ANÁLISIS DE LA OCUPACIÓN DEL ESPACIO DESPUÉS DEL FUEGO EN MATORRALES DE *QUERCUS COCCIFERA* Y *PISTACIA LENTISCUS* EN EL MACIZO DE GARRAF (SW DE BARCELONA)

por

SANTIAGO SABATÉ (*), ANNA SALA (*) Y CARLOS GRACIA (*)
Departamento d'Ecologia, Facultat de Biologia,
Universitat de Barcelona

RESUMEN

En este trabajo se analiza la ocupación del espacio, después del fuego, desde dos puntos de vista: uno considerando la estructura del mosaico y otro el análisis poblacional. El análisis del mosaico plasma su baja estructura. No se observa segregación en la distribución espacial de las especies, de entre las que destaca el papel de *Quercus coccifera* con su gran capacidad de rebrote. Se observa una etapa inicial en la que van apareciendo especies de rebrote, alcanzándose un máximo de especies presentes en el nivel superior entre los dos y los tres años de edad. A partir de esta fase, las especies arbustivas empiezan a cerrar la bóveda arbustiva, dando un carácter más uniforme por la gran abundancia de la coscoja (*Quercus coccifera*). La ocupación poblacional se lleva a cabo principalmente por pies de coscoja, destacando la incorporación de nuevos pies, incluso en espacios ya ocupados. La extensión y expansión del sistema radicular de *Quercus coccifera*, rebrotador obligatorio, le permite una gran capacidad de reocupación del espacio después del fuego en este tipo de comunidad. La depredación, principalmente por coleópteros, dificulta el éxito de los pies de germinación.

SUMMARY

In this paper, the spatial pattern followed during the colonization after fire in a «garrigue» community was analyzed. Alternatively, an approach from the population dynamics was considered. During the first steps of reoccupation after fire, segregation of spaces was not observed. The vigorous resprouter, *Quercus coccifera*, plays the main role in this type of community. The maximum number of resprouter species present in the plots was reached between the second and third year after fire. After that, the closure of the canopy of *Quercus coccifera* brings to a simplification of the species composition at the uppermost layer of the community. The seedling of new plants of *Quercus coccifera*, even if it was observed, seems not to be relevant to the community dynamics. Coleoptera seeds predation seems to be the main responsible of elimination of this new plants.

(*) Departamento d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona.

INTRODUCCIÓN

El fuego es uno de los fenómenos que más afectan a los ecosistemas mediterráneos. Uno de sus resultados más evidentes, al menos para la parte aérea del ecosistema, es que deja un espacio antes ocupado por vegetación más o menos vacío, según el tipo de fuego, su intensidad y condiciones en que se produce.

La ocupación del espacio después del fuego constituye un proceso de sucesión secundaria. La velocidad con la que esta ocupación acontece y el nivel de recuperación alcanzado dependen básicamente de las capacidades de las especies presentes en el incendio para afrontar el fuego: protección del propio individuo y capacidad de rebrote, protección de las semillas y capacidad de germinación (véase: NAVEH, 1975; KEELEY y ZEDLER, 1978; KEELEY, 1986), de la entrada de nuevas especies por su capacidad de colonización, y de las condiciones ambientales y biológicas a las que el ecosistema se ve sometido después del fuego (lluvias torrenciales, estrés hídrico, predación de semillas, herbívoros...), sin olvidar por supuesto las intervenciones humanas. Una de las vías para conocer el efecto del fuego consiste en el análisis de cómo el espacio vacío es de nuevo ocupado y cuáles son las estrategias de ocupación de las especies en las principales comunidades vegetales afectadas, así como el tiempo requerido.

El trabajo que aquí presentamos se centra en el análisis de la ocupación del espacio después del fuego en estaciones de distintas edades desde su combustión. Éstas estaban ocupadas, antes del incendio, principalmente por pinos (*Pinus halepensis*) y bajo ellos había matorral de coscoja (*Quercus coccifera*). Los matorrales de coscoja estudiados constituyen una comunidad arbustiva baja (de 0.25 a 1.25 m., según la edad desde el incendio), densa y punzante. En ella, otras especies características son el lentisco (*Pistacia lentiscus*) y la única especie herbácea dominante *Brachypodium retusum*. La capacidad de rebrote de las especies de este tipo de matorral explica su persistencia después del fuego (TRABAUD y LEPART, 1980, 1981; SABATÉ, 1986) y permite una recuperación relativamente rápida.

ZONA DE ESTUDIO

La zona de estudio está situada en el macizo kárstico de Garraf, situado (ver Fig. 1) en el SW de Barcelona (5° entre 31' y 35' E y 41° entre 20' y 21' N), entre el valle interior del Llobregat, la depresión del Penedés y el mar. Las calcáreas secundarias del Cretácico y en menor grado del Triásico y Jurásico (margas y dolomías) (RIBAS et al., 1979), constituyen una base calcárea con una gran capacidad de infiltración del agua en su interior, sobre la cual se instauran suelos discontinuos distribuidos en campos de lapiaz entre afloramientos de la roca madre. En general, se trata de suelos fersialíticos, descarbonatados y con un enriquecimiento en arcillas que les dan un cierto grado de compactación. Las estaciones estudiadas se ubican en la parte interior del macizo (de carácter más septentrional). Esta zona presenta un clima mediterráneo típico (ver Fig. 2). La precipitación media es de unos 700 mm. y coinciden las máximas temperaturas en verano, con los mínimos de pluviosidad.

Figura 2.—Diagrama ombrotérmico de Begues, correspondiente a la zona de estudio. Temperatura (■), pluviometría (●).

TABLA 1

Fecha del incendio*	7/1972	8/1978	10/1980	7/1982	3/1984	11/1984
Edad (años)	≈ 13	≈ 7	≈ 5	3	1-2	>1-2
Superficie quemada (Ha.)*	3	8,5	8	6.945	8	1
Altura s.n.m. (m)	360	450	480	270	420	430
Inclinación (°)	16	9	25	11	7	16
Orientación	S-SE	SW-W	W	SW	S-SE	SW

Tabla 1.—Fecha del incendio (mes/año), edad en el período de muestreo, superficie quemada y características topográficas de las estaciones de muestreo (* datos facilitados por el «Servei de Medi Natural de la Generalitat de Catalunya»).

SISTEMA DE MUESTREO

La ocupación del espacio después del fuego la presentamos desde dos perspectivas. La primera consiste en el análisis de la posición relativa de las especies en el espacio, es decir, de la estructura en mosaico que constituyen las especies y el espacio vacío y la segunda consiste en un análisis poblacional considerando los pies presentes de las especies leñosas en la comunidad (SABATÉ, 1986; SALA et al., 1987).

Para el estudio de la estructura del mosaico se montó, para cada parcela, un retículo de 26×26 puntos, separados un metro, asegurando así que, en cada punto, el pie presente fuera distinto del precedente y ajustando el nivel de resolución a las especies arbustivas. En cada punto se anotó la especie o caso presente en el nivel superior y además las especies presentes debajo de ella.

Para el estudio poblacional se cortaron los pies presentes en 9 superficies de 1 m^2 distribuidos al azar por la superficie total del retículo. En cada caso se obtuvo por especie la biomasa aérea y se midió con un pie de rey el diámetro basal de todos los pies arbustivos presentes. Además, se desenterraron algunos pies jóvenes (en las estaciones de más edad) con el fin de ver si se trataba de individuos de germinación o pies de rebrote, dada la abundancia de bellotas en el suelo a partir de los 3-4 años.

PROCEDIMIENTOS ANALÍTICOS

Recubrimiento

La información proporcionada por los datos del retículo nos permitió una valoración de la cobertura de las especies presentes en el nivel superior y la representación en la comunidad de todas las especies. La información asociada a esta distribución de coberturas en el nivel superior se resumió con el índice de diversidad de Shannon (véase MARGALEF, 1974, 1977 y 1980; BALLESTEROS, 1986), que considera al mosaico de vegetación como un sistema portador de información, el cual aplicado al espacio mide conjuntamente la riqueza o número de especies y las abundancias relativas de sus recubrimientos (en nuestro caso bits/punto del retículo):

$$H = -\sum_i P_i \log_2 P_i$$

donde H es la diversidad y P_i es la probabilidad de que en un punto, tomado al azar del retículo analizado, se encuentre el caso «i» (ya sea una especie o el espacio vacío). Esta probabilidad se obtiene dividiendo el número de puntos en que ha aparecido el caso «i» por el número de puntos del retículo.

Matrices de transección y espectros de diversidad

El barrido del nivel superior de los retículos nos permitió obtener, para cada uno, las probabilidades de paso de unas especies a las otras (matriz de transición en el espacio) y, asimismo, la aplicación del modelo markoviano en él. Lo cual equivale a extrapolar el número de pasos al infinito (véase LEGENDRE y LEGENDRE, 1979; NARAYAN, 1983). Si se obtiene una matriz de

transición para cada dirección del barrido (en un mismo retículo), las probabilidades en el equilibrio serán distintas para cada una de ellas si las especies se disponen en un gradiente a lo largo del barrido (GRACIA, 1978; LOBO, 1983; SABATÉ, 1986). La significación de las diferencias se puede testar y así se hizo para cada retículo. En el caso de no haber diferencias se puede obtener una matriz de transición única correspondiente a todas las direcciones.

En el nivel superior, calculamos la diversidad al aumentar la superficie del retículo (número de puntos considerados), lo cual nos permitió analizar sus espectros de diversidad. Una secuencia sencillamente markoviana, implica que no hay desviaciones o depresiones locales de la diversidad o que hay una baja estructura en el espacio, en este caso se obtendrá un espectro rectangular (distribución de las especies muy mezclada). Por otro lado, una organización en el espacio se traduce en una segregación y jerarquización de las disposiciones de las especies (espectro diagonal) (MARGALEF, 1977, 1980; FRONTIER, 1985).

Las matrices de transición en el espacio también permiten resumir la información en una medida de diversidad espacial (entropía de las cadenas de Markov), la cual introduce en el índice de Shannon las probabilidades condicionadas (teniendo en cuenta el caso del que se parte al realizar un paso en el espacio) (véase SHANNON & WEAVER, 1949; KHINCHIN, 1957; PIELOU, 1975) (bits/paso):

$$H(1) = - \sum_{i=1}^n P_i H_i = - \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n P_i P_{ij} \log_2 P_{ij}$$

Esta diversidad nos proporciona la incertidumbre asociada a realizar un desplazamiento de 1 m. en el espacio; la cual será máxima cuando la distribución de las especies sea independiente (al azar) y los pasos de unas especies a las otras se explique por sus abundancias, es decir, $P_{ij} = P_j$; en este caso $H = H(1)$.

A medida que la comunidad se organiza, la segregación aumenta y la distribución deja de ser markoviana. Entonces, la distribución de las especies no depende sólo del caso anterior (Markov clásico), sino de más casos (se incrementan las dependencias o asociación de casos en el espacio).

Los contactos y la fragmentación del mosaico

Las interacciones en el espacio, entre las distintas especies que constituyen la vegetación, dependen de sus posiciones relativas; es decir, cómo se imbrica el mosaico que constituyen. Además, de las formas y características de este mosaico se pueden deducir características sintéticas de la comunidad e importancia de las especies (en nuestro caso en el proceso de recuperación después del fuego).

Si se considera: F_{ij} , frecuencia de paso de i a j y $F_{.j}$, frecuencia de las veces que se ha llegado a j desde cualquier caso, podemos obtener $c_{ij} = F_{ij}/F_{.j}$ que será la probabilidad de que si se ha llegado a la especie « j » se haga desde la especie « i ». Así se obtiene una ponderación de los contactos realizados en el espacio entre dos especies (para un determinado paso y dimensión de retículo). Se analizaron en nuestro caso dos medidas de contactos que si bien guardan cierta analogía formal con la medida de conectancia propuesta por MARGALEF y GUTIÉRREZ (1983) son de distinto significado. De este mo-

do obtenemos CI para los contactos intraespecíficos y CE para los contactos entre especies distintas:

$$CI = \sum c_{ii} P_i P_i / \sum P_i P_i$$

$$CE = \sum c_{ij} P_i P_j / \sum P_i P_j$$

Ambas medidas representan la proporción de contactos que se producen en el retículo respecto a los que se podrían producir si consideráramos las interacciones por interacción de masas (eliminando las restricciones debidas a una posición fija en el espacio para un determinado recubrimiento).

La medida de fragmentación F nos proporciona una idea de en qué grado el recubrimiento de cada especie se realiza en «manchas» continuas o en porciones discontinuas:

$$F = \sum c_{ij} P_i P_j / \sum c_{ij} P_j^2$$

F es, pues, una medida promedio (para un determinado tipo de retículo) de la particulación o compactación de las superficies de un determinado caso (especie o espacio vacío). Su evolución en el tiempo (fijado un tipo de retículo) proporciona una idea del estado global del mosaico. La relación entre F y CI es:

$$F = 1/CI (\sum c_{ij} P_i P_j / \sum P_i^2)$$

El último término, entre paréntesis, a su vez guarda similitud formal con el índice de diversidad propuesto por MARGALEF y GUTIÉRREZ (1983):

$$D_c = \sum a_{ij} P_i P_j / \sum P_i^2$$

donde introducen un factor de interacción (entre 0 y 1) al índice de diversidad combinación de distintas formas del índice de Simpson:

$$D = (1 - \sum P_i^2) / \sum P_i^2$$

D_c tiende a ser constante aplicado a la idea de conectividad (GUTIÉRREZ, 1981). En nuestro caso, si es así, implica una relación hiperbólica entre CI y F y los aumentos de uno tienden a ser proporcionales a los decrementos del otro.

Además de calcular CI, CE y F como un valor promedio para todas las especies, podemos calcularlos en relación a cada especie. Por ejemplo, para la especie «1»:

$$CI(1) = c_{1,1} P_1 P_1 / P_1 P_1 = c_{1,1}$$

$$CE(1) = \sum_{1 \neq j} c_{1j} P_1 P_j / \sum_{1 \neq j} P_1 P_j$$

$$F(1) = \sum_{1 \neq j} c_{j1} P_j P_1 / c_{1,1} P_1^2$$

Su comparación con los valores de la comunidad nos proporciona información sobre la importancia de las distintas especies en la estructura del mosaico. En este trabajo comentaremos dicha comparación en el caso de la fragmentación.

Análisis poblacional

Un estudio demográfico con especies de rebrote, presenta ciertas dificultades. La primera consiste en la consideración de qué es un individuo. Nosotros hemos trabajado con los pies diferenciados como tales a nivel del suelo; a pesar de que en muchos casos éstos pertenecían a un mismo individuo (con un sistema radicular único). Diversos autores indican como interesante el estudio de la demografía de las partes de una planta para estudios de morfología y desarrollo (HARPER, 1980; WHITE, 1979, 1984; WATKINSON y WHITE, 1985). Otra cuestión es la diferencia de edad entre la parte aérea y el sistema radicular, nos podemos encontrar con sistemas radiculares de distintas edades, pero con su parte aérea con la misma edad (si se quemaron en el mismo incendio).

Los parámetros que se consideraron fueron: el área basal, la densidad de pies y la distribución de éstos en clases diamétricas. Su evolución en el tiempo o la comparación con parcelas de distintas edades, proporciona una información que constituye una aproximación demográfica de la comunidad (SABATÉ, 1986; ABRIL, 1987).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Recubrimiento

El espacio vacío es ocupado rápidamente por la vegetación (ver Fig. 3). Esta ocupación es un factor importante cara a las posibles pérdidas por erosión de un suelo desprotegido después del fuego y en el cual se han acumulado gran parte de los elementos nutritivos que antes del fuego estaban en la biomasa aérea. Entre dos y tres años basta para alcanzar un 90 % de recubrimiento. La ocupación por especies arbustivas es rápida (por su capacidad de rebrote) y en la estación de 153 meses (aproximadamente 13 años) alcanzan un 80 %. La capacidad de rebrote permite la reconstitución de la parte aérea de individuos ya existentes. La protagonista de esta recuperación es la coscoja. El lentisco aparece y se mantiene en porcentajes inferiores estabilizándose alrededor de un 10 %. En la estación más joven, la cobertura explicada por una fuerte rebrotada inicial decae tras el primer verano; esta caída puede en parte atribuirse a la extracción de madera a la que fue sometida. A esta extracción también estuvieron sometidas en su momento las demás estaciones. De la cobertura total (ver tabla 2) en las primeras estaciones y manteniendo una importancia relativa en la comunidad, cabe destacar el papel de *Brachypodium retusum*. Si bien disminuye su presencia en el nivel superior a lo largo de los años, no es así su representación en la comunidad, la cual se sitúa al rededor de un 30 %.

Estos resultados están de acuerdo con los obtenidos por otros autores en Montpellier (POISSONET, et al., 1978; TRABAUD & LEPART, 1980, 1981; TRABAUD, 1984) y ponen en evidencia la gran capacidad de regeneración ve-

Figura 3.—Porcentaje de recubrimiento en el nivel superior en las estaciones de muestreo respecto a su edad desde el incendio. Se han unido en línea continua los valores obtenidos en una misma estación. En línea discontinua se han unido las estaciones de mayor edad (con un solo muestreo). *Quercus coccifera* (▲), *Pistacia lentiscus* (■), vegetación arbustiva (○) y espacio vacío (\\).

TABLA 2

FECHA DEL INCENDIO	EDAD (MESES)	NÚM. ESPECIES		<i>QUERCUS COCCIFERA</i> (%)		<i>PISTACIA LENTISCUS</i> (%)		<i>BRACHYPODIUM RETASUM</i> (%)	
		n.s.	c.	n.s.	c.	n.s.	c.	n.s.	c.
11/1984	5	18	19	23,4	22,4	0,7	0,7	14,4	17,5
	8	15	16	36,5	35,2	8,6	8,1	4,9	7,9
	12	15	16	38,6	32,0	7,8	6,2	7,7	19,1
	18	18	23	28,7	23,1	9,3	6,5	12,1	26,0
3/1984	15	26	30	15,2	21,8	9,6	7,9	20,3	26,2
	21	25	26	26,6	22,0	13,9	10,5	17,3	29,7
7/1982	33	24	30	37,7	28,1	7,9	5,2	29,6	34,2
10/1980	51	24	30	41,8	27,6	11,3	7,7	17,8	37,0
8/1978	83	21	31	63,6	41,0	7,3	4,2	12,0	34,9
7/1972	153	21	28	57,0	31,4	8,6	5,2	5,3	30,6

Tabla 2.—Edad en meses de las estaciones en el momento del muestreo, número de especies del nivel superior (n.s.) y en la comunidad (c.). Recubrimiento (en n.s.) y representación (en c.) de *Quercus coccifera*, *Pistacia lentiscus* y *Brachypodium retusum*.

getativa de la coscoja especialmente y de las demás especies presentes en este tipo de matorral.

Espectros de diversidad

La existencia o no de gradientes en los barridos del retículo en distintas direcciones se testó con un ANOVA dos factores, comprobándose para todas las estaciones y muestreos que no había gradientes significativos ($P = 0.01$).

En todos los casos, el espectro de diversidad (ver Fig. 4) se estabiliza rápidamente (con pocos puntos) y presenta un carácter rectangular que indica la baja estructura del mosaico. Esto se explica por el papel dominante de unos pocos casos, espacio vacío en una etapa temprana y *Quercus coccifera* al acentuarse la recuperación de estructura de este tipo de matorral. Asimismo, los valores del índice de diversidad de Shannon (H) aplicado a los recubrimientos y la diversidad espacial ($H(1)$) (que sería igual a la anterior en el caso de independencia total de las posiciones relativas de las especies) tienen valores muy cercanos indicando la ausencia de segregación de las especies o de jerarquización del espacio.

La fragmentación del mosaico y los contactos

La fragmentación del mosaico (ver Fig. 5a) tiene valores bajos en las etapas iniciales. Estos valores se incrementan de forma muy rápida hasta unos «máximos» que se alcanzan en 2-3 años y disminuyen, de forma más lenta, hasta niveles muy inferiores en etapas posteriores. Esto se explica porque después del fuego nos encontramos con un espacio aéreo vacío que da un carácter uniforme. En él, y de forma rápida gracias a la capacidad de rebrote de las especies presentes en este tipo de matorral, aparece un elevado número de especies que fragmentan el mosaico. En el nivel superior se halla una mezcla de casi todas las especies presentes en la comunidad (ver tabla 2, número de especies en la comunidad y en el nivel superior), de las cuales las más importantes son *Quercus coccifera* y *Brachypodium retusum*. La disminución progresiva del índice se explica por una expansión de las manchas del mosaico (el estrato arbustivo se cierra), especialmente de la especie dominante (*Quercus coccifera*), dando un carácter más homogéneo a la superficie total del nivel superior; especies antes presentes en este nivel aparecen únicamente en otros inferiores. Esto se puede ver en la figura 6, en la que se presenta de forma conjunta la fragmentación de la comunidad y la de algunas especies importantes en la estructura del mosaico después del fuego.

Los contactos intraespecíficos realizados respecto a los posibles sigue una tendencia inversa al índice anterior (Fig. 5b), y está bien correlacionado con una función hiperbólica ($F = K (1/CI)$, $r^2 = 0.99$), donde en este caso la constante K es:

$$\sum c_{ij} P_i P_j / \sum P_i^2$$

Los incrementos de CI tienden a compensarse por decrementos de F . A partir de 2-3 años, se corrobora un incremento del tamaño de las manchas, con recubrimientos de las especies menos discontinuos. Al incrementarse las manchas, los contactos reales intraespecíficos se aproximan más a los posibles para una

Figura 4.—Espectros de diversidad al aumentar el número de puntos considerados, del retículo analizado. H (●): diversidad de Shannon (bits/punto); H(1) (■) diversidad espacial (bits/paso) o entropía de las cadenas de Markov (comentarios en texto).

Figura 5.—A) Valores del índice de fragmentación (F); B) valores del índice de los contactos intra-específicos (CI); C) valores del índice de los contactos interespecíficos (CE), y D) valores del índice de diversidad. Se han unido en línea continua los valores obtenidos en una misma estación. En línea discontinua se han unido las estaciones de mayor edad (con un solo muestreo) (comentarios en el texto).

Figura 6.—Valores del índice de fragmentación en las distintas estaciones de edad creciente después del fuego, para toda la comunidad (●), *Quercus coccifera* (▲), *Pistacia lentiscus* (□), *Brachypodium retusum* (■) y el espacio vacío (○). Con los distintos tipos de trazo se destaca la tendencia para cada caso (en el texto se comenta su interpretación).

determinada cobertura (CI aumenta). La disminución inicial de CI se explica asimismo por la disminución y fragmentación del espacio vacío y la aparición por rebrote de pies más o menos aislados. Éstos al crecer entran en contacto con otras manchas de la misma especie, incrementando los valores de CI. Este papel lo asume especialmente la coscoja (*Quercus coccifera*), que da un carácter de manchas más continuas al mosaico.

Si nos fijamos en los valores de CE (Fig. 5c) y H del nivel superior (Fig. 5d), entre ellos existe una relación exponencial negativa ($r^2 = 0.84$). Los aumentos iniciales de H para la estación más joven responden a dos factores. Por un lado, el aumento del número de casos presentes en el nivel superior y por otro la redistribución más equilibrada de los porcentajes de recubrimiento. Esta redistribución de frecuencias de casos se debe a la disminución acentuada del espacio vacío y aumento en estas primeras etapas de otros casos especialmente de *Quercus coccifera* y *Brachypodium retusum*. En las otras estaciones no se observa ninguna tendencia clara de H, dando valores entre 2 y 3 (bits/ punto del retículo). Los valores más bajos vuelven a aparecer en las estaciones de mayor edad una vez domina la coscoja. La redistribución de frecuencias y aparición de nuevos casos debería reflejarse en un incremento de los valores de CE. En la estación más joven, sin embargo, se observa un decremento, lo cual es debido a que la redistribución de casos no significa que todas las especies estén en contacto. Los contactos entre distintos casos se dan con los más abundantes. En un inicio, este caso era el espacio vacío, a continuación casi todas las especies contactan con *Brachypodium retusum* y *Quercus coccifera*, y en las estaciones de mayor edad con esta última. Existe un cierto paralelismo con lo que ocurre con la conectancia (MARGALEF y GUTIÉRREZ, 1983), en el sentido que el incremento de especies y complejidad del mosaico, incluso cuando éste presenta una baja estructura (ver apartado «Espectros de diversidad») no significa un incremento de las relaciones en el espacio entre todos los casos, sino de todos con unos pocos.

Análisis poblacional: una aproximación demográfica

El incremento del área basal (Fig. 7) indica un aumento de la ocupación del espacio por los pies. Cabe destacar que este aumento se debe a la ocupación por *Quercus coccifera*. *Pistacia lentiscus* permanece estabilizada con valores muy inferiores, a pesar del incremento del tamaño de sus pies con la edad. Los valores máximos obtenidos son de unos 16 m²/Ha., en la estación de mayor edad, y por la tendencia observada todavía se halla en una fase inicial de crecimiento.

La densidad de pies/m² (Fig. 8) en la estación de menor edad disminuye después de una fuerte rebrotada inicial, lo cual es explicable por una selección de pies tras el paso del primer verano y la acción traumática de extracción de madera. En la siguiente primavera se observa un nuevo incremento, pero inferior. En las estaciones de mayor edad se observa un salto en los valores de densidad. El nuevo nivel en los valores de densidad en estas estaciones tiende a disminuir paulatinamente con la edad, como es normal en las comunidades vegetales, cuyos individuos están sometidos a selección a medida que se van haciendo de mayor tamaño y, en consecuencia, ocupan un espacio mayor (HARPER, 1977; LONG y SMITH, 1984).

Figura 7.—Valores de área basal ($\text{m}^2/\text{Ha.}$) obtenidos en las distintas estaciones. Se han unido en línea continua los valores de una misma estación. En línea discontinua se han unido las estaciones de mayor edad (con un solo muestreo). Toda la población (○), *Quercus coccifera* (▲) y *Pistacia lentiscus* (■).

El salto en los valores de densidad a partir de los 5 años de edad se explica por la entrada de pies jóvenes (ver Fig. 9), que se sitúan debajo de los ya instalados. La existencia de frutos de *Quercus coccifera* nos hizo plantear como hipótesis la posibilidad de que estos pies fueran de germinación a partir de los frutos producidos por los primeros rebrotes (SABATÉ, 1986). Posteriores comprobaciones de campo verifican una enorme existencia de frutos en el suelo (muy abundantes a partir de los 5 años), si bien éstos están mayoritariamente atacados por insectos (larvas de coleópteros). En la comprobación de si estos pies jóvenes eran o no de rebrote, se observaron en la mayoría de casos de rebrote y algunos de germinación (no encontrándose en este caso conexión del pie con ningún sistema radicular ya existente). Los valores de densidad para *Pistacia lentiscus* se mantienen muy inferiores a los de la coscoja, la cual da la pauta en el comportamiento poblacional de la comunidad. En el caso del lentisco no se observa la entrada de pies jóvenes.

Esta capacidad de rebrote, incluso en ausencia de fuego y defoliación, en *Quercus coccifera* ha sido descrita para otras especies de California, por ejemplo en el chaparral *Quercus dumosa* (KEELEY, 1986), que como la coscoja es un rebrotador obligatorio (véase también MALANSON y WESTMAN,

Figura 8.—Valores de densidad (pies/m²) obtenidos en las distintas estaciones. Se han unido en línea continua los valores de una misma estación. En línea discontinua se han unido las estaciones de mayor edad (con un solo muestreo). Toda la población (○), *Quercus coccifera* (▲) y *Pistacia lentiscus* (■). En el margen se indica de forma esquemática una segunda fase, a partir de los 3-4 años, en la que se observa un incremento de densidad, pero en este caso se trata de pies de rebrote (R) bajo los ya instalados y, aunque con menor éxito por la predación, de pies de germinación (G).

1985). La dificultad de instalación de pies de germinación de *Quercus coccifera* se explica posiblemente por la predación a la que se ven sometidos sus frutos, sin descartarse que en algunos casos tengan éxito. En este sentido sería interesante un estudio más profundo y cuantitativo de la producción de frutos por los rebrotes de *Quercus coccifera* después del fuego (se producen a partir de los 3-4 años) y la viabilidad o no de los ya existentes en el suelo antes del incendio.

La evolución de las clases diamétricas de *Quercus coccifera* (Fig. 9) marca la tendencia a disminuir la densidad de pies y el desplazamiento hacia clases diamétricas mayores, si bien corroboran la nueva entrada de pies de clases diamétricas menores, como se ha comentado anteriormente.

La biomasa (véase la tabla 3) sigue las mismas pautas comentadas para el área basal. Así pues, *Quercus coccifera* aporta casi la totalidad de la biomasa aérea, especialmente en las estaciones de mayor edad.

Figura 9.—Distribución en clases diamétricas de los pies de *Quercus coccifera*, en las estaciones de muestreo.

TABLA 3

FECHA DEL INCENDIO	MESES DE EDAD	TOTAL Tm./Ha.	Q.c. Tm./Ha.	P.l. Tm./Ha.	OTRAS Tm./Ha.
11/1984	7	0.83	0.69	0.13	0.01
	9	1.52	0.98	0.31	0.23
	12	1.98	0.74	0.49	0.75
	18	1.79	1.04	0.38	0.37
3/1984	15	1.69	1.40	0.20	0.09
	21	3.16	1.37	1.65	0.14
7/1982	33	2.84	2.13	0.70	0.01
10/1980	55	8.63	6.98	0.48	1.17
8/1978	83	6.46	6.44	—	0.02
7/1972	153	10.88	9.17	0.96	0.75

Tabla 3.—Valores de biomasa (Tm./Ha.) en las estaciones de muestreo. (Total, *Quercus coccifera* (Q.c.), *Pistacia lentiscus* (P.l.) y otras especies).

En conclusión, se pone en evidencia la gran capacidad de ocupación del espacio por *Quercus coccifera* después del fuego. Su capacidad de rebrote y expansión del sistema radicular con rebrotes incluso en superficies ya ocupadas le dan un papel protagonista en este tipo de matorral, al menos en estas primeras etapas de desarrollo. Esto está de acuerdo con los estudios de estructura vertical de este tipo de matorral (SALA, 1986; SALA, et al., 1987; SALA, et al. (en este número)), que ponen de manifiesto la organización de *Quercus coccifera* para hacer frente a los problemas de agua tan frecuentes en las comunidades mediterráneas en el período estival.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se engloba en un proyecto más amplio en el cual han participado otras personas. Por ello debemos agradecer a Mireia Abril, Isabel Serrasolsas y Anna Ferran (que también ha participado en el proyecto) su ayuda en la obtención de los datos que presentamos. Al doctor Ramón Margalef, por sus comentarios estimulantes y crítica, y a la Caixa de Barcelona, por el soporte económico otorgado al proyecto.

BIBLIOGRAFIA

- ABRIL, M. (1987): *Formació dels anells de creixement en plantes mediterrànies*. Tesis de Llicenciatura, Universitat de Barcelona.
- BALLESTEROS, E. (1986): Métodos de análisis estructural en comunidades naturales, en particular del fitobentos. *Oecologia aquatica*, 8, pp. 117-131.
- FRONTIER, S. (1985): Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, 253-312.
- GUTIÉRREZ, E. (1981): *Organización de los Ecosistemas. Análisis del concepto de conectancia por medio de la simulación y uso de artefactos análogos*. Tesis de licenciatura. Universidad de Barcelona. Barcelona.
- GRACIA, C. A. (1978): *Organización del espacio por efecto del crecimiento y competencia entre especies con diferentes estrategias. Un modelo de simulación dinámica*. Tesis de Llicenciatura, Universitat de Barcelona. Barcelona.
- HARPER, J. L. (1977): *Population biology of plants*. Academic Press, 892 pp.
- HARPER, J. L. (1980): Plant demography and ecological theory. *OIKOS*, 35: 244-253.
- KEELEY, J. E. (1986): Resilience of mediterranean shrub communities to fires. In Dell B., A. J. M. Hopkins y B. B. Lamont (eds.), *Resilience in Mediterranean-Type Ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 95-112.
- KEELEY, J. E., y ZEDLER, P. H. (1978): Reproduction of Chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies, *Am. Midl. Nat.*, 99: 142-161.
- KHINCHIN, A. I. (1957): *Mathematical foundations of information theory*. Dover Publ., New York, 120 pp.
- LEGENDRE, L., y LEGENDRE, P. (1979): *Ecologie numerique*, Vol. 2, pp. 207-223.
- LOBO, A. (1983): *Aproximación al estudio fotográfico de la estructura espacial del macrobentos de las grutas submarinas: aplicación de las matrices de transición*. Tesis de Llicenciatura, Universitat de Barcelona. Barcelona.
- LONG, J. N., y SMITH, F. W. (1984): Relation between size and density in developing stands: a description and possible mechanisms. *For. Ecol. Manage.*, 7: 191-206.
- MALANSON, G. P., y WESTMAN, W. E. (1985): Postfire succession in Californian Coastal Sage Scrub: the role of continual basal sprouting. *Am. Midl. Natur.*, 113: 309-318.
- MARGALEF, R. (1974): *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona, 952 pp.
- MARGALEF, R. (1977): La teoria de la informació en Ecologia a vint anys de distància. Conferència inaugural del Curs 1976-1977 de la Societat Catalana de Biologia, pronunciada el dia 21 d'Octubre de 1976.
- MARGALEF, R. (1980): *La biosfera entre la termodinàmica y el juego*. Omega. Barcelona, 236 pp.
- MARGALEF, R., y GUTIÉRREZ, E. (1983): How to introduce connectance in the frame of an expression for diversity. *Am. Nat.*, 121: 601-607.
- NARAYAN, U. (1983): *Encyclopedia of Statistical Sciences*, Vol. 5, pp. 256-269.
- NAVEH, Z. (1975): The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 29: 199-208.
- PIELOU, E. C. (1975): *Ecological diversity*. Wiley Interscience. London, 165 pp.
- POISSONET, P.; ROMANE, F.; THIAULT, M., y TRABAUD, L. (1978): Evolution d'une garrigue de *Quercus coccifera* L. soumise a divers traitements: quel ques resultats des cinq premiers années. *Vegetatio*, 46: 93-104.
- RIBA, D.; BOLÓS, O. de; PANAREDA, J. H.; NUET, J., y GONSÁLBELZ, J. (1979): *Geografia física dels Països Catalans*. Ed. Ketres. Barcelona, 232 pp.
- SABATÉ, S. (1986): *Evolució de l'estructura horitzontal i ocupació de l'espai de la garriga després del foc*. Tesis de Llicenciatura, Universitat de Barcelona. Barcelona.
- SALA, A. (1986): *Evolució de l'estructura vertical de la garriga després del foc: index foliar i gradients morfològics*. Tesis de Llicenciatura. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- SALA, A.; SABATÉ, S., y GRACIA, C. A. (1987): Structure and organization of a *Quercus coccifera* garrigue after fire. F.E.R.N. (Forest Ecosystems Research Network). Workshop of the European Science Foundation. Giens (23-26 de marzo), 1987. ECOLOGIA MEDITERRANEA - Tome XIII (fascicule 4) pp. 99-110.
- SHANNON, C. E., y WEAVER, V. (1949): *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois Press.
- TRABAUD, L. (1983): Evolution après incendie de la structure de quelques phytocénoses méditerranéennes du Bas-Languedoc (Sud de la France). *Ann. Sci. For.*, 40, pp. 177-196.
- TRABAUD, L. (1984): Changements structuraux apparaissant dans une garrigue de chêne kermès soumise a différents régimes de feux contrôlés. *Acta Oecologica. Oecol. Applic.*, 5: 127-143.

- TRABAUD, L., y LEPART, J. (1980): Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, 43: 49-57.
- TRABAUD, L., y LEPART, J. (1981): Changes in the floristic composition of a *Quercus coccifera* L. garrigue in relation to different fire regimes. *Vegetatio*, 46: 105-116.
- WATKINSON, A. R., & WHITE, J. (1985): Some life-history consequences of modular construction in plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 313, pp. 31-51.
- WHITE, J. (1979): The plant as a metapopulation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 109-145.
- WHITE, J. (1984): Plant metamerism. In *Perspectives on plant population ecology*. Ed. R. Dirzo y J. Sarukhán, pp. 15-47.