N, 5°45'W), ambas en el Principado de Asturias. El área de estudio en ambas localidades lo constituyeron brezales dominados por *E. vagans* y *E. cinerea*.

El ciclo de crecimiento anual se evaluó midiendo mensualmente todas las ramas que se producen a partir de brotes marcados con cinta aislante numerada. El seguimiento se realizó desde abril de 1992 a marzo de 1993, excepto en los meses de agosto, octubre y enero. El seguimiento de las ramas individualizadas permitió también estimar la mortalidad de las mismas.

Para el estudio del rebrote tras los incendios se aprovechó un incendio que se produjo en la localidad de Perlorá en septiembre de 1991. El rebrote comenzó en primavera de 1992 y se tomaron muestras en septiembre, que es cuando casi ha terminado la estación de crecimiento y la reproducción. A partir de este momento ya no se producen más flores, pero todas las que se han producido permanecen secas en las ramas, de forma que puede evaluarse la inversión reproductiva. En esta localidad se tomaron muestras de rebrotes (ramas producidas a partir de un brote del tallo) y de ramas de crecimiento anual (las producidas a partir de un brote terminal) en la vegetación no afectada por el incendio. Cada una de estas muestras se separó en hojas, tallo y estructuras reproductivas, se secó en estufa de aire caliente y se pesó separadamente. También se midió el diámetro mayor de los tallos de los que se tomó muestras de rebrote.

La inversión reproductiva se calculó como el peso de las estructuras reproductivas respecto a la biomasa vegetativa (peso conjunto de hojas y tallo), siguiendo las recomendaciones de Klinkhamer et al. (1992). Según Reekie & Bazzaz (1987), este método es adecuado porque 1) evita la relación peso reproductivo respecto al peso total de la parte aérea y las consiguientes autocorrelaciones no deseadas y 2) utiliza el peso seco, equivalente a asignación a carbono, que tiende a ser una medida integrada de los patrones de asignación de otros recursos.

Para el cálculo estadístico se empleó el análisis de la varianza utilizando las transformaciones logarítmicas para los pesos, arcoseno para las proporciones y raíz cuadrada para los conteos (Zar, 1984). Los cálculos de ANOVA, ANCOVA y de regresión lineal se realizaron mediante programas SPSS (Norusis, 1985), y los de regresión no lineal con el programa AR del BMDP (Dixon, 1983). Los valores medios se indican ± 1 d.t.

Resultados

El ciclo anual de crecimiento

El crecimiento anual siguió patrones muy parecidos en ambas especies (Figura 1), produciéndose el máximo crecimiento de abril a julio, se mantuvo casi estabilizado hasta febrero y comenzó de nuevo el crecimiento en marzo. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre especies en cuanto al crecimiento medio acumulado (por ej. en septiembre, cuando la diferencia de medias es mayor, $F_{(1,84)} = 1.247$, $p = 0.267$). Ambas especies crecieron durante todo el año, aunque el crecimiento invernal es más apreciable en *E. vagans*, que además siguió creciendo después de la floración. *E. cinerea* produjo una media 1.94 ± 0.87 (20) ramas por brote, mientras que *E. vagans* produjo 2.65 ± 1.23 (20). Estas diferencias son marginalmente significativas ($F_{(1,39)} = 4.092$; $p = 0.05$). La supervivencia de estas nuevas ramas en febrero del año siguiente fue del 96.1 % ($N = 53$) para la primera especie y del 85.7 % ($N = 50$) para la segunda.

Crecimiento y distribución de recursos ramas y rebrotes

En ambas especies, el crecimiento de los rebrotes tras el incendio es superior en peso seco al crecimiento que se produce en los clones control a partir de los brotes de crecimiento de las ramas (tablas 1 y 2). Sin embargo, no existieron diferencias

significativas entre especies. En cuanto a la asignación reproductiva, se obtuvieron diferencias significativas entre los clones control y los rebrotes (Tabla 2). Las ramas de los clones control dedicaron una mayor proporción de sus recursos a la reproducción (Tabla 1). No existieron diferencias significativas entre especies, pero la interacción especies por tratamiento resultó significativa (Tabla 2), lo cual indica que la especie que tiene mayor inversión reproductiva en las ramas control (*E. cinerea*) es, no obstante, la que la tiene más baja en los rebrotes. La reducción en la proporción de recursos que dedica esta especie a la reproducción se debe, sobre todo, a un aumento de la inversión en hojas, fenómeno que fue mucho más atenuado en *E. vagans* (Figura 2, Tabla 2). La proporción de recursos que se dedican a la construcción de estructuras perennes o de sostén también aumentó en los rebrotes, pero de forma similar en ambas especies (Figura 2, Tabla 2).

Tamaño e inversión reproductiva

El peso del rebrote producido dependió, en ambas especies, del diámetro mayor del tronco que lo producía ($R^2 = 0.532$, $F_{(1,28)} = 31.838$, $p < 0.0001$, para *E. vagans*; $R^2 = 0.393$, $F_{(1,27)} = 17.503$, $p = 0.0003$, para *E. cinerea*). No existieron diferencias entre especies en el peso del rebrote cuando se eliminó el efecto del tamaño tallo mediante un ANCOVA ($p > 0.25$).

En el crecimiento de los clones control se encontró que la asignación reproductiva era dependiente del tamaño de la rama de crecimiento anual (Figura 3). Mientras que en *E. vagans* esta relación entre el peso de la rama y la inversión

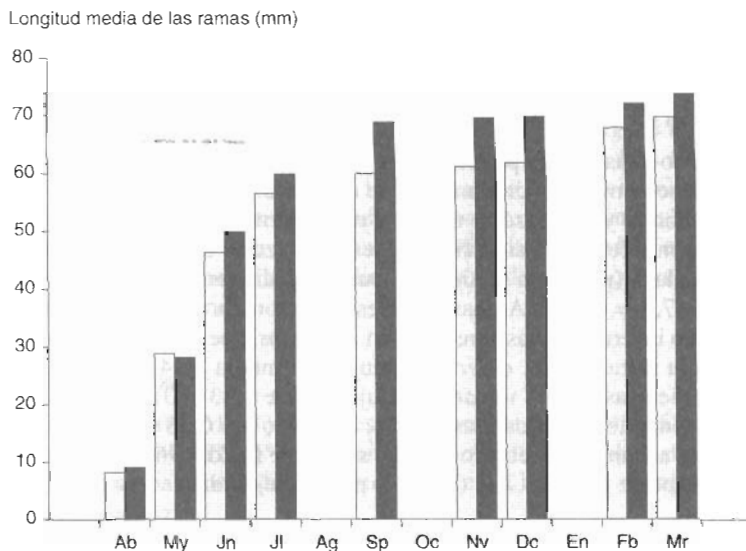


Figura 1. Crecimiento medio acumulado de las ramas de *E. vagans* (□) y *E. cinerea* (■) (cinco ramas por planta y cuatro clones por especie) durante un ciclo anual (abril de 1992 a marzo de 1993).

Tabla 1. Características de los rebrotes de *E. cinerea* y *E. vagans* respecto al crecimiento en plantas control. Peso seco del crecimiento producido a partir de un punto de rebrote. La inversión reproductiva es el peso de las estructuras reproductivas respecto al peso del resto de la rama.

	Peso seco	Inversión reproductiva
<i>E. vagans</i>		
Control	0.24 ± 0.10 (30)	0.47 ± 0.21
Rebrote	1.12 ± 0.76 (30)	0.19 ± 0.13
<i>E. cinerea</i>		
Control	0.32 ± 0.13 (30)	0.65 ± 0.23
Rebrote	1.09 ± 0.88 (30)	0.10 ± 0.08

Tabla 2. Resultados del análisis de la varianza de dos factores para el efecto de especie y de tratamiento (zonas quemadas respecto a zonas control) en el peso seco del crecimiento por brote, la proporción del peso asignada a tallos, hojas y reproducción. Sólo se incluye la significación de los valores de F.***, p < 0.001; n.s., no significativo.

Fuente de variación	Peso seco	Tallos (%)	Hojas (%)	Reproductivo (%)
Especie	n.s.	***	n.s.	n.s.
Tratamiento	***	***	***	***
Especie x tratamiento	n.s.	n.s.	***	***

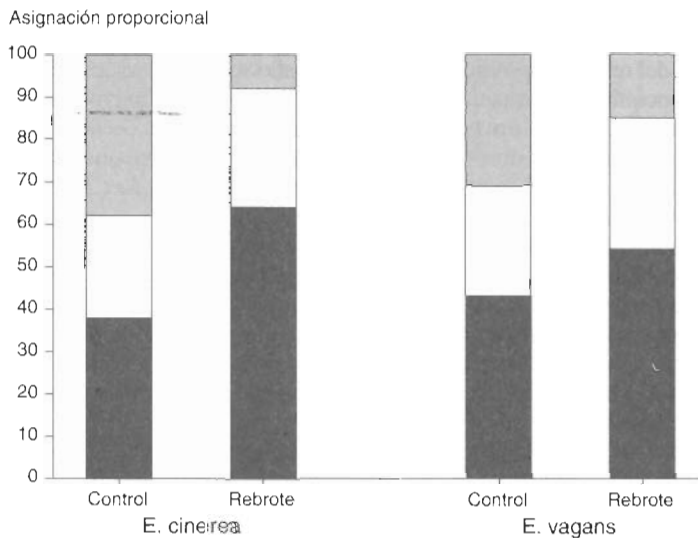


Figura 2. Distribución proporcional de recursos (en peso seco, equivalente a carbono) en relación al tamaño, en *E. cinerea* y *E. vagans*, en situaciones control y en el rebrote después de incendios. ■ Hojas; □ tallo; ▒ flores.

reproductiva fue lineal ($R^2 = 0.488$, $F_{(1,28)} = 26.652$, $p < 0.0001$), en *E. cinerea*, fue exponencial creciente y asintótica (Figura 3). Sin embargo, en el crecimiento de los rebrotes las asignaciones reproductivas no son dependientes del tamaño, no se encontraron relaciones significativas, ni lineales ni exponenciales.

Discusión

Erica vagans y *E. cinerea* tienen ciclos de crecimiento anual y elongaciones de las ramas muy similares, de forma que perturbaciones del tipo de los incendios les afectarán de forma similar y la época del año en que se produzcan estas perturbaciones no afectará mucho a sus posibles interacciones competitivas. La diferencia básica entre ambas especies estriba en la ramificación durante el crecimiento, que es superior en *E. vagans*, que tiende a ocupar el espacio con mayor cobertura. *E. cinerea* puede ser dominante durante algunos años después de incendios en brezales de *Calluna vulgaris* (Hobbs et al., 1984). Pero esto no parece ocurrir en brezales con *E. vagans*, ya que, tras el incendio, el crecimiento (en biomasa) de los rebrotes no difirió entre especies. No obstante, el crecimiento de los rebrotes fue superior al que se produce en las ramas control, puesto que los incendios suponen una liberación de los nutrientes acumulados en la biomasa y en la necromasa (Viro, 1974; Christensen, 1985). Pero este crecimiento de los rebrotes también puede explicarse por la menor relación parte aérea a parte subterránea, de forma que los nutrientes disponibles por punto de rebrote serían superiores al crecimiento de los clones control. En cualquier caso, la producción de biomasa después de un incendio es extremadamente variable (Christensen et al., 1981), dependiendo de las condiciones previas, de la intensidad del incendio (Canadell et al., 1991; Lloret & López-Soria, 1993) y del tamaño previo de los clones (Vilá & Terradas, 1992).

El peso del rebrote dependió del tamaño del tallo según una relación lineal ascendente, sin encontrarse limitaciones o descensos en los tallos mayores. Puesto que existe una correlación entre tamaño y edad (por ej.: $R^2 = 0.329$, $N = 19$, $p = 0.010$, en *E. vagans*, observ. pers.), no puede demostrarse que los tallos más viejos pierdan capacidad de rebrote, como ocurre en el caso de *Calluna vulgaris* (Hobbs & Gimingham, 1984b).

No existieron diferencias entre especies en cuanto a la asignación de recursos (excepto en la proporción dedicada a estructuras perennes), pero ésta varió en los rebrotes de las zonas quemadas, donde disminuyó la asignación reproductiva, especialmente en *E. vagans*. Este cambio en la distribución de recursos es consistente con el mayor crecimiento observado en los rebrotes. De esta forma la ocupación del espacio y la capacidad competitiva serían mayores. Estos resultados contradicen la generalización de Christensen (1985), según la cual se estimularía la floración tras los incendios. Posiblemente, la respuesta dependa de la especie y de la intensidad de la perturbación. Así, Hartnett (1987, 1990) encuentra que algunas especies no varían su asignación reproductiva en las zonas incendiadas respecto a las no quemadas. Sin embargo, en *Solidago canadensis* encuentra una disminución de la asignación reproductiva en las zonas quemadas, atribuyéndolo simplemente a una estrategia reproductiva flexible o a la posible existencia de diferencias genéticas entre los individuos de la zona quemada y los de la no que-

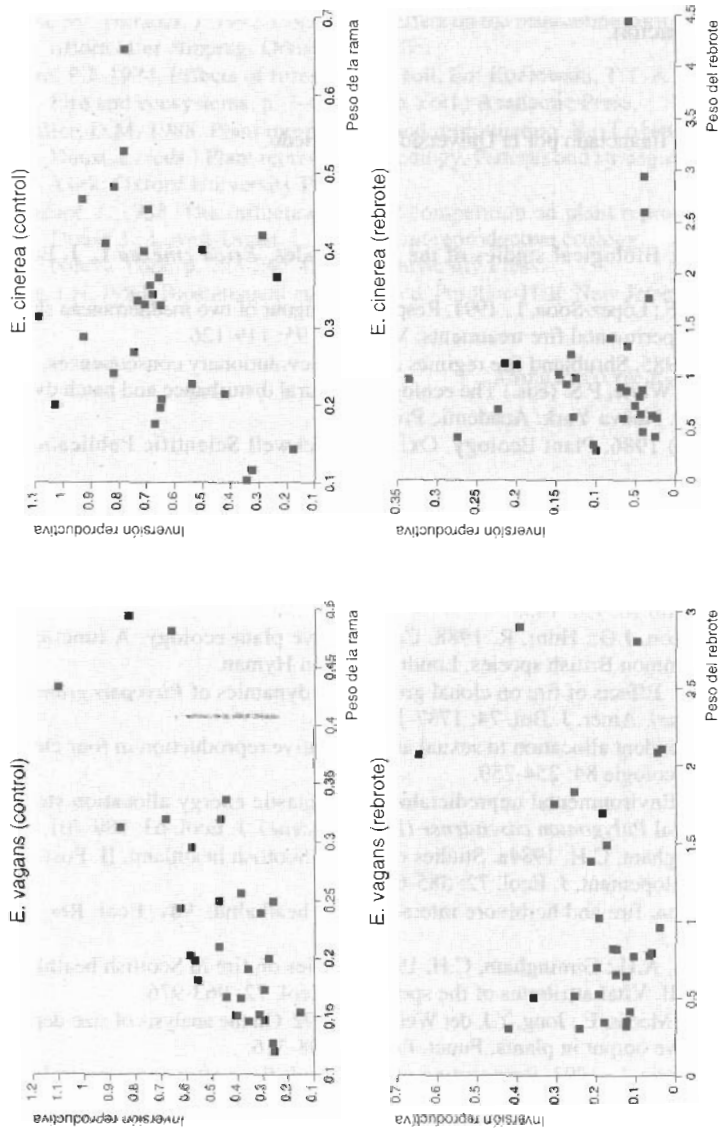


Figura 3. Inversión reproductiva (en peso seco, equivalente a carbono) en relación con el tamaño de la rama o del rebrote. Se indican ambas especies en situaciones control y en rebrote después de incendio. En ramas control, *Erica vagans* ajusta a una recta y *E. cinerea* a una exponencial creciente atenuada (Inversión reproductiva = $0.71(1 - \exp(-17.73(\text{PESO} - 0.08)))$), en los rebrotes no existe ajuste ni a ecuaciones lineales ni a exponenciales.

mada. La hipótesis de la estrategia reproductiva flexible podría ser plausible en nuestro caso, puesto que básicamente la diferencia entre las zonas control y las quemadas consiste en una pérdida del patrón alométrico de la inversión reproductiva. Este fenómeno podría atribuirse a diferencias individuales en la respuesta que no dependen del tamaño sino de la condición fisiológica de cada individuo después de la perturbación.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por la Universidad de Oviedo.

Bibliografía

- Bannister, P. 1966. Biological studies of the British Isles. *Erica cinerea* L. J. Ecol. 53: 527-542.
- Canadell, J.; Lloret, F.; López-Soria, L. 1991. Resprouting vigour of two mediterranean shrub species after experimental fire treatments. *Vegetatio* 95: 119-126.
- Christensen, N.L. 1985. Shrubland fire regimes and their evolutionary consequences. En: Pickett, S.T.A.; White, P.S. (eds.) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*, p. 86-100. Nueva York: Academic Press.
- Crawley, M.J. (ed.) 1986. *Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 496 p.
- Dixon, W.J. 1983. *BMDP statistical software*. California: Univ. California Press.
- Fitter, A.H. 1986. Acquisition and utilization of resources. En: Crawley, M.J. (ed.) *Plant Ecology*, p. 375-405. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Gratani, L.; Amadori, M. 1991. Post-fire resprouting of shrubby species in Mediterranean maquis. *Vegetatio* 96: 137-143.
- Grime, J.P.; Hodgson, J.G.; Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. Londres: Unwin Hyman.
- Hartnett, D.C. 1987. Effects of fire on clonal growth and dynamics of *Pityopsis graminifolia* (Asteraceae). *Amer. J. Bot.* 74: 1737-1743.
- 1990. Size-dependent allocation to sexual and vegetative reproduction in four clonal composites. *Oecologia* 84: 254-259.
- Hickman, J. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadense* (Polygonaceae). *J. Ecol.* 63: 689-701.
- Hobbs, R.J.; Gimingham, C.H. 1984a. Studies on fire in Scottish heathland. II. Post-fire vegetation development. *J. Ecol.* 72: 585-610.
- 1984. Vegetation, fire and herbivore interactions in heathland. *Adv. Ecol. Res.* 26: 87-174.
- Hobbs, R.J.; Mallik, A.U.; Gimingham, C.H. 1984. Studies on fire in Scottish heathland communities. III. Vital attributes of the species. *J. Ecol.* 72: 963-976.
- Klinkhamer, P.G.L.; Meelis, E.; Jong, T.J. de; Weiner, J. 1992. On the analysis of size-dependent reproductive output in plants. *Funct. Ecol.* 6: 308-316.
- Lloret, F.; López-Soria, L. 1993. Resprouting of *Erica multiflora* after experimental fire treatments. *J. Veg. Sci.* 4: 367-374.
- Mallik, A.U.; Gimingham, C.H. 1985. **Ecological effects of heather burning. II. Effects of seed germination and vegetative regeneration.** *J. Ecol.* 73: 633-644.
- Mooney, H.A.; Hobbs, R.H. 1986. Resilience at the individual plant level. En: Dell, D.; Hopkins, A.J.; Lamont, B.B. (eds.) *Resilience in Mediterranean type ecosystems*. p. 65-82. La Haya: Dr W. Junk.

- Norusis, M.J. (1985). SPSS/PC+ for the IBM PC/XT/AT. Nueva York.
- Reekie, E.G.; Bazzaz, F.A. 1987. Reproductive effort in plants. 1. Carbon allocation to reproduction. *Am. Nat.* 129: 876-896.
- Samson, D.A.; Werk, K.S. 1986. Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *Am. Nat.* 127: 667-680.
- Vilá, M.; Terradas, J. 1992. Competition effect on the resprouting performance of *Erica multiflora* after clipping. *Orsis* 7: 131-138.
- Viro, P.J. 1974. Effects of forest fire on soil. En: Kozlowski, T.T. & Ahlgren, C.E. (eds.) *Fire and ecosystems*. p. 7-45. Nueva York: Academic Press.
- Waller, D.M. 1988. Plant morphology and reproduction. En: Lovett-Doust, J. & Lovett-Doust, L. (eds.) *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. p. 203-227. Nueva York: Oxford University Press.
- Wiener, J. 1988. The influence of plant competition on plant reproduction. En: Lovett-Doust, J.; Lovett-Doust, L. (eds.) *Plant reproductive ecology. Patterns and strategies*. Nueva York: p. 228-245. Oxford University Press.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2 ed. Prentice-Hall, New Jersey: Englewood Cliffs.

Manuscrito recibido en marzo de 1994