

EFFECTO DE UNA PERTURBACIÓN INTENSA SOBRE LAS PROPIEDADES EDÁFICAS DE DOS BOSQUES TEMPLADOS DEL SURESTE DE LOS ESTADOS UNIDOS

R. Paramá y A. Gallardo

Departamento de Ecología e Biología Animal, Facultad de Biología. Universidade de Vigo. Campus Lagoas-Marcosende. 36200-VIGO (Pontevedra, España). Correo electrónico: rparama@uvigo.es; gallardo@uvigo.es.

Resumen

La Costa Este de los Estados Unidos se ve sometida a fuertes vientos y huracanes, que en ocasiones causan el desplome de árboles y la apertura de claros. La formación de claros (gaps) juega un papel importante en la dinámica y evolución de los bosques, afectando tanto a las variables bióticas como a las abióticas de los mismos. En este estudio se examina el impacto que produce la apertura de gaps en algunas propiedades edáficas del medio. Nuestra hipótesis plantea que este tipo de perturbación debería aumentar la concentración de nutrientes y agua en el suelo, y que este efecto debería notarse más en los horizontes superficiales que en los profundos. El presente estudio se realizó en dos bosques templados de Carolina del Norte (EEUU). Estos resultados sugieren que una perturbación intensa, como la apertura de un claro en un bosque, provoca cambios tanto en la disponibilidad de nutrientes como en las propiedades físicas del suelo. Sin embargo, la dirección de estos cambios depende de las características locales del ecosistema.

Palabras clave: *Huracán, Duke Forest, Coweeta LTER, Nutrientes, Gap*

INTRODUCCIÓN

Una perturbación es cualquier suceso relativamente discreto en el tiempo que altera el ecosistema, comunidad, o estructura de la población y cambia los recursos, la disponibilidad del sustrato, o el medio físico (PICKETT & WHITE, 1985). La formación de claros (gaps), es una perturbación que en muchos bosques se produce con frecuencia y a pequeña escala.

Los gaps aumentan la heterogeneidad del bosque (DENSLOW, 1987), alterando la abundancia y distribución de los recursos tanto bióticos como abióticos. La apertura de un gap genera cambios en las condiciones de radiación solar y temperatura, en el balance hídrico y en la disponibilidad de nutrientes en el suelo (PARFITT *et al.*, 2002).

Un gap se caracteriza por ser heterogéneo, pudiendo contener raíces levantadas, que exponen el suelo mineral y forman hoyos en el suelo, así como ramas caídas y hojas que pueden alterar la composición mineral del mismo (WHITMORE, 1989). Entre otros efectos, la eliminación de la cobertura está asociada a cambios en el ciclo de nutrientes por la muerte de las raíces de los árboles, por producir cambios en la composición del sotobosque y por conllevar cambios directos sobre la estructura del suelo (DENSLOW *et al.*, 1998).

Nuestra hipótesis plantea que la caída masiva de árboles debería aumentar la concentración de nutrientes disponibles y agua en el suelo, y que este efecto debería notarse más en los horizontes superficiales que en los profundos. Los objetivos que se persiguen con el presente estu-

dio fueron: (i) determinar los cambios que se producen en distintas propiedades del suelo después de una perturbación intensa y (ii) comprobar si estos cambios son consistentes en dos ecosistemas de características bien contrastadas.

METODOLOGÍA

Zona de estudio

El estudio se ha desarrollado en el Sureste de los Estados Unidos, en el estado de Carolina del Norte (NC). Para ello se tomaron muestras de dos ecosistemas distintos: el Duke Forest (35°09'N, 79°09'W), un bosque mixto de coníferas y caducifolios con escasa pendiente y próximo a la costa atlántica, con un clima templado cálido y una precipitación media anual de 1250 mm (PEET & CHRISTENSEN, 1980). El suelo está clasificado como Ultisol, con un perfil moderadamente ácido (pH=4.75) bien desarrollado (ANDREWS *et al.*, 2000). Por otro lado, el Coweeta Hydrologic Laboratory LTER (35°03'N, 83°27'W), un bosque mixto situado en la cordillera de los Apalaches. La elevación de Coweeta oscila entre 675 y 1592 m (BECKAGE *et al.*, 2000). El clima está clasificado como templado, con inviernos fríos y veranos templados. La media anual de precipitaciones es de 1800 mm y se distribuyen regularmente durante todo el año. Los suelos están clasificados como Inceptisoles (BECKAGE *et al.*, 2000) con un pH entre 4.5 y 5.0. Esta zona se caracteriza por presentar una gran cantidad de matorrales y arbustos bajo el dosel arbóreo, siendo el más importante de ellos el *Rhododendron maximum*.

Muestreo de Campo

Las muestras de suelo fueron recogidas durante los meses de agosto y septiembre de los años 2001 y 2002 en los bosques de Duke y Coweeta. Durante el año 2001 se recogieron muestras de ocho parcelas en el Duke Forest y diez parcelas en Coweeta LTER. En ambas zonas de muestreo, las parcelas fueron realizadas siguiendo un eje horizontal y otro vertical. A lo largo de estos transectos (norte-sur, este-oeste) se tomaron muestras separadas unas de otras entre 5 y 10 m. En Duke, cuatro parcelas presentan un diámetro de 70 m, y las otras cua-

tro, 40 m. En Coweeta 6 de ellas tienen un diámetro de 60 m y las otras cuatro un diámetro menor de 40 m. En Duke se tomaron 19 muestras de suelo en las parcelas grandes y 13 en las pequeñas. En Coweeta, se tomaron 13 en las grandes y 9 en las pequeñas. Las muestras fueron recogidas con un cilindro de acero de 30 cm de largo y 5 cm de diámetro. El suelo fue almacenado en bolsas de polietileno.

Durante el mes de febrero del año 2002 se realizó la apertura de los gaps. Para simular el efecto de un huracán, los gaps fueron creados por derribo de los árboles. Los gaps grandes presentaron un área de 1.256,6 m² y los pequeños 314,2 m². Las muestras de suelo fueron tomadas a una distancia no superior a 5 cm del punto donde se habían recogido en el año anterior. Se acumularon un total de 242 muestras de suelo por año en Duke y 222 en Coweeta.

Análisis de Laboratorio

El procesado en el laboratorio fue el mismo para los dos años de muestreo y para ambos ecosistemas. Las muestras fueron pesadas e introducidas en bolsas de papel para ser secadas en una estufa de aire forzado a una temperatura constante de 60 °C. El tiempo de secado fue de aproximadamente una semana. Posteriormente fueron tamizadas empleando un tamiz de 0.5 mm de luz de malla y reducidas a fino polvo con la ayuda de un molino. Los análisis practicados a las muestras determinaron la densidad aparente del suelo, el porcentaje materia orgánica, humedad gravimétrica, C total y N total y las concentraciones de NO₃⁻-N, NH₄⁺-N, y PO₄³⁻-P.

El porcentaje de materia orgánica fue determinado por combustión de las muestras (NELSON & SOMMERS, 1996), la densidad aparente del suelo fue calculada a partir de la masa de las muestras recogidas y el volumen del cilindro y la humedad gravimétrica se obtuvo por la diferencia de peso húmedo y seco expresada en porcentaje (ALLEN *et al.*, 1974). Los análisis de C total y N total fueron realizados valiéndose de un analizador elemental de CNS. El NO₃⁻-N NH₄⁺-N se extrajeron con KCl 2M (D'ELIA *et al.*, 1977) y el PO₄³⁻-P se fue extraído con NaHCO₃ (con un pH ajustado de 8.5). Estos nutrientes fueron analizados por un método colorimétrico automatizado utilizando un equipo TRAACS® 800.

Análisis estadístico

Se realizaron ANOVA de medidas repetidas para conocer la existencia de cambios anuales significativos para las distintas variables, usando fechas de muestreo de agrupamiento. Cuando no se cumplían algunas de las asunciones teóricas del ANOVA los datos fueron transformados utilizando el logaritmo decimal del valor de la variable (+1 en caso de que la variable tomase valores comprendidos entre 0 y 1). Los resultados estadísticos fueron aceptados como significativos cuando $p < 0.05$. Las diferencias significativas fueron representadas mediante boxplots. El programa empleado para el análisis estadístico fue el STATISTICA 5.0 (<http://www.statsoft.com>).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las dos zonas estudiadas fueron significativamente diferentes ($p < 0.05$) para las concentraciones de todos los nutrientes estudiados excepto para el fosfato y nitrato, cuyas concentraciones fueron similares en ambas comunidades, siendo el suelo de Coweeta más rico en nutrientes (Tabla 1). En Duke, la materia orgánica, la humedad (Figura 1) y todos los nutrientes salvo el fosfato experimentaron un aumento generalizado tras la perturbación. En Coweeta, únicamente el amonio experimentó un aumento tras la creación del gap. Por el contrario, la humedad (Figura 2) y el carbono disminuyeron significativamente tras la perturbación.

La compactación del suelo que se produce por la muerte de las raíces se traduce en un aumento de la densidad aparente del suelo (KEENAN & KIMMINS, 1993). En ninguno de los dos ecosistemas estudiados se apreció este efecto. En Duke, la densidad del suelo disminuyó tras la perturbación, mientras que en Coweeta las diferencias no fueron significativas. La disminución en la densidad en Duke, sugiere que grandes cantidades de materia orgánica están siendo incorporadas al suelo como consecuencia de la apertura de los gaps. La presencia de materia orgánica en el horizonte superficial hace que la densidad aparente aumente con la profundidad, tal y como ocurre en los dos ecosistemas estudiados. Sin embargo, el efecto de la incorporación de la materia orgánica al suelo no se apreció en Coweeta, en donde la existencia de un denso sotobosque de rododendros ha podido evitar la incorporación de biomasa al perfil del suelo.

Las diferencias en humedad encontradas entre los dos años de muestreo no parecen estar relacionadas con diferencias en la precipitación entre años (datos no mostrados). En Duke, el incremento de la humedad puede estar relacionado con la disminución de la transpiración en el gap. Estos resultados están en concordancia con los datos obtenidos por ISEMAN *et al.* (1999) en un bosque caducifolio del Norte de los Estados Unidos. Sin embargo, aunque la transpiración es menor dentro del gap, presumiblemente la evaporación podría ser mayor, debido a un aumento de la temperatura del aire y del suelo. En Coweeta,

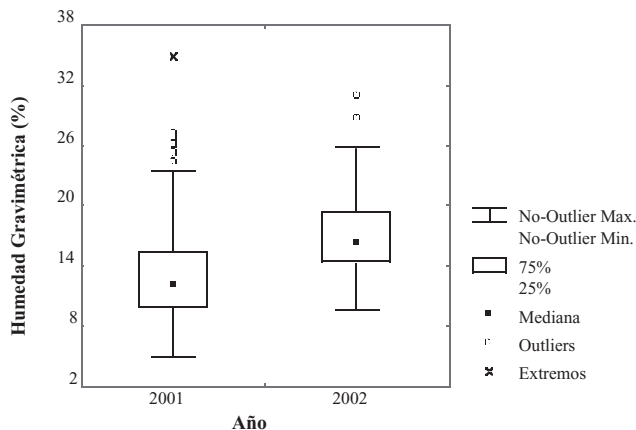


Figura 1. Variación del porcentaje de humedad del suelo en Duke con la perturbación ($p < 0.001$)

	DUKE										
	2001					2002					
	max	min	media (±se)	s ²	s	max	min	media (±se)	s ²	s	p
PC (%)	15.58	1.65	4.66 (±0.13)	3.78	1.94	13.37	1.84	5.24 (±0.14)	4.97	2.23	***
HM (%)	34.87	4.98	12.88 (±0.30)	22.11	4.70	31.01	9.58	16.97 (±0.23)	13.16	3.63	***
BD (g cm ⁻³)	1.98	0.61	1.23 (±0.02)	0.11	0.32	2.04	0.45	1.01 (±0.02)	0.08	0.28	***
NO ₃ ⁻ -N (mg kg ⁻¹)	0.71	0.10	0.19 (±0.01)	0.01	0.08	3.07	0.11	0.37 (±0.02)	0.14	0.38	***
NH ₄ ⁺ -N (mg kg ⁻¹)	20.81	0.81	6.47 (±0.21)	11.03	3.32	18.11	2.04	6.68 (±0.21)	10.35	3.22	*
PO ₄ ³⁻ -P (mg kg ⁻¹)	10.22	0.00	1.21 (±0.08)	1.61	1.27	5.27	0.00	1.26 (±0.08)	1.37	1.17	n.s.
C total(%)	6.66	0.16	1.36 (±0.06)	0.94	0.97	6.28	0.26	1.56 (±0.07)	1.20	1.09	**
N total(%)	0.32	0.01	0.07 (±0.00)	0.00	0.05	0.26	0.02	0.09 (±0.00)	0.00	0.05	***
C:N (%)	29.76	11.34	18.25 (±0.16)	0.24	1.03	31.20	9.96	17.22 (±0.16)	0.27	0.97	***
	COWEETA										
	2001					2002					
	max	min	media (±se)	s ²	s	max	min	media (±se)	s ²	s	P
PC (%)	74.13	2.95	16.81 (±0.55)	66.90	8.18	92.12	3.99	16.93 (±0.59)	78.35	8.85	n.s.
HM (%)	68.17	9.64	32.11 (±0.61)	82.32	9.07	66.48	7.71	26.97 (±0.57)	73.30	8.56	***
BD (g cm ⁻³)	1.52	0.16	0.65 (±0.02)	0.05	0.23	1.34	0.09	0.67 (±0.01)	0.05	0.22	n.s.
NO ₃ ⁻ -N (mg kg ⁻¹)	0.67	0.10	0.30 (±0.01)	0.02	0.14	3.10	0.11	0.35 (±0.02)	0.13	0.36	n.s.
NH ₄ ⁺ -N (mg kg ⁻¹)	66.69	0.95	15.37 (±0.72)	114.86	10.72	190.24	1.91	16.20 (±1.02)	232.79	15.26	*
PO ₄ ³⁻ -P (mg kg ⁻¹)	97.78	0.00	1.55 (±0.45)	45.11	6.72	114.96	0.00	1.71 (±0.52)	59.78	7.73	n.s.
C total(%)	29.94	0.34	5.63 (±0.26)	15.38	3.92	39.16	0.40	5.28 (±0.29)	18.92	4.35	*
N total(%)	1.01	0.02	0.25 (±0.01)	0.03	0.17	1.40	0.02	0.24 (±0.01)	0.03	0.18	n.s.
C:N (%)	40.14	16.74	23.15 (±0.16)	0.28	1.18	42.94	12.6	21.92 (±0.16)	0.26	0.84	***

Tabla 1. Estadística descriptiva de Duke y Coweeta en función del año de muestreo. Duke n = 242, Coweeta n = 222; max: máximo, min: mínimo, se: error estándar, s²: varianza, s: desviación típica. Las significaciones obtenidas a partir del análisis de la varianza se marcan como: n.s.: no significativo, *p < 0.05, **p < 0.01 y ***p < 0.001. PC: pérdida por combustión; HM: humedad gravimétrica; BD: densidad aparente.

el balance entre transpiración y evaporación podría haber sido negativo debido a la existencia del sotobosque de *Rhododendron maximum*. Además, en Coweeta se puede producir una entrada de agua por goteo desde la cobertura, por estar frecuentemente sometido a nubes y nieblas. Los árboles “atrapan” las gotas de esas fuentes más eficientemente que otras formas de vegetación más bajas (KEENAN & KIMMINS, 1993).

El aumento de la materia orgánica, C y N total tras la creación del gap en Duke, puede ser explicado por el aporte al perfil del suelo de nueva hojarasca procedente de los árboles derribados. En Coweeta, sin embargo, no se produjo un aumento de este tipo. Ello podría ser debido nuevamente a la presencia de la cobertura de arbustos, que podría retrasar la incorporación de la materia orgánica al suelo, pero también a que

al ser una zona con alto contenido en materia orgánica, la posible incorporación de nueva materia orgánica procedente de los árboles caídos tendría menor efecto sobre el suelo.

La relación C:N disminuyó significativamente con la creación del gap en ambos ecosistemas. Esta disminución es difícil de explicar, teniendo en cuenta que la relación C:N de la hojarasca es normalmente superior a la relación C:N del suelo. La mayor incorporación relativa de N que de C al suelo hay que explicarla en términos del metabolismo microbiano que se establece en el gap. Después de la perturbación se suelen establecer poblaciones microbianas pioneras con una alta actividad respiratoria. Estas poblaciones podrían haber respirado parte del C más lábil procedente de la hojarasca, mientras que podrían haber retenido el N en sus tejidos, un elemento limitante para

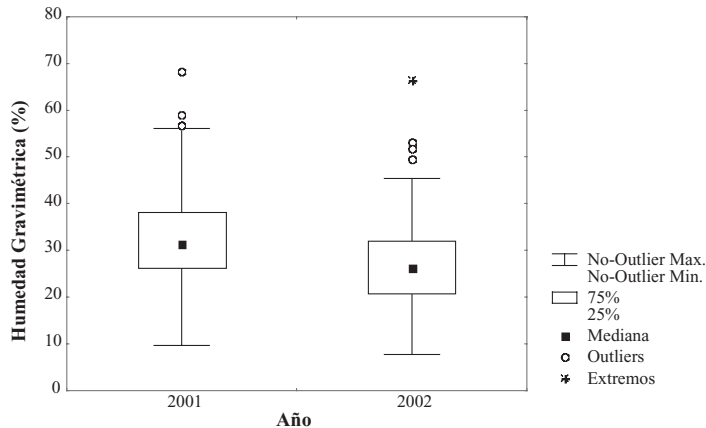


Figura 2. Pérdida de humedad registrada en Coweeta con la formación de los gaps ($p < 0.001$)

los microorganismos en este tipo de bosques (GALLARDO & SCHLESINGER, 1994).

Varios autores han encontrado un aumento generalizado en la concentración de nutrientes disponibles del bosque tras la apertura de gaps (ej. DENSLOW *et al.*, 1998). El incremento en la cantidad de nutrientes en el suelo tras una perturbación se explica por el aumento de las tasas de mineralización y nitrificación, así como por la disminución de la toma de nutrientes por parte de los vegetales (VITOUSEK *et al.*, 1979). A su vez, el incremento de las tasas de mineralización y nitrificación se explican por el aumento de materia orgánica, C y N total en el suelo, por la disminución de la relación C:N, y por el aumento de la humedad y temperatura que frecuentemente se da tras las perturbaciones que afectan a la cobertura arbórea (ej. MATSON & VITOUSEK, 1981). En nuestro estudio, tras la apertura del gap se observó incrementos en las cantidades de amonio y nitrato del suelo, lo que puede sugerir que las tasas de mineralización y nitrificación se incrementaron por alguno o varios de los mecanismos numerados anteriormente. La relación C:N disminuyó en ambos ecosistemas, lo que debería aumentar la tasa de mineralización del nitrógeno. Y aunque la humedad solo aumentó en Duke, es probable que se hubiera dado un incremento en la temperatura en ambos ecosistemas. Sin embargo, la concentración de nutrientes disponibles en el suelo fue muy variable de un año a otro, y los cambios observados, por sí solos, no tienen porque ser un efecto de la perturbación. La concen-

tración de fósforo en el suelo, no cambió en ninguno de los dos ecosistemas, siendo aparentemente más resistente a este tipo de perturbación, lo que coincide con su retención en el ecosistema por mecanismos geoquímicos, menos sensibles a la perturbación que los mecanismos de retención biológicos (VITOUSEK & HOWARTH, 1991).

En general, el comportamiento de los dos ecosistemas después de seis meses de sufrir una perturbación similar fue muy distinto. En Duke se produjeron modificaciones de prácticamente todos los nutrientes, en Coweeta no. Ya RUNKLE (1992) apuntaba que de forma estricta un gap creado en una zona de matorrales (como es Coweeta) no debería de ser considerado un gap, ya que aunque sí lo parece en su estructura, en su dinámica no lo es. Es obvio, que la cobertura del bosque influye en factores tales como la temperatura, la humedad y la naturaleza física y química de la hojarasca (PRESCOTT, 2002), afectando al ciclo de los nutrientes. Su desaparición, sin embargo puede modificar estos factores de forma distinta según el tipo de ecosistema, contribuyendo de forma significativa la capacidad que tenga el sotobosque superviviente para modificar el balance lumínico, hídrico y de nutrientes en el gap.

CONCLUSIONES

La apertura de gaps produjo cambios significativos en algunas variables edáficas, cambios que no coincidieron en los dos ecosistemas. Es

decir, ecosistemas diferentes se comportaron de forma diferente frente a la misma perturbación: en Duke, un ecosistema pobre en materia orgánica del suelo y nutrientes y carente de sotobosque, la apertura del gap produjo una disminución de la densidad bruta y un aumento de la humedad edáfica, junto con un incremento en materia orgánica, C y N total del suelo; en Coweeta, un ecosistema con alto contenido en materia orgánica y nutrientes y con un denso sotobosque, la apertura del gap provocó una disminución de la humedad edáfica y del porcentaje de C.

Tanto en Duke como en Coweeta disminuyó la relación C:N, sugiriendo una retención biológica del N con respecto al C tras la apertura del gap.

En ambos ecosistemas aumentó el amonio en el suelo tras la apertura del gap, sin embargo el fosfato permaneció constante, reflejando los diferentes mecanismos que controlan la disponibilidad de estos nutrientes en el suelo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLEN, S.E.; GRIMSHAW, H.M.; PARKINSON, J.A. & QUARMBY, C.; 1974. *Chemical analysis of ecological materials*. Balckwell Scientific Publications. Osney mead. Oxford.
- ANDREWS, J.A.; MATAMALA, R.; WESTOVER, K.M. & SCHLESINGER, W.H.; 2000. Temperature effects on the diversity of soil heterotrophs and the $\delta^{13}\text{C}$ soil-respired CO_2 . *Soil Biol. Biochem.* 32: 699-706.
- BECKAGE, B.; CLARK, J.S.; CLINTON, B.D. & HAINES, B.L.; 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Can. J. For. Res.* 30: 1617-1631.
- D'ELIA, C.F.; STEUDLER, P.A. & CORWIN, N.; 1977. Determination of total nitrogen in aqueous samples using persulfate digestion. *Limnol. Oceanog.* 22: 760-764.
- DENSLOW, J.S.; 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.
- DENSLOW, J.S.; ELLISON, A.M. & SANFORD, R.E.; 1998. Treefall gap size effects on above- and below- ground processes in a tropical wet forest. *J. Ecol.* 86: 597-609.
- GALLARDO, A. & SCHLESINGER, W.H.; 1994. Factors limiting microbial biomass in the mineral soil and forest floor of a warm-temperate forest. *Soil Biol. Biochem.* 26 (10): 1409-1415.
- ISEMAN, T.M.; ZAK, D.R.; HOLMES, W.E. & MERRILL, A.G.; 1999. Revegetation and nitrate leaching from Lake States Northern Hardwood Forests following harvest. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 63: 1424-1429.
- KEENAN, R.J. & KIMMINS, J.P.H. 1993. The ecological effects of clear-cutting. *Environ. Rev.* 1: 121-144.
- MATSON, P.A. & VITOUSEK, P.M.; 1981. Nitrogen mineralization and nitrification potentials following clear-cutting in the Hoosier National Forest, Indiana. *Forest Sci.* 27: 781-791.
- NELSON, D.W. & SOMMERS, L.E.; 1996. Total carbon, organic carbon and organic matter. *In: Methods of soil analysis*. Part 3. Chemical methods SSSA. Book Series nº5.
- PARFITT, R.L.; SALT, G.J. & HILL, L.F.; 2002. Clearcutting reduces nitrate leaching in a pine plantation of high natural N status. *Forest Ecol. Manag.* 170:43-53.
- PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S.; 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Presss. New York. NY.
- PEET, R.K. & CHRISTENSEN, N.L.; 1980. Hardwood forest vegetation of the North Carolina Piedmont. *Veröffentlinchingen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübél, Zürich* 69: 14-39.
- PRESCOTT, C.E.; 2002. The influence of the forest canopy on nutrient cycling. *Tree Physiol.* 22: 1193-1200.
- RUNKLE, J.R.; 1992. *Guidelines and sample protocol for sampling forest gaps*. USDA Forest Service. General Technical Report PNW-GTR-283, Pacific Northwest Research Station. Portland, Oregón.
- VITOUSEK, P.M.; GOSZ, J.R.; GRIER, C.C.; MELILLO, J.M.; REINERS, W.A. & TODD, R.L.; 1979. Nitrate losses form disturbed ecosystems. *Science* 204: 469-474.
- VITOUSEK, P.M. & HOWARTH, R.W.; 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea-how can it occur?. *Biogeochemistry* 13: 87-115.
- WHITMORE, T.C.; 1989. Canopy gaps and the two mayor groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.