

Impacto del fuego en la estructura, diversidad y regeneración de especies arbóreas en un bosque de Miombo de la provincia de Huambo (Angola)

Euclides Januário Tulumba Siquilile¹, Daniel Michael Griffith², David Ariza Mateos³, Guillermo Palacios Rodríguez⁴

¹Maestro en Ciencias Forestales, Universidad José Eduardo dos Santos, Angola *Autor correspondiente: (euclidesjan@gmail.com)

²Doctor en Ecología e Biología Evolutiva, Universidad Técnica Particular de Loja, Ecuador.

³Doctor en Ingeniería Forestal, Universidad de Córdoba, España.

⁴Doctor en Ingeniería Forestal, Universidad de Córdoba, España.

Histórico: Submetido em: 20/05/2021 Revisado em 30/05/2021 e aceito em: 29/07/2021

RESUMEN

Para evaluar el impacto de la falla ecológica de especies arbóreas en un bosque de miombo, se estudió la estructura, diversidad de la regeneración forestal en dos parcelas con condiciones de manejo contrastantes (una con registro de incendios forestales de baja intensidad y otra con período de incidencia) en Chianga, Provincia de Huambo, Angola. Una parcela de muestra permanente de 40 x 30 m se ubicó al azar en cada fragmento, dividida en cuatro subparcelas de 20 x 15 m. Se midió con cinta marca Suunto π o diámetro normal de árboles comunes ≥ 1 cm. La altura se mide con un hipsómetro Suunto, debido a la diferencia entre la medida obtenida y el vértice superior del árbol en la base a una distancia cercana o aislada. Se contó el número de plántulas comunes < 1 cm en todas las subparcelas. Se encontraron ligeras diferencias en la estructura de los árboles. A pesar de esto, el fuego no parece haberse visto afectado negativamente por diversidades y regeneraciones, ya que algunos de estos parámetros superiores no se han quemado. En general el bosque intacto, mayor diámetro, altura y densidad, en términos de valores de regeneración, o estado de desarrollo de la misma especie y riqueza de especies, fue miombo mayor o quemado. Estos resultados sugieren que la fuente de intensidad intermedia puede servir como instrumento para el adecuado manejo y renovación del miombo angoleño. Se necesitan estudios futuros con un mayor número de parcelas para confirmar estos resultados.

Palabras-Claves: fuego, miombo, estructura, diversidad, regeneración

Impacto do fogo na estrutura, diversidade e regeneração natural de espécies arbóreas de uma floresta de miombo na província do Huambo (Angola)

RESUMO

Para avaliar o impacto do fogo no funcionamento ecológico das espécies arbóreas de uma floresta de miombo, a estrutura, diversidade e a regeneração foram estudadas em duas parcelas sob condições de manejo contrastantes (uma com recorrência de incêndios florestais de baixa intensidade e outra sem ocorrência de incêndios) em Chianga, província do Huambo, Angola. Uma parcela permanente de amostragem de 40 x 30m se localizou aleatoriamente em cada fragmento, dividida em quatro subparcelas de 20 x 15m. Se mediu com uma cinta π de marca Suunto o diâmetro normal das árvores com $dn \geq 1$ cm. A altura se mediu com um hipsómetro Suunto, por diferença entre a medição obtida no vértice superior da árvore e na base a uma distância próxima ao solo. Se contou o número de plântulas com $dn < 1$ cm em todas as subparcelas. Foram encontradas ligeiras diferenças na estrutura das árvores. Apesar disso, a ação do fogo parece não ter afetado negativamente a diversidade e a regeneração, visto que alguns destes parâmetros foram superiores no miombo queimado. A floresta intacta em geral, apresentou maior diâmetro, altura e densidade, enquanto os valores de regeneração, o estado de desenvolvimento da mesma e a riqueza de espécies, foram maiores para o miombo queimado. Os nossos resultados sugerem que o fogo de intensidade intermédia pode servir como um instrumento para a gestão adequada e renovação do miombo angolano. Estudos futuros com um maior número de parcelas são necessários para confirmar esses resultados.

Palavras-chave: fogo, miombo, estrutura, diversidade, regeneração.

Siquilile, E.J.T., Griffith, D.M., Mateos, D.A., Rodriguez, G.P. (2021). Impacto del fuego en la estructura, diversidad y regeneración de especies arbóreas en un bosque de Miombo de la provincia de Huambo (Angola). **Meio Ambiente (Brasil)**. v.3, n.4, 069-082.



1. Introducción

Podemos esperar muchos cambios en la actividad de los incendios forestales como resultado del cambio global (Resco de Dios, 2020). Aunque los incendios forestales tropicales son naturalmente raros, se han vuelto más frecuentes e intensos en respuesta a cambios recientes en el uso de la tierra y el clima (Nóbrega et al., 2019). Uno de los ecosistemas más importantes del cono sur de África son las formaciones de miombo, que es un tipo de sabana boscosa que se caracteriza por su alta diversidad de flora y fauna y susceptibilidad al fuego (Ryan, Williams & Grace, 2011).

En esta se encuentran principalmente tres géneros de plantas leguminosas de la subfamilia Caesalpinioideae: *Brachystegia*, *Julbernardia* e *Isoberlinia*, donde la especie más importante y de mayor distribución es *Brachystegia spiciformis* Benth, (Kanschik & Becker, 2001). Los árboles del miombo suelen alcanzar alturas en el dosel entre los 10-20 m, y en suelos más profundos algunas especies pueden llegar a 30 m, aunque el miombo de porte arbustivo puede ser mucho más bajo y alcanzar apenas los 3 m de altura (Desanker & Prentice, 1994). La composición de las especies en el miombo está muy influenciada por la presión selectiva del fuego, cuya principal causa es de origen antrópico (Pérez & Sicard, 2003). El clima de las áreas de distribución del miombo está caracterizado por una prolongada temporada seca que puede durar 7-8 meses, siendo que, en esta estación la vegetación herbácea seca y el desfronde de las caducifolias leñosas se acumulan como combustible en el suelo (Chidumayo, 1992).

El fuego es un factor clave en la formación del miombo, teniendo una importancia relevante sobre la biodiversidad y la dinámica forestal, a pesar de que existe discrepancia sobre el tema (Ryan & Williams, 2011). Sin embargo, la evolución de la estructura, diversidad y composición de la vegetación del miombo depende en gran parte de la intensidad y frecuencia del fuego (Ribeiro, Shugart & Allen, 2008). En ausencia de éste, algunos estudios han mostrado que la densidad de árboles aumenta y el miombo se convierte en un bosque dominado por especies perennes que eventualmente forman un dosel cerrado constituido por árboles altos (Cauldwell & Ziegler, 2000), en contraste, la exposición a incendios intensos y repetidos transforma el miombo a un bosque bajo y abierto con especies tolerantes al fuego como gramíneas, otras plantas anuales y árboles pequeños y los incendios intensos impiden el desarrollo de las especies leñosas más importantes del miombo como *B. spiciformis* y *J. globiflora*. A la vez, los incendios moderados favorecen la germinación de algunas especies, cuya semilla está protegida por una cápsula dura (Banda, Schwartz & Caro, 2006).

Las características ecológicas pueden ayudar a explicar las respuestas de las especies al manejo del paisaje, sin embargo, el tipo e intensidad de la perturbación y la biogeografía de la región afectan la interacción características-perturbación (Singh et al., 2018). El efecto de la intensidad y frecuencia del fuego en la comunidad arbórea del miombo concuerda con la “hipótesis de perturbaciones intermedias”, que afirma que las perturbaciones intermedias facilitan la coexistencia de diversas especies a diferencia de la ausencia de perturbaciones o perturbaciones intensas (Connell, 1978).

El efecto del fuego sobre los árboles del miombo también depende del periodo fenológico del bosque. Por ejemplo, un incendio intenso al final de la estación seca, cuando la mayoría de las especies producen semillas, puede eliminar casi toda la regeneración de ese año y si esto sucede año tras año, eventualmente se pierden las especies arbóreas más importantes del miombo (Cauldwell & Ziegler, 2000), una vez que la regeneración es un punto crítico para las especies vegetales del mismo. Por lo tanto se ha considerado la capacidad de rebrotar como una estrategia de sobrevivencia a los incendios en gran parte de las especies de esta formación vegetal (Nefabas & Gambiza, 2007). Un número bastante variado de plántulas de todas las especies presentes también tienen la capacidad para rebrotar siendo capacidad de tolerancia a la sombra lo que más condiciona esta característica (Desanker & Prentice, 1994). La sobreexplotación de Miombo mediante la tala de árboles para carbón vegetal, leña, curado de tabaco, la expansión de las tierras agrícolas y los incendios forestales conducen a la deforestación y la degradación de los bosques, acompañadas de varios efectos negativos en los medios de vida humanos. La regeneración como estrategia de supervivencia después de una

perturbación es una característica funcional importante de la planta para su sostenibilidad (Godbless, Anthony & Josiah, 2019).

Los efectos de los incendios causados por el hombre en el miombo es un tema de debate hoy en día, sobre todo cuando se quiere optimizar las ventajas del uso del fuego en el manejo de estos bosques. Hay un conflicto entre las políticas oficiales y las prácticas de las comunidades rurales, debido en gran parte a la falta de información ecológica básica sobre el papel del fuego en la dinámica de este ecosistema. La gestión inadecuada del régimen de incendios resulta en una gran pérdida de beneficios sociales, económicos y ambientales para las comunidades rurales (Eriksen, 2007).

De acuerdo con Godlee et al. (2020) los bosques estacionales del sur de África, de los que forma parte Angola, la composición y estructura de las especies varían ampliamente, produciendo una gran variedad de tipos de bosques estacionales. Estos bosques bosques en la provincia de Huambo, al igual que los bosques de las tierras altas de Huíla en el suroeste de Angola, representan la extensión extrema suroeste de la ecorregión miombo y son marcadamente más secos que otros bosques dentro de esta ecorregión, aunque están poco estudiados, en comparación con los más orientales en la ecorregión de miombo.

Estudios previos han investigado el impacto del fuego en los mimbos de Zimbabwe Zambia, Tanzania, Malawi, Mozambique y Botswana, pero no se tiene constancia de ningún trabajo sobre esta temática realizado en Angola. Esta primera investigación ayudará a mejorar el conocimiento científico de la influencia del fuego sobre las variables antes referidas en el miombo angoleño.

Para evaluar el impacto del fuego en la estructura y regeneración natural en este trabajo, se compararon las variables mencionadas entre un área de miombo quemado y otro no quemado en la reserva forestal Brito Teixeira, en Chianga, Provincia de Huambo.

Se pretende con este trabajo dar respuesta a las siguientes preguntas:

1. ¿Puede el fuego en el miombo afectar la estructura y la densidad de los árboles adultos del bosque?
2. ¿Cuál será el impacto del fuego en la regeneración de plántulas en el miombo quemado?
3. ¿Puede el fuego afectar a la abundancia relativa y la diversidad de especies en el bosque quemado?

2. Materiales y métodos

2.1. Área de estudio

El estudio se realizó en el bosque de miombo de la Chianga, ubicado en el campus de la Facultad de Ciencias Agrarias (FCA), en la provincia de Huambo, Angola. La región está clasificada como bosque caducifolio tropical con 800 a 1396 mm de precipitación anual y seis meses de estación seca entre abril y octubre. La temperatura media anual de la región es de 20 °C con suelo ligeramente ferralítico de color amarillo o naranja con textura arcillosa y pH entre 5,2 y 5,5 (Diniz, 2006).

El bosque está dividido por una carretera de acceso a la FCA, teniendo así dos fragmentos, uno sin ocurrencia de fuego (A) y otro con ocurrencia de fuego (B). La figura 1, ilustra la situación y los límites del área de estudio.

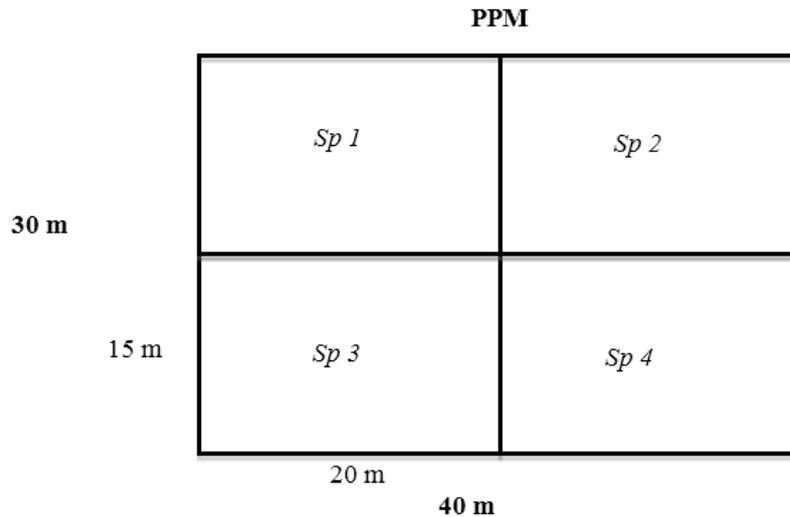
Figura 1. Situación del área de estudio



2.2. *Diseño experimental*

Una parcela permanente de muestreo (PPM) de 40 x 30 m se localizó aleatoriamente dentro de cada uno de los dos hábitats estudiados: A) miombo no intervenido y B) miombo quemado. Cada parcela fue dividida en cuatro subparcelas (Sp) de 20 x 15 m para facilitar el proceso de medición y determinar la posición relativa de las plantas individuales a partir de los lados de la parcela, como se puede observar en la Figura 2.

Figura 2 – Esquema de las parcelas permanentes de muestreo en el miombo de la Chianga.



2.3. Medición y registro de datos

La medición y registro de datos se basó en la metodología utilizada por Makumbe et al. (2020).

2.3.1. Medición del diámetro de los ejemplares inventariables

Se midió con una cinta π de la marca Suunto el diámetro normal (dn) de todos los árboles con $dn \geq 1$ cm (de aquí en adelante llamados “árboles”).

2.3.2. Medición de la altura de los ejemplares inventariables

Se realizó la medición de la altura de cada árbol con un hipsómetro Suunto. Esta medición se llevó a cabo por diferencia entre la medición obtenida en el vértice superior del árbol y la medición obtenida en la base a una distancia próxima al suelo.

2.3.4. Conteo del regenerado

Se contó el número de plántulas con $dn < 1$ cm (de aquí en adelante llamadas el “regenerado”) en todas las subparcelas y se clasificaron en dos intervalos de altura: 1) altura $< 0,5$ m y 2) altura $\geq 0,5$ m. Se anotó en los estadillos de inventario las características de dicho regenerado, las condiciones donde se manifestó, el vigor y el estado sanitario del mismo (Mostacedo & Fredericksen, 2000).

Para la regeneración se calculó el número de especies esperadas en el conjunto de las muestras, dados los datos empíricos, con un intervalo de confianza de 95%.

2.3.5. Colecta del material botánico

Se colectaron los testigos de cada especie muestreada en los dos fragmentos estudiados y se depositaron en el herbario de la FCA para su identificación, clasificación y posterior inclusión en los datos del estudio. Sin embargo, en el estudio solo se incluyeron las especies que fue posible llegar a su identificación, y las no identificadas no fueron incluidas.

En las dos parcelas muestreadas se identificaron un total de 15 especies diferentes, 6 de las cuales no se pudieron identificar según su nombre científico. En total se midieron 318 individuos con $dn \geq 1$ cm y 87 individuos del regenerado. Las 9 especies identificadas se presentan en la tabla 1 con sus respectivos nombres locales.

Tabla 1 – Especies identificadas en las dos parcelas estudiadas en el miombo de Chianga, Angola.

Nombre común	Nombre científico	N° de individuos	
		Miombo Intacto	Miombo Quemado
Ossuim	<i>Monotes dasyanthus</i> Gilg.	25	18
Akunlākunlā	<i>Psorospermum mechowii</i> Engl.	40	26

Omanda	<i>Julbernardia paniculata</i> (Benth.) Troupin	1	No existe
Ometi	<i>Hymenocardia acida</i> Tul.	26	25
Ussamba	<i>Brachystegia tamarindoides</i> Welw. ex Benth.	54	21
Ossesi	<i>Cassia angolensis</i> Wele. ex Hiern	13	9
Omia	<i>Brackenridgea arenaria</i> (De Wild. & T. Durand) N. Robson	10	4
Ossesse	<i>Albizia antunesiana</i> Harmé.	3	24
Lohengo	<i>Anisophyllea boehmii</i> Engl.	1	1

2.4. Análisis estadístico

2.4.1. Estructura y diversidad

La comparación de la estructura (tamaño, densidad) y diversidad de la vegetación arbórea entre el miombo quemado y el miombo no intervenido se realizó mediante la evaluación de cuatro parámetros: el dn medio, la altura media, la densidad de árboles y la diversidad estimada de árboles y del regenerado. El dn, la altura y la densidad se compararon cualitativamente. El número total estimado de especies de árboles y del regenerado en cada PPM, incluyendo aquellas que se encontrarían en un conjunto de muestras más grande en esa misma comunidad, se basó en el número de individuos encontrados para cada especie (Colwell et al., 2012).

Esta diversidad estimada se calculó extrapolando la diversidad en cada transepto con los estimadores Chao 1 (basados en el número de especies con uno o dos individuos) y ACE (*Abundance-base Coverage Estimator*, basado en el número de especies con 10 o menos individuos (Gotelli y Chao, 2013). Se calcularon también los índices de Simpson, que permite medir la riqueza de organismos, su abundancia relativa o cuantificar la riqueza de un hábitat; y el índice de Shannon, bastante usado en ecología para análisis de biodiversidad, que refleja la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar en la comunidad pertenezcan a la misma especie. Para calcular el número de especies en común entre árboles y el regenerado, se usaron los índices de similitud Chao-Jaccard y Chao-Sorensen.

Los índices de Chao-Jaccard y Chao-Sorensen están muy relacionados, son los dos más viejos y ampliamente utilizados para la valoración de la similitud en la composición de los ensamblajes (a veces llamado ‘solapamiento de especies’) y, por lo tanto, su complemento, la falta de similitud (Chao y Ricotta, 2019).

Para calcular los estimadores de diversidad, los índices de diversidad y los índices de similitud, se utilizó el programa estadístico *EstimateS* 8.2, que permite calcular una gran variedad de funciones, estimadores e índices de biodiversidad basados en datos de muestras bióticas (Gotelli y Colwell, 2011).

3. Resultados

3.1. Estructura

El diámetro, la altura y la densidad de árboles fueron mayores en el miombo intacto que en el miombo quemado, aunque en el caso de la altura la diferencia fue mínima. En la tabla 1, se puede ver que los individuos del miombo intacto presentaron una estructura más desarrollada tanto en grosor como en altura.

Tabla 2 – Promedio de los valores correspondientes a dn y altura (\pm error típico) y la densidad de árboles con $dn \geq 1$ cm entre el miombo intacto y el miombo quemado.

Variable	Miombo Intacto	Miombo quemado
dn (cm)	8.1 \pm 6.2	6.5 \pm 8.5
h (m)	3.5 \pm 1.5	3.3 \pm 1.9
d (árboles/ha)	1508	1158

El miombo quemado, sin embargo, presentó los mayores valores (individuales) observados en el estudio tanto en dn como en altura.

3.2. Regeneración

En ambos tipos de hábitat, el porcentaje de plántulas con altura $< 0,5$ m fue mayor que el de plántulas con altura $\geq 0,5$ m (Tabla 3). Esta diferencia fue más pronunciada en el miombo intacto, donde el 97% de los 37 individuos estaban en el primer intervalo y apenas 3% en el segundo intervalo.

Tabla 3 – Porcentaje de plántulas por intervalo de altura encontradas en cada una de los dos parcelas y el valor de su densidad por hectárea.

Hábitat	1º intervalo de plántulas (altura $< 0,5$)	2º intervalo de plántulas (altura $\geq 0,5$)	Densidad (plántulas/ha)
Miombo Intacto	97%	3%	8125
Miombo Quemado	76%	24%	10416

3.3. Diversidad

Algunas características de las 5 especies seleccionadas para el análisis se describen a seguir. *M. dasyanthus* fue la cuarta especie más abundante en este estudio, es un árbol con alturas entre 4 y 10m, con frutos de 8 a 10mm de diámetro y más común en los bordes de forestas o pantanos estacionales. *P. mechowii* fue la segunda especie más abundante en este estudio, es un subarbusto perene con alturas entre 15 a 40 cm y ramas bastante ramificadas. *H. acida* fue la tercera especie más abundante en este estudio, es un árbol pequeño con alturas de hasta 9 m, es comúnmente encontrada en cerrado en asociación con otras arboles del miombo.

B. tamarindoides fue la especie más abundante en este estudio, es de los árboles más altos del miombo con alturas entre 3 y 35m y es de las especies con más extensión de área en el miombo. Por último, *A. boehmii* que fue la especie menos abundante en este estudio, es un árbol de medio porte con alturas hasta 18 m. Es de las especies más altas del miombo, con fustes generalmente cortos.

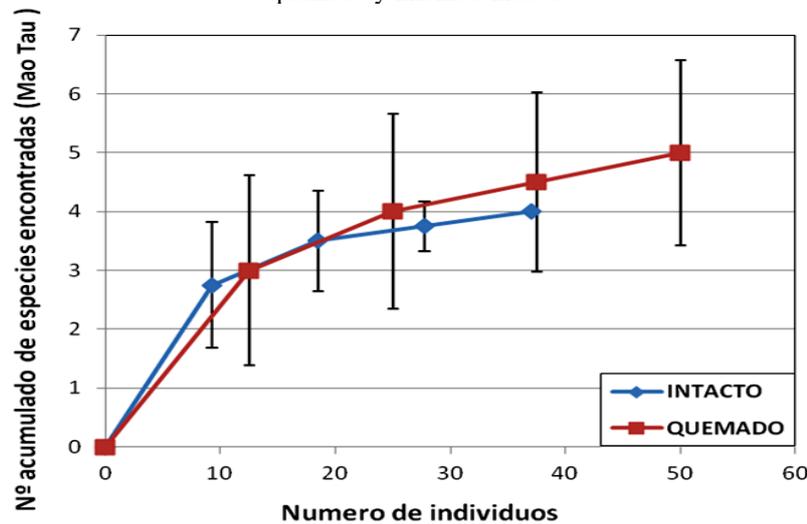
Se encontraron 179 y 138 individuos de árboles en el miombo intacto y en el miombo quemado, respectivamente. A pesar del número mayor de individuos en el miombo intacto, se observaron sólo 11 especies frente a 13 especies en el miombo quemado (Tabla 4). Del mismo modo, la diversidad estimada por *ACE* y por *Chao 1* coincidió, con un número mayor de especies en el miombo quemado (14,5) que en el miombo intacto (11,5).

Tabla 4 – Número de especies arbóreas encontradas y estimadas en el miombo intacto y miombo quemado.

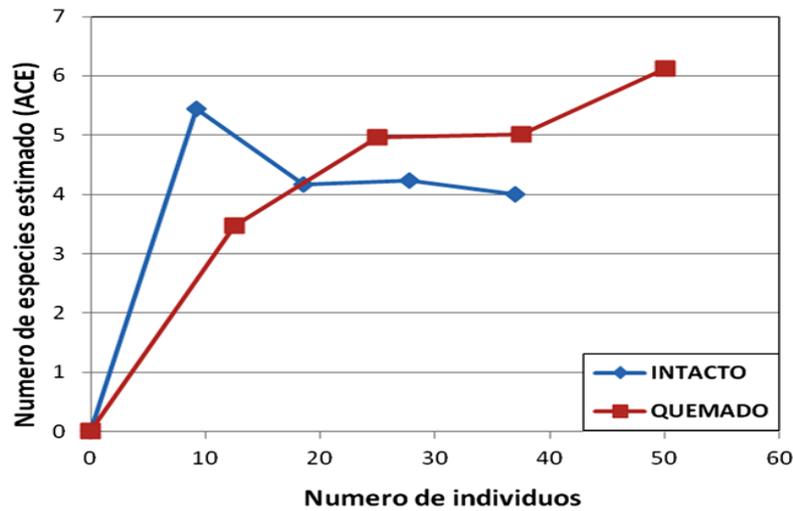
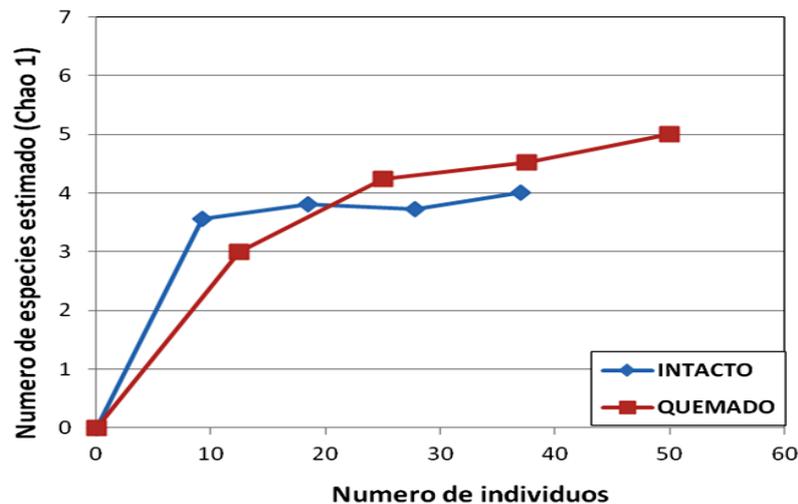
Hábitat	Nº de observaciones por parcela		Nº de especies estimadas por parcela		Índices de diversidad	
	Individuos	Especies	<i>ACE</i>	<i>Chao 1</i>	Shannon	Simpson
M. Intacto	179	11	11,5	11,5	1,86	5,37
M. Quemado	138	13	14,5	14,5	2,1	7,2

El número acumulado de especies encontradas según la función *Mao Tau* fue ligeramente mayor en el miombo quemado que en el miombo intacto, aunque el solape de los intervalos de confianza indica que esta diferencia no fue grande (Figura 3).

Figura 3 – Número acumulado de especies del regenerado encontradas en cada una de las parcelas de miombo quemado y miombo intacto.



Del igual modo, la diversidad del regenerado estimada por *ACE* y por *Chao 1* fue mayor en el miombo quemado que en el miombo intacto (Figuras 4 y 5).

Figura 4. Número de especies del regenerado estimado por ACE entre miombo intacto y miombo quemado.**Figura 5** –Número de especies del regenerado estimado por Chao 1 entre miombo intacto y miombo quemado.

4. Discusión

En general, los rodales de miombo tienen una estructura irregular (Chiteculo & Surovy, 2018). La estructura del miombo estudiado presentó diferencias entre el hábitat quemada y no quemada, tanto en las variables descriptivas de los árboles como del regenerado. Esto se puede explicar con el enunciado de Chinder, Hattasb & Massadcde (2020) según el cual, cambios en los regímenes de fuego en el miombo alteran el crecimiento de la planta y características funcionales, como contenido de carbono y nitrógeno, área foliar específica y las concentraciones de polifenoles.

Las diferencias observadas indican el efecto que tiene el fuego en la estructura del miombo como respuesta a la primera cuestión planteada en este estudio. Nyazika et al. (2017) realizaron un estudio similar al comparar tres fragmentos sometidos a diferentes regímenes de fuego con intensidad alta, media y baja, el fragmento que estuvo bajo el régimen de baja intensidad presentó los mejores resultados de altura. La poca

diferencia y la relativamente alta variabilidad observada en algunos de los parámetros estructurales, como fue el caso de la altura total, indican que la intensidad del fuego en el bosque quemado no fue muy alta, tendencia confirmada por Mudongo, Fynn & Bonyongo (2016) que obtuvieron similares resultados en su trabajo. Esto puede también estar relacionado con el grosor de la corteza de estas especies, lo que contribuye a su tolerancia al fuego, como afirman Dominique, Midgley & Bond (2017) basados en su trabajo en sabanas de África del Sur. Esta tesis se refuerza cuando se confirma la misma tendencia en especies de ecosistemas forestales distintos a las sabanas africanas, como lo confirman los resultados de Hammond et al. (2015) y Kidd (2019), con las especies *Pinus palustris* y diferentes especies del género *Quercus* respectivamente, en bosques montañosos de Alabama y California, ambos en los Estados Unidos de América.

La densidad de árboles maduros fue mayor en el miombo intacto. En este sentido, el fuego tuvo un impacto negativo en la estructura del bosque, como encontró Nyazika et al. (2017) en su estudio realizado en Nyanga Park, Zimbabwe, al evaluar el impacto del fuego en la estructura y composición de la vegetación. Esta tendencia se confirma en los resultados de Makumbe et al. (2020) que, al evaluar el impacto del fuego en un mismo tipo de bosque en tres regímenes diferentes, la mayor densidad se registró en el régimen con menor frecuencia de incendios. Sin embargo, aunque el miombo intacto presentó mayor desarrollo estructural en general, el miombo quemado fue el que presentó los árboles con mayores valores de diámetro y altura registrados en el estudio, lo que sugiere una estructura más variable en altura para el miombo quemado, lo que puede entenderse como resultado de una menor competencia de los individuos tanto por los recursos como por el espacio vital. Estos valores máximos no pertenecen al mismo individuo como era de esperar. La alta variabilidad del miombo quemado puede tener su origen en la redistribución de las cenizas en la superficie tras un incendio, que condicionaría los niveles de nutrientes en el suelo y su disponibilidad creando microambientes diferencialmente favorables en el interior de la masa forestal (Hirobe et al., 2003).

Dado que el miombo quemado presentó un valor menor con respecto a la densidad de árboles, se sugiere que esta menor densidad ha permitido la mayor abundancia de gramíneas en este hábitat, de ahí la posibilidad de que esta sea una preferencia por la quema por parte de los vecinos populares, como sostiene Simpson et al. (2016) en su trabajo sobre la determinación de la inflamabilidad de las especies de la sabana.

La perturbación por el fuego sugiere haber generado una oportunidad para la regeneración de plántulas poniendo así de manifiesto la hipótesis de perturbación intermedia (Connell, 1978), Mudongo, Fynn & Bonyongo (2016) trabajaron en la evaluación de la vegetación leñosa comparando fragmentos quemados y no quemados en pastizales semiáridos en Botswana y sus resultados coincidieron con la tendencia aquí confirmada, ya que en su estudio hubo un aumento en la proporción de plántulas después de quemar los bosques. con esto podemos sugerir que la tasa de reclutamiento de plántulas en la sabana está estrechamente relacionada con la ocurrencia de incendios forestales de baja intensidad, como se sugiere el estudio realizado por Pillay y Ward (2021).

En respuesta a la segunda cuestión planteada en el estudio, el fuego no ha sido capaz de inhibir la regeneración natural. Según estos resultados es razonable suponer que las especies presentes en el miombo tienen mecanismos de regeneración bien adaptados a la ocurrencia de incendios moderados. El mayor número de plántulas en una fase más avanzada de desarrollo en el miombo quemado (Tabla 3) probablemente se debe a la mayor insolación recibida por las plántulas en el miombo quemado, que presenta menor densidad de dosel (Felfili et al., 1999). La intensidad y calidad de la luz es vital para el crecimiento de las plántulas, por influir, entre otros procesos, en la tasa de fotosíntesis (Ferreira et al., 1977). Esto supone para las plántulas del miombo quemado un desarrollo más dinámico y mayor tendencia a formar un nuevo dosel ya que en ecosistemas abiertos como las sabanas, las características relacionadas con las perturbaciones, como el fuego, juegan un papel central en la explicación del comportamiento de las especies (Wigley et al., 2020). Los estudios en África subsahariana han demostrado el papel vital de la regeneración natural en el manejo sostenible y posterior a la perturbación de los bosques de miombo, ya que se regenera sexualmente a través de plántulas y se propaga vegetativamente a través de chupones de raíces y mediante cortes, destacando que la propagación vegetativa

es muy recomendable, ya que ofrece la máxima regeneración con una tasa de crecimiento rápida, lo que contribuye a la rápida recuperación del ecosistema forestal perturbado de Miombo (Godbless, Anthony & Josiah, 2019).

Por tanto, la respuesta a la tercera cuestión planteada en este estudio, parece ser que el fuego sí afecta a la diversidad de especies en el miombo quemado, una de las razones por las que el fuego se considera una herramienta de gestión de este ecosistema forestal, como afirman Devine et al. (2015). Aunque la diferencia fue poca, la diversidad de especies de plántulas estimada con *ACE*, fue mayor en el miombo quemado en comparación que el miombo intacto. Según ambos estimadores, la diversidad parece llegar a una asíntota de 4 especies en el miombo intacto mientras mantiene aún una tendencia creciente en el miombo quemado. Estos resultados sugieren que el fuego en este caso ha favorecido ligeramente la biodiversidad, una vez más en apoyo de la hipótesis de perturbación intermedia, corroborando el resultado encontrado por García et al. (2020).

Aunque los resultados obtenidos no son conclusivos, se pueden contemplar tendencias con respecto al impacto del fuego en el ecosistema, que se deben comprobar con futuras investigaciones.

5. Conclusiones

Las diferencias observadas indican el efecto favorable del fuego en régimen de baja intensidad, sobre la diversidad y regeneración del miombo, así como su comportamiento antagónico sobre la estructura del bosque.

La perturbación por el fuego sugiere haber generado una oportunidad para la regeneración de plántulas poniendo así de manifiesto la hipótesis de perturbación intermedia.

6. Agradecimientos

Al profesor Dr. José Luis Rodríguez Sosa por el impulso grande que le ha dado a mi carrera en las ciencias forestales.

7. Referencias

Banda, T., Schwartz, M. W. y Caro, T. (2006). Effects of fire on germination of *Pterocarpus angolensis*. **Forest Ecology and Management**, 233, 116–120.

Cauldwell, A. E. y Zieger, U. (2000). A reassessment of the fire-tolerance of some miombo woody species in the Central Province, Zambia. **African Journal of Ecology**, 38, 136–146.

Chao, A. y Acosta, A. (2019). Quantifying evenness and linking it to diversity, beta diversity, and similarity. **Ecology**, 100(12), DOI: 10.1002/ecy.2852.

Chidumayo, E. N. (1992). Seedling ecology of two miombo woodland trees. **Vegetation**, 103, 51–58.

Chinder, G. B., Hattas, D. y Massad, T. J. (2020). Growth and functional traits of *Julbernardia globiflora* (Benth) resprouts and seedlings in response to fire frequency and herbivory in miombo woodlands. **South African Journal of Botany**, 135, 476-483.

Chiteculo, V. y Surovy, P. (2018). Dynamic Patterns of Trees Species in Miombo Forest and Management Perspectives for Sustainable Production—Case Study in Huambo Province, Angola". **Forests**, 9(6). 321. <https://doi.org/10.3390/f9060321>.

Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, S. X., Chazdon, R. L. y Longino, J. T. (2012). Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. **Journal of Plant Ecology**, 5(1), 3-21, doi: 10.1093/jpe/rtr044.

Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forest and coral reefs. **Science**, 199, 1302–1310.

Desanker, P. V. y Prentice, I. C. (1994). Miombo - A vegetation dynamics model for the miombo woodlands of Zambezi Africa. **Forest Ecology and Management**, 69, 87–95.

Devine, A. P., Stott, I., McDonald, R. A. y Maclean, I. M. D. (2015). Woody cover in wet and dry African savannas after six decades of experimental fires. **Journal of Ecology**, 103(2), 473–478.

Diniz, A. C. (2006). **Características Mesológicas de Angola**. 2ª, Lisboa: Instituto Português de Apoio al Desarrollo. ISBN 972-8975-02-3.

Dominique-Charles, T., Midgley, G. F. y Bond, W. J. (2017). Fire frequency filters species by bark traits in a savanna-forest mosaic. **Journal of Vegetation Science**, 28(4), 728–735.

Eriksen, C. (2007). Why do they burn the 'bush'? Fire, rural livelihoods, and conservation in Zambia. **The Geographical Journal**, 3, 242–256.

Felfili, J. M., Hilgert, L. M., Franco, A. C., Silva, J. C. S., Resende, A. V. y Nogueira, M. V. P. (1999). Comportamento de plântulas de *Sclerolobium paniculatum* Vog. var. *rubiginosum* (Tul.) Benth. sob diferentes níveis de sombreamento, em viveiro. **Revta brasil. Bot.**, 22(2), 297-301.

Fernández-García, V., Marcos, E., Fulé, P. Z., Reyes, O., Santana, V. M. y Calvo, L. (2020). Fire regimes shape diversity and traits of vegetation under different climatic conditions. **Science of the Total Environment**, 716, 137.

Ferreira, M. G. M., Cândido, J. F., Cano, M. A. O. y Condé, A. R. (1977). Efeito do sombreamento na produção de mudas de quatro espécies florestais nativas. **Revista Árvore**, 1, 121-134.

Godbless, M., Anthony, S. y Josiah, K. (2019). The regeneration dynamics of miombo tree species in sub-saharan africa. **African Journal of Ecology and Ecosystems**, 6(5), 001-016.

Godlee, J. L., Gonçalves, F. M., Tchamba, J. J., Chisingui, A. V., Muledi, J. I., Shutcha, M. N., Ryan, C. M., Brade, T. K. y Dexter, K. G. (2020). Diversity and Structure of an Arid Woodland in Southwest Angola, with Comparison to the Wider Miombo Ecoregion. **Diversity**. 12(4), 140, DOI: 10.3390/d12040140.

Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2011). Estimating Species Richness. In: **Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment**, Oxford University Press, UK, 39-54.

Gotelli, N. y Chao, A. (2013). Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data. **Encyclopedia of Biodiversity**, 2(5), 195-211, DOI: 10.1016/B978-0-12-384719-5.00424-X.

Hammond, D. H., Varner, J. M., Kush, J. S. y Fan, Z. (2015). Contrasting sapling bark allocation of five southeastern USA hardwood tree species in a fire prone ecosystem”. **Ecosphere**, 6, 1–13.

Hirobe, M., Tokuchi, N., Wachrinrat, C. y Taeda, H. (2003). Fire history influences on the spatial heterogeneity of soil nitrogen transformations in three adjacent stands in a dry tropical forest in Thailand. **Plant Soil**, 249, 309-318.

Kanschik, W. y Becker, B. (2001). Dry miombo – Ecology of its major plant species and their potential use as bio-indicators. **Plant Ecology**, 155, 139–146.

Kidd, K. R. y Varner, J. M. (2019). Differential relative bark thickness and aboveground growth discriminates fire resistance among hardwood sprouts in the southern Cascades, California. **Trees**, 33(1), 267–277.

Makumbe, P., Chikorowondo, G., Dzamara, P. C., Ndaimani, H., y Gandiwa, E. (2020). Effects of Fire Frequency on Woody Plant Composition and Functional Traits in a Wet Savanna Ecosystem. **International Journal of Ecology**, 2020, (1-11), DOI: 10.1155/2020/1672306.

Mostacedo, B. y Fredericksen, T. S. (2000). Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal. **BOLFOR**, Santa Cruz, Bolivia.

Mudongo, E., Fynn, R. y Bonyongo, M. C. (2016). Influence of fire on woody vegetation density, cover and structure at Tiisa Kalahari Ranch in western Botswana. **Grassland Science**, 62(1), 3–11.

Nefabas, L. L. y Gambiza, J. (2007). Fire-tolerance mechanisms of common woody plant species in a semiarid savanna in south-western Zimbabwe. **African Journal of Ecology**, 45, 550–556.

Nóbrega, C. C., Brando, P. M., Silvério, D. V., Maracahipes, L. y De Marco Jr, P. (2019). Effects of experimental fires on the phylogenetic and functional diversity of woody species in a neotropical forest. **Forest Ecology and Management**, 450, 117–149.

Nyazika, T. P., Zisadza-Gandiwa, P., Chanyandura, A., Muboko, N. y Gandiwa, E. (2017). Influence of fire frequency on woody vegetation structure and composition in Lake Chivero Recreational Park, northern Zimbabwe. **Tropical Ecology**, 58, 583–589.

Pérez, F. C. y Sicard, T. E. L. (2003). Modelo conceptual del papel ecológico de la hormiga arriera (*atta laevigata*) en los ecosistemas de sabana estacional. **Caldasia**, 25, 403-417.

Pillay, T. y Ward, D. (2021). Grass competition is more important than fire for suppressing encroachment of *Acacia sieberiana* seedlings. **Plant Ecology**, 222, 149-158. DOI: 10.1007/s11258-020-01094-1.

Resco de Dios, V. (2020). Global Change, Pyrophysiology, and Wildfires, **Plant-Fire Interactions**, 10, (177-197). DOI: 10.1007/978-3-030-41192-3.

Ribeiro, N. S., Shugart, H. H. y Allen, R. W. (2008). The effects of fire and elephants on species composition and structure of the Niassa Reserve, northern Mozambique. **Forest Ecology and Management**, 255, 1626–1636.

Ryan, C. M. y Williams, M. (2011). How does fire intensity and frequency affect miombo woodland tree populations and biomass? **Ecological Applications**, 21, 48–60.

Ryan, C. M., Williams, M. y Grace, J. (2011). Above- and Below ground Carbon Stocks in a Miombo Woodland Landscape of Mozambique. **Biotropica**, 43, 423–432.

Simpson K. J., Ripley, B. S., Christin, P., Belcher, C. M., Lehmann, C. E. R., Thomas, G. H. y Osborne, C. P. (2016). Determinants of flammability in savanna grass species. **Journal of Ecology**, 104, 138– 148.

Singh, J., Levick, S. R., Guderle, M., Schmullius, C. y Trumbore, S. E. (2018). Variability in fire-induced change to vegetation physiognomy and biomass in semi-arid savanna. **Ecosphere**, 9(12).

Wigley, B. J., Charles-Dominique, T., Hempson, G. P., Stevens, N., TeBeest, M., Archibald, S., Bond, W. J., Bunney, K., Coetsee, C., Donaldson, J., Fidelis, A., Gao, X., Gignoux, J., Lehmann, C., Massad, T. J., Midgley, J. J., Millan, M., Schwilk, D., Siebert, F., Solofondranohatra, C., Staver, A. C., Zhou, Y. y Kruger, L. (2020). M. A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. **Australian Journal of Botany**, 68(8), (473), DOI: 10.1071/BT20048.