

Factores y procesos influyentes en los cambios espaciales post-incendio de la estructura de los bancos de semillas del suelo en una estepa salina mediterránea.

Influential factors and processes in post-fire spatial changes of soil seed banks structure in Mediterranean saline steppe.

Pablo Ferrandis Gotor*; Álvaro Sánchez Virosta; José María Herranz; Esmeralda Martínez Duro.

*Dr. en Biología, Sección de Biología de la Conservación de Plantas y Ecología Vegetal, Instituto Botánico de la Universidad de Castilla-La Mancha, Jardín Botánico de Castilla-La Mancha. Campus Universitario, s/n. 02071 Albacete (España). Email: pablo.ferrandis@uclm.es

RESUMEN

Las estepas salinas mediterráneas albergan comunidades vegetales adaptadas a vivir sobre suelos salinos y pronunciadas sequías, con una estructura espacial típica de ambientes semiáridos: la vegetación se distribuye en parches pluriespecíficos altamente persistentes, sobre una amplia matriz de suelo desnudo. Dicha estructura ejerce un efecto determinante en los patrones espacio-temporales del banco de semillas del suelo, que tiende a acumularse bajo los parches de vegetación. En este trabajo se evalúa la capacidad de recuperación de los bancos de semillas y los posibles cambios en sus patrones espaciales durante las primeras etapas post-incendio en una estepa salina, cuando el hábitat queda temporalmente desprovisto de vegetación. El estudio se llevó a cabo en El Saladar de Cordovilla (Tobarra, Albacete; SE España) tras un incendio en el verano de 2011. Para ello se procedió a un seguimiento y recogida de muestras de suelo durante el año y medio posterior al incendio. Las semillas contenidas en las muestras fueron identificadas y los resultados sometidos a diferentes análisis estadísticos. Con los resultados obtenidos

se concluye que 18 meses no son suficientes para recuperar la composición original del banco de semillas del suelo en saladares continentales, ya que tras un incendio la estructura en parches desaparece temporalmente, al menos en los lugares donde originalmente se encontraban, por lo que su efecto sobre los patrones espaciales de distribución del banco de semillas del suelo se suprimen temporalmente.

PALABRAS CLAVES: parches de vegetación, microhábitats, sucesión secundaria

ABSTRACT

Mediterranean saline steppes hold plant communities adapted to saline soils and severe droughts, with a spatial structure typical of semi-arid environments: vegetation is distributed in multi-specific patches on a large bare-soil matrix. Such a structure exerts a strong effect on spatio-temporal patterns of the soil seed bank, which tends to accumulate under plant patches. In this study, we evaluated the recovery ability of soil seed banks and possible changes in their spatial patterns during the earliest post-fire phases in a saline steppe, when the extant vegetation was temporarily removed in the habitat. The study was carried out in El Saladar de Cordovilla (Tobarra, Albacete) after a fire in the late summer of 2011. To do this we proceeded to track and collect soil samples during the subsequent year and a half to fire. The seeds in samples were identified and the results were subjected to various statistical analyses. The results showed that 18 months were not enough to recover the original composition of soil seed bank in continental saline steppes, because after a fire the plant patches structure disappears temporarily, at least from original places, so their effect on spatial patterns of soil seed bank distribution are temporarily deleted.

KEY WORDS: plant patches, microhabitats, secondary succession

INTRODUCCIÓN

Las regiones mediterráneas del planeta son consideradas como puntos calientes de la diversidad biológica. Más concretamente, en el caso de España, casi el 15% de la flora vascular sufre algún grado de amenaza (Moreno, 2008).

Los saladares continentales constituyen ecosistemas hipersalinos con características muy particulares en el ámbito de las zonas húmedas. Son medios que ocupan áreas reducidas y claramente delimitadas (i.e. islas biogeográficas), lo que hace que sean medios raros y extremadamente selectivos para la vida, constituyendo centros activos de endemidad vegetal. En las zonas más elevadas de estos saladares, se sitúan las comunidades salinas de *Limonium* dominadas por albardinares salinos de *Lygeum spartum* L. y que constituyen uno de los hábitats de Interés Comunitario prioritario (D 43/92/CEE).

Durante las últimas décadas, estos delicados hábitats han sufrido intensos procesos de degradación generalizada, tanto en nuestro país (Lendínez, 2004), como a escala internacional, por acciones humanas tales como el sobrepastoreo, la roturación agrícola o los incendios (Ferrandis *et al.*, 2010a). Uno de los hábitats asociados a los saladares continentales que mayor regresión ha sufrido ha sido precisamente la estepa salina mediterránea, principalmente por pastoreo y roturaciones agrícolas (Martín *et al.*, 2003).

Los incendios son una de las perturbaciones naturales más importantes en los ecosistemas mediterráneos. Estas perturbaciones afectan a las estepas y las praderas de todo el mundo (Engle *et al.*, 2000), incluidas las salinas, en las que llega a determinar su estructura y composición florística (Feldman y Lewis, 2005). A pesar de que en los saladares continentales los incendios provocados para la mejora de los pastos o para la limpieza de cañadas ha constituido una práctica relativamente frecuente, los estudios realizados para determinar la recuperación natural de estos ecosistemas tras una perturbación antrópica son ciertamente escasos (Feldman y Lewis, 2005; Madanes *et al.*, 2007).

La estructura de la vegetación en los albardinares consiste en una matriz de suelo desnudo y de grupos o parches de vegetación, ajustándose a los patrones espaciales típicos de las zonas áridas y semiáridas del planeta (Maestre y Cortina, 2005). En estas estepas salinas, la cobertura alcanza valores más altos (>50%) que en otros ambientes semiáridos, como las estepas yesosas. Los parches influyen de manera decisiva en el reclutamiento y estructura de la comunidad, debido a su capacidad de modular la intensidad de los procesos de facilitación y competencia (Pugnaire y Lázaro, 2000; Facelli y Tembly, 2002). Esta estructura en parches de

zonas áridas y semiáridas se mantiene estable con el paso del tiempo (Cipriotti y Aguiar, 2005), debido principalmente a la interacción de diferentes mecanismos: (i) balances entre procesos de competencia y facilitación (Facelli y Tembly, 2002; Maestre *et al.*, 2003), (ii) acumulación de recursos esenciales bajo los parches, formando “islas de fertilidad” en ambientes extremos (Pugnaire y Lázaro, 2000; Facelli y Tembly, 2002), (iii) mejora de la estructura del suelo, lo que facilita el arraigo de las plántulas (Romao y Escudero, 2005), (iv) protección frente a los herbívoros (Facelli y Tembly, 2002) y (v) la propia acumulación de semillas (Pugnaire y Lázaro, 2000; Marone *et al.*, 2004). De hecho, los bancos de semillas muestran una mayor densidad y riqueza bajo los parches de vegetación que en zonas de suelo desprotegido, debido a que los parches de vegetación actúan como fuente de semillas (productores) e interceptores/acumuladores de semillas que se dispersan horizontalmente desde zonas vecinas (Martínez-Duro *et al.*, 2009).

Existen multitud de trabajos que estudian cómo se produce la recolonización de la vegetación natural en zonas perturbadas, sobre todo tras incendios o cultivos, y el papel que desempeñan los bancos de semillas (e.g., Ferrandis *et al.*, 2001, 2010a; Dana y Mota, 2006; Martínez-Duro *et al.*, 2010, 2012). En estos casos, típicos de sucesión secundaria, se ha visto que el banco de semillas juega un papel fundamental en la recuperación de la vegetación original. Sin embargo ninguno de los estudios consultados relaciona el efecto del fuego sobre los propios bancos de semillas. El fuego supone una supresión temporal de la heterogeneidad espacial en la distribución de la vegetación, la desaparición de los microhábitats, y se desconoce cuál es el efecto sobre los patrones espaciales de la regeneración natural post-incendio de los bancos de semillas. El objetivo de este trabajo fue evaluar la capacidad de recuperación del banco de semillas durante las primeras etapas post-incendio en una estepa salina, así como detectar si existe algún reordenamiento o cambio espacial en su estructura, resultado de la eliminación temporal de los parches de vegetación.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Los estudios del presente proyecto se llevaron a cabo a partir de las muestras obtenidas en un albardinar de Castilla-La Mancha, concretamente en la reserva natural de El Saladar de Cordovilla, ubicado en el cuadrante suroriental de la provincia de Albacete (Tobarra y Hellín). El Saladar de Cordovilla ocupa una extensa depresión topográfica de más de 2000 ha. Estos saladares tienen su origen en antiguos sistemas fluvio-lacustres. Los suelos están caracterizados por la falta de agua disponible para las plantas durante largos periodos de tiempo. La presencia de sales solubles (sodio o magnesio generalmente) es tan elevada que provocan una xericidad fisiológica añadida a la climática. Los suelos de las zonas elevadas del terreno y de las laderas del entorno de las cubetas salinas, donde se sitúan los albardinares de *Lygeum spartum*, son generalmente leptosoles réndricos de poca profundidad y sin evidencia de desarrollo de horizontes debido a procesos erosivos. De hecho, en estas zonas no existe hidromorfia, pero sí hay procesos de escorrentía superficial asociados a las precipitaciones.

La vegetación predominante responde a un albardinar salino *Limonio caesii-lygeetum sparti* en Cordovilla, que en las áreas de vaguada y más deprimidas del terreno, con mayor salinidad y humedad edáfica, es sustituido por un matorral presidido por sufrútices crasicaules halófilos (*Arthrocnemiun fruticosi*). Acompañando a *Lygeum spartum* L., en los albardinares encontramos *Limonium caesium* (Girard.) Kuntze, *L. supinum* (Girard) Pignatti, *Frankenia thymifolia* Desf., *Herniaria fruticosa* L., *Senecio auricula* Bourq. ex Coss. subsp. *auricula*, *Helianthemum squamatum* Mill., *Launaea fragilis* (Asso) Pau y *Helianthemum polygonoides* Peinado, Mart. Parras Alcaraz & Espuelas, un endemismo local exclusivo de El Saladar de Cordovilla.

Diseño experimental

Tras el incendio acontecido el 26 de agosto de 2011, se iniciaron las acciones para la evaluación del impacto del fuego sobre los bancos de semillas en estepas salinas mediterráneas. Se seleccionaron al azar 60 parches de vegetación quemados (unidades de muestreo), nítidamente reconocibles por la presencia de rizomas y

tallos carbonizados superficiales de *Lygeum spartum* L. y de matorrales sufruticosos, así como la acumulación de ceniza; en contraste con el suelo desnudo. En una zona muy cercana a la del incendio y bien conservada, se seleccionaron otros 60 parches intactos (unidades de muestreo), con características físicas homogéneas y representativas de este tipo de comunidad (fundamentalmente, pendiente reducida e igual orientación). Para la evaluación de los cambios espacio-temporales post-incendio de los bancos de semillas, se consideraron tres microhábitats diferentes: (i) centro del parche, (ii) borde perimetral del parche y (iii) suelo desnudo adyacente al parche, a una distancia que representa el 100% del radio promedio del parche (suelo desnudo no afectado por la dispersión primaria; véase Martínez-Duro *et al.*, 2010).

A principios del otoño de 2011, al finalizar la mayoría de la dispersión de semillas, en cada microhábitat se colocó un cilindro de 6,3 cm de diámetro y 10 cm de profundidad, relleno con tierra natural estéril. Dicho sustrato se obtuvo mediante la recolección de suelo superficial (10 cm de profundidad) en el hábitat natural, y su autoclaveado a 120°C durante 70 minutos para la eliminación de cualquier semilla (Olano *et al.*, 2012). La base de los cilindros se cerraron con una malla de luz de 0.1 mm, separando así la tierra esterilizada de la natural, pero manteniendo las dos en contacto, lo que permite el flujo vertical del agua. En total se prepararon de esta forma 360 cilindros (60 unidades de muestreo x 3 microhábitats x 2 zonas –quemada vs. No quemada), que fueron enterrados a ras de suelo con ayuda de una sonda metálica, en campo a mediados de octubre de 2011.

Durante el siguiente año y medio, y con una periodicidad aproximada de 6 meses, se extrajeron los cilindros, en tandas de 120, correspondientes a los 3 microhábitats de 20 parches de vegetación (unidades de muestreo) de cada zona de estudio, de manera que en cada extracción se obtenían 60 cilindros correspondientes a la zona incendiada y 60 cilindros de la zona natural. En el laboratorio, el contenido de cada cilindro se extrajo en dos estratos separados: de 0-5 cm y 5-10 cm de profundidad, que se guardaron en una bolsa marcada para su posterior análisis. Las extracciones de cilindros se realizaron en los siguientes momentos: (a) Abril de 2012, (b) Septiembre de 2012 y (c) Abril de 2013. Los muestreos a y c informan sobre el componente persistente del banco de semillas; el (b) sobre el banco de semillas de suelo completo (transitorio y persistente; Thompson *et al.*, 1997).

Coincidiendo con la extracción de los últimos 120 cilindros, y con el fin de evaluar el banco de semillas natural, se extrajeron muestras de suelo mediante el uso de sondas. Estas sondas, de 3 cm de diámetro y 10 cm de profundidad, se colocaron alrededor de cada uno de los cilindros que previamente habían sido retirados. Cada grupo de tres sondas (una por cada microhábitat) se guardó en una bolsa debidamente identificada para su posterior análisis.

En cada extracción, se observó emergencia de plántulas en el interior de los cilindros anotándose en el momento de la extracción, para tenerlo en cuenta como parte del banco de semillas.

Las muestras de suelo se llevaron al laboratorio, donde se dejaron secar a temperatura ambiente. El banco de semillas viable se evaluó mediante la monitorización de emergencia de plántulas en invernadero, siguiendo la metodología propuesta por ter Heerdt *et al.* (1996). Las muestras de suelo recogidas y secas se tamizaron a 0.25 mm para reducir el volumen del material más fino (limos y arcillas) y producir una escarificación natural de las semillas que facilite su germinación (ter Heerdt *et al.*, 1996). Estas muestras lavadas y tamizadas se extendieron sobre una capa de sustrato estéril compuesto por vermiculita y turba (2:1) de unos 2 cm de espesor en bandejas de plástico de 20 cm x 30 cm. El umbráculo donde se cultivaron las bandejas estaba dotado de un riego automático por microaspersión, por lo que las condiciones de humedad propicias para la germinación estaban garantizadas. No hubo un sistema de control de temperaturas, lo que aseguraba un régimen térmico próximo al natural, necesario para la rotura de letargo en el caso de semillas de algunas especies. Para detectar posibles contaminaciones dentro del umbráculo por semillas exógenas al estudio, se colocaron 10 bandejas con sustrato estéril.

Las plántulas que emergían en las bandejas se contabilizaban y retiraban tan pronto como eran identificadas. Si no era posible reconocer de qué especie se trataba, se trasplantaban a una maceta individual, hasta que fuesen identificables. Este ensayo duró un ciclo fenológico completo, hasta el siguiente invierno, de modo que pasaron una primavera y un otoño, tras una estratificación fría (invierno) y una cálida (verano; Martínez-Duro *et al.*, 2012).

Análisis estadístico

Para el análisis estadístico se formaron una serie de matrices con los datos obtenidos a partir de las muestras. Los resultados (semillas encontradas en cada una de las muestras) se clasificaban a su vez según el microhábitat del que procedían y la profundidad a la que se encontraron. Con estas matrices, se realizaron los sumatorios de la cantidad de semillas separadas en los grupos anteriores.

El siguiente paso consistió en estandarizar los datos para averiguar la densidad de semillas en cada metro cuadrado. Con el fin de comprobar la normalidad de los datos se realizaron diversos test de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilk con el paquete estadístico del programa Statgraphics Centurion XVI (v. 16.2.04, Statpoint Technologies, Inc, 2013). Para este test se realizó una transformación logarítmica de los datos.

Una vez que se comprobó que los datos no se ajustaban a la distribución normal, se optó por realizar contrastes mediante pruebas no paramétricas. Para estos análisis se empleó el programa SPSS (v. 22.0, IBM, 2013). En concreto, para cada extracción se realizó la prueba de U de Mann-Whitney para comprobar las diferencias entre las zonas. Se eligió esta prueba al tratarse de datos independientes. Sin embargo, para el análisis de las profundidades, al provenir las muestras de una misma población se utilizó la prueba de Kolgomorov-Smirnov. En cuanto al estudio de los microhábitats se empleó la prueba de Kruskal-Wallis, al ser más de dos factores independientes los que había que analizar.

Además de analizar los factores, se evaluó la interacción entre ellos. Concretamente se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis para el análisis de las interacciones entre zonas y microhábitats y Kolgomorov-Smirnov para aquellas que relacionaban la profundidad tanto con la zona como con cada microhábitat. En aquellos casos en los que las pruebas de Kruskal-Wallis denotaban diferencias significativas entre los tres microhábitats se procedía a analizar por pares de dónde provenían esas diferencias mediante la prueba de Kolgomorv-Smirnov.

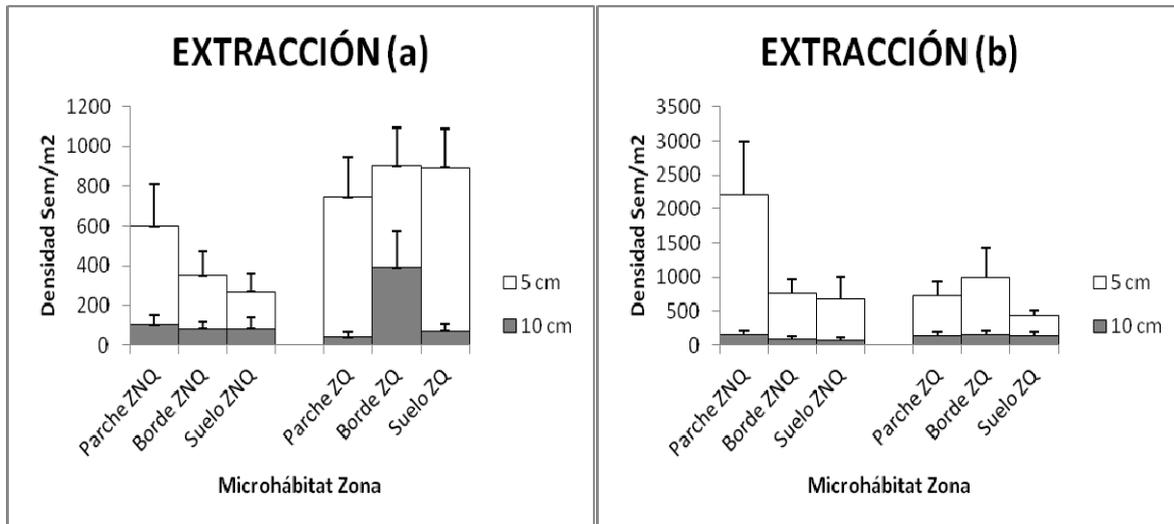
Para evaluar el grado de similitud entre los bancos de semillas una vez finalizados los 18 meses de estudio se realizó el test de Mantel indicando la correlación entre las matrices de datos de la extracción (c) y las muestras de suelo natural sin esterilizar (extracción control), tanto en la zona quemada como en la no quemada. Para este test se realizó una transformación logarítmica de los datos. Se comparó las poblaciones de la tercera extracción (quemada, no quemada y total) con sus pares de la extracción control (quemada, no quemada y total). El test de Mantel se realizó utilizando R (v. 2.4.1; free software 2006).

RESULTADOS

Según se puede observar en la gráfica de densidades, la cantidad de semillas en la Extracción (a) es considerablemente superior en la zona quemada que en la zona no quemada, acumulándose la mayor parte de las semillas en los primeros 5 centímetros del suelo (Figura 1a). Sin embargo, el gráfico de la Extracción (b) (Figura 1b) indica que la tendencia se invierte, acumulándose mayor número de semillas en la zona no perturbada que en la zona incendiada. En cuanto a la profundidad se observa de nuevo como la mayoría se acumulan en los primeros 5 centímetros. En cuanto a la tercera extracción (Extracción (c)), donde la densidad de semillas ya es unas 10 veces mayor (Figura 2a) vuelve a la tendencia de acumularse mayor número de semillas en la zona quemada, en esta ocasión con mayores diferencias. Además, en la zona incendiada parecen acumularse mayor número de semillas en los cilindros extraídos de la microhábitat denominada como suelo, en la parte más alejada del centro del parche. En la extracción control se aprecia como las diferencias entre las dos zonas es menor. Además, el análisis de la acumulación de semillas en relación a la profundidad, indica que en esta extracción hay mayor número de semillas en profundidades superiores a 5 centímetros que en el resto de extracciones (Figura 2b).

Figura 1. Gráfico de densidades de las Extracciones (a) (abril 2012) y (b) (septiembre 2012).

Fuente: Elaboración Propia

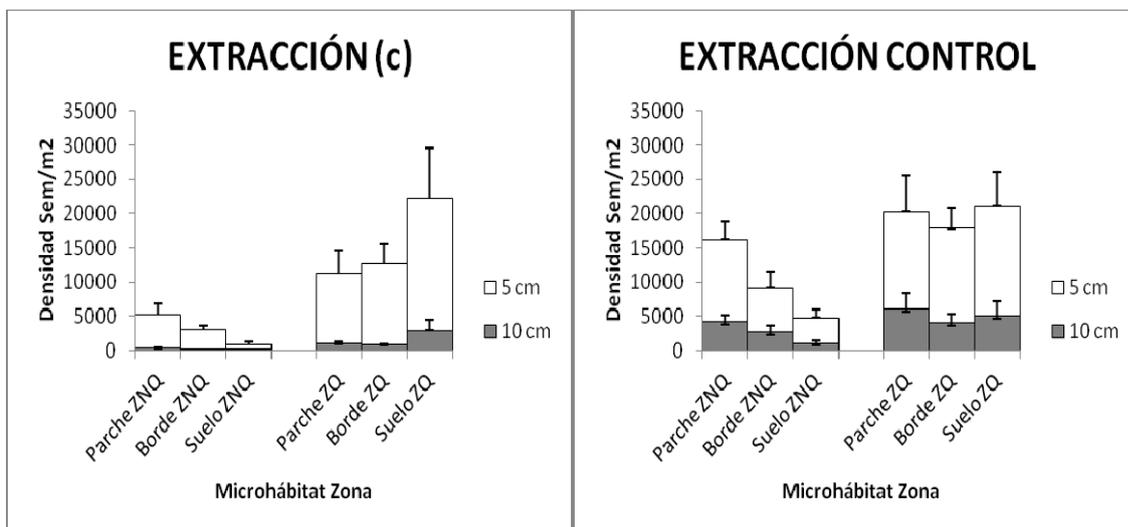


Las columnas se corresponden con la media de las densidades de semillas en cada microhábitat. Las barras se corresponden con la desviación típica de estas medias. Nota: Las columnas no tienen la misma escala.

Figure 1. Graphic of densities in extractions (a) (April 2012) and (b) (September 2012).

Source: Own Elaboration.

Figura 2. Gráfico de densidades de la Extracción (c) y de la Extracción Control (abril 2013)



Las columnas se corresponden con la media de las densidades de semillas en cada microhábitat. Las barras se corresponden con la desviación típica de estas medias.

Figure 3. Graphic of densities in Extraction (c) and in Extraction Control (April 2013)

Source: Own Elaboration

En la primera extracción se observa que hay diferencias significativas entre las dos zonas ($Z = -3.242$, $P = 0.001$), siendo superior la cantidad de semillas en la zona quemada que en la no quemada. En cuanto a los microhábitats de las muestras no se encontraron diferencias significativas ($\text{Chi-cuadrado} = 0.442$, $P = 0.802$). Dónde si se encuentran diferencias significativas es en las diferentes profundidades estudiadas, siendo superior la cantidad de semillas en los primeros 5 centímetros de profundidad ($Z = 2.463$, $P < 0.001$).

En cuanto a las interacciones entre los diferentes factores (pruebas de Kruskal-Wallis; Tabla I) se aprecia que tanto en la zona quemada como en la no quemada no existen diferencias significativas para los diferentes microhábitats. No ocurre lo mismo para la profundidad, donde sí influye el factor zona, siendo significativas las diferencias en la zona incendiada, donde la densidad del banco de semillas es mucho mayor en el estrato superficial. Los estadísticos que relacionan los microhábitats y la profundidad revelan la existencia de diferencias, excepto en el caso del borde del parche.

En la segunda extracción se puede observar que el factor zona (quemada y no quemada) no presenta diferencias significativas ($Z = -1.147$, $P = 0.252$). En cuanto a los diferentes microhábitats parece haber diferencias aunque roza el límite de significación ($\text{Chi-cuadrado} = 6.059$, $P = 0.048$), al realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov por pares de microhábitats los estadísticos no se hallaron diferencias significativas. La profundidad, una vez más, refleja claras diferencias ($Z = 2.353$, $P < 0.001$).

El análisis de las interacciones entre factores de la segunda extracción indica que en la zona no quemada existen diferencias significativas, sin embargo, no ocurre lo mismo en la zona incendiada (Tabla I). Al realizar la prueba de Kolmogorov-Smirnov para los diferentes microhábitats en la zona no quemada se observa como las diferencias existen entre el centro del parche y el suelo desnudo ($Z = 0.528$; $P = 0.019$), pero no entre el borde y estas dos. Las diferencias entre las dos zonas y la profundidad son significativas según los estadísticos para la zona no quemada. De igual forma, solo parece haber diferencias en cuanto a profundidad en los centros de los parches.

Tabla I. Estadísticos de interacciones entre factores Extracciones (a) y (b)

Fuente: Elaboración propia

Interacciones	Niveles	Media ± Desv. tip		Estadístico		
		Ext. a	Ext. b	Ext. a	Ext. b	
Zona	x	ZNQ x Parche	0,76±1,76	2,95±7,11	Chi-	Chi-
Microhábitat		ZNQ x Borde	0,45±1,01	1,02±1,94	cuadrado =	cuadrado =
		ZNQ x Suelo	0,34±0,85	0,90±2,95	1,635 (0,442)	9,971(0,007)
		ZQ x Parche	0,95±1,84	0,97±2,02	Chi-	Chi-
		ZQ x Borde	0,98±1,82	1,39±4,09	cuadrado =	cuadrado =
		ZQ x Suelo	1,14±1,94	0,53±0,74	0,923 (0,630)	0,447(0,800)
Zona	x	ZNQ x 5 cm	0,81±1,67	2,97±6,28	Z = 0,843	Z = 2,227
Profundidad		ZNQ x 10 cm	0,23±0,54	0,29±0,58	(0,476)	(0,000)
		ZQ x 5 cm	1,77±2,34	1,63±3,63	Z = 2,604	Z = 1,058
		ZQ x 10 cm	0,27±0,58	0,30±0,54	(0,000)	(0,213)
		Parche x 5 cm	1,54±2,32	3,72±7,35	Z = 1,812	Z = 2,038
Microhábitat x Profundidad		Parche x 10cm	0,18±0,45	0,36±0,63	(0,03)	(0,000)
		Borde x 5 cm	1,05±1,96	2,10±4,19	Z = 0,906	Z = 1,246
		Borde x 10 cm	0,38±0,67	0,28±0,56	(0,385)	(0,090)
		Suelo x 5 cm	1,34±2,02	1,23±3,04	Z = 1,546	Z = 1,019
		Suelo x 10 cm	0,20±0,51	0,23±0,9	(0,017)	(0,250)

Ext. a = Extracción a; Ext. b = Extracción b. El número entre paréntesis corresponde al valor probabilístico de cada test. ZNQ= Zona no quemada; ZQ= Zona quemada; 5 cm = semillas de 0-5 cm; 10 cm = semillas de 5-10 cm; Parche/Borde/ Suelo = muestras por microhábitats.

Table I. Statistics of interactions among factors in Extractions (a) and (b)

Source: Own Elaboration

En la tercera extracción, los análisis de los factores muestran diferencias en cuanto a la cantidad de semillas entre las dos zonas ($Z = -5,911$, $P < 0,001$) y profundidades ($Z = -7,456$, $P < 0,001$), sin embargo no parece haberlas en cuanto a los microhábitats (Chi-cuadrado = 3,235, $P = 0,198$).

Sin embargo, analizando las interacciones entre estos factores (Tabla II) vemos como en la zona no incendiada sí que existen diferencias significativas,

concretamente entre parche y suelo ($Z= 1,307$; $P= 0,066$). Por otro lado, las profundidades parecen influir en la cantidad de semillas en ambas zonas y en todos los microhábitats.

En la extracción Control existen diferencias en todos los factores analizados (ZQ vs ZNQ: $Z = -3,205$, $P= 0,001$; Microhábitats: Chi-cuadrado =11,960, $P= 0,003$; Profundidad: $Z = 2,661$; $P< 0,001$). En cuanto a los microhábitats, podemos observar como existen diferencias entre parche y borde ($Z= 1,379$; $P= 0,045$), así como entre parche y suelo ($Z= 1,931$; $P= 0,001$).

Valorando las interacciones entre los factores en esta extracción apreciamos como las diferencias entre microhábitats sólo se dan en la zona no quemada (Tabla II), tal y como se ha visto anteriormente entre centro del parche y borde ($Z= 1.901$; $P= 0,001$); y centro de parche y suelo desnudo ($Z= 2,347$; $P< 0,001$). En cuanto a las interacciones de profundidad, tanto con las dos zonas como con los microhábitats, las diferencias son significativas (Tabla II).

Tabla II. Estadísticos de interacciones entre factores Extracción (c) y Control

Fuente: Elaboración propia

Interacciones	Niveles	Media \pm Desv. tip		Estadístico	
		Ext. c	Ext. Con.	Ext. c	Ext. Con.
Zona	x ZNQ x Parche	7,35 \pm 15,15	20,00 \pm 22,78	Chi-	Chi-
Microhábitat	ZNQ x Borde	4,08 \pm 6.70	11,30 \pm 20,32	cuadrado =	cuadrado=
	ZNQ x Suelo	1,26 \pm 3.04	5,95 \pm 10,78	9.332(0.009)	25.288(0.000)
	ZQ x Parche	18,68 \pm 32,92	29,12 \pm 48,16	Chi-	Chi-
	ZQ x Borde	18,58 \pm 30,35	22,87 \pm 28,27	cuadrado =	cuadrado=
	ZQ x Suelo	34,50 \pm 71,41	28,36 \pm 45,95	0,124(0,940)	0,008(0,996)
Zona	x ZNQ x 5 cm	8,08 \pm 13,13	18,51 \pm 24,67	Z = 2,854	Z = 1,565
Profundidad	ZNQ x 10 cm	0,47 \pm 1,04	6,54 \pm 9,33	(0,000)	(0.015)
	ZQ x 5 cm	43,07 \pm 62,53	39,91 \pm 50,53	Z = -5,560	Z = 2,502
	ZQ x 10 cm	4,76 \pm 11,90	13,43 \pm 22,42	(0,000)	(0,000)
Microhábitat	x Parche x 5cm	23,27 \pm 32,53	34,92 \pm 45,97	Z = 2,753	Z = 1,606
Profundidad	Parchex10cm	1,84 \pm 3.63	13,46 \pm 19,52	(0,000)	(0,012)

Borde x 5 cm	20,87±29,21	25,54±30,79	Z = 2,524	Z = 1,376
Borde x 10cm	1.41±1.79	8.33±13.08	(0.000)	(0.045)
Suelo x 5 cm	30,49±70,58	25,92±43,88	Z = 1,279	Z = -3,133
Suelo x 10 cm	4,38±14,23	7,78±18,32	(0,076)	(0,002)

Ext. c = Extracción c; Ext. Con. = Extracción Control. El número entre paréntesis corresponde al valor probabilístico de cada test. ZNQ= Zona no quemada; ZQ= Zona quemada; 5 cm = semillas de 0-5 cm; 10 cm = semillas de 5-10 cm; Parche/Borde/ Suelo = muestras por microhábitats.

Table II. Statistics of interactions among factors in Extractions (c) and Control

Source: Own Elaboration

Para poder conocer cómo se recuperaba el banco de semillas tras los 18 meses, se realizó el test de Mantel para la Extracción (c) y la Extracción de muestras de suelo control. Los análisis para evaluar la correlación entre la tercera extracción y la control son significativos en los tres casos en los que se le realizó el test (ZNQ: $Z_M = 0,402$, $P < 0.001$; ZQ: $Z_M = 0,445$; $P < 0,001$; Total: $Z_M = 0,488$, $P < 0.001$). La correlación en la zona quemada entre las dos extracciones son ligeramente superiores que en la zona no quemada.

DISCUSIÓN

La mayor acumulación de semillas observada en la primera extracción en la zona incendiada podría proceder de un aporte horizontal de semillas originario de vegetación exógena (Ferrandis et al., 2001; García-Fayos et al., 2010). Además, debido a la fecha de la extracción, todavía no se ha producido la lluvia de semillas en los parches de vegetación en estos ecosistemas (Herranz et al., 1999; Ferrandis, 2001) de la zona donde no se produjo el incendio. Esta hipótesis se consolida con los datos de la Extracción (c), donde a pesar de haber pasado ya 18 meses y ser las densidades notablemente superiores, estas diferencias entre la zona quemada y no quemada se acentúan.

Sin embargo, en la Extracción (b) realizada tras la dispersión y previa a la germinación en estos ecosistemas (Herranz et al., 1999; Ferrandis, 2001), este aporte vertical es apreciable en la zona no quemada, donde puede observarse como

se acumulan las mayores densidades de semillas en el centro de los parches de vegetación (Marone *et al.*, 2004; Martínez-Duro *et al.*, 2009).

En la Extracción control, al igual que ocurría con la Extracción (c), aunque con menor intensidad, se observa como la densidad de semillas es superior en la zona quemada. En una zona recién quemada, hay una gran proliferación de especies anuales oportunistas (Ferrandis *et al.*, 2001), que, libres de competencia y con abundantes nutrientes minerales procedentes de las cenizas, pueden proliferar en gran cantidad y producir semillas incluso en mayor número que cuando no hay cenizas. En la zona no quemada de la Extracción control, se observa que la densidad de semillas sigue un patrón normal de distribución, acumulándose la mayor parte en el centro del parche y reduciéndose conforme nos separamos de este. Sin embargo, en la zona incendiada, no se sigue el mismo patrón, ya que los tres microhábitats analizados acumulan una densidad similar. Podemos deducir por tanto que, en ausencia de vegetación, la estructura de la misma deja de afectar, al menos temporalmente, a los patrones espaciales de distribución del banco de semillas, por lo que el efecto microhábitat no se manifiesta en la zona quemada.

Existen diferencias significativas entre la zona quemada y no quemada en todas las extracciones, siendo superior la densidad en la zona quemada. La dispersión horizontal de semillas puede ser un factor clave en la composición y en la estructura del banco de semillas del suelo (García-Fayos *et al.*, 2010), y esta dispersión horizontal se ve favorecida en la zona quemada. Además, el fuego ha podido estimular la germinación de las semillas de las especies germinadoras, ya sea porque promueve la rotura de las estructuras externas de protección de las semillas (Ferrandis *et al.*, 2001), o porque, actúa de señal para estimular la germinación en unas nuevas condiciones post-incendio de mayor probabilidad de éxito de las plántulas (Valladares, 2004).

En cuanto a los microhábitats, al separar la zona quemada y la no quemada, se puede observar que existen diferencias significativas en la zona donde no se produjo el incendio y no las hay en la zona incendiada. Esto reforzaría la hipótesis de que los parches de vegetación en las zonas semiáridas influyen notablemente en la distribución de los bancos de semillas (Olano *et al.*, 2012), donde la dispersión de semillas está bastante limitada (Venable *et al.*, 2008). Por su parte, se podría

entender que en la zona quemada, esa estructura en parches no se ha recuperado, o al menos estos, ya no se ubican donde originalmente se encontraban antes del incendio.

Además, estos análisis muestran como el tiempo es un factor importante en el desarrollo de este tipo de distribución de la vegetación en estos ecosistemas después de una perturbación (Miriti *et al.*, 2007), ya que las diferencias significativas entre pares de microhábitats solo se da en las Extracciones (c) y control.

Las rigurosas características del medio hipersalino parecen ralentizar el proceso de regeneración. Los resultados de correlacionar los bancos de semillas a los 18 meses indican que aunque la recuperación se está produciendo, este tiempo es insuficiente para la reconstrucción del banco de semillas del suelo en estos medios, en contraposición de lo que indica Olano *et al.* (2012), en el estudio de la recuperación del banco de semillas del suelo en ecosistemas semiáridos mediterráneos gipsícolas. Fijándonos exclusivamente en la recuperación de la zona quemada, los resultados muestran como estos incendios pueden producir cambios profundos en las comunidades que afectan a las especies dominantes y a las propiedades estructurales y funcionales de los ecosistemas (Valladares, 2004). Ante la lentitud que exige la recuperación de la vegetación en zonas quemadas, y más concretamente en estos medios hipersalinos (Miriti *et al.*, 2007; Ferrandis *et al.*, 2010b), el transcurso de 18 meses no nos permite más que observar algunas tendencias generales en el inicio del proceso.

En conclusión, se puede confirmar que 18 meses no son suficientes para recuperar la composición original del banco de semillas del suelo en saladares continentales.

Tras un incendio en una estepa salina mediterránea, la estructura en parches desaparece temporalmente, al menos en los lugares donde originalmente se encontraban, por lo que su efecto sobre los patrones espaciales de distribución del banco de semillas del suelo se suprimen temporalmente, tal y como reflejan las diferencias entre los microhábitats de la zona quemada y no quemada.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio ha sido subvencionado por el proyecto CGL2009-08723 del Ministerio de Educación y Ciencia (gobierno español). También queremos agradecer la ayuda prestada por el Servicio de Medio Ambiente de la provincia de Albacete (Consejería de Medio Ambiente y Desarrollo Rural) por facilitar el acceso a la microrreserva.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CIPRIOTTI, P.A. Y AGUIAR, M.R. Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16, 57-66. ISSN: 11009233.
- DANA, E.D. Y MOTA, J.F. Vegetation and soil recovery on gypsum outcrops in semi-arid Spain. *Journal of Arid Environments*, 2006, 65, 444-459. ISSN: 0140-1963.
- ENGLE, D. et al. Influence of late season fire on early successional vegetation of an Oklahoma prairie. *Journal of Vegetation Science*, 2000, 11, 135-144. ISSN: 11009233.
- FACELLI, J.M. Y TEMBY, A.M. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecology*, 2002, 27, 422-432. ISSN: 1442-9993.
- FELDMAN, S.R. Y LEWIS, J.P. Effects of fire on the structure and diversity of a *Spartina argentinensis* tall grassland. *Applied Vegetation Science*, 2005, 8, 77-84. ISSN: 1654-109X.
- FERRANDIS, P.; MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, J.J. Y HERRANZ, J.M. Response to fire of a predominantly transient seed bank in a Mediterranean weedy pasture (eastern-central Spain). *Ecoscience*, 2001, 8, 211-219. ISSN: 1195-6860.
- FERRANDIS, P.; MOLINA, E.; MARTÍNEZ-DURO, E. Y HERRANZ, J.M. *Revisión del estado de conservación de la especie vegetal en peligro de extinción Helianthemum polygonoides: seguimiento del Plan de Conservación*. Informe científico-técnico inédito, Organismo Autónomo de Espacios Naturales, Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, 2010a.

- FERRANDIS, P. et al. *Evaluación de la capacidad de regeneración natural de albardinares continentales de Lygeum spartum en la provincia de Albacete: Sucesión vegetal tras el abandono de cultivos*. Informe científico-técnico inédito, Consejería de Agricultura y Medio Ambiente, Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, 2010b.
- GARCÍA-FAYOS, P.; BOCHET, E. Y CERDÀ, A. Seed removal susceptibility through soil erosion shapes vegetation composition. *Plant and Soil*, 2010, 334, 289-297. ISSN: 1573-5036.
- HERRANZ, J.M. et al. *Propuesta del Plan de Recuperación de Helianthemum polygonoides Peinado, Mart. Parras, Alcaraz & Espuelas en el Territorio de Castilla-La Mancha*. Informe científico-técnico inédito, Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, 1999.
- LENDÍNEZ, M.L. et. al. La regresión de un ecosistema de singular valor florístico y fitocenótico: los saladares de la Hoya de Baza (Granada). Propuestas para su conservación. En: J. PEÑAS Y L. GUTIÉRREZ (Eds.) *Biología de la Conservación. Reflexiones, Propuestas y Estudios desde el SE Ibérico*. Almería: Instituto de Estudios Almerienses, Diputación de Almería, 2004, p. 207-218. ISBN 84-8108-308-9.
- MADANES, N.; FISCHER, S. Y VICARI, R. Fire effects on a *Spartina densiflora* salt marsh in the floodplain of the Parana River, Argentina. *Revista Chilena De Historia Natural*, 2007, 80, 187-199. ISSN: 0716-078X.
- MAESTRE, F.T.; BAUTISTA, S. Y CORTINA, J. Positive, negative, and net effects in grass-shrub interactions in Mediterranean semiarid grasslands. *Ecology*, 2003, 84, 3186-3197. ISSN: 0012-9658.
- MAESTRE, F.T. Y CORTINA, J. Remant shrubs in Mediterranean semi-arid steppes, effects of shrub size, abiotic factors and species identity on understorey richness and occurrence. *Acta Oecologica*, 2005, 27, 161-169. ISSN: 1146-609X.
- MARONE, L. et al. Soil seed bank composition over desert microhabitats, patterns and plausible mechanisms. *Canadian of Journal Botany*, 2004, 82: 1809-1816. ISSN: 0008-4026.

- MARTÍN, J. et al. *La Vegetación Protegida en Castilla-La Mancha. Descripción, Ecología y Conservación de los Hábitat de Protección Especial*. Toledo: Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha, 2003. ISBN 84-7788-281-9.
- MARTÍNEZ-DURO, E.; FERRANDIS, P. Y HERRANZ, J.M. Factors controlling the regenerative cycle of *Thymus funkii* subsp. *funkii* in a semi-arid gypsum steppe: a seed-bank dynamics perspective. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73, 252-259. ISSN: 0140-1963.
- MARTÍNEZ-DURO, E. et al. Secondary old-field succession in restrictive ecosystems: Does time from abandonment matter? *Applied Vegetation Science*, 2010, 13, 234-248. ISSN: 1654-109X.
- MARTÍNEZ-DURO, E. et al. Does aboveground vegetation composition resemble soil seed bank during succession in specialized vegetation on gypsum soil? *Ecological Research*, 2012, **27**(1), 43-51. ISSN: 1440-1703.
- MIRITI, M.N. et al. Episodic death across species of desert shrubs. *Ecology*, 2007, 88, 32–36. ISSN: 0012-9658.
- MORENO, J.C., Coord. *Lista Roja 2008 de la flora vascular española*. Madrid: Dirección General de Medio Natural y Política Forestal (Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino) y Sociedad Española de Biología de la Conservación de Plantas), 2008. ISBN 978-84-691-7375-6.
- OLANO, J.M.; CABALLERO, I. Y ESCUDERO, A. Soil seed bank recovery occurs more rapidly than expected in semi-arid Mediterranean gypsum vegetation. *Annals of Botany*, 2012, 109, 299–307. ISSN: 0305-7364.
- PUGNAIRE, F.I. Y LÁZARO, R. Seed bank and understorey species composition in a semi-arid environment, the effect of scrub age and rainfall. *Annals of Botany*, 2000, 86, 807-813. ISSN: 0305-7364.
- ROMAO, R.L. Y ESCUDERO, A. Gypsum physical soil crusts and the existence of gypsophytes in semi-arid central Spain. *Plant Ecology*, 2005, 181, 1-11. ISSN: 1385-0237.
- TER HEERDT, G.N.; VERWEIS, G.L.; BAKKER, R.M. Y BAKKER, J.P. An improved method for seed banks analysis: emergence after removing the soil by sieving. *Functional Ecology*, 1996, 10, 144-151. ISSN: 1365-2435.

- THOMPSON, K.; BAKKER, J.P. Y BEKKER, R.M. *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997. ISBN: 978-0521495196.
- VALLADARES, F. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Madrid: Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S. A., 2004. ISBN: 84-8014-552-8.
- VENABLE, D.L. et al. Seed dispersal of desert annuals. *Ecology*, 2008, 89, 2218–2227. ISSN: 0012-9658.

Aceptado: 28/01/2015