



7º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

**Gestión del monte: servicios
ambientales y bioeconomía**

26 - 30 junio 2017 | Plasencia
Cáceres, Extremadura

7CFE01-399

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Plasencia. Cáceres, Extremadura. 26-30 junio 2017
ISBN 978-84-941695-2-6

© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Cuantificación de las emisiones de carbono post-incendio procedente de tocones en descomposición en un monte de *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii*: comparación de técnicas de medición

MARTÍNEZ-GARCÍA, E.¹, RUBIO, E.², GARCÍA-MOROTE, F.A.¹, ANDRÉS-ABELLÁN, M.¹, MIETTINEN, H.¹, DADI, T.¹, WIC, C.¹, LÓPEZ-SERRANO, F.R.¹

¹ Departamento de Ciencia y Tecnología Agroforestal y Genética, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos y de Montes, Universidad de Castilla-La Mancha. Campus Universitario s/n. 02071 Albacete. España.

² Departamento de Física Aplicada, Escuela de Ingenieros Industriales, Universidad de Castilla-La Mancha. Campus Universitario s/n. 02071 Albacete. España.

Resumen

Las emisiones de carbono procedentes de tocones originados por un incendio en un monte de pino laricio ubicado en el Parque Natural de la Serranía de Cuenca (España) fueron analizadas durante sus 3 primeros años de descomposición (2011-2013). Se realizaron mediciones en zonas de baja y alta severidad mediante 2 técnicas: (1) pérdida de materia seca aérea (método indirecto; n = 36 tocones), y (2) medición in situ del flujo de CO₂ (método directo; n = 18 tocones). Las emisiones de C dependieron de las condiciones ambientales post-incendio y tamaño del tocón. Ambos métodos mostraron patrones similares de emisión de C, si bien mayores valores fueron obtenidos por el método directo debido a que una gran proporción del CO₂ originado en la parte subterránea del tocón fue difundido a través de la parte aérea. Utilizando el método directo para el escalado a nivel ecosistema, la emisión de C de las zonas de estudio osciló entre $0,009 \pm 0,002$ y $0,148 \pm 0,025$ MgC ha⁻¹ año⁻¹. Así, los tocones pueden ser considerados como “puntos calientes” de producción de CO₂ durante sus etapas tempranas de descomposición, representando una parte importante y poco estudiada de la respiración total del ecosistema en zonas post-incendio.

Palabras clave

Pino laricio, ecosistema mediterráneo de montaña, flujo de CO₂, severidad de incendio

1. Introducción

Los incendios forestales son la perturbación natural predominante en los ecosistemas forestales de la Cuenca Mediterránea (CERTINI et al., 2012). Estas perturbaciones pueden tener un efecto significativo en los componentes del balance de carbono de estos ecosistemas forestales mediterráneos (FOURNIER et al., 2012). Así, los incendios forestales producen una gran cantidad de madera muerta, incluyendo toda la biomasa leñosa muerta que no forma parte de la hojarasca (OLAJUYIGBE et al., 2011). Sin embargo, mientras que los estudios recientes se han centrado en la madera muerta en pie y/o caída (HARMON et al., 2011), el papel de los tocones en descomposición en el balance de carbono apenas ha sido analizado (SHOROHOVA et al. 2008), siendo completamente ignorados en los ecosistemas mediterráneos de montaña afectados por incendios.

Sólo unos pocos estudios post-incendio han investigado la cantidad, estructura, tasas de descomposición y emisiones de C de la madera muerta, siendo más frecuentemente estudiados en ecosistemas no quemados (JOMURA et al., 2008). La identificación de la contribución de las emisiones de C de la madera muerta en relación a la respiración total del ecosistema (R_{eco}) puede mejorar significativamente la comprensión de la dinámica C en los ecosistemas incendiados (VAN MIEGROET et al., 2007). Por lo tanto, un gran pulso de C podría obtenerse de los tocones parcialmente enterrados durante sus etapas iniciales de descomposición en áreas post-incendio a consecuencia de las condiciones inusuales de descomposición, influenciadas directamente por la

estructura forestal post-incendio y los factores ambientales de descomposición (principalmente la temperatura y la humedad; BOND-LAMBERTY et al., 2002, HAGEMANN et al., 2010). Además, durante este período inicial es cuando se espera que ocurra un proceso de descomposición más rápido (OLAJUYIGBE et al., 2011). Adicionalmente, las diferencias en las emisiones de C a nivel ecosistema pueden verse influidas por la abundancia de tocones relacionada directamente con la mortalidad causada por el fuego (HAGEMANN et al., 2010; HARMON et al., 2011). Por lo tanto, asumiendo que los tocones son unidades individuales de emisión de C a la atmósfera, nosotros consideramos que dichos tocones podrían actuar como “puntos calientes” de producción de CO₂ en los ecosistemas forestales recién quemados, mostrando una gran contribución a las emisiones totales de C no proporcional al área que cubren a nivel ecosistema.

La exactitud en las estimaciones de la emisión de C del tocón puede diferir como resultado de las diferentes estrategias de muestreo, que van desde mediciones de la pérdida de masa de la madera en descomposición realizadas en estudios diacrónicos basados en cronosecuencias (método indirecto) hasta mediciones directas del flujo de CO₂ (método directo) (HERRMANN & BAUHUS, 2008; FORRESTER et al., 2012). Sin embargo, a pesar de ser un método más preciso, la estimación de la emisión de C por el método directo ha sido raramente utilizada en tocones, existiendo sólo unos pocos trabajos desarrollados en bosques boreales (BOND-LAMBERTY et al., 2002, HAGEMANN et al., 2010), bosques templados de coníferas (MACKENSEN & BAUHUS, 2003, JOMURA et al, 2008, FORRESTER et al, 2012, OLAJUYIGBE et al., 2012) y bosques tropicales (CHAMBERS et al., 2001).

2. Objetivos

En este trabajo analizamos las emisiones de C durante las primeras etapas de descomposición de los tocones en zonas con diferente severidad de incendio situadas en un ecosistema de pino laricio (*Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii*). Estas mediciones se llevaron a cabo durante los tres primeros años después de la corta de los árboles muertos por el incendio (i.e., 2011-2013). Los objetivos de este estudio fueron: (1) comparar la emisión de C de los tocones obtenida mediante el método directo e indirecto, y (2) estimar la emisión anual de C procedente de los tocones a nivel ecosistema.

3. Metodología

3.1 Área de estudio, diseño experimental y muestreo de campo

El área de estudio, ubicada a 1400 m s.n.m. en el Parque Natural de la Sierra de Cuenca (Castilla-La Mancha, España), fue afectada por un incendio natural causado por una tormenta eléctrica que quemó aprox. 1800 ha en julio de 2009. El clima es mediterráneo, con veranos cálidos y secos e inviernos fríos y lluviosos; la precipitación media anual es de 652 mm y la temperatura media anual es de 11,1°C, con valores entre -9,8 °C y 34,4 °C (MARTÍNEZ-GARCÍA et al., 2017). El área de estudio es ligeramente montañosa (pendiente ≤ 5%), presentando un suelo poco profundo sobre roca dura calcárea con frecuentes afloramientos rocosos (MARTÍNEZ-GARCÍA et al., 2017). El pino laricio domina el dosel arbóreo, junto con la presencia de pies dispersos de pino silvestre (*Pinus sylvestris* L.), quejigo (*Quercus faginea* Lam.), y sabina albar (*Juniperus thurifera* L.). El sotobosque está dominado por arbustos (*Juniperus communis* L., *Juniperus oxycedrus* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Buxus sempervirens* L., y *Genista pumila* ssp. *rigidissima* (Vierh.)) y herbáceas (*Brachypodium retusum* (Pers.), y *Dactylis glomerata* L.).

En enero de 2011 se establecieron tres zonas experimentales (aprox. 2 ha cada uno), separadas por unos 500 m, en base a un mapa de severidad de incendio calculado utilizando el índice dNBR (*differenced Normalized Burn Ratio*, KEY & BENSON (2006)). Así, se definió (1) una zona de severidad baja (SB, coordenadas UTM ETRS89 30N X = 587971, Y = 4456218), (2) una zona de severidad alta con orientación sur (SAs, UTM ETRS89 30N X = 587738, Y = 4456916), y (3) una zona de severidad alta con orientación norte (SAn, UTM ETRS89 30N X = 587930, Y = 4456508).



Seleccionamos ambas severidades (baja y alta) debido a la diferente fracción de cabida cubierta después del incendio, y por lo tanto diferentes condiciones ambientales del suelo y tocones. Además, se analizó más a fondo el área de severidad alta (2 orientaciones), en la cual se esperaban mayores tasas de emisión de C de los tocones en descomposición en comparación con la zona SB. Todas las zonas fueron similares en elevación, tipo de suelo y precipitación total. Tratamientos de gestión post-incendio de la madera muerta fueron realizados en las zonas de estudio por el Servicio Forestal local entre agosto y diciembre de 2010; todos los árboles muertos fueron cortados y sus troncos fueron retirados con autocargador, mientras que los residuos (ramas y pequeños troncos) fueron astillados cerca de las vías de acceso mediante astilladora. Después del incendio y extracción de la madera muerta, la composición de la vegetación en la zona SB fue similar al monte no quemado (descrito anteriormente). Sin embargo, la vegetación en las zonas SAs y SAn estuvo compuesta principalmente por herbáceas (*Eryngium campestre* L., *Picnoman acarna* L., *Euphorbia nicaeensis* All., y *Brachypodium retusum* (Pers.)) y arbustos dispersos (*Juniperus communis* L. y *Berberis hispanica* Boiss. & Reut).

En las zonas de estudio se llevó a cabo un muestreo de campo en enero de 2011 para determinar la mortalidad post-incendio y la fracción de cabida cubierta pre- y post-incendio. Así, se establecieron aleatoriamente nueve parcelas circulares (15 m de radio) dentro de cada zona, en las cuales se localizaron geográficamente (con GPS y medidas del terreno) todos los árboles vivos y tocones presentes. Para cada árbol vivo, se midió el diámetro normal (D_n , cm; 1,30 m), mientras que para cada tocón se midió la altura (A_{toc} , cm), el espesor de corteza (C_{toc} , cm), el diámetro superior y en la base (DS_{toc} y DB_{toc} , cm). Posteriormente, se determinó para cada tocón su diámetro superior e inferior sin corteza ($DS_{toc,sc}$ y $DB_{toc,sc}$, respectivamente; asumimos el mismo C_{toc} en la parte superior y en la base del tocón). Se asumió una forma cónica para cada tocón y se calculó su volumen de madera aérea con la corteza (VA_{toc} , m³; Ec. 1).

$$VA_{toc} = \left(\pi A_{toc} (R^2 + R \times r + r^2) \right) / 3 \quad (1)$$

Donde A_{toc} (m) es la altura del tocón, R y r (m) son los radios máximo y mínimo del tocón (parte inferior y superior del tocón). Para determinar el volumen de madera aérea sin corteza ($VA_{toc,sc}$, m³), R y r se estimaron sin considerar el C_{toc} (asumiendo el mismo C_{toc} en la parte superior e inferior del tocón).

Adicionalmente, en una sub-muestra de 36 árboles vivos se midió la superficie de copa (Sc , m²) con el objetivo de determinar la fracción de cabida cubierta (FCC, %) de las zonas de estudio a partir de relaciones alométricas ($Sc = -2,44 \times D_n^{1,53}$, $R^2 = 80,5$, $EEE = 0,53$).

3.2 Medición indirecta de la emisión de C de los tocones

3.2.1 Determinaciones de la madera aérea sin descomponer y en descomposición

A partir de un muestreo destructivo de 18 árboles vivos llevado a cabo en junio de 2012, seleccionados mediante muestreo aleatorio estratificado (D_n 5-55 cm), se tomó una rodaja de madera (3-4 cm de espesor) de la parte basal de cada árbol (0,15 m sobre el nivel del suelo). Además, se extrajeron 18 bastoncillos de madera de otros árboles vivos (seleccionados mediante muestreo aleatorio estratificado) a una altura de 0,15 m sobre el nivel del suelo con una barrena Pressler de 5 mm (Haglöf, Langsele, Sweden). Las dimensiones y volumen fresco de cada rodaja y bastoncillo fueron calculadas en laboratorio. Las muestras se secaron 80°C durante 48h para determinar el peso seco de cada una. Posteriormente, para cada muestra se obtuvo la densidad aparente de la madera aérea sin descomponer (D_o , kg m⁻³, peso seco/volumen fresco). De 9 de las 18 rodajas (muestra distribuida a lo largo de la gama de diámetros) se tomó una muestra (aprox. 500 g) para su análisis químico. Cada sub-muestra se trituró y homogeneizó pasándola a través de un molino de martillos. Así, mediante un analizador LECO TruSpec CHNS (LECO Corporation, St. Joseph, MI, USA) se determinó la concentración de C de la madera aérea sin descomponer (C_o , %).

En cada zona de estudio se eligieron 12 tocones en descomposición en diciembre de 2013. Así, se seleccionaron cuatro tocones pequeños ($DS_{toc} \approx 25$ cm; TocP), cuatro tocones medianos ($DS_{toc} \approx$

35 cm; TocM) y cuatro tocones grandes ($DS_{\text{toc}} \approx 50$ cm, TocG). Se tomó una muestra rectangular de la parte aérea de cada tocón usando una motosierra, de la cual se midieron su altura, anchura y longitud. Esta muestra se tomó lo más cerca posible del suelo, en la dirección del diámetro máximo del área de la sección transversal del tocón, incluyendo madera de albura y duramen. Las muestras se secaron a 80°C durante 48 h para determinar el peso seco de cada una. Posteriormente, para cada muestra se obtuvo la densidad aparente de la madera en descomposición (D_t , kg m^{-3} , peso seco/volumen fresco). A continuación, para cada muestra se determinó la concentración de C de la madera aérea en descomposición (C_t , %) utilizando la misma metodología descrita anteriormente. Para dichas muestras, se estimaron sus parámetros no descompuestos (C_0 y D_0) a partir de las muestras de madera sin descomponer. Finalmente, se calculó el peso seco de la madera aérea sin descomponer y en descomposición de cada tocón muestreado (m_0 y m_t , kg, respectivamente) multiplicando D_0 y D_t respectivamente por el VA_{tocSC} .

3.2.2 Estimación indirecta de la emisión de C de los tocones

Mediante el método indirecto, la emisión total de C de la madera aérea de los tocones en descomposición ($EC_{\text{total toc-i}}$, kgC) para el período comprendido entre 2011 y 2013 se calculó como la diferencia entre el contenido de C sin descomposición (C_{m_0} , $C_{m_0} = m_0 \times C_0$; kgC) y el contenido en C en descomposición (C_{m_t} , $C_{m_t} = m_t \times C_t$; kgC), respectivamente.

3.3 Medición directa de la emisión de C de los tocones

3.3.1 Medición del flujo de CO_2 de los tocones y datos auxiliares

Desde mayo 2011 a diciembre 2013 se realizaron 40 mediciones del flujo de CO_2 del tocón ($FCO2_{\text{toc}}$, $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), con 1 ó 2 períodos de muestreo por mes. En cada zona de estudio se colocaron al azar seis cilindros metálicos (5,0 cm de altura y 10,4 cm de diámetro) de forma estratificada: dos cilindros en tocones pequeños ($DS_{\text{toc}} \approx 25$ cm, tocones TocP), dos cilindros en tocones medianos ($DS_{\text{toc}} \approx 35$ cm, tocones TocM) y dos cilindros en tocones grandes ($DS_{\text{toc}} \approx 50$ cm, tocones TocG). Estos cilindros fueron insertados en la parte superior del tocón, conteniendo parte de la albura y del duramen originario (proporción 80-20%), y permaneciendo en el mismo lugar durante todo el período del estudio. Dichos cilindros se colocaron en los tocones 2 semanas antes de iniciar las mediciones para minimizar cualquier posible efecto de perturbación del tocón. El $FCO2_{\text{toc}}$ se midió in situ utilizando un analizador portátil de gases en el infrarrojo acoplado a una cámara de flujo de CO_2 en el suelo (Li-6400XT y Li-6400-09, respectivamente; LI-COR, Environmental Division, Lincoln, NE, USA). Las mediciones se replicaron tres veces en cada cilindro y se promediaron. Se realizó una medición por cilindro en cada día de muestreo. Así, cada campaña de muestreo duró ≈ 2 horas y se realizó durante el día entre las 10:00-13:00 (hora solar). En cada zona, cerca del cilindro de $FCO2_{\text{toc}}$ se registró la temperatura del tocón (T_{toc} , $^\circ\text{C}$) cada 30 min en un tocón representativo de cada tamaño con una sonda de temperatura (PB-5002-1M5, Gemini data loggers (UK) Ltd.) insertada a una profundidad de 10 cm en un agujero taladrado ($\varnothing < 5$ mm) y sellado con silicona. Las mediciones fueron almacenadas en un registrador de datos Tiny Tag (Gemini data loggers (UK) Ltd.). Se asignó la misma T_{toc} al otro tocón del mismo tamaño en cada zona.

3.3.2 Estimación directa de la emisión de C de los tocones

En primer lugar se modelizó el $FCO2_{\text{toc}}$ usando un análisis de regresión múltiple con el diámetro superior del tocón sin corteza (DS_{tocSC} , cm), la temperatura del tocón (T_{toc}) y su interacción como variables predictivas continuas (Ec. 2).

$$FCO2_{\text{toc}} = a_0 \exp(a_1 DS_{\text{tocSC}} + a_2 T_{\text{toc}} + a_3 T_{\text{toc}}^2 + a_4 T_{\text{toc}}^3 + a_5 (DS_{\text{tocSC}} \times T_{\text{toc}})) \quad (2)$$

Posteriormente, estos modelos fueron aplicados a los 18 tocones muestreados obteniendo para cada uno de ellos su $FCO2_{\text{toc}}$ en intervalos de 30 min. Posteriormente, estos valores se integraron para obtener la emisión total de C del período comprendido entre 2011 y 2013 ($EC_{\text{total toc-d}}$, kgC) y la emisión anual de C ($EC_{\text{anual toc-d}}$, kgC año $^{-1}$) de cada tocón.

3.4 Estimación de la emisión anual de C procedente de los tocones a nivel ecosistema

La emisión anual de C a nivel ecosistema ($\text{MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) entre 2011 y 2013 se estimó aplicando diferentes modelos de regresión definidos relacionando $\text{ECanual}_{\text{toc-d}}$ (kgC año^{-1} ; Sección 3.3.2) con el $\text{DS}_{\text{toc-sc}}$ (cm) para cada año y zona de estudio (Ec. 3).

$$\text{ECanual}_{\text{toc-d}} = a \times \text{DS}_{\text{toc-sc}}^b \quad (3)$$

Posteriormente, estos modelos se aplicaron a los datos individuales de tocón registrados en las parcelas de muestreo de cada zona.

3.5 Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software Statgraphics Centurion XVI (StatPoint Technologies, Inc., Virginia, USA). Los conjuntos de datos fueron probados para suposiciones de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad (prueba de Levene) de las varianzas, siendo log-transformados cuando fue necesario. Los datos se analizaron mediante análisis de varianza (ANOVA), modelos lineales generalizados (MLGs; para definir la relación entre $\text{ECanual}_{\text{toc-d}}$ y $\text{DS}_{\text{toc-sc}}$ (Ec. 3); incluyendo la zona y el año como variables dummy) y regresión múltiple con método de selección hacia adelante (para definir los modelos de FCO2_{toc} , incluyendo la zona y el año como variables dummy). Para comparar las medias, se utilizaron las pruebas post hoc de LSD de Fisher ($p < 0,05$).

4. Resultados

4.1 Descripción general de las características pre- y post incendio

Antes del incendio, todas las zonas presentaban características similares (Tabla 1). Sin embargo, después del incendio, la distribución de los árboles vivos cambió de manera previsible en función de la severidad, con un 40% (principalmente árboles $\text{Dn} \leq 15$ cm) y un 100% de mortalidad en las zonas de severidad baja y alta, respectivamente (Tabla 1). Asimismo, los tocones procedentes de los árboles muertos por el incendio constituyeron el mayor componente de madera muerta en estas zonas quemadas (Tabla 1).

Tabla 1. Características pre- y post incendio de las zonas de estudio (valores medios con errores estándar entre paréntesis). $n = 9$ parcelas circulares de 15 m de radio en cada zona.

Características	SB		SAs		SAn	
	Pre-incendio	Post-incendio	Pre-incendio	Post-incendio	Pre-incendio	Post-incendio
Densidad de árboles vivos (árboles ha^{-1})	1420 (170)	850 (80)	1220 (150)	-	1190 (170)	-
Fracción de cubierta (%)	74,6 (5,4)	60,9 (3,1)	61,6 (5,8)	-	61,7 (6,3)	-
Biomasa total de tocones (Mg ha^{-1})	-	4,5 (0,7)	-	36,3 (5,6)	-	36,4 (5,4)

4.2 Emisiones de C de los tocones basadas en el método indirecto

El valor medio estimado de D_0 de los tocones en descomposición muestreados en diciembre de 2013 aumentó con el tamaño del tocón con valores comprendidos entre $563,8 \pm 4,7$ a $643,2 \pm 8,8$ kg m^{-3} (Tabla 2). Después de tres años de descomposición, estos tocones mostraron una D_t media que varió significativamente entre las zonas ($519,7 \pm 7,0$, $427,3 \pm 14,0$ y $479,2 \pm 11,9$ kg m^{-3} para las zonas SB, SAs y SAn, respectivamente). Por lo tanto, se observó un patrón progresivo de pérdida de densidad de la madera aérea de los tocones conforme aumenta el tamaño del tocón, especialmente claro en las zonas SAs y SAn (Tabla 2). En comparación con las muestras de madera aérea sin descomponer, las cuales mostraron una C_0 igual a $52,1 \pm 0,3$, $52,2 \pm 0,1$ y $52,3 \pm 0,1$ % para los tocones TocP, TocM y TocG, respectivamente, las muestras de madera aérea en descomposición mostraron un aumento significativo en su C_t en todas las zonas (Tabla 2). No

obstante, la C_t no difirió significativamente entre las zonas ($53,7 \pm 0,2$, $53,7 \pm 0,3$ y $55,5 \pm 0,4$ % para las zonas SB, SAs y SAn, respectivamente) y no se observaron diferencias importantes entre los tamaños de los tocones en todas las zonas (Tabla 2).

Tabla 2. Densidad aparente de la madera aérea sin descomponer (D_0 , kg m^{-3}), densidad aparente de la madera aérea en descomposición (D_t , kg m^{-3}), concentración de C de la madera aérea sin descomponer (C_0 , %) y concentración de C de la madera aérea en descomposición (C_t , %) por zona y tamaño de tocón (valores medios y errores estándar entre paréntesis). Para cada columna, las letras minúsculas (a, b, c) comparan los valores medios entre los tamaños de tocón para cada zona mientras que las letras mayúsculas (A, B, C) comparan los valores medios entre zonas (letras iguales indican que no existen diferencias significativas, prueba de Fisher LSD a $p < 0,05$).

Zona	Tamaño tocón	D_0	D_t	C_0	C_t
SB	Pequeño (TocP)	563,8 (4,7) ^a	526,3 (9,1) ^a	52,1 (0,3) ^a	54,0 (0,4) ^a
	Mediano (TocM)	599,2 (4,1) ^b	523,0 (13,9) ^a	52,2 (0,1) ^a	53,3 (0,2) ^a
	Grande (TocG)	643,2 (8,8) ^c	509,1 (14,4) ^a	52,3 (0,1) ^a	53,8 (0,2) ^a
	Media	602,1 (10,3) ^A	519,5 (7,0) ^C	52,2 (0,1) ^A	53,7 (0,2) ^B
SAs	Pequeño (TocP)	566,6 (8,9) ^a	482,6 (17,8) ^b	52,1 (0,3) ^a	54,1 (0,6) ^a
	Mediano (TocM)	604,4 (2,3) ^b	415,0 (10,0) ^a	52,2 (0,1) ^a	53,2 (0,6) ^a
	Grande (TocG)	637,2 (7,5) ^c	384,2 (11,1) ^a	52,3 (0,1) ^a	54,0 (0,6) ^a
	Media	602,7 (9,4) ^A	427,3 (14,0) ^A	52,2 (0,1) ^A	53,7 (0,3) ^B
SAn	Pequeño (TocP)	572,8 (2,6) ^a	521,0 (9,7) ^b	52,1 (0,3) ^a	53,6 (0,3) ^a
	Mediano (TocM)	607,6 (1,1) ^b	474,7 (16,7) ^{ab}	52,2 (0,1) ^a	53,2 (0,6) ^a
	Grande (TocG)	639,1 (7,1) ^c	442,0 (11,3) ^a	52,3(0,1) ^a	53,9 (0,9) ^a
	Media	606,5 (8,5) ^A	479,2 (11,9) ^B	52,2 (0,1) ^A	53,5 (0,4) ^B

De esta manera, la emisión total de C ($EC_{\text{total toc-i}}$) de los tocones en descomposición durante el período de estudio no difirió significativamente entre las zonas, con valores medios más altos observados en las zonas SAs y SAn ($1,59 \pm 0,49$ y $1,36 \pm 0,44$ kgC , respectivamente), siendo considerablemente menor en la zona SB ($0,80 \pm 0,30$ kgC). En todas las zonas, la $EC_{\text{total toc-i}}$ aumentó cuanto mayor era el tamaño del tocón (Figura 1a).

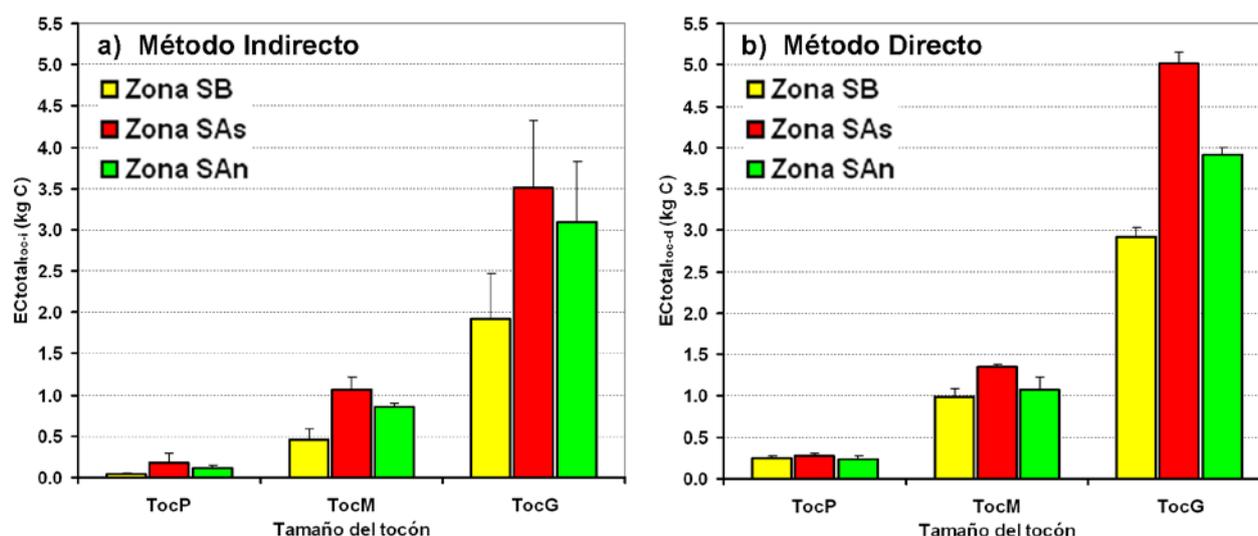


Figura 1. Emisión total de carbono (kgC) de los tocones muestreados por tamaño, comparando (a) el método indirecto ($EC_{\text{total toc-i}}$) y (b) el método directo ($EC_{\text{total toc-d}}$) en cada zona. Las barras verticales muestran los errores estándar.

4.3 Emisiones de C de los tocones basadas en el método directo

Se observaron mayores tasas de $FCO_{2\text{toc}}$ en la zona SAs durante todos los años, con diferencias significativas entre las zonas SB y SAn sólo en 2013 (Tabla 3). Además, se observó una significativa variabilidad interanual en la zona SAs, con una disminución de las tasas de $FCO_{2\text{toc}}$ de 2011 a 2013. No obstante, un patrón interanual menos claro fue observado para el resto de zonas, las cuales mostraron tasas similares de $FCO_{2\text{toc}}$ a lo largo de todo el período de estudio, aunque ligeramente superiores en 2013 en la zona SAn (Tabla 3). Un claro aumento en el $FCO_{2\text{toc}}$ con el tamaño del tocón fue observado en todas las zonas, especialmente notable en la zona SAs (Tabla 3).

Tabla 3. Flujo de CO_2 del tocón ($FCO_{2\text{toc}}$, $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) para cada zona, tamaño de tocón y año (valores medios y errores estándar entre paréntesis). Para cada columna, las letras minúsculas (a, b, c) comparan los valores medios entre los tamaños de tocón para cada zona mientras que las letras mayúsculas (A, B) comparan los valores medios entre zonas (letras iguales indican que no existen diferencias significativas, prueba de Fisher LSD a $p < 0,05$).

Zona	Tamaño tocón	2011	2012	2013
SB	Pequeño (TocP)	10,72 (1,3) ^a	10,86 (1,6) ^a	10,27 (1,6) ^a
	Mediano (TocM)	15,72 (1,9) ^a	17,42 (2,7) ^a	16,35 (2,7) ^{ab}
	Grande (TocG)	23,77 (2,8) ^b	25,65 (3,8) ^b	24,65 (4,2) ^b
	Media	16,73 (1,4) ^A	17,98 (1,7) ^A	17,09 (1,8) ^A
SAs	Pequeño (TocP)	24,26 (3,2) ^a	16,69 (2,3) ^a	12,58 (1,7) ^a
	Mediano (TocM)	46,69 (5,9) ^b	32,13 (4,5) ^b	25,57 (3,9) ^b
	Grande (TocG)	79,90 (10,9) ^c	51,77 (7,4) ^c	44,30 (6,2) ^c
	Media	50,29 (5,1) ^B	33,53 (3,3) ^B	27,49 (2,8) ^B
SAn	Pequeño (TocP)	12,74 (1,8) ^a	10,41 (1,6) ^a	10,24 (1,5) ^a
	Mediano (TocM)	20,36 (3,1) ^a	19,23 (3,0) ^a	23,98 (3,6) ^a
	Grande (TocG)	40,23 (5,6) ^b	39,17 (6,4) ^b	44,35 (7,6) ^b
	Media	24,45 (2,7) ^A	22,94 (2,7) ^A	26,19 (3,2) ^B

Los modelos de $FCO_{2\text{toc}}$ resultantes describieron con precisión el $FCO_{2\text{toc}}$ (log-transformado), explicando entre el 92,7% y 94,1% de variabilidad, y con un EEE inferior a 0,20 (unidades logarítmicas, Tabla 4). No hubo diferencias significativas en la $EC_{\text{total toc-d}}$ durante el período de estudio, aunque se observaron valores más altos para los tocones de las zonas de severidad alta ($1,39 \pm 0,50$, $2,21 \pm 0,91$ y $1,74 \pm 0,71$ kgC en las zonas SB, SAs y SAn, respectivamente). Además, se observó un claro incremento de la $EC_{\text{total toc-d}}$ a medida que el tamaño del tocón aumentó en todas las zonas (Figura 1b). Asimismo, para la estimación de la emisión anual de C de los tocones, se definieron tres modelos de regresión por cada zona, en los cuales $EC_{\text{total toc-d}}$ correlacionó positivamente con DS_{tocSc} (Tabla 5).

Tabla 4. Coeficientes y estadísticas de bondad de ajuste de los modelos de regresión múltiple del flujo de CO_2 del tocón (F_{toc} , $\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, log-transformado) para cada zona y año, usando la Ec. (1) Se muestran la razón-F, el coeficiente de determinación (R^2 , %), el error estándar de la estimación (EEE, unidades logarítmicas) y el número de muestras (n) de las regresiones. CF: factor de corrección de SPRUGEL (1983); $CF = e^Q$, $Q = (EEE^2/2)$.

Todos los modelos fueron significativos ($p < 0,001$).

Zona	Año	a_0	a_1	a_2	a_3	a_4	a_5	F	R^2	EEE	CF	n
SB	2011	0,71	0,021	0,234	-0,0068	9,93E-5		1037,4	93,69	0,10	1,0053	60
	2012	0,71	0,023	0,225	-0,0036			1662,9	93,30	0,16	1,0122	90
	2013	0,83	0,022	0,242	-0,0066	7,85E-5		1576,2	93,67	0,15	1,0113	90
SAs	2011	0,77	0,013	0,189	-0,0027		9,24E-4	1559,5	94,12	0,11	1,0056	60
	2012	1,46	0,013	0,118		-2,00E-5	4,97E-4	1554,0	93,65	0,13	1,0082	90
	2013	1,49	0,006	0,139	-0,0023		1,41E-3	2432,9	94,13	0,10	1,0051	90

SAn	2011	1,02	0,023	0,204	-0,0072	9,25E-5	9,26E-4	451,3	92,66	0,20	1,0197	60
	2012	0,79	0,025	0,156	-0,0025		1,04E-3	1472,0	93,57	0,17	1,0154	90
	2013	0,85	0,016	0,226	-0,0078	8,59E-5	1,69E-3	1778,1	94,06	0,16	1,0129	90

Tabla 5. Estadísticas de bondad de ajuste de los modelos de regresión de la emisión anual de C de los tocones ($EC_{total_{toc-d}}$, $kgC\ año^{-1}$) para cada zona y año usando la Ec. (2). Se muestran la razón-F, el coeficiente de determinación (R^2 , %), el error estándar de la estimación (EEE, unidades logarítmicas) y el número de muestras (n) de las regresiones. Todos los modelos fueron significativos ($p < 0,001$).

Zona	Año	a	b	F	R^2	EEE	n
SB	2011	7,39E-6	3,08				
	2012	1,06E-5	3,08	3641,2	99,9	0,04	18
	2013	1,07E-5	3,08				
SAs	2011	9,18E-6	3,28				
	2012	9,18E-6	3,22	385,1	98,8	0,15	18
	2013	6,11E-6	3,28				
SAn	2011	2,16E-6	3,58				
	2012	2,16E-6	3,58	1637,4	99,5	0,09	18
	2013	2,16E-6	3,61				

4.4 Comparación de la emisión de C de los tocones obtenida por ambos métodos

Las estimaciones de la emisión total de C obtenidas mediante el método indirecto y directo ($EC_{total_{toc-i}}$ y $EC_{total_{toc-d}}$, respectivamente) mostraron un patrón similar, esto es una emisión creciente con el aumento del tamaño del tocón (Figura 1). Sin embargo, se observaron diferencias considerables entre ambas estimaciones en todas las zonas y tamaños de los tocones, obteniéndose mayores emisiones de C mediante el método directo (Figura 2).

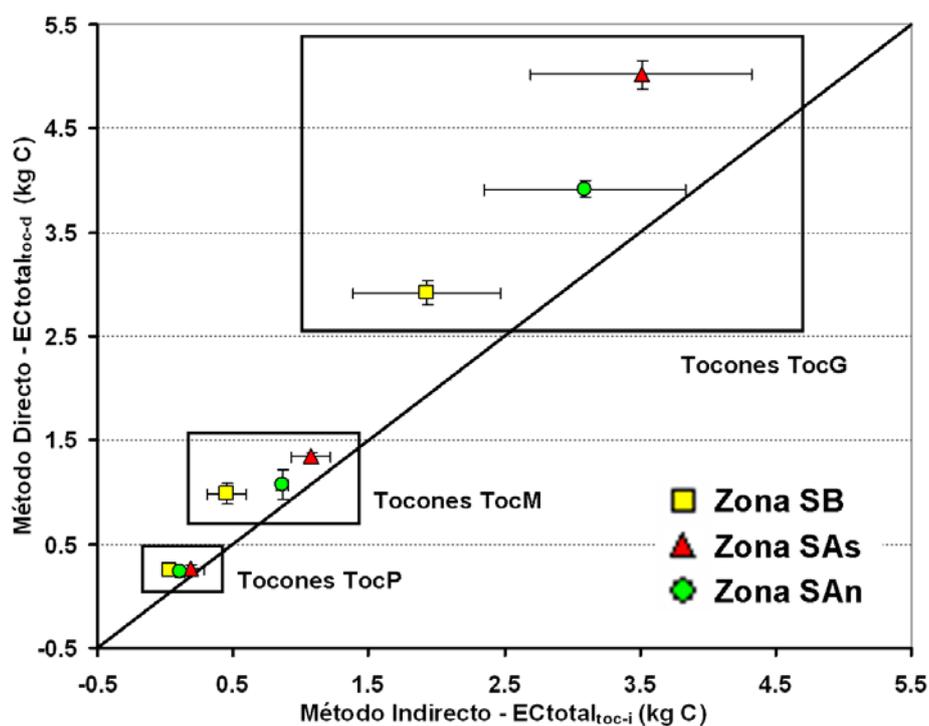


Figura 2. Emisión total de C (kgC) estimada por el método indirecto ($EC_{total_{toc-i}}$) vs. el método directo ($EC_{total_{toc-d}}$). Las barras verticales y horizontales muestran los errores estándar. Línea 1: 1 representada como continua.

4.5 Estimación de la emisión de C de los tocones a nivel ecosistema

A lo largo del período de estudio, la zona SB mostró los menores niveles de emisión anual de C procedente de los tocones a nivel ecosistema (Tabla 6). Las zonas de severidad alta mostraron una considerable emisión anual de C, especialmente la zona SAs (Tabla 6). En todas las zonas, la emisión de C mostró una variabilidad interanual significativa entre 2011 a 2013, con una tendencia decreciente en la zona SAs, pero con una tendencia creciente en las zonas SB y SAn (Tabla 6).

Tabla 6. Emisión anual ($\text{MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$) y total (MgC ha^{-1}) de C de los tocones para cada zona (valores medios y errores estándar entre paréntesis). Para cada columna, las letras minúsculas (a, b, c) comparan los valores medios entre las zonas (letras iguales indican que no existen diferencias significativas, prueba de Fisher LSD a $p < 0,05$).

Zona	2011	2012	2013	Total periodo
SB	0,009 (0,002) ^a	0,012 (0,003) ^a	0,013 (0,003) ^a	0,033 (0,008) ^a
SAs	0,148 (0,025) ^c	0,123 (0,020) ^b	0,099 (0,017) ^b	0,370 (0,062) ^b
SAn	0,093 (0,017) ^b	0,093 (0,017) ^b	0,103 (0,019) ^b	0,290 (0,052) ^b

5. Discusión

5.1 Emisiones de C de los tocones basadas en el método indirecto

El presente estudio es, a nuestro entender, el primero en analizar la dinámica de descomposición de los tocones en un ecosistema post-incendio. Además, en relación con otros ecosistemas más estudiados (SHOROHOVA et al., 2008, OLAJUYIGBE et al., 2011), la descomposición de los tocones en ecosistemas mediterráneos ha sido escasamente analizada. Las tasas de emisión total de C de los tocones ($\text{EC}_{\text{total tocones}}$) fueron mayores a medida que se incrementaba el tamaño del tocón en todas las zonas, siendo claramente más altas en las zonas de severidad alta (Tabla 2). Estos resultados confirman la idea de que el tamaño del tocón (es decir, el sustrato en sí mismo) y las condiciones ambientales post-incendio afectan la tasa de descomposición y, por tanto, de emisión de C del tocón (SHOROHOVA et al., 2008, FORRESTER et al., 2012, OLAJUYIGBE et al. Al., 2012). El período de estudio (primeros 3 años de descomposición) y la falta de información sobre la emisión de C de los tocones en descomposición no permitió una comparación directa con otros estudios similares. Al igual que en muchos otros estudios relacionados con la descomposición de los tocones, el método indirecto se centró en el muestreo de la madera aérea del tocón. El proceso de descomposición de la madera subterránea (i.e., raíces) ha sido investigado en menor profundidad debido al gran esfuerzo y tiempo requeridos para medir correctamente este componente (OLAJUYIGBE et al., 2011). No obstante, en comparación con la parte aérea del tocón, las raíces han presentado tasas de descomposición similares (GARRETT et al., 2008), más lentas (PALVIAINEN et al., 2010) o más rápidas (OLAJUYIGBE et al., 2011), cuya variabilidad de resultados ha sido probablemente debida a cambios en las condiciones ambientales subterráneas de cada tipo de ecosistema.

5.2 Flujo de CO_2 de los tocones en descomposición

Por lo que sabemos, este estudio es uno de los primeros intentos de estudiar in situ el $\text{FCO}_{2\text{toc}}$ en tocones (1) dejados intactos en el campo para experimentar las condiciones climáticas naturales, (2) situados en un ecosistema mediterráneo montañoso post-incendio, y (3) analizados durante sus primeras etapas de descomposición, momento en el cual se espera que ocurra la mayor y más rápida emisión de C de este tipo de madera muerta (HARMON et al., 2011). Los tocones muestreados mostraron mayores tasas de $\text{FCO}_{2\text{toc}}$ (Tabla 3) que las observadas en otros estudios similares (BOND-LAMBERTY et al., 2002, MACKENSEN & BAUHUS, 2003, JOMURA et al., 2008, FORRESTER et al., 2012, OLAJUYIGBE et al., 2012). Así, suponemos que estos tocones podrían considerarse puntos calientes de producción de CO_2 durante sus primeras etapas de descomposición antes de alcanzar un pulso máximo de flujo de CO_2 . Sin embargo, este estudio diacrónico fue demasiado corto en el tiempo para poder determinar si dichos tocones habían alcanzado este pulso durante el período de estudio. Los modelos de $\text{FCO}_{2\text{toc}}$ definidos (Tabla 4) incluyen alguno de los factores clave que controlan su emisión de C, tales como el tamaño del tocón (i.e., DS_{tocSC}) y la principal variable ambiental del tocón (i.e., T_{toc}). Estos modelos mostraron que el $\text{FCO}_{2\text{toc}}$ correlaciona positivamente

con DS_{tocsc} , lo que concuerda con los resultados descritos en otros estudios (HAGEMANN et al., 2010, OLAJUYIGBE et al., 2012). Además, estos modelos incluyeron la T_{toc} (en términos simples, cuadráticos y/o cúbicos), tratándose del parámetro más comúnmente usado para modelar el flujo de CO_2 de la madera muerta (HAGEMANN et al., 2010; OLAJUYIGBE et al. Al., 2012) ya que es el principal factor ambiental que influye en su actividad microbiana y tasa de descomposición (CHAMBERS et al., 2001; MACKENSEN & BAUHUS, 2003). Sin embargo, aunque estos modelos de FCO2_{toc} se ajustaron razonablemente bien, la modelización de las tasas de FCO2_{toc} a partir de mediciones manuales realizadas repetidamente durante un período de tiempo relativamente corto durante día (mediodía) podría conducir a sobrestimaciones de las emisiones anuales de C, ya que es probable que la tasa de FCO2_{toc} sea sustancialmente más baja durante la noche, de forma similar a lo que ocurre con el flujo de CO_2 del suelo (SAVAGE & DAVIDSON, 2003). No obstante, ante la falta de estudios que analicen el patrón de FCO2_{toc} a lo largo del día, se consideran necesarios conjuntos de datos automatizados de FCO2_{toc} para poder identificar claramente este efecto, así como sus implicaciones para la modelización del FCO2_{toc} a nivel diario, estacional, anual y/o interanual.

5.3. Comparación de la emisión de C de los tocones obtenida por ambos métodos

Este estudio muestra que la medición de la emisión de C de los tocones a través de ambos métodos fue directamente comparable, mostrando ambos los mismos patrones de emisión de C dependiendo de la zona y tamaño del tocón, aunque mayores tasas de emisión de C fueron estimadas por el método directo (Figura 2). Así, consideramos la hipótesis de que el FCO2_{toc} medido en la parte superior de los tocones procedió tanto de la parte aérea del tocón como de la parte subterránea (principalmente de las raíces gruesas). De este modo, mientras una proporción de CO_2 producida en la parte subterránea se difundió a través del suelo adyacente, el resto de CO_2 se difundió a través de la parte aérea en descomposición, la cual facilitó esta difusión de CO_2 como consecuencia de los grandes cambios estructurales resultantes de la progresión de la descomposición de la madera (HICKS & HARMON, 2002). Sin embargo, a medida que el proceso de descomposición del tocón avanza, cierta cantidad de CO_2 producido por el suelo localizado debajo del tocón podría canalizarse a través del propio tocón. Desafortunadamente, en este trabajo no se hicieron mediciones para separar los orígenes aéreos y subterráneos del FCO2_{toc} , por lo que se consideran necesarios más análisis para examinar esta hipótesis. Además, el hecho de utilizar una cámara de suelo de pequeño tamaño (y por lo tanto, pequeños cilindros) para la medición del FCO2_{toc} pudo implicar varias fuentes potenciales de error. Así, el tamaño de la cámara limitó la posibilidad de analizar el FCO2_{toc} en la parte superior de los tocones más pequeños ($DS_{\text{toc}} \leq 25$ cm). Además, debido a la falta de espacio para colocar la cámara en la superficie lateral de la parte aérea del tocón, esta metodología no permitió la medición completa del FCO2_{toc} de todo el tocón. No obstante, asumimos que la difusión lateral de CO_2 en la parte aérea del tocón fue pequeña debido a (1) la resistencia a la difusión gaseosa proporcionada por la corteza externa (HERRMANN & BAUHUS, 2008), y (2) la mayor proporción de la superficie superior respecto a la superficie lateral ($70,6 \pm 5,0$, $60,1 \pm 3,9$ y $54,2 \pm 4,3$ % en las zonas SB, SAs y SAn, respectivamente; datos no mostrados).

5.4 Emisión de C de los tocones a nivel ecosistema

Este estudio permite incrementar el conocimiento de las emisiones de C procedentes de tocones durante sus primeros años de descomposición después de un incendio forestal, en cuyo período este flujo de C podría incrementar sustancialmente la respiración heterotrófica a nivel ecosistema (HARMON et al., 2011). La estimación de las emisiones de C a nivel ecosistema procedente de los tocones depende directamente de su abundancia, siendo especialmente alta en ecosistemas perturbados después de un incendio forestal (HAGEMANN et al., 2010; HARMON et al., 2011), y de la precisión de su medición, la cual puede diferir como resultado de diferentes estrategias de muestreo (HERRMANN & BAUHUS, 2008; FORRESTER et al., 2012). Todas estas incertidumbres provocan una gran variabilidad en las tasas de emisión de C estimadas en trabajos previos, principalmente realizados en bosques no quemados (BOND-LAMBERTY et al., 2002, VAN MIEGROET et al., 2007, FORRESTER et al., 2012). Por lo tanto, aunque la emisión anual de C de los tocones de este ecosistema, con valores comprendidos entre $0,009 \pm 0,002$ y $0,148 \pm 0,025$ $\text{MgC ha}^{-1} \text{año}^{-1}$

(Tabla 6), está dentro del rango descrito en escasos trabajos previos (BOND-LAMBERTY et al., 2002), hay demasiadas diferencias entre los estudios para hacerlos directamente comparables. Sin embargo, cabe destacar que aunque la emisión anual de C fue relativamente pequeña comparada con otros flujos de C, especialmente con la emisión anual de C del suelo ($7,13 \pm 0,88 \text{ MgC ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ para ecosistemas mediterráneos, RAICH & SCHLESINGER, (1992)), los resultados obtenidos proporcionan una novedosa idea de que los tocones en fases tempranas de descomposición post-incendio podrían actuar como puntos calientes de producción de CO_2 , especialmente en zonas de severidad alta, ya que sus emisiones de C no fueron proporcionales a la superficie total que cubren a nivel ecosistema (<1%). Por lo tanto, en comparación con la emisión de C del suelo, el flujo de C de los tocones podría contribuir significativamente al intercambio de C entre el bosque-atmósfera durante los primeros años posteriores al incendio.

6. Conclusiones

Este estudio presenta el primer intento de cuantificación de la emisión de C de los tocones en descomposición en zonas de diferente severidad de incendio ubicadas en un bosque de pino laricio. Los resultados sugirieron que las emisiones de C de los tocones dependían de la calidad del sustrato leñoso (i.e., el tamaño del tocón) y de las condiciones ambientales (i.e., T_{toc}), siendo mayores en las zonas de severidad alta, especialmente en la orientación sur, que en la zona de severidad baja. Los tocones pueden ser considerados puntos calientes de producción de CO_2 durante sus primeras etapas de descomposición, lo que en particular en las áreas gestionadas post-incendio, con gran presencia de tocones, puede representar una parte significativa y poco estudiada de la respiración total del ecosistema.

7. Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado a través del Ministerio de Economía, Industria y Competitividad y con-financiado con Fondos FEDER (MINECO/FEDER, UE; Ref. AGL2014-55658-R, FORESTRENGTH), y por la Consejería de Educación, Cultura y Deportes de la Junta de Comunidades de Castilla-La Mancha y co-financiado con Fondos FEDER (Ref. PEIC-2014-002-P, ECOFLUX-III; Ref. POII-2014-007-P, ECAMFOR). El Ministerio de Educación, Cultura y Deporte ha financiado a Eduardo Martínez-García bajo el programa FPU (Ref. AP2009-0055).

8. Bibliografía

BOND-LAMBERTY, B., WANG, C., GOWER, S.T., 2002. Annual carbon flux from woody debris for a boreal black spruce fire chronosequence. *J. Geophys. Res. Atm.* 108, D3, nº 8220.

CHAMBERS, J., SCHIMMEL, J., NOBRE, A., 2001. Respiration from coarse wood litter in central Amazon forests. *Biogeochemistry.* 52, 115-131.

FORRESTER, J.A., MLADENOFF, D.J., GOWER, S.T., STOFFEL, J.L., 2012. Interactions of temperature and moisture with respiration from coarse woody debris in experimental forest canopy gaps. *For. Ecol. Manage.* 265, 124-132.

FOURNIER, T.P., BROSSIER, B., GAUTHIER, O., CARCAILLET, C., 2012. Post-fire dynamics and spatial heterogeneity of woody debris associated with *Pinus halepensis* in an oak-pine Mediterranean ecosystem. *Ecoscience.* 19, 356-363.

GARRETT, L.G., OLIVER, G.R., PEARCE, S.H., DAVIS, M.R., 2008. Decomposition of *Pinus radiata* coarse woody debris in New Zealand. *For. Ecol. Manage.* 255, 3839-3845.

HAGEMANN, U., MORONI, M.T., GLEISSNER, J., MAKESCHIN, F., 2010. Disturbance history influences downed woody debris and soil respiration. *For. Ecol. Manage.* 260, 1762-1772.

HARMON, M.E., BOND-LAMBERTY, B., TANG, J., VARGAS, R., 2011. Heterotrophic respiration in disturbed forests: A review with examples from North America. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 116, G00K04.

HERRMANN, S. & BAUHUS, J., 2008. Comparison of methods to quantify respirational carbon loss of coarse woody debris. *Can. J. For. Res.* 38, 2738-2745.

HICKS, W. & HARMON, M., 2002. Diffusion and seasonal dynamics of O₂ in woody debris from the Pacific Northwest, USA. *Plant Soil.* 243, 67-79.

JOMURA, M., KOMINAMI, Y., DANNOURA, M., KANAZAWA, Y., 2008. Spatial variation in respiration from coarse woody debris in a temperate secondary broad-leaved forest in Japan. *For. Ecol. Manage.* 255, 149-155.

KEY, C.H. & BENSON, N.C., 2006. Landscape Assessment: Ground measure of severity, the Composite Burn Index; and Remote sensing of severity, the Normalized Burn Ratio. In: LUTES, D.C., KEANE, R.E., CARATTI, J.F., KEY, C.H., BENSON, N.C., SUTHERLAND, S., GANGI, L.J. (Eds.), FIREMON: Fire Effects Monitoring and Inventory System. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Ogden, UT. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-164-CD: LA 1-51.

MACKENSEN, J. & BAUHUS, J., 2003. Density loss and respiration rates in coarse woody debris of *Pinus radiata*, *Eucalyptus regnans* and *Eucalyptus maculata*. *Soil Biol. Biochem.* 35, 177-186.

MARTÍNEZ-GARCÍA, E., DADI, T., RUBIO, E., GARCÍA-MOROTE, F.A., ANDRÉS-ABELLÁN, M., LÓPEZ-SERRANO, F.R., 2017. Aboveground autotrophic respiration in a Spanish black pine forest: comparison of scaling methods to improve component partitioning. *Sci. Total Environ.* 580: 1505-1517.

OLAJUYIGBE, S., TOBIN, B., NIEUWENHUIS, M., 2012. Temperature and moisture effects on respiration rate of decomposing logs in a Sitka spruce plantation in Ireland. *Forestry.* 85, 485-496.

OLAJUYIGBE, S.O., TOBIN, B., GARDINER, P., NIEUWENHUIS, M., 2011. Stocks and decay dynamics of above- and belowground coarse woody debris in managed Sitka spruce forests in Ireland. *For. Ecol. Manage.* 262, 1109-1118.

PALVIAINEN, M., FINÉR, L., LAIHO, R., SHORHOVA, E., KAPITSA, E., VANHA-MAJAMAA, I., 2010. Carbon and nitrogen release from decomposing Scots pine, Norway spruce and silver birch stumps. *For. Ecol. Manage.* 259, 390-398.

RAICH, J.W. & SCHLESINGER, W.H., 1992. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B.* 44, 81-99.

SAVAGE, K.E. & DAVIDSON, E.A., 2003. A comparison of manual and automated systems for soil CO₂ flux measurements: trade-offs between spatial and temporal resolution. *J. Exp. Bot.* 54, 891-899.

SHORHOVA, E., KAPITSA, E., VANHA-MAJAMAA, I., 2008. Decomposition of stumps in a chronosequence after clear-felling vs. clear-felling with prescribed burning in a southern boreal forest in Finland. *For. Ecol. Manage.* 255, 3606-3612.

SPRUGEL, D.G., 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*. 64, 209-210.

VAN MIEGROET, H., MOORE, P.T., TEWKSBURY, C.E., NICHOLAS, N.S., 2007. Carbon sources and sinks in high-elevation spruce-fir forests of the South-eastern US. *For. Ecol. Manage.* 238, 249-260.