

Departament de Biologia Animal, Biologia Vegetal i Ecologia
Unitat d'Ecologia
Facultat de Ciències
UNIVERSITAT AUTÒNOMA DE BARCELONA

PATRONES OBSERVADOS Y FACTORES QUE DETERMINAN LA VARIABILIDAD
ESPACIO-TEMPORAL DE LA REGENERACIÓN DEL PINO CARRASCO (*Pinus
halepensis* Mill.) DESPUÉS DE UN INCENDIO.

Memoria presentada per Maria José Broncano Atencia
para optar al Grado de Doctora en Biología
por la Universitat Autònoma de Barcelona

El Director de la Tesis
Dr. Javier Retana Alumbrosos

Bellaterra, diciembre de 1999.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN

GENERAL.....	1
Perturbaciones y heterogeneidad espacio-temporal.....	3
Los incendios y la regeneración de la vegetación en el ámbito mediterráneo.....	4
Objetivos y estructuración de la tesis.....	5
Áreas de estudio	8
Bibliografía.....	9

CAPÍTULO 1. Efecto del fuego, de la vegetación previa al incendio y de los factores topográficos en la heterogeneidad espacial generada en un incendio.....

INTRODUCCIÓN.....	13
MATERIAL Y MÉTODOS.....	14
Área de estudio.....	14
Clasificación del tipo de bosque anterior al incendio y de las severidades de quema.....	14
Muestreo de las parcelas.....	16
Análisis de los datos.....	16
RESULTADOS.....	19
Composición y patrón de distribución del bosque antes del fuego en el área de estudio.....	19
Comportamiento del fuego a nivel de paisaje: proporción de los diferentes tipos de fuego y categorías de severidad en el área quemada.....	20
Comportamiento del fuego a nivel de parcela: efectos de la fisiografía del terreno y de las propiedades de la vegetación.....	21
Patrones de mortalidad del pino carrasco y la encina.....	24
DISCUSIÓN.....	25
BIBLIOGRAFÍA.....	29

CAPÍTULO 2. Regeneración postincendio de los pinares de pino carrasco y bosques mixtos de encina. Patrones de cambio a nivel de comunidad.....

INTRODUCCIÓN.....	35
MATERIAL Y MÉTODOS.....	36
Área de estudio.....	36

Muestreo de las parcelas.....	37
Cálculo de la tasa de cambio de la comunidad.....	39
Análisis de los datos.....	40
RESULTADOS.....	41
Reclutamiento de plántulas de pino carrasco y encina.....	41
Mortalidad de las plántulas.....	43
Tamaño y crecimiento de las plántulas.....	44
Tasa de cambio de la comunidad postincendio.....	45
DISCUSIÓN.....	46
BIBLIOGRAFÍA.....	50

CAPÍTULO 3. Dinámica del banco de semillas de copa y de suelo del pino

carrasco después de un incendio.....	55
INTRODUCCIÓN.....	57
MATERIAL Y MÉTODOS.....	58
Área de estudio.....	58
Efecto de la severidad de quema en la abertura de las piñas.....	58
Viabilidad del banco de semillas en copa.....	59
Banco de semillas en suelo.....	59
Aporte externo de semillas.....	60
RESULTADOS.....	61
Efecto de la severidad de quema en la abertura de las piñas.....	61
Viabilidad del banco de semillas en copa.....	61
Banco de semillas en suelo.....	62
Aporte externo de semillas.....	64
DISCUSIÓN.....	66
BIBLIOGRAFÍA.....	69

CAPÍTULO 4. Patrones espacio-temporales de la depredación postincendio de semillas de pino carrasco.....

semillas de pino carrasco.....	73
INTRODUCCIÓN.....	75
MATERIAL Y MÉTODOS.....	77
Experimento 1. Germinación de semillas en el invernadero.....	77
Experimento 2. Supervivencia y crecimiento de las plántulas en el invernadero.....	78
Experimento 3. Germinación y establecimiento en el campo.....	79
RESULTADOS.....	81
Experimento 1. Germinación de semillas en el invernadero.....	81
Experimento 2. Supervivencia y crecimiento de las plántulas en el invernadero.....	83
Experimento 3. Germinación y establecimiento en el campo.....	84

DISCUSIÓN.....	86
BIBLIOGRAFÍA.....	89
CAPÍTULO 5. Efecto de los factores ambientales en la germinación y el establecimiento del pino carrasco después de un incendio.....	93
INTRODUCCIÓN.....	95
MATERIAL Y MÉTODOS.....	97
Experimento 1. Importancia relativa de la depredación por hormigas y roedores.....	97
Experimento 2. Efecto de los factores espaciales y temporales en la depredación de semillas por roedores.....	98
Experimento 3. Efecto de la exclusión de la depredación por roedores en la instalación de nuevos individuos de pino carrasco.....	99
RESULTADOS.....	100
Experimento 1. Importancia relativa de la depredación por hormigas y roedores.....	100
Experimento 2. Efecto de los factores espaciales y temporales en la depredación de semillas por roedores.....	102
Experimento 3. Efecto de la exclusión de la depredación por roedores en la instalación de nuevos individuos de pino carrasco.....	104
DISCUSIÓN.....	105
BIBLIOGRAFÍA.....	108
CAPÍTULO 6. Síntesis.....	111
ESTADIOS.....	113
PROCESOS.....	115
MODELO CONCEPTUAL DE REGENERACIÓN DEL PINO CARRASCO DESPUÉS DE UN INCENDIO...	118
BIBLIOGRAFÍA.....	120

Introducción general



INTRODUCCIÓN GENERAL

Perturbaciones y heterogeneidad espacio-temporal

En el marco de la ecología teórica actual, la heterogeneidad de los sistemas naturales y los patrones de escala en que se mide esta heterogeneidad constituyen los principales axiomas que generan la ecología del paisaje (Wiens, 1999). Los ecosistemas han dejado de considerarse espacialmente homogéneos y en estado de equilibrio, y los experimentos empiezan a tener en cuenta la escala del organismo o fenómeno considerado (Kareiva y Anderson, 1989). Los ecólogos del paisaje hablan de tres importantes aspectos del paisaje: la estructura, o patrones espaciales, la función, o interacciones entre los elementos espaciales, y el cambio, donde se reconoce que la estructura y la función son dinámicos en el tiempo (Forman, 1995). En periodos de tiempo comprendidos entre varios años y varios siglos, las perturbaciones y la sucesión de la vegetación alteran tanto la estructura como la función de los paisajes. Hasta hace pocos años las perturbaciones eran consideradas como sucesos exógenos y catastróficos que afectaban a los ecosistemas (White, 1979). Pero este concepto se ha cambiado por otro más amplio, como el definido por White y Pickett (1985), que consideran las perturbaciones como un suceso discreto, puntual en el tiempo que altera ecosistemas, comunidades o poblaciones, y cambia la disponibilidad de recursos y el ambiente físico.

Las perturbaciones naturales como fuegos, huracanes y plagas, crean heterogeneidad en el paisaje y se convierten en "experimentos naturales" que permiten estudiar la creación de patrones espaciales y sus efectos sobre muchos procesos ecológicos (Turner, 1998). Numerosos estudios han diferenciado dos tipos de escenarios en función de la frecuencia y tamaño de la perturbación. En el caso de los incendios tenemos que los que son de poca extensión suelen darse de forma frecuente y son creadores de heterogeneidad espacial, mientras que los incendios de gran extensión son relativamente infrecuentes, suelen quemar a altas intensidades todo tipo de vegetación y tienden a homogeneizar el paisaje (Huston, 1994). Al analizar los incendios a diferentes escalas obtenemos diferentes patrones de heterogeneidad: a escala de paisaje encontramos zonas quemadas e islas de vegetación intactas, a escala de comunidad, aparecen mosaicos de vegetación que han quemado a diferentes severidades de incendio, y finalmente, a una escala más concreta, la de individuo-población, encontramos heterogeneidad generada por la diferente supervivencia de las plantas (Turner et al., 1994). La heterogeneidad generada a cada una de las escalas tendrá consecuencias directas en las primeras fases de regeneración postincendio.

Los incendios y la regeneración de la vegetación en el ámbito mediterráneo

Se ha visto que la dinámica espacial y temporal de los incendios actúa como fuerzas estructuradoras de múltiples ecosistemas, y entre ellos, del mediterráneo (Christensen, 1981). El fuego se puede considerar como un factor ecológico más, ya que las características climáticas y de acumulación del combustible que hay en los ecosistemas mediterráneos los hacen especialmente susceptibles a incendiarse con cierta facilidad. Uno de los atributos más evidentes entre las especies del área mediterránea, aunque no exclusivo, son las diferentes estrategias de regeneración que presentan en respuesta a las perturbaciones. Estas estrategias se sitúan en un gradiente que va desde especies que se regeneran exclusivamente por semillas a las que lo hacen solo vegetativamente (Keeley y Zedler, 1978; Keeley, 1986, 1992). En los ecosistemas mediterráneos se ha descrito la existencia de un mosaico cambiante de especies con las diferentes estrategias que se extiende a través de gradientes de perturbación y de disponibilidad de recursos (Keeley, 1981, 1986, Specht, 1981, Zavala et al., en prensa). Así, las especies rebrotadoras tienden a dominar hábitats húmedos durante intervalos libres de perturbación, mientras que las semilleras se encuentran favorecidas en zonas áridas y después de perturbación (Smith et al., 1992, Keeley, 1992, Espelta, 1996).

Entre las especies semilleras forestales más importantes, por la gran superficie que ocupan en el hemisferio norte, nos encontramos con las coníferas del género *Pinus* (Richardson y Rundel, 1998). Este género se halla estrechamente ligado con el fuego, ya que este factor está relacionado con parte de especializadas adaptaciones (tamaño de la corteza, serotinia y capacidad rebrotadora) y de su amplia distribución (Agee, 1998). Varias especies de este género son serotinas, es decir, presentan la capacidad de retrasar la dispersión de las semillas hasta el momento que se produce el incendio y se abre un espacio rico en recursos y libre de competencia (Lamont et al., 1991). Entre ellas se encuentra el pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.), especie ampliamente distribuida por la cuenca mediterránea y que se asocia, por su carácter pionero, a hábitats xéricos y zonas perturbadas. Es una conífera que durante este último siglo ha visto aumentada su extensión debido, principalmente, al abandono masivo de áreas de cultivo. Así, en Catalunya, constituye la conífera más abundante, con un 22.7% de la superficie forestal (Peix, 1999). También ha sido la especie que más ha quemado del conjunto de la vegetación en el periodo comprendido entre 1984 y 1993, con un total del 71.8% de la superficie quemada (Terradas et al., 1995). En un intervalo de tiempo relativamente corto, el número de incendios y el total de superficie

quemada de esta especie se ha incrementado considerablemente en el litoral NE peninsular. Según Piñol et al. (1998), este hecho parece ir asociado con el aumento del número de días de riesgo meteorológico de incendio que sería consecuencia de un cambio climático hacia temperaturas medias y máximas más elevadas. Existe la idea de que la gran abundancia del pino carrasco y su alta inflamabilidad tienden a aumentar este riesgo. Por tanto, si existe un aumento del régimen y extensión de los fuegos, es de esperar que esta especie se encuentre seriamente afectada. El conocimiento de la biología regenerativa de esta especie y de su respuesta frente a las diferentes condiciones del incendio y estructura del paisaje se convierte, pues, en un factor decisivo para la comprensión de la configuración postincendio de las zonas quemadas donde se distribuye y para saber qué elementos de gestión son necesarios en el mantenimiento del nivel paisajístico y de biodiversidad asociado.

Objetivos y estructuración de la tesis

El principal objetivo de esta tesis es analizar la ecología del fuego del pino carrasco y los factores que la determinan. Para este estudio se escogió un gran incendio (>1000 ha), en el que se valoraron el conjunto de factores topográficos del lugar, la vegetación existente antes de la perturbación y los patrones espaciales generados por el fuego (islas de vegetación, severidades de quema y distancia al límite no quemado) para medir el efecto que tenían sobre la regeneración de la especie estudiada. Además realizamos una serie de experimentos en éste y otros incendios más pequeños (ver apartado de Áreas de estudio), para profundizar en varios aspectos de dicha regeneración. En concreto, se evaluaron los aspectos relacionados con la dinámica del banco de semillas, los factores favorables a la germinación e instalación de las mismas, y los relacionados con la supervivencia y crecimiento de las plántulas.

En el **CAPITULO 1**, se ha evaluado el *efecto del fuego, las características topográficas, y las de la vegetación previa al incendio en la heterogeneidad espacial generada por un gran incendio*. El objetivo ha sido valorar si en un gran incendio el fuego tuvo un efecto homogeneizador o heterogenizador a nivel de paisaje y como los patrones espaciales generados (distribución de áreas quemadas y no quemadas y el mosaico de las diferentes severidades de quema) determinan tanto el patrón de supervivencia de las plantas, como la dinámica de la regeneración postincendio de las especies que conforman el área quemada.

En esta zona, la comunidad presente antes de que se produjera el incendio estaba formada por pinares de pino carrasco, encinares y bosques mixtos de ambas especies. La gran extensión espacial del incendio y los patrones de heterogeneidad generados en el

paisaje ha creado un marco idóneo para estudiar la regeneración a gran escala del pino carrasco y la dinámica de la comunidad postincendio. Así, en el **CAPITULO 2**, se relaciona el conjunto de características previas al incendio, estudiadas en el capítulo 1, con la regeneración natural del pino carrasco durante los primeros años después del fuego. Esta información se combina con la regeneración de la encina y así se calcula la tasa potencial de cambio de la comunidad a los 30 años del incendio, basada en la hipótesis de que la futura trayectoria de la comunidad depende de la capacidad de regeneración de ambas especies, en concreto del establecimiento de plántulas del pino carrasco y del vigor de rebrotada de la encina.

En el **CAPITULO 3** nos introducimos en aspectos más detallados de la dinámica de regeneración del pino carrasco, en concreto en el estudio del banco de semillas postincendio. El pino carrasco tiene la capacidad de retrasar la dispersión de sus semillas, es una especie serotina, por lo que el banco de semillas en copa adquiere una considerable relevancia en la dispersión postincendio. En este capítulo se determina el efecto que producen las diferentes severidades de quema en la densidad y velocidad de la dispersión desde los árboles quemados. También se valora la dinámica del banco de semillas en suelo, sobretodo el aporte de nuevas entradas, tanto desde las piñas de las copas quemadas como desde los márgenes del incendio.

Las salidas del banco de semillas en suelo se producen tanto por la germinación y establecimiento de las semillas como por la depredación de las mismas. El estudio de la dinámica de la depredación es el objetivo del **CAPITULO 4** donde se valora, mediante diferentes experimentos de campo, la depredación tanto por hormigas como por roedores. Debido a que el efecto de los roedores resulta ser más importante, se estudian con más detalle los factores espaciales y temporales postincendio que pueden determinar la tasa de depredación por roedores y la repercusión directa que ejercen en el establecimiento del pino carrasco (con la utilización de experimentos de exclusión de la depredación).

Después de un incendio, las condiciones del medio se encuentran profundamente alteradas, ya que se produce una gran abertura del espacio (y por tanto, disminuye la competencia) y una alteración en la disponibilidad de recursos (incremento de la entrada de luz, aumento de la concentración de nutrientes en las cenizas, cambios en la disponibilidad hídrica...). En el **CAPITULO 5** se analizan, tanto en condiciones de campo como de invernadero, cuales son los factores ambientales postincendio que influyen en la germinación de las semillas y en el crecimiento y supervivencia de las plántulas de pino carrasco. Con ello se pretende configurar con más detalle el nicho de regeneración de esta especie.

Finalmente, en el **CAPITULO 6** se integra la información generada en los anteriores capítulos y se identifican los factores que determinan el proceso de la regeneración postincendio del pino carrasco. El objetivo final es diseñar un modelo conceptual a partir de definir los estadios y procesos implicados, así como su variabilidad y los factores de los que dependen.

Áreas de estudio

El incendio de Bigues i Riells (BiR en adelante) tuvo una extensión de 2692 ha, quemándose en su práctica totalidad el conjunto de relieves que constituyen Els Cingles de Bertí, situado en la Sierra Prelitoral Catalana de la provincia de Barcelona. El clima de la zona es de tipo mediterráneo subhúmedo. Según datos de la estación meteorológica más cercana a la zona de estudio (Caldes de Montbui) la temperatura media anual es de 15.2 °C, con una temperatura mínima de 7.8 °C, en enero, y la más cálida con 23.7 °C en julio. La precipitación media anual es de 625 l/m². El incendio se inició el 3 de julio de 1994, día en que se alcanzaron temperaturas máximas de 41 °C, junto con valores de humedad relativa de un 8% a las 13 horas del mediodía, y una velocidad del viento de 30 km/h (datos del Servei Meteorològic de Catalunya). El 63% de la superficie afectada fue forestal, siendo la especie más quemada el pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) con un 36.2% de la superficie, seguido por la encina (*Quercus ilex* L.) con un 17.7%, y el pino silvestre (*Pinus sylvestris*) con un 3.8%. El presente estudio se localizó en la franja con altitudes más bajas del incendio, ocupadas por pinares de pino carrasco y masas mixtas de encina y pino carrasco (Figura 1) y situados sobre suelos calcáreos, ricos en materia orgánica y con perfiles generalmente de tipo AC (Plan especial, 1997). En este incendio se recogieron los datos que se analizan en los capítulos 1 y 2, y parte de los capítulos 3 y 4.

El incendio de Vallirana (VALL en adelante) se produjo el 8 de julio de 1995 en el macizo del Garraf en la Serralada Litoral Catalana. Quemaron un total de 190 ha forestales, compuestas casi exclusivamente por pinares de pino carrasco situados sobre sustrato calcáreo. Según datos del observatorio más cercano, en Begues, la temperatura media anual es de 12.8 °C con una temperatura mínima en enero de 5.7 °C y una máxima en julio-agosto de 21.3 °C (datos medios de una serie de 22 años). La precipitación media anual es de 709.4 l/m², en una serie de 27 años. En este incendio se realizaron parte de los capítulos 3, 4 y 5.

El tercer incendio fue el de Pradell de la Teixeta (PT en adelante), ubicado en la Sierra de la Armentera en la Serralada Litoral Catalana. El incendio tuvo lugar el 9 de

octubre de 1996, y quemaron unas 70 ha de bosque de pino carrasco que crecían sobre una base calcárea. Los datos meteorológicos del observatorio de Falset apuntan, en una serie de 15 años, una temperatura media anual de 12.7 °C (mínima de 5.5 °C en enero y máxima de 21.2 °C en julio), y una precipitación media anual de 588.7 l/m². En este incendio se realizaron parte de los experimentos que conforman los capítulos 3 y 4 de esta tesis.

Bibliografía

- Agee, K. (1998) Fire and pine ecosystems. In: Richardson D.M. (ed.). Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press. U.K. Pp. 193-213.
- Christensen, N.L. (1981) Fire regimes in southern ecosystems. In Fire Regimes and Ecosystem Properties, ed. Mooney, H.A., Christensen, N.L., Lotan, J.E. and Reiners, W.A., pp. 112-136. USDA General Technical Report WO-26.
- Espelta, J.M. (1996) La regeneració de boscos d'alzina (*Quercus ilex*) i pi blanc (*Pinus halepensis* Mill.): estudi experimental de la resposta de les plàntules a la intensitat de llum i a la disponibilitat d'aigua.
- Forman, R.T.T. (1995) Land mosaics: The ecology of landscapes regions. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Huston, M.A. (1994) Biological Diversity: the coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press. USA.
- Kareiva, P. y Anderson, M. (1989) Spatial aspects of species interactions: the wedding of models and experiments. In: Hastings, A, (ed.). Community ecology. Springer-Verlag. New York. USA. Pp. 35-50.
- Keeley, J.E. (1992) Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. Ecology 73, pp. 1194-1208.
- Keeley, J.E. (1986) Resilience of Mediterranean shrub communities to fires. In: Dell, B., Hopkins A.J.M. y Lamont, B.B. Resilience in Mediterranean-type ecosystems. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. Pp. 95-112.
- Keeley, J. E (1991) Seed germination and life histories syndromes in the California chaparral. Bot. Rev. 57, pp. 81-116.
- Keeley, J.E. y Zedler, P. (1978) Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seedling strategies. Am. Midl. Nat. 99, pp. 142-161.
- Lamont, B.B., Le Maitre, D.C., Cowling, R.M. y Enright, N.J. (1991b) Canopy seed storage in woody plants. Botanical Reviews 57, pp. 277-317.
- Peix, J. (1999) Foc Verd II: programa de gestió del risc d'incendi forestal. Generalitat de Catalunya.

- Piñol, J., Terradas, J. y Lloret, F. (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climate Change*. Vol. 38, pp. 345-357.
- Richardson, D.M. y Rundel, P.W. (1998) *Ecology and Biogeography of Pinus: an introduction*. In: Richardson D.M. (ed.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. U.K.
- Smith, R.E, van Wilgen, B.W., Forsyth, G.G. y Richardson D.M. (1992) Coexistence of seeders and sprouters in a fire-prone environment: the role of ecophysiology and soil moisture. In: *Fire in South African Fynbos* (Ed. by B.W. van Wilgen, D.M. Richardson, F.J. Kruger and H.J. van Hensbergen), Springer-Verlag, Berlin. pp. 108-122.
- Specht, R.L. (1981) Responses to fires in heathlands and related shrublands. Gill, A.M., Groves, R.H. and Noble I.R. *Fire and the Australian Biota*. Australian Academic of Sciences. Canberra. Pp. 395-415.
- Terradas, J., Piñol, J. y Lloret, F. (1995) Importancia dels aspectes socials i físics determinants del risc d'incendis forestals. *Revista de Catalunya* . Vol. 110, pp. 44-72.
- Turner, M., Hargrove, W.W., Gardner, R.H. y Romme, W.H. (1994) Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science*. Vol. 5 , pp. 731-742.
- Turner, M. G. (1998) Landscape Ecology, living in a mosaic. In: Dodson, S.U, Allen, T.F.H., Carpenter, S.R., Ives, A.R., Jeanne, R.L., Kitchell, J.F., Langston, N.E. and Turner, M.G. *Ecology*. Oxford University Press. New York. Pp. 77-122.
- White, P.S. y Pickett S.T.A. (1985) Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett, S.T.A. and White, P.S. *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press. New York. Pp. 3-13.
- White, P.S. (1979) Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45, pp. 229-299.
- Wiens, J.A.(1999) Landscape ecology: scaling from mechanisms to management. In: Farina, A. (ed.). *Perspectives in Ecology, a glance from the VII International Congress of Ecology*. Backhuys Publishers. The Netherlands. Pp. 13-23.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M. y Retana, J.M. (in press) Constraints and trade-offs in mediterranean plant communities: the case of holm oak-aleppo pine forests. *Botanical Review*.

Capítulo 1

Efecto del fuego, de la vegetación previa al incendio y de los factores topográficos en la heterogeneidad espacial generada en un incendio

EFFECTO DEL FUEGO, DE LA VEGETACIÓN PREVIA AL INCENDIO Y DE LOS FACTORES TOPOGRÁFICOS EN LA HETEROGENEIDAD ESPACIAL GENERADA EN UN INCENDIO

Introducción

Los incendios son el tipo de perturbación natural más frecuente en los ecosistemas mediterráneos (Naveh, 1975; Gill et al., 1981; Trabaud, 1981). En un tiempo relativamente corto, y como consecuencia de diferentes factores sociales y climáticos, el efecto de los grandes incendios (mayores de 1000 ha) se ha visto incrementado en los últimos años (Prieto, 1995; Piñol et al., 1998). Así, en el periodo comprendido entre 1987 y 1994 se produjeron en Cataluña (NE Península Iberica) un total de 5279 incendios. El 99.7% de ellos fue menor de 1000 ha y quemó un 30% de la superficie total quemada, mientras que el resto de la superficie se quemó en tan solo 16 incendios de más de 1000 ha (0.3% del total) (Terradas y Piñol, 1996).

Los incendios de gran tamaño suelen ser también incendios de alta intensidad (Huston, 1994), ya que suelen ir unidos a una cubierta forestal continua y extensa (Huston, 1994; Turner et al., 1994; Piñol et al., 1998), y a determinadas condiciones meteorológicas caracterizadas por largos periodos de sequía y fuertes vientos (Terradas y Piñol, 1996; Turner et al., 1997). Los grandes incendios pueden tener un doble efecto sobre el paisaje. Por un lado, pueden tener un papel homogeneizador, ya que el fuego normalmente arrasa la vegetación independientemente de la densidad, la edad, y la composición específica (Christensen et al., 1989; Bessie y Johnson, 1995), sincronizando en grandes áreas la sucesión de la vegetación (Connell y Slatyer, 1980), y eliminando la heterogeneidad generada por estadios más avanzados de la misma (Huston, 1994). Por otro, los grandes fuegos también pueden tener un efecto heterogenizador que depende de la escala a la que se observan (Turner et al., 1994, 1998): a nivel de paisaje (que correspondería a una escala de $10-10^4$ km², según McKenzie et al., 1996) se origina un mosaico de áreas quemadas y no quemadas, mientras que a nivel de zona quemada (que correspondería a la escala de bosque/comunidad, es decir, $1-10$ km², según McKenzie et al., 1996), la heterogeneidad espacial es el resultado del mosaico generado por las diferentes severidades con que se quema la vegetación (Turner et al., 1994). Turner et al. (1994) demuestran, en su estudio sobre los efectos del fuego en la heterogeneidad del paisaje del parque nacional de Yellowstone, que el patrón que se crea de áreas quemadas y no quemadas a lo largo del paisaje depende del tamaño del incendio, y que los principales factores que lo controlan son la velocidad y la dirección del viento (Eberhart y Woodward, 1987; Fryer y Johnson, 1988). A una escala espacial más

pequeña, las variables ambientales responsables del mosaico de severidades de quema dentro de las zonas quemadas son las variaciones en la cantidad de combustible y de humedad, y la topografía (Christensen et al., 1989; Turner et al., 1994; Glitzenstein et al., 1995), mientras que, a una escala aún más pequeña, de individuo, las variaciones en la intensidad de quema frecuentemente originan un alto grado de heterogeneidad espacial en la supervivencia de las plantas (Christensen et al., 1989; Schullery, 1989). La intensidad del fuego posee un efecto predecible sobre el número y el tipo de plantas que mueren o son dañadas. Este riesgo de mortalidad está relacionada con el tamaño de las plantas (disminuye cuanto mayor es el individuo; Huston, 1994; Johnson, 1992), y con los mecanismos de resistencia al fuego, la inflamabilidad y las estrategias regenerativas de las especies (McKenzie et al., 1996).

Entender las causas de la creación de heterogeneidad espacial postincendio, la distribución de áreas quemadas y no quemadas, el patrón de las diferentes severidades de quema y el patrón de supervivencia de las plantas, es básico para comprender la dinámica de la regeneración postincendio de las especies de las áreas quemadas (Turner, 1998). En el presente estudio se examinan, a diferentes escalas, las consecuencias de un gran incendio ocurrido en el nordeste de España en 1994. En concreto, el objetivo principal del estudio es (1) relacionar la heterogeneidad espacial generada por el comportamiento del fuego con las variaciones topográficas y la composición de la vegetación antes del incendio, y (2) ver los efectos directos, los patrones de supervivencia, que produce sobre las principales especies arbóreas (*Pinus halepensis* Mill. y *Quercus ilex* L.).

Material y métodos

Area de estudio

La zona de estudio se situó en las altitudes más bajas del incendio de Bigues i Riells (BiR), descrito en la Introducción general, donde se distribuía la mayor proporción de pinares de pino carrasco junto con bosques mixtos de esta especie y la encina (aproximadamente 1500 ha).

Clasificación del tipo de bosque anterior al incendio y de las severidades de quema

La superficie del incendio se clasificó según el tipo de bosque que había antes del fuego (datos elaborados por Ricardo Díaz-Delgado) y la severidad de quema con que había sido afectado. La clasificación se realizó durante los seis primeros meses del año 1995 sobre mapas escala 1:5000. Para determinar las categorías de severidad se

tomaron como referencia los diferentes estados en que se encontraban los árboles quemados de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.). Tal y como hicieron Turner et al. (1994) en el incendio de Yellowstone de 1988, diferenciamos 4 tipos de severidades de quema: a) bosques no quemados, donde los árboles no presentaban ningún efecto del fuego; b) fuego superficial leve, en el que las copas de los árboles no estaban quemadas; c) fuego superficial severo, en el que los árboles conservaban en sus ramas hojas que, aunque muertas, no habían sido consumidas por el incendio; d) fuego de copa, en el que las hojas de los árboles habían sido completamente consumidas. Además, en el fuego superficial severo, la capa de suelo orgánico había sido completamente quemada, mientras que en el fuego de copa sólo lo había sido en parte.

Dentro de cada tipo de fuego distinguimos diversas situaciones o categorías de severidad que podían diferenciarse fácilmente en el campo (Tabla 1). Llamamos categoría 1 (CT 1) a las zonas no quemadas. La categoría 2 (CT 2), dentro del fuego superficial leve, correspondía al fuego de sotobosque donde las copas de los árboles habían sido poco afectadas por el fuego. En la categoría 3 (CT 3), tipo de fuego superficial severo, los árboles quemados conservaban las hojas. Y dentro del tipo fuego de copa diferenciamos 4 categorías según la presencia y proporción de ramas finas en el árbol, según el método propuesto por Moreno y Oechel (1989) (Tabla 1).

Categoría	Tipo de fuego	Descripción
CT 1	No quemado	Zona sin efectos del fuego
CT 2	Fuego superficial leve	Fuego de sotobosque
CT 3	Fuego superficial severo	Arboles quemados que conservan las hojas
CT 4	Fuego de copa	Arboles quemados con ramas finas en todo el tronco
CT 4/5	Fuego de copa	Zona que presenta árboles con CT 5 mezclados con CT 6
CT 5	Fuego de copa	Arboles quemados con ramas finas únicamente en la parte superior de la copa
CT 6	Fuego de copa	Arboles quemados sin ramas finas

Tabla 1. Categorías de severidad de quema utilizadas para en las áreas quemadas de *P. halepensis*.

Muestreo de las parcelas

En la zona del incendio se identificaron los principales tipos de vegetación a partir de mapas de vegetación y de los restos quemados. En el área de distribución del pino carrasco se situaron al azar 96 parcelas circulares de 10 m de radio, 314 m² (Figura 1). El inventario de las parcelas se realizó de marzo a junio de 1996. En cada parcela, se tomaron los datos de las características de la vegetación y de la geomorfología. En concreto de:

* el tipo de fuego y categoría de severidad de acuerdo con las categorías descritas en la Tabla 1.

* las características topográficas: altitud (m), pendiente (°), orientación (distinguiendo entre las cuatro orientaciones, N, S, E, W) y forma del relieve (zona baja, zona media y zona alta de la vertiente).

* las características estructurales de la vegetación previa al incendio. En toda la superficie de la parcela se midió:

1- Número de individuos de las especies arbóreas. Con esta medida se obtuvo la densidad total de pies (número de pies total/ha), la densidad de pies de cada especie (número de pinos y de encina/ha) y la relación de estas dos últimas (Denc/Dpin).

2- DBH para los individuos mayores de 5 cm a 130 cm de altura. En el caso en que los pies habían sido cortados se tomaban los diámetros en cruz en la base (DB) y se calculaba el DBH a partir de las ecuaciones de regresión obtenidas para el pino carrasco y la encina por Retana et al. (1996).

Pino carrasco: $DBH = 0.81 \cdot DB - 1.84$ (r=0.98, p=0.001)

Encina: $DBH = 0.82 \cdot DB - 0.81$ (r=0.97, p=0.001)

A partir de estos datos se calculó el área basal de cada especie con la fórmula:
 $AB = \pi \cdot (DBH/2)^2$.

* la supervivencia de los árboles. Los árboles se clasificaron en tres categorías según si estaban: a) vivos, si presentaban hojas verdes o brotes vivos en la copa; b) quemados y muertos, si no presentaban ni hojas ni tallos verdes, y c) quemados y rebrotados, para el caso de especies rebrotadoras que habían producido rebrotes de cepa.

Análisis de los datos

Las relaciones entre las variables estructurales de la vegetación (como densidad y área basal del pino carrasco y la encina) y algunas de las variables topográficas (como altitud y pendiente) fueron analizadas utilizando regresiones simples y múltiples. Se inspeccionó la normalidad y homocedasticidad de los residuos y se

transformaron los datos logarítmicamente cuando fue necesario. En los casos en que las transformaciones no normalizaron los datos utilizamos el test no paramétrico de correlación de rangos de Spearman. Las diferencias de las variables continuas entre los diferentes niveles de las variables categóricas (como la orientación, forma del relieve, tipo de fuego y severidad de quema) se analizaron mediante ANOVAs. Cuando los datos no pudieron ser normalizados (utilizando la transformación logarítmica) se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Para analizar las interacciones entre variables categóricas, se aplicó el test de Ji cuadrado.

Resultados

Composición y patrón de distribución del bosque antes del fuego en el área de estudio

En el área de estudio (aprox. 1500 ha) el 48.4% de la superficie estaba ocupada antes del fuego por pinares puros de pino carrasco, el 19.6% por encinares y el 16.9% por bosques mixtos de ambas especies. En el 15% restante nos encontramos con bosques mixtos de otras especies, pinares de *Pinus sylvestris* y *P. pinea*, matorrales y cultivos.

Al analizar qué variables topográficas influyen en la distribución de la densidad total de pies (Tabla 2), encontramos que, a escala de parcela, sólo la altitud resultó tener un efecto positivo significativo. Este mismo factor afectó también en la densidad de encinas y la de pinos, aunque con efecto inverso: las encinas aumentaban en número a medida que aumentaba la altitud, mientras que la densidad de pinos disminuía. Con la relación D_{enc}/D_{pin} han resultado significativas la altitud y la pendiente, pero al incluir ambas variables en un análisis de regresión múltiple (paso a paso) sólo resulta la altitud. Por último, para el área basal ninguna de las variables consideradas ha resultado estadísticamente significativa.

Variable topográfica	D.total (pies/ha)	D. encinas (pies/ha)	D. pinos (pies/ha)	Denc/Dpin	Area basal (m2/ha)
Pendiente	r=0.018, p=0.8678	r=0.119, p=0.3898	r=0.167, p=0.1109	r=0.263, p=0.0113	r=0.030, p=0.7767
Orientación	ANOVA, p=0.2851	ANOVA, p=0.2646	ANOVA, p=0.2473	ANOVA, p=0.1537	ANOVA, p=0.2536
Altitud	r=0.266, p=0.0100	r=0.496, p<0.0001	r=0.426, p<0.0001	r=0.518, p<0.0001	r=0.062, p=0.5571
forma del relieve	ANOVA, p=0.9176	ANOVA, p=0.8934	ANOVA, p=0.2559	ANOVA, p=0.4574	ANOVA, p=0.4998

Tabla 2. Efecto de las variables topográficas sobre las variables estructurales del bosque en la zona de estudio. Las tres densidades fueron transformadas logarítmicamente para homogeneizar los residuos. En cada caso se indica la prueba estadística utilizada (r, coeficiente de correlación; ANOVA, análisis de la varianza) y el nivel de significación resultante. En negrita se indican los valores significativos ($p < 0.05$).

Comportamiento del fuego a nivel de paisaje: proporción de los diferentes tipos de fuego y categorías de severidad en el área quemada

Dentro del área de estudio el fuego generó un conjunto de 50 islas de vegetación (una densidad de 0,033 islas/ha) no quemada que correspondió al 4,5% de la superficie estudiada. Mientras que la vegetación quemada quemó en un 73,7% con fuego de copa, el 16,6% lo hizo con fuego superficial severo, y el 5,2% con fuego superficial leve. Tal como se observa en la Tabla 3, la severidad de quema fue muy uniforme en todo el incendio, ya que más del 90% de la superficie quemada lo hizo con las categorías CT4 y CT5.

Categoría	Tipo de fuego	% Superficie quemada
CT 1	No quemado, islas	4.5 %
CT 2	Fuego superficial leve	5.2 %
CT 3	Fuego superficial severo	16.6 %
CT 4	Fuego de copa	70.5 %
CT 5	Fuego de copa	0.8 %
CT 5/6	Fuego de copa	2.3 %
CT 6	Fuego de copa	0.1 %

Tabla 3. Porcentaje de superficie quemada (1480.84 ha) en los diferentes tipos de fuego y categorías de severidad de quema.

Comportamiento del fuego a nivel de parcela: efectos de la fisiografía del terreno y de las propiedades de la vegetación

La altitud y la orientación han sido las dos variables topográficas que afectaban la severidad de quema en el área de estudio (Tabla 4). Observamos que las parcelas que sufrieron una intensidad de quema más elevada eran las que estaban situadas en altitudes superiores (Figura 2). En cuanto a la orientación, la mayor parte de las parcelas de las categorías 3, 4 y 4/5 se encontraban orientadas hacia el E y el S, mientras que la categoría 5 tenía el 62,5% de las parcelas en orientación N (Tabla 5).

Variable	Test estadístico	Significación
a) Variables topográficas		
Altitud	ANOVA	0.0001
Pendiente	Kruskal-Wallis	NS
Orientación	2	0.0112
Forma del relieve	2	NS
b) Variables estructurales		
Densidad total	ANOVA	NS
Densidad pino carrasco	ANOVA	0.0011
Densidad encinas	ANOVA	<0.0001
Denc/Dpi	ANOVA	<0.0001
Área basal total	Kruskal-Wallis	NS

Tabla 4. Efecto de las variables topográficas y estructurales en la severidad de quema de la vegetación con el test estadístico utilizado y el grado de significación. Las densidades y la relación entre la densidad de encinas y pinos (Denc/Dpi) eran transformadas logarítmicamente. NS, no significativo a $p=0.05$.

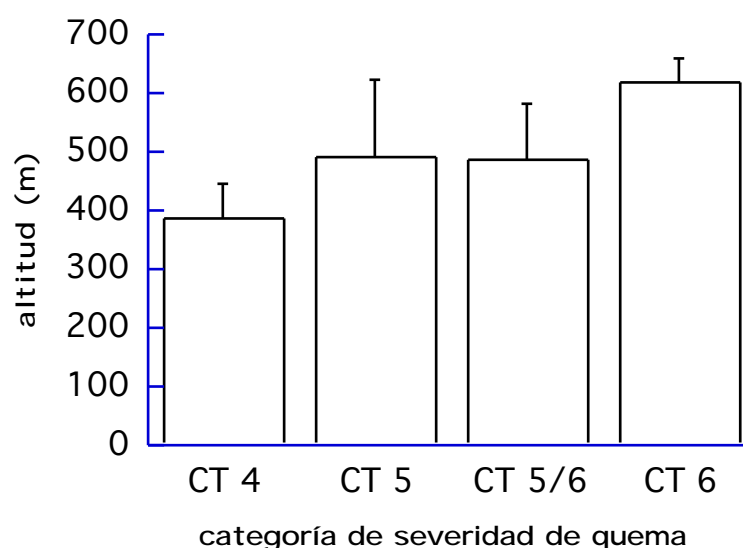


Figura 2. Valores medios (+SE) de altitud para las diferentes categorías de severidad de quema. Las letras sobre las barras indican los diferentes grupos generados a partir del test a posteriori de Student-Newman-Keuls.

Severidad de quema	N	Este	Sur	Oeste	Norte
S3	22	45.4	27.3	18.2	9.1
S4	51	37.3	35.3	17.6	9.8
S4 / S5	11	45.5	45.5	9.0	0
S5	8	12.5	12.5	12.5	62.5

Tabla 5. Porcentaje de parcelas quemadas con diferentes severidades de quema distribuidas en las 4 orientaciones. N, es el número de parcelas en cada orientación.

Las variables estructurales del bosque: densidad total y área basal total, no mostraron diferencias significativas en las diferentes categorías de severidad de quema. Sí lo hicieron la densidad de encinas, la densidad de pino y la relación Denc/Dpi (Tabla 4). Tal como se observa en la figura 3, la relación Denc/Dpin era baja en las categorías CT 3, CT 4 y CT 4/5, es decir, las parcelas que presentaban estas severidades tenían una densidad de pinos muy superior a la de encinas. En cambio, las parcelas que se habían quemado más intensamente (CT 5), fueron las que presentaron, y con clara diferencia, una mayor densidad de encinas.

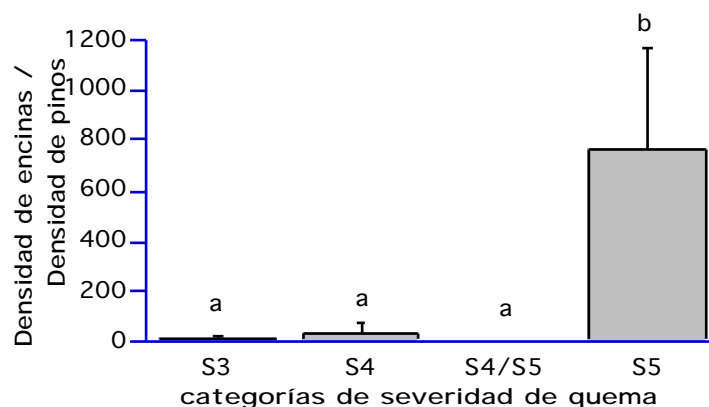


Figura 3. Media (+SE) de la relación Denc/Dpin en las parcelas de diferentes categorías de quema.

Patrones de mortalidad del pino carrasco y la encina

La mortalidad del pino carrasco fue del 98.2% en el conjunto de las parcelas, mientras que para la encina fue prácticamente del 100%. Sin embargo, el 87.6% de las encinas rebrotaron posteriormente, por lo que acabó resultando una mortalidad final de individuos genéticos de un 12.4%. Al relacionar la mortalidad de las dos especies con las características topográficas y estructurales de las parcelas y la severidad con que habían quemado (Tabla 6), resultó que la mortalidad relativa del pino carrasco sólo estaba estadísticamente relacionada con la altitud (a medida que aumentaba la altitud también lo hacía la mortalidad de pinos), mientras que para la mortalidad de encina, ninguna de las variables consideradas resultó significativa.

variables parcelas	An.est.	mor.rel.pino	mor.rel.encina
Pendiente	C.R.S	p=0.9874	p=0.5816
Orientación	K-W	p=0.9846	p=0.4112
Altitud	C.R.S	p=0.0261	p=0.3437
Forma del relieve	K-W	p=0.7625	p=0.4226
Densidad total	C.R.S	p=0.2201	p=0.6588
Densidad encinas	C.R.S	p=0.3380	p=0.6033
Densidad pinos	C.R.S	p=0.9331	p=0.1574
Area basal	C.R.S	p=0.9804	p=0.6246
Severidad de quema	K-W	p=0.5273	p=0.1373

Tabla 6. Efecto de las variables topográficas, las características estructurales de la vegetación previa y la severidad de quema sobre la mortalidad relativa del pino carrasco y la encina. En cada caso se indica la prueba estadística utilizada (C.R.S., correlación de rangos de Spearman; K-W, Kruskal-Wallis) y el nivel de significación resultante. En negrita se indican los valores significativos ($p < 0.05$).

Se han tratado conjuntamente los datos de mortalidad de cada especie para todas las parcelas y se ha valorado el efecto de la severidad de quema y el tamaño del individuo en la supervivencia de los pies. Tanto para el pino (χ^2 , $p < 0.0001$) como para la encina (χ^2 , $p = 0.0002$), la severidad de quema ha resultado tener un efecto significativo sobre la supervivencia, aunque el patrón ha sido distinto: para los pinos el mayor porcentaje de individuos vivos se hallaba en las parcelas con CT3 (hecho que va implícito en la propia clasificación realizada), mientras que para las encinas esta misma categoría es la que presentaba la menor supervivencia (Tabla 7).

Finalmente se comprobó si la supervivencia del pino carrasco y la encina dependía de o no de su tamaño. En ninguna de las especies, se encontró una relación significativa entre el estado de los individuos (vivo o rebrotado, y muerto) y su tamaño (χ^2 , $p=0.14$ para el pino carrasco, y $p=0.57$ para la encina).

Severidad de quema	Pino carrasco		Encina	
	N	% \pm SE	N	% \pm SE
CT 3	21	93.8	6	14.3
CT 4	50	99.9	31	6.0
CT 4/CT 5	12	99.2	12	3.5
CT5	5	100.0	5	0.6

Tabla 7. Valores medios (\pm SE) de mortalidad de árboles en las parcelas afectadas por diferentes severidades de quema. En el caso de las encinas solo se han incluido los individuos que no rebrotaron. N, es el número de parcelas.

Discusión

Heterogeneidad espacial dentro del incendio

La heterogeneidad dentro del área quemada se ha medido a partir del número y superficie de islas no quemadas y a través del mosaico de severidades de quema generadas en el incendio. Con los resultados obtenidos en nuestro estudio podemos decir que la heterogeneidad generada en el incendio de Bigues i Riells ha sido baja. Por un lado, al comparar la fragmentación del territorio entre zonas quemadas e islas de vegetación encontramos que tan solo el 4,5% de la superficie no había quemado y se distribuía en un total de 50 pequeñas islas. Por otro lado, el 87% del área quemada lo hacía con dos tipos de severidades de quema, CT 4 y CT 5. Según Turner et al. (1994) es de esperar en incendios de gran envergadura que aproximadamente un 50% de la superficie quemada con fuego de copa, un 30% lo haga con fuego superficial severo y un 20% con fuego superficial leve. Los fuegos de copa son particularmente frecuente en bosques de coníferas debido a la arquitectura estratificada de la copa y a la baja humedad que presentan las hojas (Johnson, 1992; Bond y van Wilgen, 1996). En nuestro caso, los valores obtenidos están ligeramente desplazados, ya que un 73,7% de la vegetación quemó con fuego de copa, un 16,6% con fuego superficial severo y un

4,5% con fuego superficial leve. Este resultado es característico de incendios de gran extensión que queman con alta intensidad. La práctica totalidad de las 2692 ha de vegetación arrasadas en el incendio de Bigues i Riells quemaron en un periodo de tiempo muy corto, en tan solo 8 horas. Esto fue posible porque la vegetación presentaba una gran continuidad y porque, tal como señalan diferentes autores (Johnson, 1992; Turner et al., 1994; Christensen, 1993) los fuegos de gran tamaño suelen estar controlados por la velocidad y dirección del viento. Por tanto, vientos fuertes como los que se produjeron durante el incendio hacen que el fuego sobrepase los cambios topográficos, las variaciones en la estructura y las diferencias en la humedad del combustible. Además, de acuerdo con Trabaud (1992) los bosques de pino carrasco presentan características específicas que facilitan la extensión del incendio y ayudan a que su intensidad sea mayor: (1) la gran cantidad de ramas muertas en la base del árbol facilita la propagación del incendio hacia las copas, (2) las acículas, las placas de corteza y las piñas favorecen la formación de fuegos secundarios, y (3) la disposición laxa de la hojarasca permite una rápida propagación del fuego en este nivel.

Ya a otra escala, la de parcela, la heterogeneidad de las severidades de quema ha resultado depender de dos características topográficas: la altitud y la orientación. La altitud afecta a la severidad de quema en el sentido de que las parcelas situadas a mayores altitudes queman a mayor severidad que las que están a menos altura. Esto podría estar relacionado con la existencia del llamado "cinturón térmico", que Trabaud (1992) sitúa entre los 200 y 500 metros de distancia al fondo del valle. En verano, época en la que se producen la mayoría de los incendios, en esta zona hay mayores temperaturas y menor humedad relativa, por lo que la vegetación allí existente padece un mayor estrés hídrico y tiene mayor propensión a quemarse que a altitudes inferiores. En nuestra área de estudio las parcelas situadas en el fondo de los valles estaban entorno a los 400 m de altitud y sufrieron una menor severidad de quema. En cambio, las que presentaban un efecto de quema más intenso estaban alrededor de los 600 m, que se situarían a unos 200 metros por encima de las altitudes inferiores y dentro del llamado "cinturón térmico". Por tanto, la teoría del cinturón térmico podría explicar, al menos parcialmente, la relación entre la altitud y la severidad de quema.

No obstante, la altitud no puede considerarse por sí sola, ya que los resultados obtenidos han mostrado, al igual que encuentran Retana et al. (1996), la existencia de una interacción positiva con la densidad de ambas especies: la densidad de encinas aumenta con la altitud entre 300 y 800 m, mientras que la de pino carrasco disminuye significativamente a partir de los 550 m. La encina es una especie que, al igual que el pino carrasco, es muy inflamable durante todo el año pero presenta un poder calorífico inferior (Hernando y Elvira, 1989). Aunque la inflamabilidad y la combustibilidad de

las especies son claves en el comportamiento del incendio, la estructura de la formación vegetal y el entorno o hábitat en el que se desarrollan pueden llegar a ser más importantes (Hernando y Elvira, 1989). Así, Trabaud (1977, 1992) realizó un cálculo de la energía combustible total que podría ser liberada en diferentes fitocenosis mediterráneas según la continuidad de los estratos de vegetación y el tipo de combustible. Encontró que la energía liberada en los encinares era de 4873×10^6 KJ/ha mientras que en los pinares densos era de 3139×10^6 KJ/ha y de 402×10^6 KJ/ha en los pinares de baja densidad. En nuestros resultados observamos que la intensidad de quema es superior a medida que aumenta la densidad de encinas (recordando siempre que la severidad de quema se mide a partir del pino carrasco) que, a su vez, está asociada a un incremento de la continuidad horizontal y vertical del sotobosque.

Segun Trabaud (1992) la mayor parte de los incendios se inician en vertientes orientadas al sur encontrándose una proporción de superficie quemada superior en estas exposiciones. Es también en estas orientaciones donde la proporción de pinos es mayor (Retana et al., 1996) y en donde se situaban la mayor parte de las parcelas de nuestro estudio. En cambio, en este trabajo encontramos que las parcelas situadas en la orientación norte son las que resultan más afectadas por el fuego. Este hecho puede ser atribuido a diversas causas. La primera de ellas puede ser el criterio de elección de las parcelas, ya que un grupo de parcelas pueden haber ido a parar a una única zona con exposición norte y a altitud elevada. Al analizar el efecto de la orientación en la altitud comprobamos que gran parte de las 12 parcelas de orientación N se encontraban también en el rango de altitud más elevado que, como se comenta más adelante, va asociado a una mayor densidad de encinas y a una mayor severidad de quema. Pero tampoco pueden descartarse el efecto de los fenómenos atmosféricos, orográficos, y de la estructura de la vegetación en el comportamiento del fuego. Según Pons y Vayreda (1996) e Ibañez et al. (1996) la orografía es capaz de modificar las corrientes de aire y, por tanto, la intensidad del incendio. Por otro lado, la estructura de la vegetación también puede jugar un doble papel: (1) puede provocar corrientes secundarias en el interior del incendio y modificar los efectos del fuego (Ibañez et al., 1996), y (2) la acumulación de combustible puede ser superior en zonas de orientación N, y su distribución más continua podría incrementar la intensidad de quema final.

Patrones de mortalidad del pino carrasco y la encina

La intensidad del fuego determina el número y el tipo de plantas que mueren o son dañadas en un incendio (Huston, 1994). Los fuegos de intensidad baja o intermedia son capaces de producir una mortalidad altamente selectiva en función del tamaño y de

la especie de que se trate, mientras que intensidades altas generalmente matan la vegetación sin tener en cuenta ni la especie ni el tamaño del individuo (Huston, 1994). En el incendio de Bigues i Riells, la mortalidad del pino carrasco fue generalizada, ya que incluso en las severidades bajas superó el 90% de individuos muertos. Johnson (1992) atribuye la alta mortalidad de las coníferas, incluso en intensidades bajas, a la arquitectura de la copa, a la baja humedad foliar y a la corteza delgada que presentan la mayoría de especies. Al analizar con más detalle la distribución de los pinos vivos en las diferentes categorías aplicadas encontramos que los escasos individuos supervivientes se hallaban en la categoría 3, correspondiente a fuego superficial severo, mientras que en el fuego de copa la supervivencia resultó nula. Esto es lógico, ya que la clasificación realizada por severidades de quema sobre el pino carrasco ya lleva implícita una medida subjetiva de la mortalidad. La supervivencia de estos árboles, aunque baja, puede llegar a ser muy importante para la posterior regeneración de la zona. En cuanto a los factores ambientales que afectaban a la mortalidad del pino carrasco solo resultó ejercer un efecto significativo la altitud, que como ya se ha comentado va ligada al aumento de la intensidad de la perturbación.

La mortalidad de las encinas fue también generalizada en todas las severidades de quema. Sin embargo, gracias a su capacidad rebrotadora, el 87,6% de los individuos quemados regeneraron vegetativamente mientras que un 12,4% no rebrotaron. Al mirar con detalle este 12,4% de individuos, comprobamos que la mortalidad se concentró en la severidad CT 4 (el 61% del total) que, como se ha comentado en el párrafo anterior, es la categoría donde la supervivencia de los pinos fue mayor. La causa de este resultado podría ser atribuible al tipo de fuego, "superficial severo", que se atribuía a la CT 3, ya que según la definición, es el tipo de fuego que afecta en mayor grado a la capa del suelo, por lo que los meristemas por los que regeneran las encinas y que se localizan en la superficie de las cepas podrían resultar lesionados y perder su capacidad regeneradora.

La diferente respuesta de las especies arbóreas al fuego viene determinada por las características vitales, anatómicas y fisiológicas de cada una (Whelan, 1995). La clasificación más utilizada de las características que permite a las especies sobrevivir al fuego se basa en la capacidad regenerativa post-incendio. El pino carrasco es una especie que se regenera a partir de las semillas que se dispersan al abrirse las piñas por efecto de la temperatura. Como hemos visto la mortalidad de los pies ha resultado ser general pero la liberación masiva y sincronizada de las semillas va encaminada a asegurar el relevo de la población (O'Dowd y Gill, 1984; Lamont et al., 1991; Daskalaku y Thanos, 1996). Por otro lado, el principal mecanismo de regeneración postincendio de la encina es a partir de rebrotes que surgen de los meristemas situados

en las cepas a nivel de suelo, por lo que serán los fuegos superficiales, que se propagan a través del estrato inferior del bosque (Albini y Reinhardt, 1995; Retana, 1996), los que producirán una mayor mortalidad de individuos. Estas diferencias pueden tener consecuencias en la dinámica de la regeneración postincendio y en la futura estructura de los bosques mixtos de ambas especies.

Como conclusión general se puede decir que el efecto del incendio ha sido homogenizador en el sentido que ha existido una gran continuidad en las zonas quemadas y en el mosaico de severidades con que ha quemado la vegetación, y que ha resultado estar determinado por factores topográficos, como la orientación y altitud y las características previas de la vegetación, en concreto, de la composición específica. El efecto de los diferentes tipos de fuego sobre la supervivencia depende de la especie. Las categorías descritas en la Tabla 1 se definen a partir de los efectos del fuego sobre el pino carrasco pero, en cambio, los efectos más perjudiciales para la encina se produjeron en las llamadas categorías de menor intensidad (CT 3). Posiblemente por ello, cuando se trata con varias especies, resulta más adecuado trabajar con tipos de fuego más que con categorías de severidad.

Bibliografía

- Albini, F.A y Reinhardt, E.D. (1995) Modeling ignition and burning rate of large woody natural fuels. *International Journal Fire* 5 (2), pp. 81-91.
- Bessie, W.C. y Johnson, E.A. (1995) The relative importance of fuels and weather on fire behaviour in subalpine forests. *Ecology*. Vol. 76, No. 3, pp. 747-762.
- Bond, W.J. y van Wilgen, B.W. (1996) *Fire and Plants*. Chapman and Hall. London.
- Christensen, N.L., Agee, J.K., Brussard, P.F., Hughes, J., Knight, D.H., Minshall, G.W., Peek, J.M., Pyne, S.J., Swanson, F.J., Thomas, J.W., Wells, S., Williams, S.E. and Wrightm H.A. (1989) Interpreting the Yellowstone fires of 1988. Ecosystem responses and management implications. *BioScience*. Vol. 39, No. 10, pp. 678-685.
- Christensen, N.L. (1993) Fire regimes and ecosystems dynamics. In: Crutzen, P.J. and Goldammer, J.G.(eds.). *Fire in the environment: the ecological, atmospheric and climatic importance of vegetation fires*. John Wiley and Sons. Pp. 233-244.
- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role community stability and organization. *American Naturalist* 111, pp. 1119-1144.
- Daskalidou, E.N. y Thanos, C.A. (1996) Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) Postfire Regeneration: The Role of Canopy and Soil Seed Banks. *The International Journal of Wildland Fire*. Vol. 6, N° 2, pp. 59-66.

- Eberhart, K.E y Woodard, P.M (1987) Distribution of residual vegetation associated with large fires in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*. Vol. 17, pp. 1207-1212.
- Hernando, C. y Elvira, L. (1989) *Inflamabilidad y energía de las especies del sotobosque*. INIA, Madrid.
- Fryer, G.I. y Johnson, E.A. (1988) Reconstructing fire behaviour and effects in a subalpine forest. *Journal of Applied Ecology*. Vol. 25, pp. 1063-1072.
- Gill, A.M., Groves, R.H. y Noble, I.R. (1981) *Fire and the Australian Biota*. Australian Academy of Science, Canberra.
- Glitzenstein J.S; Platt W.J y Steng D.R (1995) Effects of fire regime and habitat on tree dynamics in north Florida longleaf pine savannas. *Ecological Monographs*. Vol. 65, No. 4, pp. 441-476.
- Prieto, F. (1995) *Incendios. Jaque a los ecosistemas forestales españoles*. Greenpeace rapport. Madrid.
- Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. USA.
- Ibañez, J.J, Pons, X. y Castro F.J (1996) La predicció del risc: models de risc i de propagació. In: *Ecologia del foc*. Ed. Proa. Barcelona.
- Johnson, E.A. (1992) *Fire and vegetation dynamics. Studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press.
- Lamont, B.B., Le Maitre, D.C., Cowling, R.M. y Enright, N.J. (1991b) Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Reviews* 57, pp. 277-317.
- McKenzie D, Peterson D,L y Alvarado E (1996) Extrapolation problems in modeling fire effects at large spatial scales: A review. *Int. J.Widland Fire*. Vol. 6, No. 4, pp. 165-176.
- Moreno, J.M. y Oechel, W.C. (1989) A simple method for estimate fire intensity after a burn in California chaparral. *Acta Oecologica. Oecologia plantarum*. Vol. 10, No. 1, pp. 57-68.
- Naveh, Z.(1975) The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29, pp. 199-208.
- O'Dowd, D.J. y Gill, A. M. (1984) Predator satiation and site alteration following fire: mass reproduction of alpine ash (*Eucalyptus delegatensis*) in southeastern Australia. *Ecology*. Vol. 65, No. 4, pp. 1052-1066.
- Piñol, J., Terradas, J. y Lloret, F. (1998) Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. *Climate Change*. Vol. 38, pp. 345-357.
- Retana, J., Espelta, J.M. y Gracia, M. (1996) Caracterización de masas mixtas de pino carrasco y encina en el Montseny (nordeste de la Península Ibérica). *Cuadernos de la S.E.C.F.*, nº 3. Pp. 167-173.
- Retana, J. (1996). Característiques d'intensitat i extensió del incendi. In: *Ecologia del foc*. Ed. Proa. Barcelona.
- Schullery, P. (1989) The fires and fire policy. *BioScience*. Vol. 39, No. 10, pp. 686-694.

- Terradas, J. y Piñol, J. (1996). Els grans incendis: condicions meteorològiques i de vegetació per al seu desenvolupament. In: Ecologia del foc. Ed. Proa. Barcelona.
- Trabaud, L. (1977) Materiali combustibilitati e fitomasse epigee di alcuni popolamenti del mediterraneo francese. *Monti e Boschi* 28, pp. 45-49.
- Trabaud, L. (1992) Les feux de forêts: Mécanismes, comportement et environnement. France-Selection. Aubervilliers, Cedex.
- Trabaud, L. (1981) Man and Fire: Impacts on mediterranean vegetation. In: di Castri, F., Goodall, W. and Specht, R.L. (eds.) *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier. Amsterdam. Pp. 523-537.
- Turner, M. G. (1998) Landscape Ecology, living in a mosaic. In: Dodson, S.U, Allen, T.F.H., Carpenter, S.R., Ives, A.R., Jeanne, R.L., Kitchell, J.F., Langston, N.E. and Turner, M.G. *Ecology*. Oxford University Press. New York. Pp. 77-122.
- Turner, M., Hargrove, W.W., Gardner, R.H., Romme, W.H. (1994) Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science*. Vol. 5 , pp. 731-742.
- Turner, M.G.; Romme, W.H., Gardner, R.H. y Hargrove, W.W. (1997) Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*. Vol. 67, No. 4, pp. 411-433.
- Pons, X. y Vayreda, J. (1996) La predicció del risc: poder calorífic, inflamabilitat i combustibilitat. In: Ecologia del foc. Ed. Proa. Barcelona.
- Whelan, R.J. (1995) *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press.

Capítulo 2

Regeneración postincendio de los pinares de pino carrasco y bosques mixtos de pino carrasco y encina. Patrones de cambio a nivel de comunidad

REGENERACIÓN POSTINCENDIO DE LOS PINARES DE PINO CARRASCO Y BOSQUES MIXTOS DE PINO CARRASCO Y ENCINA. PATRONES DE CAMBIO A NIVEL DE COMUNIDAD

Introducción

En diferentes estudios realizados sobre los mecanismos de la sucesión vegetal después de incendio se enfatiza la importancia de la autoecología y los atributos vitales como determinantes de la dinámica de la vegetación postincendio (Connell y Slatyer, 1977, Noble y Slatyer, 1980, Pickett et al., 1987, Peterson y Pickett, 1995). En estos y otros estudios se muestra como la respuesta regenerativa de la vegetación depende de los atributos vitales que presentan las especies en relación con su resistencia o tolerancia a la perturbación. Las estrategias regenerativas se suelen englobar en dos tipos principales: (1) vegetativa, en que las plantas rebrotan a partir de estructuras subterráneas que han sobrevivido al fuego; y (2) sexual, en que se produce el establecimiento de nuevos individuos a partir de semillas. Después de un incendio, el número de individuos supervivientes y la disponibilidad de propágulos viene determinado por el estado de la comunidad antes del fuego (Pickett et al., 1987), por el patrón de severidad del incendio (Hassan y West, 1986; Zammit y Zedler, 1988; Johnson y Gutsell, 1993; Habrouk et al., 1999), y por el contexto espacial y temporal donde se produce la perturbación (Callaway y Davis, 1993, Turner et al., 1997). De esta manera, dependiendo del tipo e intensidad de la perturbación que se produzca y de la vegetación preexistente, se favorecerá un tipo u otro de estrategia regenerativa y se iniciará una dinámica sucesional u otra.

En los ecosistemas mediterráneos, y en el caso concreto del chaparral, Keeley (1991, 1992) sugiere que la dinámica y composición de la comunidad vegetal se caracteriza por la existencia de un mosaico cambiante de especies que regeneran por semillas y de especies que lo hacen vegetativamente y que se extiende a través de gradientes de perturbación y de disponibilidad de recursos. En ausencia de perturbación, se ha comprobado que, en diferentes comunidades mediterráneas, las especies rebrotadoras tienden a dominar hábitats más húmedos mientras que las especies semilleras lo hacen en zonas más xéricas y abiertas (Smith et al., 1992, Keeley, 1992, Espelta 1996). En este estudio, trabajamos con dos de las especies forestales más representativas del litoral mediterráneo: el pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.), que regenera exclusivamente por semillas, y la encina (*Quercus ilex* L.), que es rebrotadora estricta. Ambas especies solapan sus áreas de distribución y pueden encontrarse formando bosques puros o bien masas mixtas (Quezel y Barbero, 1992, Espelta, 1996, Retana et al. 1996). El pino carrasco es considerado una especie

pionera (Papió, 1994) que domina en zonas áridas y en condiciones postincendio, mientras que la encina se encuentra en zonas relativamente húmedas durante intervalos libres de incendio (Zavala et al., en prensa). La teoría sugiere que la dinámica de estas especies en ambientes mediterráneos puede venir condicionada principalmente por el régimen de perturbaciones. Así, el pino carrasco se verá favorecido en zonas abiertas antes que se instale la encina (Folch, 1986, Espelta, 1996, Zavala et al., en prensa), mientras que, en ausencia de perturbaciones, la tendencia se decantará hacia una mayor dominancia de la encina, puesto que la regeneración del pino bajo cobertura densa es nula, y por tanto tiende a desaparecer de estas masas mixtas (Bolós, 1983, Barbero et al., 1992, Espelta, 1996). Esta hipótesis ha sido tradicionalmente aceptada pero pocos trabajos han intentado cuantificar directamente sobre el terreno cual es la dinámica postincendio de la comunidad.

En el verano de 1994 tuvieron lugar en el litoral mediterráneo numerosos incendios de gran extensión (superiores a las 1000 ha). Uno de ellos fue el incendio de Bigues i Riells, en la provincia de Barcelona, con más de 2692 ha quemadas. El 63% de la superficie afectada era forestal, con un 36.2% de superficie quemada compuesta por pinares de pino carrasco y un 17.7% por encinares. La gran extensión espacial y el alto grado de heterogeneidad generado en el incendio originó el marco idóneo para estudiar la regeneración a gran escala del pino carrasco y la encina y la dinámica de la comunidad postincendio. Así pues, el primer objetivo de este estudio es analizar los factores que afectan a la regeneración postincendio del pino carrasco. Para ello, se recogieron datos de la estructura de la vegetación preexistente, de las diferentes severidades de quema que había sufrido la vegetación y de las distintas variables topográficas de cada zona. Además se valoró la regeneración de la encina que, junto con los datos de regeneración del pino han permitido calcular a largo plazo (30 años) la densidad de ambas especies y así determinar la futura trayectoria de la comunidad, que es el segundo objetivo de este estudio. De esta manera hemos podido valorar qué cambios se producen en la dominancia de la especie principal después del fuego y cuáles de los factores medidos pueden determinarlos.

Métodos

Área de estudio

La zona de estudio se situó en el incendio de Bigues i Riells ocurrido en 1994 y cuya situación, climatología, características de la vegetación preincendio y desarrollo del incendio han sido detalladas en el capítulo 1.

Muestreo de las parcelas

El muestreo se realizó en la franja ocupada por pinares de pino carrasco y masas mixtas de encina y pino carrasco. En ella se distribuyeron 96 parcelas circulares, de las cuales 66 se localizaron al azar y 30 se situaron de forma sistemática en los límites del incendio (Figura 1). Estas 30 parcelas se marcaron de forma permanente para su seguimiento en años posteriores. Estas parcelas permanentes se dispusieron en transectos de distancia desde el límite del incendio hasta 200 metros hacia el interior. Sin embargo, tres de las parcelas fueron descartadas, una debido a su difícil acceso, otra porque fue destruida al abrirse una pista forestal y la tercera porque quedó sepultada por la caída masiva de troncos de árboles quemados. Cada transecto estaba formado por 5 parcelas localizadas a las distancias de 0 (justo donde comenzaba la zona quemada), 50, 100, 150 y 200 m del margen. En cada parcela, de 10 m de radio (314 m²), se marcaron de manera permanente cuatro subparcelas de 5 x 5 m donde se contaron y marcaron todas las plántulas de las especies arbóreas principales.

Las 27 parcelas de carácter permanente se dejaron marcadas, sin inventariar, en el verano de 1995, mientras que las 66 restantes se situaron en la primavera de 1996. Todas las parcelas se inventariaron conjuntamente durante 1996 y se continuaron muestreando en 1997 y 1998. En el inventario se tomaron las siguientes medidas:

(1) **Tipo de fuego y categoría de severidad** con que se habían quemado los árboles de pino carrasco. La caracterización de las categorías de quema se realizó según la metodología descrita en el capítulo 1. Casi la totalidad de las parcelas se localizaron en zonas que habían quemado con fuego superficial severo, categoría 3, y con fuego de copa, categorías 4, 4-5 y 5.

(2) **Supervivencia de los árboles.** Se distinguió entre árboles vivos y muertos. De los muertos se hicieron dos categorías, diferenciándose entre los que habían rebrotado y, por tanto, el individuo genético estaba vivo (en el caso de especies rebrotadoras que habían producido rebrotes de cepa), y los que no habían rebrotado.

(3) **Extracción de los árboles muertos.** Aprovechando que durante el estudio se realizaron cortas y extracciones de los pies quemados, se incluyó en el estudio el efecto de la extracción de los árboles muertos sobre la regeneración del pino carrasco. Para ello se miró si en el momento de realizar el inventario de todas las parcelas los árboles quemados habían sido cortados o bien permanecían en pie.

(4) **Características estructurales de la vegetación preincendio.** A partir de los árboles quemados presentes en la superficie de la parcela se midió:

1- La densidad total de individuos adultos de las especies arbóreas. Con esta medida se obtuvo, además, la densidad de pies de cada especie y la relación entre la densidad de encinas y la de pinos (D.enc/D.pi).

2- El diámetro (DBH) de los individuos mayores de 5 cm de diámetro a 130 cm de altura. En el caso de que los pies hubieran sido cortados, se tomaron los diámetros en cruz en la base (DB) y se calculó el DBH a partir de las ecuaciones de regresión obtenidas para el pino carrasco y la encina por Retana et al. (1996).

Pino carrasco: $DBH = 0.81 \cdot DB - 1.84$ (r=0.98, p=0.001)

Encina: $DBH = 0.82 \cdot DB - 0.81$ (r=0.97, p=0.001)

A partir de estos datos se calculó el área basal (AB, en m²/ha) de cada especie con la fórmula: $AB = \pi \cdot (DBH/2)^2$.

(5) Regeneración

1- Especies rebrotadoras- En toda la superficie de la parcela se contabilizó el número de cepas que habían rebrotado y que habían muerto. En ellas se midió el diámetro a la altura del pecho (DBH) de cada pie quemado de más de 5 cm y, en los casos en que habían sido cortados los pies, el diámetro en cruz del tocón.

2- Especies germinadoras- Se realizaron dos tipos de muestreos de la regeneración del incendio. Uno fue puntual en el tiempo, en 1996, y extensivo a las 96 parcelas y se realizó mientras se inventariaban. En este muestreo se marcaron 4 subparcelas por parcela y en cada una se midió la densidad de las plántulas de las especies arbóreas principales y la altura de cada una de ellas. También se contaron las plántulas muertas, a partir de las cuales se obtuvieron los valores de mortalidad de 1995. El segundo muestreo se realizó en las 27 parcelas marcadas con carácter permanente donde se contaron, marcaron y mapearon todas las plántulas de las especies forestales, además de las nuevas incorporaciones que tuvieron lugar durante los cuatro años de estudio: 1995-1996-1997 y 1998. Debido a las dificultades de localización y accesibilidad a las parcelas permanentes, a causa del rápido crecimiento de la vegetación del sotobosque, se decidió continuar solo con la mitad de ellas (14 parcelas) en los años posteriores, 1997 y 1998. Las medidas que se tomaron en los siguientes años fueron:

(a) Estado de la plántula: viva, muerta, desaparecida o nueva, con el que se obtenían los valores de supervivencia de plántulas preexistentes, establecimiento de plántulas nuevas, y densidad total de plántulas.

(b) Altura del primer año, que en este estudio consideramos que puede ser una medida del vigor de establecimiento.

(c) Crecimiento relativo en altura (RGR) que se calculó a partir de la fórmula:

$$RGR = (\ln H_2 - \ln H_1) / (T_2 - T_1)$$

donde H2 es la altura final, H1 la altura inicial de la plántula y T2-T1 es el intervalo de tiempo entre medidas. El RGR se calculó durante los años 1996, 1997 y 1998 en las 14 parcelas de carácter permanente.

(6) **Composición y altura del sotobosque.** En cada parcela se realizaron 8 transectos de 10 metros cada uno. En cada metro de cada transecto se identificó la/s especie/s vegetales que estaban allí presentes, en el caso de que fueran arbustivas o arbóreas, o si había cobertura herbácea. Asimismo, en cada punto se midió la altura máxima a la que llegaba la vegetación.

(7) **Características topográficas.** Se midieron las siguientes variables: altitud, pendiente, orientación (N, S, E, O) y forma del relieve (zona baja, zona media y zona alta de la vertiente).

Cálculo de la tasa de cambio de la comunidad

A partir de los datos de densidades de las diferentes especies arbóreas presentes en las parcelas antes del incendio y de la regeneración post-incendio de las mismas, se determinó el tipo de comunidad pre y post-incendio y, con ello, la tasa de cambio de una comunidad a otra. Los supuestos de esta aproximación eran que en un periodo de 30 años no ocurría ninguna otra perturbación y que la incorporación al vuelo del bosque de individuos no presentes justo después del fuego, tanto de pino como de encina, era nula. El procedimiento para determinar la vegetación preincendio fue el siguiente:

- El primer paso consistió en definir el tipo de cobertura que presentaba la parcela antes del incendio: forestal o arbustiva. Para ello se tomó como referencia el valor de cobertura que utilizan el IEFC (Inventario Ecológico y Forestal de Cataluña) y el IFN2 (Segundo Inventario Forestal Nacional) quienes consideran que una parcela está cubierta de bosque si su cobertura arbórea es superior al 10%. Para transformar los datos de densidad de pies que se había medido en cada parcela (D) a cobertura (Cob) se utilizaron las ecuaciones de regresión obtenidas por Rodrigo et al. (1999) calculadas con todas las parcelas del IEFC en que se encontraban las especies de interés:

pino carrasco:	$Cob = -0.033 + 0.00075 \times D$	$r^2 = 0.592, p = 0.0001$
encina:	$Cob = -0.037 + 0.00056 \times D$	$r^2 = 0.764, p = 0.0001$

De las 93 parcelas con las que trabajamos, cuatro resultaron encontrarse en el límite entre zona arbustiva y bosque, por lo que a la hora de realizar los análisis se decidió descartarlas para evitar confusión.

-El siguiente paso fue ver qué tipo de bosque era el que presentaba cada parcela antes del fuego. Esto se realizó calculando el porcentaje de encina y de pino carrasco (D.enc, densidad de encinas y D.pi, densidad de pinos) respecto a la densidad total (Dt) que había en cada una. El criterio para definir diferentes tipos de comunidad fue:

*D.enc>66.6%Dt	= Encinar
*D.enc>33.3%Dt y D.pi>33.3%Dt	= Bosque mixto
*D.pi>66.6%Dt	= Pinar

La comunidad postincendio de las parcelas se obtuvo a partir de la estimación de la densidad de individuos rebrotados de encina y de la densidad de plántulas de pino carrasco 30 años después de haberse producido el incendio.

- Para el cálculo de la densidad de pies de encina se utilizó la relación establecida por Retana et al. (1992). Estos autores obtenían un valor de 3.55 pies por cepa de encina después de 30 años de haberse producido la perturbación.

- Para estimar la densidad de pinos se utilizaron los valores de supervivencia de las plántulas durante los 4 años de seguimiento después del fuego. La curva entre el porcentaje de supervivencia y el tiempo se ajustó a una relación logarítmica negativa ($y=103-53.2\log(x)$, $r=0.945$, $p<0.001$), al igual que hizo Papió (1994) en condiciones más xéricas. Aceptando que esta relación se mantiene en el tiempo, la supervivencia de individuos de pino carrasco al cabo de 30 años sería del 25.9% de las plántulas establecidas un año después del incendio.

Análisis de los datos

La relación entre variables de la estructura del bosque (como la densidad total de pies, la densidad de encinas, la densidad de pinos, la relación D.enc/D.pi y el área basal) y algunas de las variables topográficas (la altitud y la pendiente) se analizaron utilizando regresiones lineales simples y múltiples. Para que se cumpliera el examen de calidad de ajuste de la regresión lineal se aplicaron, en algunos casos, transformaciones logarítmicas de los datos. Cuando no existía normalidad en la distribución de los residuos se utilizó el test no paramétrico de correlación de rangos de Spearman (S.R.C). Para ver si existían diferencias en las variables continuas entre los diferentes niveles de las variables categóricas (como la orientación y forma del relieve, el tipo de fuego, la severidad de quema, el estado de la parcela y la tasa de cambio) se utilizaron ANOVAs, previa transformación logarítmica de los datos cuando era necesario. Cuando las variables no pudieron ser normalizadas se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (K-W). Para variables categóricas se utilizó el test de Ji cuadrado.

El cálculo de la tasa de cambio de la comunidad se realizó comparando el tipo de comunidad pre y post-incendio que tenía cada parcela. Para esta variable se definieron dos categorías: a) la comunidad cambia y lo hace a...(encinar, bosque mixto y pinar), y b) la comunidad permanece igual. A continuación se analizó que factores topográficos,

características del incendio y estructura de la vegetación podían determinar dicho cambio. Para ello se realizaron ANOVAs (previa transformación logarítmica, cuando era conveniente) y pruebas Ji cuadrado.

Resultados

Reclutamiento de plántulas de pino carrasco y de encina

La densidad media de plántulas de pino carrasco en el incendio de Bigues i Riells fue de 0.354 plántulas/m² (3540 plántulas/Ha), con un total de 3255 plántulas distribuidas en las 96 parcelas inventariadas. Los valores de densidad fueron superiores en las parcelas permanentes y, a lo largo de los años muestreados, la densidad fue disminuyendo significativamente (ANOVA de medidas repetidas, $p < 0.0001$). La densidad de plántulas de encina en el total de parcelas inventariadas fue nula.

Año	(Nº pls/m ²)	Er Estándar
1995	0.583	0.136
1996	0.550	0.128
1997	0.449	0.113
1998	0.399	0.106

Tabla 1. Media y error estándar de la densidad de plántulas de pino carrasco en las parcelas de estudio. El número de parcelas consideradas fue de 14 en todos los años.

Los valores de reclutamiento de las parcelas han dependido del tipo de fuego con que quemaron las parcelas (Tabla 2): cuando quemaban con el tipo superficial severo presentaban valores de regeneración superiores (0.503 ± 0.127 plántulas/m²) que cuando lo hacían con fuego de copa (0.293 ± 0.057 plántulas/m²). Además, han resultado tener un efecto significativo la altitud y las variables de la vegetación como la densidad de encinas, la densidad de pinos y de la relación D.enc/ D.pi. Al introducir este conjunto de variables topográficas y estructurales en un análisis de regresión múltiple, resultó que el modelo era significativo ($R^2 = 0.352$, $p < 0.0001$) e incluía la altitud y la densidad de pinos: a mayor densidad de pinos la regeneración era superior mientras que disminuía a medida que aumentaba la altitud.

En los diferentes años de muestreo se realizó también el recuento de las plántulas nuevas que iban apareciendo. Solo se cuantificaron nuevas incorporaciones en 1996 pues en 1997 y 1998 el número de plántulas nuevas fue inexistente. El valor en

1996 fue de 0.032 ± 0.010 plántulas nuevas/m². Se supuso que las nuevas incorporaciones podían estar relacionadas con la distancia al límite no quemado (a mayor proximidad de los árboles no quemados mayor aporte de semillas y, consecuentemente mayor presencia de plántulas nuevas) por lo que se realizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis entre la distancia al límite y la densidad de plántulas nuevas. Sin embargo, el resultado demostró que no había efecto significativo de la distancia sobre el número de plántulas instaladas ($p=0.618$).

Mortalidad de las plántulas

Los valores de mortalidad, no acumulativos (Tabla 3), mostraron diferencias significativas en los diferentes años considerados (ANOVA de medidas repetidas, $p=0.0001$; datos transformados según arcsen). La mortalidad de plántulas detectada durante 1994-95 resultó ser significativamente inferior que el resto de los años, mientras que la observada en 1996-97 fue superior al resto. Al analizar el efecto de las diferentes variables medidas en las parcelas sobre la mortalidad de las plántulas en 1996 (año con mayor número de muestras), ninguna de las variables consideradas tuvo un efecto significativo (Tabla 2).

Año	n	mortalidad	Er Std
1994-95	14	0.016 ^a	0.008
1995-96	14	0.093 ^b	0.016
1996-97	14	0.226 ^c	0.034
1997-98	14	0.148 ^b	0.035

Tabla 3. Valores medios de mortalidad de las plántulas/m² en las parcelas permanentes del incendio de Bigues i Riells durante los 4 años de seguimiento. Se indica el número de parcelas consideradas, el error estándar y los grupos generados (a, b y c) en el test a posteriori de Student-Newman-Keuls.

Se intentó valorar si la mortalidad estaba relacionada con el año de establecimiento. Los resultados de la Tabla 4 indican que las plántulas establecidas justo después del incendio (en 1995) presentaron, en 1997, una mortalidad considerablemente inferior (χ^2 , $p<0.0001$) que aquellas que lo hicieron en 1996. En 1998 también hubo ciertas diferencias de mortalidad entre ambas cohortes de plántulas, aunque no resultaron ser estadísticamente significativas (χ^2 , $p=0.403$)

Año establecimiento	N	%mort 96	%mort 97	%mort 98
1995	756	3.6%	5.4 %	1.3%
1996	56	---	25.0 %	4.8%

Tabla 4. Valores de mortalidad de las plántulas instaladas en 1995 y 1996 en los años siguientes a su instalación (1996, 1997 y 1998). N es el número total de plántulas.

Tamaño y crecimiento de las plántulas

*Vigor de establecimiento- El valor medio de la altura de las plántulas durante el primer año en el territorio quemado fue de 29.6 ± 1.45 cm, con un valor máximo de 59.5 cm y uno mínimo de 3 cm. Las variables de parcela que han resultado tener un efecto significativo en el crecimiento en altura de los pinos han sido: la altitud, la altura del sotobosque, el tipo de fuego, la severidad de quema y la extracción de pies quemados (Tabla 5). La altitud y la altura del sotobosque se hallan también estadísticamente relacionadas (regresión simple, $p < 0.0001$): a altitudes bajas la altura del sotobosque es superior, y lo mismo ocurre con la altura de las plántulas de pino carrasco. Es importante el efecto de la severidad de quema de la vegetación ya que aquellas parcelas que habían quemado con una menor severidad las plántulas crecieron más en altura. Y, por último, refiriéndonos al efecto de la extracción de árboles muertos cabe resaltar que las parcelas cuyos pies habían sido cortados antes del inventario presentaban plántulas con una altura inferior (25.9 ± 1.8) que las parcelas que permanecían intactas (32.0 ± 2.0).

*Crecimiento relativo en altura (RGR)- Al analizar por separado el crecimiento de los años 1996-97 y 1997-98 (Tabla 5) se ha constatado que durante el primer año la variable que determinó el crecimiento fue la altura media del sotobosque: a mayor altura de sotobosque menor fue el RGR de las plántulas. En el RGR de 1997-98 ninguna de las variables resultó significativa. En el análisis conjunto del crecimiento durante el periodo comprendido entre 1996 y 1998, las variables que han influido sobre el RGR son la densidad de plántulas de 1995 (cuanto mayor era la densidad mayor era el RGR), y la severidad de quema de la vegetación (a mayor severidad de quema menor crecimiento relativo de las plántulas de pino, ver Fig. 2).

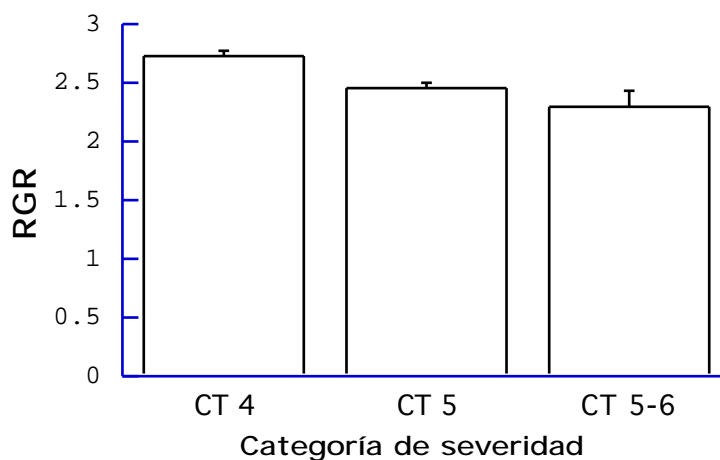


Figura 2.- Variación de los valores medios del crecimiento relativo (RGR) en función de la categoría de severidad de quema. Las letras (a y b) indican los grupos generados en el test a posteriori de Student-Newman-Keuls.

Y por último, se estudió el efecto sobre el RGR del año de establecimiento de las plántulas (instaladas en 1994-95 o 1995-96), resultando estadísticamente significativo (ANOVA, $p=0.0020$): las plántulas que se establecieron en 1994-1995 presentaron un RGR ligeramente superior (2.61 ± 0.02 cm) que aquellas que se instalaron un año más tarde, 1995-1996 (2.31 ± 0.11 cm).

Tasa de cambio de la comunidad post-incendio

De un total de 89 parcelas analizadas, 58 eran formaciones puras de pinar, 16 eran encinares y 15 correspondían a bosque mixto de ambas especies antes del fuego. Como se observa en la Figura 4 el 72.4% de las parcelas de pino presentaban la regeneración suficiente para mantener el mismo tipo de bosque. Lo mismo ocurría en el 75% de las parcelas de encina y en el 33.3% de las masas mixtas. Globalmente, el 33.7% del total de parcelas muestreadas cambiaron de un tipo de comunidad a otra. Al analizar por separado cada tipo de comunidad se obtuvo el siguiente resultado:

- Un 20% de las parcelas ocupadas por pinares cambiaron a bosque mixto, un 10.3% a encinares y un 5.2% a matorral. Las variables que han mostrado diferencias entre las parcela que han cambiado a otro tipo de comunidad y las que no lo han hecho han sido las siguientes (Tabla 6): la altitud, la densidad de encinas, la relación D_{enc}/D_{pi} , el área basal de encinas y la severidad de quema. Tanto la altitud como la severidad de quema se hallan relacionadas con la densidad de encinas (ver capítulo 1)

por lo que no pueden interpretarse independientemente. Las parcelas de pinares que cambiaban habían quemado con mayor severidad se hallaban a mayor altitud (510 m frente a los 409 m de las que se mantienen como pinares), presentaban mayor densidad de encinas (102 encinas/ha frente a las 17 encinas/ha) y mayor área basal de encinas, que es una estima del posible número de rebrotes (0.6 m²/ha frente a 0.1 m²/ha de las que permanecían).

- El 40% de las parcelas de bosque mixto cambiaron a encinar, el 20% a pinar y el 6.6% a matorral. Del conjunto de las variables analizadas que pueden determinar el cambio, ninguna de ellas ha resultado estadísticamente significativa (Tabla 6), hecho que podría atribuirse a que el reducido número de parcelas de esta comunidad con las que se ha trabajado no ha permitido mostrar diferencias significativas.

- En el caso de los encinares, la totalidad de las parcelas que cambiaron, un 25%, lo hicieron a bosque mixto. Las variables que tuvieron un efecto significativo en el cambio del tipo de bosque fueron la altitud, la severidad de quema, la densidad total de pies y la densidad de encinas: a menor altitud, menor densidad de encinas y mayor tasa de cambio a bosque mixto. Las parcelas que cambiaban presentaban una menor densidad total de pies (732 pies/ha frente a 1869 pies/ha de las que permanecieron) y una severidad de quema superior: el 100% de las parcelas que cambiaron se hallaban en las categorías CT5/6 y CT6.

Discusión

Los valores de regeneración postincendio de la encina y del pino carrasco en el incendio de Bigues i Riells no han diferido substancialmente de los encontrados por diferentes autores en otros incendios de la zona mediterránea (ver: Abbas et al., 1984; Herranz et al., 1997; Moravec, 1990; Retana et al., 1999; Saracino et al., 1993; Trabaud et al., 1985; Tsitsoni, 1997; Zagas, 1987). La regeneración por parte de las encinas a partir de semillas fue completamente nula y según Retana et al. (1999) es consecuencia de la facilidad que tienen las bellotas de deshidratarse y de su destrucción por el calor del fuego. En cuanto a la densidad de plántulas del pino carrasco, se han detectado fuertes diferencias entre las parcelas inventariadas a lo largo del incendio (de 0 a 2.2 pls/m²). Este hecho refleja la gran variabilidad espacial en la regeneración de esta especie en el área quemada causada por la topografía (en particular el gradiente altitudinal de la zona), el estado de la vegetación pre-incendio (en concreto, las diferencias de densidad de pinos adultos), y la heterogeneidad espacial producida por el

incendio (causada principalmente por los diferentes tipos de fuego con que ha quemado la vegetación).

Según la clasificación de los tipos de fuego realizada por Turner et al. (1994), el llamado fuego superficial severo es el que quema a nivel de suelo y afecta, sobre todo, las capas bajas de vegetación y de suelo. El estrato arbóreo puede quemarse total o parcialmente, pero las hojas suelen mantenerse en los árboles quemados. En cambio, en el fuego de copa se consumen, prácticamente en su totalidad, las copas de los árboles, quemándose hojas, ramas y frutos. En este hecho puede hallarse la clave para entender las diferencias significativas de regeneración entre zonas afectadas por los dos tipos de fuegos, que concuerdan con los resultados obtenidos por Turner et al. (1997) y Anderson y Romme (1991) realizados en el incendio de Yellowstone con *Pinus contorta*. La temperatura máxima del fuego suele darse a nivel de copa (Trabaud, 1979, Whelan, 1996), por lo que la viabilidad de los piñones disminuye (Habrouk et al., en prensa) y, con ella, la posibilidad de que se instalen más plántulas. En cambio, en el fuego superficial severo, las temperaturas suelen ser menos intensas y es más fácil que se mantenga la viabilidad de los piñones, y se favorezca la abertura de las piñas y la liberación y dispersión de las semillas.

Inicialmente consideramos que el crecimiento en altura podía ser una medida del vigor de establecimiento de las plántulas, ya que después del incendio, con gran cantidad de recursos liberados y libres de competencia, las plántulas que primero se instalan y crecen pueden tener ventajas sobre las que lo hacen posteriormente (Canham y Marks, 1985). Sin embargo, en este estudio, la altura de las plántulas de pino carrasco depende del grado en que ha crecido el sotobosque, y por tanto del grado de competencia que se establece por la luz. La altura de las plántulas, al igual que la del sotobosque, es superior a altitudes bajas, donde la severidad de quema corresponde al tipo de fuego superficial severo. Como ya se ha comentado, este tipo de fuego incide en mayor grado sobre las capas inferiores de la vegetación y favorece una mayor liberación de nutrientes que, unido al hecho de que las condiciones altitudinales son óptimas, propicia, además de un mayor número de plántulas instaladas, un mayor crecimiento en altura. A medida que se va subiendo en altitud, la densidad de encinas va aumentando junto con la severidad de quema (capítulo 1). Los rebrotes de encina crecen vigorosamente después de la perturbación (Giovannini et al., 1992, Retana et al. 1992) por lo que la competencia por los recursos puede ser intensa reflejándose en un menor crecimiento en altura de las plántulas de pino instaladas. En el mismo sentido, el efecto de la corta de los árboles después del fuego también fue significativo: las plántulas que crecieron en presencia de los troncos y copas quemadas tuvieron un

crecimiento en altura superior que aquellas que recibieron un mayor aporte de luz por la extracción de los pies quemados.

Como sucede en la mayoría de especies "dependientes de perturbación", agrupación en las que Keeley (1999) incluye a las semilleras estrictas, la práctica totalidad de la regeneración se produce al año siguiente a la perturbación. En el caso del pino carrasco varios estudios han comprobado como la instalación de nuevos individuos en años posteriores es prácticamente nula (Daskalakou & Thanos, 1996; Herranz et al., 1997; Papió, 1988). En nuestro estudio también se observó este patrón: existió una ola de regeneración en el primer año postincendio y un reducido pulso de nuevas plántulas en el segundo año..

La densidad de plántulas de pino carrasco disminuyó significativamente en los años de estudio, con una mortalidad del 32.7% en un periodo de 4 años. Estos resultados contrastan con los de Papió (1988), quien encuentra una mortalidad del 30-40% de las plántulas sólo 8 meses después del periodo de germinación. Herranz et al. (1997) por su parte, sitúan el pico de máxima mortalidad en el segundo año después de la germinación, con valores de mortalidad del 60%. En nuestro estudio el pico lo encontramos entre el segundo y el tercer año de la germinación, pero con valores que no superan el 25%. Al igual que pasa con otras especies forestales (Alvarez-Buylla, 1986; Fowler, 1988), el momento en que se establecen las plántulas puede determinar la supervivencia de las mismas. En nuestro caso, las instaladas durante el primer año después del incendio presentaron menor mortalidad que las que lo hicieron un año más tarde (con un 25% de mortalidad sólo un año después). Esto puede ser debido a un fenómeno de competencia, ya que justo después del incendio existen gran cantidad de recursos disponibles y poca vegetación establecida, mientras que, los años siguientes al incendio la competencia con los vecinos puede limitar tanto el crecimiento como la supervivencia de las plántulas (Kummerow et al., 1985; Thomas y Davis, 1989; Tyler y D'Antonio, 1995).

Se partió de la hipótesis que la futura trayectoria postincendio de los bosques mixtos de pino y encina dependía de la densidad de plántulas de pino y del vigor de la rebrotada de encinas. En el área de estudio se observa que la proporción de pinares puros disminuye (se pasa de un 61.3% a un 49.5% de las parcelas con pinar), mientras que la de encinares aumenta (de un 18.3% a un 26.9%) y la proporción de bosque mixto se mantiene (del 16.1% al 17.2%). Este fenómeno se debe a que la tasa de cambio del encinar es muy baja (25% de las parcelas) y existe una mayor tendencia de pasar de bosque mixto a encinar (el 60% de las parcelas de bosque mixto) que a pinar (30% de las parcelas).

Se observa que los pinares preincendio que cambian después del fuego son aquellos situados a mayor altitud, queman a una mayor severidad y presentan una densidad de encinas superior, aunque sin llegar a la categoría de bosque mixto. Como vimos en el capítulo 1, a medida que aumentamos en altitud, la densidad de pinos disminuye y la de encinas aumenta, a la vez que también aumenta la severidad con que quema la vegetación. Esto lleva, en consecuencia, a una disminución de la viabilidad de las semillas por efecto de las altas temperaturas y a un menor crecimiento debido al alto grado de competencia que se establece con los rebrotes de encina, lo que favorece la mayor probabilidad de cambio de la comunidad. En cuanto a los encinares puros la permanencia sólo se desequilibra en situaciones de altas severidades de quema y con una baja densidad de encinas, transformándose entonces el encinar en bosque mixto (lo hacen el 50.4% de las parcelas). En parcelas de bosque mixto encontramos una alta tasa de cambio: el 66% de las mismas, la más elevada de las tres comunidades, pero debido a que las otras dos comunidades monoespecíficas cambian casi en la misma proporción a bosque mixto, el balance neto final de parcelas pre- y postincendio se mantiene. Y, por último, el porcentaje (11.8%) de las parcelas de pinar y de bosque mixto que cambian a matorral parece ir relacionado con la degradación del bosque como consecuencia del incendio. Suelen ser zonas con baja densidad de pinos y encinas y, en muchos casos, con árboles jóvenes de escasa producción de semillas. Cuando a este hecho se unen unas condiciones topográficas desfavorables, se produce una regeneración insuficiente y una sustitución de la cubierta forestal por otra de matorral.

En el incendio de Bigues i Riells, el gradiente altitudinal y la densidad de pinos y encinas se hallan estadísticamente relacionados (ver capítulo 1): los pinos se distribuyen por las zonas de menor altitud mientras que la encina va ganando terreno con la altura. En esta zona la estructura de los bosques ha sido fuertemente determinada por la acción humana durante siglos. Sobre el terreno se comprueba claramente (por la existencia de bancales en toda el área) como las zonas ocupadas por pinares corresponden a antiguos campos de cultivo abandonados recientemente y que se sitúan en las zonas más bajas. Las zonas ocupadas por bosque mixto corresponden a campos abandonados de mayor antigüedad situados en altitudes intermedias, y los encinares predominan en lugares de difícil accesibilidad, a excepción de aquellas zonas que los agricultores utilizaban para el carboneo. El abandono de las áreas de cultivo favoreció la expansión del pino carrasco, pero debido a que fue un proceso gradual, la proporción de bosques mixtos fue aumentando en las zonas de altitud intermedia como consecuencia de la expansión de la encina. En el área mediterránea, los incendios producen una simplificación estructural y funcional de la comunidad y, por tanto, la modificación de la dinámica sucesional ya que la llevan a una situación inicial. El proceso de restauración de la comunidad suele realizarse por las especies situadas en la zona

quemada (Trabaud, 1980a; Arianoutsou-Faraggitaki y Margaris, 1981). En las primeras etapas de recolonización son favorecidas especies de carácter pionero y de rápido crecimiento. Esto ha llevado a aceptar la idea de que una especie como el pino carrasco se ve favorecida después de una perturbación. Nuestro estudio tuvo lugar en situaciones métricas donde el pino carrasco coexiste con la encina originando importantes superficies de formaciones mixtas. En estas condiciones, el pino carrasco se ha encontrado con una ligera desventaja regenerativa que ha llevado a que la comunidad tienda a aumentar la superficie ocupada por bosques mixtos y encinares hacia zonas de menor altitud. Estos resultados, claro está, tendrían que compararse con los de zonas más xéricas donde la dinámica puede ser diferente como consecuencia de la menor capacidad de la encina de ocupar lugares con condiciones climáticas más áridas (Terradas, 1999; Savé et al., 1999).

Bibliografía

- Abbas, H., Barbero, M. y Loisel, R. (1984) Réflexions sur le dynamisme actuel de la régénération naturelle du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans les pinèdes incendiées en Provence calcaire (de 1973 à 1979). *Ecologia mediterranea* 10, pp. 85-95.
- Alvarez-Buylla, E.R. (1986) Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and implications to a tree species. *The American Naturalist*. Vol 143, N° 1, pp. 155-191.
- Anderson, J.E y Romme, W.H. (1991) Initial floristics in lodgepole pine (*Pinus contorta*) forests following the 1988 Yellowstone fires. *International Journal of Wildland Fire* 1, pp. 119-124.
- Arianoutsou-Faraggitaki, M. y Margaris, N.S. (1981) Producers and the fire cycle in a phriganic ecosystem. In: Margaris, N.S and Mooney, H.A. (eds.). *Components of Productivity of Mediterranean-Climate Regions*. Dr. W. Junk Publishers. The Hague. pp. 181-190.
- Barbero, M. Loisel, R. y Quezel, P. (1992) Biogeographie, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio* 99-100, pp. 19-34.
- Bolós, O.(1983). *La vegetació del Montseny*. Diputació de Barcelona, Barcelona.
- Callaway, R.M. y Davis, F.W. (1993) Vegetation dynamics, fire and the physical environment in Coastal Central California. *Ecology*. Vol. 74, No. 5, pp. 1567-1578.
- Canham, Ch.D. y Marks, P.L. (1985) The response of woody plants to disturbance: patterns of establishment and growth. In: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics* (Eds. S.T.A. Pickett and P.S. White). pp. 197-216. Academic Press, Inc. London.
- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role community stability and organization. *American Naturalist* 111, pp. 1119-1144.

- Daskalakou, E.N. y Thanos, C.A. (1996) Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) Postfire Regeneration: The Role of Canopy and Soil Seed Banks. *The International Journal of Wildland Fire*. Vol. 6, N° 2, pp.59-66.
- Espelta, J.M.(1996) La regeneració de boscos d'alzina (*Quercus ilex*) i pi blanc (*Pinus halepensis* Mill.): estudi experimental de la resposta de les plàntules a la intensitat de llum i a la disponibilitat d'aigua.
- Folch, R. (1986) La vegetació del Països Catalans. Ketres Editora S.A.
- Fowler, N. (1988) What is a safe site? Neighbor, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, 69(4), pp. 947-961.
- Giovannini, G., Perulli, D., Piussi, P. y Salbitano, F. (1992) Ecology of vegetative regeneration after coppicing in macchia stands in central Italy. *Vegetatio* 99/100, pp. 331-343.
- Habrouk, A., Retana, J. y Espelta, J.M. (in press) Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires.
- Hassan, M.A. y West, N.E. (1986) Dynamics of soil seed pools in burned and unburned sagebrush semi-deserts. *Ecology*. Vol. 67, No. 1, pp. 269-272.
- Herranz, J.M., Martínez-Sánchez, J.J., Marín, A. y Ferrandis, P. (1997) Postfire regeneration of *Pinus halepensis* Miller in a semi-arid area in Albacete province (southeastern Spain). *Ecoscience*. Vol. 4, No. 1, pp. 86-90.
- Johnson, E.A. y Gutsell, S.L. (1993) Heat budgets and fire behaviour associated with the opening of serotinous cones in two *Pinus* species. *Journal of Vegetation Science*. Vol. 4, pp. 745-750.
- Keeley, J. E (1991) Seed germination and life histories syndromes in the California chaparral. *Bot. Rev.* 57, pp. 81-116.
- Keeley, J.E. (1992) Recruitment of seedlings and vegetative sprouts in unburned chaparral. *Ecology* 73, pp. 1194-1208.
- Keeley, J.E. (1998) Coupling Demography, Physiology and Evolution in Chaparral Shrubs. In: Rundel, P.W., Montenegro, G. and Jaksic, F.M. (eds.). *Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems*. Ecological Studies 136. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 257-263.
- Keeley, J.E y Zedler, P. (1978) Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seedling strategies. *Am. Midl. Nat.* 99, pp. 142-161.
- Kummerow, J., Ellis, B.A. y Mills, J.N. (1985) Post-fire seedling establishment of *Adenostoma fasciculatum* and *Ceanothus gregii* in southern California chaparral. *Madroño* 32, pp. 148-157.
- Moravec, J. (1990) Regeneration of N. W African *Pinus halepensis* forests following fire. *Vegetatio* 87, pp. 29-36.

- Morla, C. (1993) Significación de los pinares en el paisaje vegetal de la Península Ibérica. In: I Congreso Forestal Español. Ponencias y Comunicaciones (Ed. by J. Silva y G. Vega), Tomo I. Lourizan, Pontevedra.
- Noble, I.R y Slatyer, R.O. (1980) The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43, pp. 5-21.
- Papió, C. (1990) Ecologia del foc i regeneració en garrigues i pinedes mediterrànies. Tesi doctoral. U.A.B.
- Peterson, C.J. y Pickett, S. T. (1995) Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology*. Vol. 76, No. 3, pp. 763-774.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. y Armesto, J.J. (1987) Models, mechanisms, and pathways of succession. *Botanical Review* 53, pp.335-371.
- Quezel, P. y Barbero, M. (1992) Le pin d'Alep et des espèces voisines: repartition et caractères écologiques généraux, sa dynamique récente en France méditerranéenne. *Forêt méditerranéenne* 13 (3).
- Retana, J., Riba, M., Castell, C. y Espelta, J.M. (1992) Regeneration by sprouting of holm-oak (*Quercus ilex*) stands exploited by selection thinning. *Vegetatio*. Vol. 99-100, pp. 355-364.
- Retana, J., Espelta, J.M. y Gracia, M. (1996) Caracterización de masas mixtas de pino carrasco y encina en el Montseny (nordeste de la Península Ibérica). *Cuadernos de la S.E.C.F.*, nº 3. Pp. 167-173.
- Retana, J., Espelta, J.M., Gracia, M. y Riba, M. (1999) Seedling Recruitment. In: Rodà, F., Retana, J., Gracia, C.A. y Bellot, J. (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. *Ecological Studies* 137. Springer-Verlag, Berlin. pp. 89-101.
- Rodrigo, A., Broncano, M.J. y Retana, J. (1999) Regeneration patterns of Mediterranean forest communities after large wildfires: is autosuccession the only response?. In: *Forest Fires: Needs and Innovations*, volume of proceedings, International Symposium. Athens, Greece.
- Savé, R., Castell, C. y Terradas, J. (1999) Gas Exchange and Water Relations. In: Rodà, F., Retana, J., Gracia, C.A. y Bellot, J. (eds.). *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*. *Ecological Studies* 137. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 135-144.
- Saracino, A., Leone V y De Natale F. (1993) Permanent plots for the study of natural regeneration after fire of *Pinus halepensis* in dunal environment. *Annali di Botanica*, 51, pp. 209-217.
- Smith, R.E, van Wilgen, B.W., Forsyth, G.G. y Richardson D.M. (1992) Coexistence of seeders and sprouters in a fire-prone environment: the role of ecophysiology and soil moisture. In: *Fire in South African Fynbos* (Ed. by B.W. van Wilgen, D.M. Richardson, F.J. Kruger and H.J. van Hensbergen), Springer-Verlag, Berlin. pp. 108-122.
- Sousa, W.P (1984) The role of disturbance in natural communities. *Ann.Rev. Ecol. Syst.*. Vol. 15 , pp. 353-391.

- Terradas, J. (1999) Holm Oak and Holm Oak Forests: An Introduction. In: Rodà, F., Retana, J., Gracia, C.A. y Bellot, J. (eds.). Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests. Ecological Studies 137. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 135-144.
- Thomas, C.M. y Davis, S.D.(1989) Recovery patterns of three chaparral shrub species after wildfire. *Oecologia* 80, pp. 309-320.
- Trabaud, L., Michels C. y Grosman J. (1985) Recovery of burnt *Pinus halepensis* Mill. forests. II. Pine reconstitution after wildfire. *For. Ecol. Manage.* 13, pp. 167-179.
- Trabaud, L. (1979) Etude du comportement du feu dans la garrigue de chêne kermès à partir des températures et des vitesses de propagation. *Ann. Sci. forest.*, 36, pp. 13-38.
- Trabaud, L. (1980a). Impact biologique et écologique des feux de végétation sur l'organisation, la structure et l'évolution de la végétation des zones de garrigues du Bas-Languedoc. Thèse d'Etat. Univ.Sci. Tech. Languedoc, Montpellier.
- Tsitsoni, T. (1997) Conditions determining natural regeneration after wildfires in the *Pinus halepensis* (Miller, 1768) forests of Kassandra Peninsula (North Greece). *Forest Ecology and Management*, 92, pp. 199-208.
- Turner, M., Hargrove, W.W., Gardner, R.H., Romme, W.H. (1994) Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science*. Vol. 5 , pp. 731-742.
- Turner, M.G.; Romme, W.H., Gardner, R.H. y Hargrove, W.W. (1997) Effects of fire size and pattern on early succession in Yellowstone National Park. *Ecological Monographs*. Vol. 67, No. 4, pp. 411-433.
- Tyler, C.M. y D'Antonio, C.M. (1995) The effects of neighbours on the growth and survival of shrub seedling following fire. *Oecologia*. Vol. 102 , pp. 255-264.
- Whelan, R.J. (1995) *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press.
- Zagas, Th. (1987) Research on the natural regeneration of *Pinus halepensis* after a forest fire in the Mount Pateras area. *Sci. Ann. Sch. For. Nat. Environ. Thessaloniki* 30, pp. 303-327.
- Zammit C. y Westoby M. (1988) Pre-dispersal seed losses, and the survival of seeds and seedlings of two serotinous *Banksia* shrubs in burnt and unburnt heath. *Journal of Ecology* 76, pp. 200-214.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M. y Retana, J.M. (in press) Constraints and trade-offs in mediterranean plant communities: the case of holm oak-aleppo pine forests. *Botanical Review*.

Capítulo 3

Dinámica del banco de semillas de copa y de suelo del pino carrasco después de un incendio

DINÁMICA DEL BANCO DE SEMILLAS EN LA COPA Y EN EL SUELO DEL PINO CARRASCO DESPUÉS DE UN INCENDIO

Introducción

En el ambiente mediterráneo el fuego juega un importante papel en la estructuración de la comunidad (Christensen, 1981, Trabaud, 1981). La recolonización postincendio depende de las características de la perturbación y de los ciclos vitales de las especies potencialmente colonizadoras de la zona perturbada (Sousa, 1984). En la más reciente agrupación de las estrategias de las especies en el ámbito mediterráneo, Keeley (1998) habla de dos grupos de especies según si su regeneración es favorecida por la perturbación o si es completamente independiente. Dentro de las especies dependientes de perturbación se encuentran el grupo de las "semilleras estrictas", que producen una elevada cantidad de semillas que se almacenan durante el periodo preincendio, bien en el suelo, formando el banco de semillas en suelo, o bien en la planta madre protegidas por estructuras diversas. Este último es el caso de las especies serotinas, que forman el llamado "banco de semillas en copa" y que presentan la capacidad de retrasar la dispersión de las semillas (McMaster y Zedler, 1981). Entre ellas se encuentran las coníferas de Estados Unidos, México y la región mediterránea (Lamont et al. 1991). En estas especies, las semillas son retenidas en estructuras leñosas en la copa de los árboles y su liberación se encuentra bajo control ambiental, ya que se ve favorecida por las altas temperaturas y la baja humedad relativa del aire, que son condiciones que también se generan durante los incendios (Zammit y Westoby, 1988; Daskalaku y Thanos, 1996). Después de un fuego se produce la liberación masiva y sincronizada de semillas y se pasa de un banco de semillas "durmientes" en copa a un banco de semillas "activo" en el suelo. Según Bradstock (1985), la intensidad del incendio determinará la densidad y velocidad de la dispersión: a elevadas intensidades de quema, la liberación de semillas será superior que a bajas, mientras que en éstas la dispersión podrá alargarse más en el tiempo. Una vez en el suelo, la vida de estas semillas dependerá de su viabilidad, de la tasa de depredación, de la presencia de patógenos, y de su tasa de germinación (Harper, 1977).

De las 95 especies del género *Pinus*, 23 producen conos serotinos (Lamont et al., 1991), entre ellas el pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill). Esto hace que esta especie tenga un gran número de semillas protegidas por conos justo antes del fuego, y un abundante banco de semillas en el suelo después del incendio (Daskalaku y Thanos, 1996). En ausencia de perturbación, las piñas del pino carrasco maduran en un

periodo de dos años y la dispersión de las semillas se produce entre el verano y el otoño siguientes del tercer año (Acherar, 1981; Abbas, 1983, Bolós y Vigo, 1984; Laguna, 1993; Skordilis y Thanos, 1997). Este patrón de producción de semillas puede ser de gran importancia en la dinámica de la regeneración postincendio ya que, además del reclutamiento a partir de las semillas situadas en el lugar del incendio, algunos individuos pueden establecerse a partir de propágulos procedentes de las áreas no afectadas por el fuego. En este estudio se pretende evaluar la dinámica del banco de semillas de pino carrasco después de un incendio, tanto en la copa como en el suelo, y cuáles son los factores espaciales y temporales que la determinan. En concreto se pretende analizar: 1) cómo afectan las diferentes severidades de quema en la abertura de las piñas y en la cantidad de semillas liberadas; 2) si existe una liberación paulatina de semillas que permita una mayor extensión del periodo de reclutamiento; 3) cómo disminuye la probabilidad de supervivencia de las semillas que permanecen en las piñas a medida que transcurre el tiempo desde el incendio; 4) qué tiempo de vida poseen las semillas una vez ha llegado al suelo; y 5) cuál es la importancia de la lluvia externa de semillas, y en qué medida depende de la distancia a los márgenes no quemados.

Material y métodos

Área de estudio

El estudio se localizó en las áreas quemadas de los incendios de Bigues i Riells (BiR) de 1994, Vallirana (VALL) de 1995 y Pradell de la Teixeta (PT) de 1996, descritos en la Introducción general.

Efecto de la severidad de quema en la abertura de las piñas

Este estudio se realizó en el incendio de BiR, un año después de haberse quemado el bosque. Para ello se escogieron 5 zonas dentro del incendio con severidades de quema diferentes (ver la clasificación realizada en el capítulo 1): dos zonas de categoría 3 (CT3 a y CT3 b), una de categoría 4 (CT4) y dos de categoría 5 (CT5 a y CT5 b). En cada zona se escogieron al azar 20 árboles, en los que realizó el recuento de los tres estados en que podían encontrarse las piñas: abiertas, semiabiertas (cerradas en la base de la piña) o cerradas. En el caso de que las piñas no fueran visibles por estar situadas en ramas elevadas, se utilizaron prismáticos. Para este recuento se utilizaron contadores manuales. Los datos del número de piñas en cada estado en las diferentes zonas fueron analizados mediante una Ji-cuadrado.

Viabilidad del banco de semillas en copa

Este estudio se llevó a cabo en los tres incendios, BiR, VALL y PT, ocurridos en años diferentes: 1994, 1995 y 1996, respectivamente. En cada caso se analizó la viabilidad de los piñones que permanecían en el interior de las piñas, tanto los que todavía conservaban las piñas abiertas como los de las cerradas. Para ello, en cada incendio se escogió una zona al azar, donde se recogieron 50 piñas abiertas y 50 de cerradas durante el invierno de 1996-97. A cada una se le extrajeron los piñones, que se abrieron uno a uno y se comprobó si su interior estaba vivo o seco. Con ello se obtuvo el porcentaje de piñones que permanecían viables en el interior de los dos tipos de piñas al cabo de 6 meses (en PT), año y medio (en el de VALL) y dos años y medio (en el de BiR). Estos valores se corrigieron a partir de la viabilidad de las piñas de zonas no quemadas adyacentes: en el caso de PT la viabilidad de los piñones de piñas no quemadas fue del 62%, en VALL fue del 95% y en BiR fue del 91%. Para comprobar si existían diferencias de viabilidad de los piñones entre los diferentes tipos de piñas y los diferentes años se utilizó el test de Ji-cuadrado.

Banco de semillas del suelo

Este estudio tuvo lugar en el incendio de Pradell de la Teixeta, en una zona situada a más de 100 metros en el interior del incendio para así evitar el aporte de semillas desde márgenes no quemados. El experimento consistió en la recogida de muestras de suelo para analizar el banco de semillas postincendio. En esta zona los pinos se habían quemado con dos severidades diferentes: una correspondiente a la categoría 3 y la otra a la categoría 4 (ver capítulo 1 para la caracterización de estas categorías). Además se seleccionó una zona no quemada, o control, en las proximidades. Cada zona se muestreó a diferentes tiempos después de que se produjera el incendio: a los 15 días, a los 3 meses y a los 6 meses. En cada muestreo se recogieron al azar 10 muestras de suelo de 20x20x2 cm. En el laboratorio se separaron las semillas dispersadas durante el incendio y que se encontraban en cada muestra de suelo y se clasificaron en: a) semillas enteras, distinguiéndose entre viables (si el interior estaba vivo) o no viables (si estaban vacía o tostada, en cuyo caso el color externo era ocre o negro); y b) semillas depredadas, cuando alguna porción de la semilla había sido comida o fragmentada y su interior se presentaba vacío.

El efecto de la severidad de quema sobre la densidad de semillas enteras o no depredadas (E), el número de semillas depredadas (D) y la lluvia total de semillas (E+D) se analizó mediante análisis de la varianza de medidas repetidas, siendo la

variable temporal el tiempo transcurrido desde el incendio (15 días, 3 meses y 6 meses). Para homogeneizar los residuos, los datos fueron transformados logarítmicamente. Para analizar las diferencias de viabilidad de los piñones del suelo en las dos zonas quemadas con diferente severidad y en la zona no quemada adyacente, se realizó un análisis Ji-cuadrado.

Aporte externo de semillas

La entrada de semillas procedentes de los márgenes no quemados se midió en dos zonas de VALL (V1 y V2) y una zona de BiR (PCL). En el incendio de BiR se utilizaron bandejas de PVC de 20x20x15 cm. Estas bandejas se fijaban en el suelo introduciéndolas en un agujero de 10 cm de profundidad que después se tapaba a nivel del suelo, manteniéndose la bandeja firme por el efecto de la tierra. Dado que este sistema era fácilmente desmontable por los jabalíes, en VALL se decidió cambiar las bandejas por otras de aluminio de 30x24x10 cm que podían clavarse en el suelo con varillas de alambre. En ambos casos, las bandejas estaban cubiertas por una malla metálica de 1 cm de luz para evitar la depredación por roedores. Estas bandejas se colocaron en dos transectos por zona, cada uno de los cuales iba desde el margen no quemado del incendio hasta 150 m al interior. Dentro de cada transecto, las bandejas se disponían en grupos de tres separadas entre sí 5 metros a distancias de 0, 5, 10, 15, 20, 35, 50, 100 y 150 m del límite del incendio. Las semillas se recogieron desde el verano de 1996 hasta la primavera de 1997, muestreándose una vez por estación: verano 96, otoño 96, invierno 96 y primavera 97. Con las semillas recogidas se calculó el número de semillas dispersadas/m² (o lluvia de semillas), la distancia máxima (D_{máx}) que alcanzaban y la distancia media (D50) en que eran dispersadas el 50% de las semillas.

Los datos de la lluvia de semillas se analizaron en cada incendio por separado. Para ello se utilizaron ANOVAs de medidas repetidas. En el incendio de VALL, algunos factores estaban anidados. Los factores considerados fueron: zona (solo en incendio de VALL), transecto, distancia y, como factor temporal, la estación del año en que se muestreaba. En el caso de la distancia máxima y la distancia media a la que llegaban las semillas, utilizamos los datos de los dos incendios conjuntamente. Debido a que la distribución de los residuos no era homogénea, se utilizó el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. Para estos cálculos de distancia, uno de los transectos, el T.B del incendio de BiR, no se consideró pues la lluvia de semillas fue nula en todas las distancias consideradas.

Resultados

Efecto de la severidad de quema en la abertura de las piñas

El efecto de las diferentes severidades de quema sobre la abertura de las piñas resultó ser estadísticamente significativo (χ^2 , $p < 0.0001$). Al analizar las zonas por separado, se obtuvo que las dos zonas de categoría 3 y la zona de categoría 4 no eran significativamente distintas entre sí, mientras que las de categoría 5 sí lo eran, tanto con las anteriores como entre sí (χ^2 , $p < 0.006$). Como se observa en la Tabla 1, el porcentaje de piñas abiertas en las categorías 3 y 4 no superó en ningún caso el 50%, mientras que en la categoría 5 lo sobrepasaba claramente.

	abiertas	semiabiertas	cerradas	Nº total piñas
CT3 a	42.4%	26.3%	31.3%	931
CT3 b	42.4%	25.2%	32.3%	1474
CT4	48.5%	32.3%	19.2%	1172
CT5 a	74.3%	9.9%	15.8%	1302
CT5 b	63.0%	27.0%	10.0%	560

Tabla 1. Tabla del porcentaje de piñas abiertas, semiabiertas y cerradas en cada zona de estudio (CT3 a y b, CT4 y CT5 a y b) dentro del incendio de BiR.

Viabilidad del banco de semillas en copa

La práctica totalidad de piñas (93.4%) del incendio de Pradell de la Teixeta (PT) se abrieron en el momento del fuego. De 50 piñas abiertas obtuvimos un total de 3.23 ± 0.22 piñones viables/piña que correspondía al 49.6% de semillas viables respecto al total de piñones (después de aplicar la corrección). Las únicas piñas cerradas que se observaban eran pequeñas e inmaduras y la viabilidad de sus semillas se aproximó al 28.8%. En el incendio de VALL, con piñones de 1.5 años, habían tanto piñas abiertas como cerradas. Curiosamente, sólo las piñas abiertas presentaron semillas vivas (3.5 ± 0.35 piñones viables/piña): de las 50 piñas obtuvimos 452 piñones, de los cuales 164 eran viables, es decir, un 38.2%. En las piñas cerradas el número de piñones vivos fue nulo, ya que todos estaban secos en su interior. Por último, en el incendio de BiR, ni las piñas abiertas ni las cerradas presentaban piñones viables dos años y medio después del incendio (Figura 1). La disminución del

porcentaje de semillas viables a lo largo del tiempo desde el incendio es significativa (χ^2 , $p < 0.0001$), tanto en piñas abiertas como en las cerradas.

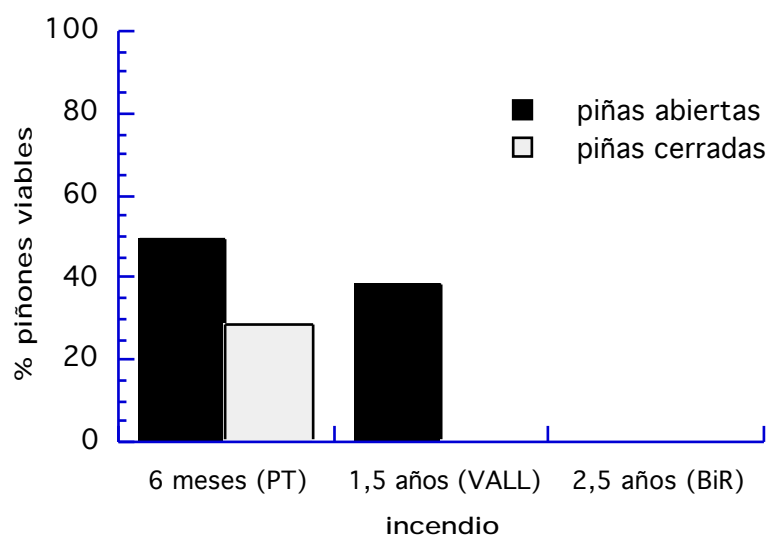


Figura 1 . Porcentaje de piñones viables en los diferentes incendios estudiados.

Banco de semillas del suelo

El número de semillas enteras que se encontraban en el suelo del incendio de Pradell de la Teixeta resultó depender de la interacción entre categoría de severidad de quema y tiempo transcurrido desde el muestreo (Tabla 2): en la categoría 4 la densidad de semillas en los 15 primeros días después del fuego era significativamente superior que en la categoría 3 pero a los 3 y a los 6 meses después, en ambas categorías, el número de semillas descendía de forma parecida (Figura 2). En cuanto al número de semillas depredadas, los dos factores, severidad de quema y tiempo, resultaron estadísticamente significativos por separado pero no su interacción (Tabla 2): la densidad de semillas depredadas fue superior en la categoría 4 que en la 3, mientras que a medida que pasaba el tiempo la depredación iba disminuyendo (de 10.2 semillas encontradas a los 15 días se pasó a 1.3 semillas a los 6 meses). Finalmente, al mirar de qué ha dependido la lluvia total de semillas que se acumulaban en los diferentes tiempos de muestreo, ha resultado significativa la severidad con que ha quemado la vegetación: a mayor severidad, el número de piñones procedentes de los árboles quemados era también superior: 12.2 piñones/m² x día, que a los 6 meses de acumulación se traducían en 665.6 semillas/m² en la categoría 4 mientras que en la categoría 3 la lluvia era de 8.1 piñones/m² x día, con un total de 420 semillas/m² al final del periodo de muestreo.

Figura 2 . Variación del número de semillas enteras, con el error estándar, presentes en el suelo a lo largo de los diferentes tiempos de muestreo y en las dos categorías de severidad de quema.

F.V	Enteras	Depredadas	Lluvia total
Severidad (S)	0.087n.s	9.032**	4.082*
Tiempo (T)	47.191***	28.691***	37.159***
S x T	3.283*	0.872 n.s	1.944 n.s

Dependiente:
tiempo

Tabla 2. Tabla con los valores de F y su significación (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, n.s: no significativo) en el ANOVA de medidas repetidas para: el nºsemillas/m²x día (E), nºsemillas depredadas/m²x día (D) y la lluvia total de semillas (E+D) a los 15 días, 3 meses y 6 meses después del incendio de Pradell de la Teixeta .

En cuanto a la viabilidad de los piñones, no se obtuvieron diferencias significativas en los tres periodos de tiempo considerados (χ^2 , $p=0.5346$): a los 15 días el 4.7% de las semillas enteras eran viables, a los 3 meses lo eran el 3.3% y, a los 6 meses, el 2.0%. Tampoco se encontraron diferencias de viabilidad entre las distintas severidades de quema (χ^2 , $p=0.4851$), ni entre las zonas quemadas y la zona no quemada (χ^2 , $p=0.2706$), ya que la viabilidad de los piñones en las tres zonas fue muy baja, no superando en ningún caso el 5% (Tabla 3).

Estado/Categoría	CT 4	CT 5	No quemado
Viabiles	4.3%	2.9%	3.4%
No viabiles	95.7%	97.1%	96.6%

Tabla 3. Tabla del porcentaje de piñones viabiles en el suelo de las zonas quemadas con categoría 3 y 4 y en el de la zona no quemada.

Aporte externo de semillas

En el incendio de VALL, los factores que tuvieron efecto sobre el número de semillas dispersadas desde los márgenes no quemados fueron la distancia al límite del incendio y la interacción entre época del año y zona (Tabla 4). Como se observa en la Figura 3, la lluvia de semillas fue disminuyendo paulatinamente mientras se incrementaba la distancia al límite y pasó de 11.9 ± 3.2 semillas/m² en el límite del área quemada a 3.3 ± 0.9 a la distancia de 50 metros y ninguna semilla a partir de los 100 metros del margen no quemado. En la Figura 4 se observa la variación estacional de la lluvia de semillas dependiendo de la zona analizada: el número de semillas que llegaba desde los márgenes era superior en la zona V1 (media \pm SE: 8.0 ± 1.0) que en la V2 (4.9 ± 0.7) en casi todas las estaciones del año con excepción de la primavera de 1997, en que V2 superó a V1. En el incendio de BiR no resultó significativa la distancia al margen, aunque sí la interacción época del año x transecto, debido a que en el transecto B la lluvia de semillas fue nula durante todo el periodo de muestreo y la que recibió el transecto A varió significativamente de una época a otra. Considerando los dos incendios a la vez, encontramos que la distancia máxima ($D_{m\acute{a}x}$) a la que llegan las semillas no ha resultado depender ni de la zona ni de la época del año en que se muestreaba (Kruskal-Wallis, $p=0.139$ y $p=0.681$, respectivamente) y ha oscilado entre los 25 ± 6.1 (media \pm SE) y los 40.7 ± 5.0 metros del margen no quemado. La distancia media a la que son dispersadas el 50% de las semillas, D_{50} , oscila entre los 7.5 ± 1.4 metros y los 10.6 ± 2 metros de distancia, y tampoco ninguno de los dos factores ha resultado significativo (Kruskal-Wallis, $p=0.6753$ para la zona y $p=0.1286$ para la época del año).

BiR

VALL

Fuente de Variación	F	p	Fuente de variación	F	p
Transecto (T)	10.585	0.0047	Zona	4.957	0.0305
Distancia (D)	1.204	0.3530	Transecto (zona)	0.957	0.3907
T x D	1.376	0.2770	Distancia (D)	4.579	0.0003
Estación (E)	4.594	0.0064	Z x D	1.016	0.4362
E x T	5.312	0.0029	Estación (E)	7.281	0.0001
E x D	1.152	0.4258	E x Z	4.251	0.0046
E x T x D	1.202	0.2883	E x transecto (Z)	1.116	0.3556
			E x D	1.280	0.1866
			E x Z x D	1.384	0.1234

Tabla 4. ANOVA de medidas repetidas con los valores de F y el grado de significación para la lluvia de semillas/m² en los dos incendios estudiados (VALL y BiR) bajo los factores: zona, transecto, distancia y estación del año.

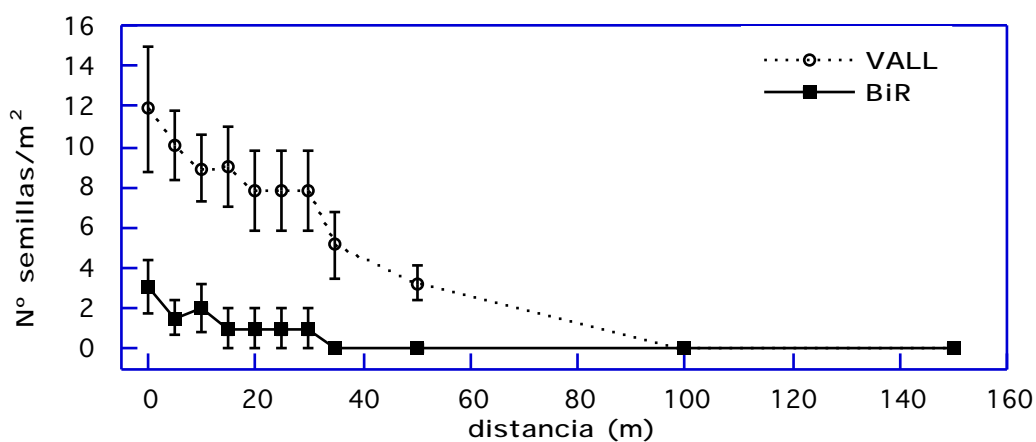


Figura 3. Variación de la lluvia de semillas, con el error estándar, en función de la distancia al margen no quemado, en los dos incendios muestreados.

Figura 4. Lluvia de semillas en las diferentes estaciones del año de las dos zonas muestreadas del incendio de VALL.

Discusión

Debido a la arquitectura de la copa y la baja humedad foliar que presentan las coníferas (Johnson, 1992), el tipo de fuego más frecuente en estos bosques es el fuego de copa, que suele alcanzar temperaturas que oscilan entre los 200 y 800-1000 °C (Rundel, 1983; Hobbs y Gimingham, 1984; De Luís et al, 1997). Según estudios de Leone et al. (1997), las piñas del pino carrasco son más resistentes a la abertura que otras especies de pino debido a su estructura anatómica y a su alto contenido en resinas. Esto permite a esta especie soportar temperaturas elevadas sin que por ello la viabilidad de sus semillas se vea afectada. Tal y como comprueban Habrouk et al. (in press), la viabilidad de los piñones de pino carrasco que germinan después del tratamiento que simula una situación de fuego de copa, con temperaturas de 400 °C en un periodo de tiempo inferior a 5 minutos (Trabaud, 1979; De Luís et al., 1997) ronda el 80%. Ya en nuestro estudio de campo, observamos como las distintas severidades de quema de la vegetación han producido diferentes grados de abertura de las piñas. La máxima severidad de quema (CT5) provocó la abertura de más del 50% de las piñas de los árboles quemados, mientras que en las severidades inferiores (CT3 y CT4) la abertura fue muy inferior. Esto puede tener consecuencias significativas en la dispersión de esta especie ya que, como encuentra Bradstock (1985) con otras especies serotinas, a mayor número de piñas abiertas, mayor es la densidad de semillas liberadas y la velocidad con que se realiza la dispersión. Esto se observó en el incendio de Pradell de la Teixeta donde los pinos que quemaron con categoría 4, que correspondería al tipo de fuego de copa (ver capítulo 1), liberaron en un periodo de 6 meses un total de 665 semillas/m² mientras que para los de la categoría 3, tipo de fuego superficial severo, fue de 420 semillas/m². Sin embargo, el hecho de que se

libere una mayor proporción de semillas no asegura una mayor regeneración postincendio, pues no todas las piñas que se abren tienen porque estar maduras y, además, el riesgo de mortalidad de las semillas también es superior por efecto de las mayores temperaturas a las que los piñones se hallan expuestos. Este hecho no se ha podido acabar de comprobar en este estudio debido a que las diferencias de viabilidad entre las dos categorías de severidad del incendio de Pradell de la Teixeta no fueron significativas, aunque la proporción de piñones viables de CT4 era ligeramente inferior a la de CT3. Por otro lado, una mayor densidad de semillas postincendio puede favorecer una mayor instalación de plántulas, y más cuando las condiciones que se generan después del incendio favorecen el reclutamiento (Gill, 1981). De hecho, los resultados aportados en el capítulo 2 sugieren que las plántulas que se instalan justo después del fuego tienen ventajas sobre las que se instalan más tarde, ya que tienen una mayor supervivencia.

Las piñas que se abren en el momento del incendio son las que contribuyen a alargar el periodo de dispersión en esta especie, ya que las que permanecen cerradas después del fuego difícilmente se abren más tarde y, al año del incendio, prácticamente todas las semillas han perdido la viabilidad. En cambio, el 50% de los piñones que quedan en las piñas abiertas 6 meses después del fuego son todavía viables (en el incendio de Pradell de la Teixeta), mientras que al año y medio la viabilidad ronda el 38% (en Vallirana), y sólo a los dos años y medio es nula (en BiR). Existe, pues, un alargamiento real de uno-dos años en el tiempo de dispersión de las semillas en esta especie después del fuego a partir de los árboles quemados.

Una vez las semillas han sido liberadas, el banco de semillas en copa pasa al suelo. Los piñones en el suelo poseen un tiempo de vida limitado, debido a que la mayoría de semillas de pino carrasco germinan tan pronto como se produce un periodo de lluvias, siempre y cuando antes no hayan sido destruidas por los depredadores (Daskalaku y Thanos, 1996). El banco de semillas que se creó en el incendio de Pradell de la Teixeta osciló entre 32 a 2134 semillas/m², valores semejantes a los encontrados por Daskalaku y Thanos (1996) en Grecia. La entrada y pérdida de semillas fue constante durante los 6 meses muestreados. El aporte de semillas desde las copas de los árboles fue muy elevado justo después del incendio (a los 15 días) disminuyendo de forma continua a medida que pasaban los meses. En cuanto a las salidas, en este estudio sólo se pudieron valorar las producidas por depredación por roedores. Éstas fueron muy abundantes puesto que 6 meses después del incendio el 64.6% de las semillas presentes en el suelo habían sido depredadas. Las zonas que presentaron mayor número de semillas en el suelo (las que habían quemado a mayor severidad) fueron las que también tuvieron una depredación mayor y, a medida que la

lluvia de semillas disminuía en el tiempo, también lo hacía la depredación. Esta dinámica sugiere que el banco de semillas de pino carrasco del suelo tiene un carácter transitorio, ya que una vez se ha agotado la fuente de semillas procedente de la copa, las únicas entradas posibles proceden de la lluvia de semillas de los árboles no quemados de los márgenes del incendio, que depende de la distancia al mismo.

Tradicionalmente se ha considerado que la época de dispersión de las semillas del pino carrasco se concentraba en la estación cálida del año, el verano, extendiéndose hacia algunos meses del otoño (Acherar, 1981; Abbas, 1983). Sin embargo, en este estudio la dispersión se produce en cualquier época del año, existiendo una elevada variabilidad entre zonas y entre incendios. Las piñas del pino carrasco maduran a los dos años (Skordilis y Thanos, 1997) y parece ser que si hay piñas maduras disponibles y condiciones contrastadas de temperatura y humedad que permitan la abertura de las mismas, hay liberación y lluvia de semillas en cualquier época del año. El hecho de la elevada variabilidad espacial detectada en este estudio va en gran medida asociada al estado de los árboles presentes en los márgenes no quemados, y a las condiciones topográficas y climatológicas del lugar. La dispersión de estas semillas se ve favorecida en zonas donde la dirección del viento predominante se dirige a las áreas recientemente quemadas que sean más accesibles. La lluvia de semillas en el incendio de Vallirana varió en función a la distancia al límite no quemado: a partir de los 100 metros de distancia ya no se encontraba ninguna semilla, mientras que en el incendio de BiR la lluvia de piñones fue tan baja que no llegaron a detectarse diferencias entre las zonas cercanas a los márgenes y las más alejadas. Lo que observamos es que la distancia máxima y media a la que llegaban las semillas es común entre incendios y coincide con los resultados encontrados por otros autores (Acherar et al., 1984; Papió, 1990): oscila entre los 25 y 40 metros la distancia máxima y de 7 a 10 metros la distancia en que son dispersadas el 50% de las semillas.

Con todos estos resultados se puede concluir que el banco de semillas en copa constituye la fuente de piñones más importante en la regeneración postincendio del pino carrasco en una zona quemada. Las diferencias en la densidad de semillas dispersadas desde la copa vienen determinadas por las diferentes severidades con que ha quemado la vegetación, ya que son las que determinan un mayor o menor número de piñas abiertas. Además, se ha comprobado que existe una liberación paulatina de las semillas después del incendio procedente de las que se mantienen en las piñas abiertas por el paso del fuego. Esto produce un alargamiento del periodo de dispersión, que en este estudio se corrobora con la presencia de piñones viables en el interior de las piñas al año y medio después del incendio. Una vez en el suelo, las semillas presentan un tiempo de vida muy limitado, bien porque germinan, o porque son depredadas antes de que puedan hacerlo.

Esto confirma el carácter temporal del banco de semillas del pino carrasco. Por ello, una vez agotado este banco, y también extinguido el de copa, la única entrada de nuevos propágulos procede de los árboles situados en los márgenes no quemados del incendio. Esta lluvia de semillas externa tiene lugar durante todo el año, y no durante el periodo cálido, como tradicionalmente se había considerado (Acherar, 1981; Abbas, 1983). Todo este conjunto de resultados proceden de áreas quemadas con unas condiciones climáticas semejantes. Es muy posible que la dinámica del banco de semillas postincendio del pino carrasco varíe si las condiciones ambientales son diferentes, por ejemplo más áridas, pues tanto la abertura de las piñas como la viabilidad y tasas de depredación de los piñones pueden ser considerablemente distintos.

Bibliografía

- Abbas, H. (1983) Contribution à l'étude de la regeneration naturelle du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans les pinèdes incendiées du Departement des Bouches-du-Rhone (1973-1979). Diplomes d'études approfondis. Université d'Aix. Marseille III.
- Abbas, H., Barbero, M. y Loisel, R. (1984) Réflexions sur le dynamisme actuel de la régénération naturelle du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans les pinèdes incendiées en Provence calcaire (de 1973 à 1979). *Ecologia mediterranea* 10, pp. 85-95.
- Acherar M., Lepart J. y Debussche, M. (1984) La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Languedoc méditerranéen. *Acta OEcologica/OEcol. Plant.* 19, pp. 179-189.
- Acherar, M. (1981) La colonisation des friches par le pin d'alep (*Pinus halepensis* Mill) dans les basses garrigues du montpellierais. Thèse de 3ème cycle. Université Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier.
- Bolós O. de y Vigo, J. (1984) Flora del països catalans. Editorial Barcino. Barcelona.
- Christensen, N.L. (1981) Fire regimes in southesatern ecosystems. In *Fire Regimes and Ecosystem Propierties*, ed. Mooney, H.A., Christensen, N.L., Lotan, J.E. and Reiners, W.A., pp. 112-136. USDA General Technical Report WO-26.
- Daskalakou, E.N. y Thanos, C.A. (1996) Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) Postfire Regeneration: The Role of Canopy and Soil Seed Banks. *The International Journal of Wildland Fire*. Vol. 6, N° 2, pp. 59-66.
- De Luís, M., Baeza, M.J. y Raventós, J. (1997) Análisis de las curvas de temperatura-tiempo en fuegos experimentales en aulagares de distintas edades: enfoque alternativo. *Actas II Congreso Forestal Español*, mesa 5, pp. 143-148.
- Gill, A.M. (1981) Fire adaptative traits of vascular plants. In: H.A. Mooney et al. (eds.). *Fire y Ecosystems Properties*. U.S.D.A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. W.O-26, pp. 208-230.

- Habrouk, A., Retana, J. y Espelta, J.M. (in press) Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires.
- Harper, J.L. (1977) *The Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Hobbs, T.J. y Gimingham, C.H. (1984). Studies on fire in Scottish land communities. I. Fire characteristics. *Journal of Ecology* 72, pp. 223-224.
- Johnson, E.A. (1992) *Fire and vegetation dynamics. Studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press.
- Johnson, E.A. y Gutsell, S.L. (1993) Heat budgets and fire behaviour associated with the opening of serotinous cones in two *Pinus* species. *Journal of Vegetation Science*. Vol. 4, pp. 745-750.
- Keeley, J.E. (1998) Coupling Demography, Physiology and Evolution in Chaparral Shrubs. In: *Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems* (Ed. by P.W. Rundel, G. Montenegro and F.M. Jaksic. Springer-Verlag. Berlin.). Pp. 257-263.
- Laguna, M. (1993) *Flora forestal española*. Galicia Editorial S.A., La Coruña.
- Lamont, B.B., Le Maitre, D.C., Cowling, R.M. y Enright, N.J. (1991b) Canopy seed storage in woody plants. *Botanical Reviews* 57, pp. 277-317.
- Leone, V., Saracino, A. y Logiurato, N. (1997) Serotiny and its anatomic structure in *Pinus halepensis* Mill. Proceedings of the International workshop: Fire, Landscape and Dynamics in the Mediterranean area. Banyuls-sur-Mer, France. September 1997.
- McMaster, G.S. y Zedler, P.H. (1981) Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana* (Torrey pine). *Oecologia* 51, pp. 62-66.
- Papió, C. (1990) *Ecologia del foc i regeneració en garrigues i pinedes mediterrànies*. Tesi doctoral. U.A.B.
- Rundel P. W. (1983) Impact of fire on nutrient cycles in Mediterranean-types ecosystems with reference to chaparral. In Kruger, F.J., Mitchell, D.T. and Jarvis, J.U.M. (eds.). *Mediterranean-type Ecosystems. The role of nutrients*. Springer-Verlag. Berlin. Pp. 192-207.
- Sousa, W.P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Ann.Rev. Ecol. Syst.*. Vol. 15 , pp. 353-391.
- Skordilis, A. y Thanos, C.A. (1997) Comparative Ecophysiology of Seed Germination Strategies in the Seven Pine Species Naturally Growing in Greece. In: Ellis, R.H., Black, M. Murdoch A.J. y Hong T.D. (eds.). *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*, pp. 623-632.
- Trabaud, L. (1979) Etude du comportement de feu dans la garrigue de chêne Kermes à partir des températures et des vitesses de propagation. *Annales Sciences Forestières* 36, pp. 13-38.
- Trabaud, L. (1981) Man and fire: Impacts on mediterranean vegetation. In: di Castri, F., Goodall, D.W. and Specht, R.L. (eds.) *Mediterranean-type shrublands*. Elsevier. Amsterdam.

-Zammit, C. y Westoby, M. (1988) Pre-dispersal seed losses, and the survival of seeds and seedlings of two serotinous Banksia shrubs in burnt and unburnt heath. *Journal of Ecology* 76, pp. 200-214.

Capítulo 4

Patrones espacio-temporales de la depredación postincendio de semillas de pino carrasco

PATRONES ESPACIO-TEMPORALES DE LA DEPREDACIÓN POSTINCENDIO DEL PINO CARRASCO

Introducción

La identificación de los factores que determinan las tasas de reclutamiento de las diferentes especies vegetales es fundamental para poder llegar a entender la dinámica de sus poblaciones en un ambiente determinado (Grubb, 1977; Harper, 1977, Crawley, 1986; Silvertown, 1987). Después de un incendio, el establecimiento de nuevos individuos estará limitado por la disponibilidad de propágulos, que dependerá de la estrategia regenerativa de las especies, y por la presencia de microhábitats favorables (Enright y Lamont, 1989). Keeley (1998) clasifica las especies vegetales frente al incendio en dos tipos, dependiendo del tipo de regeneración que presentan: (1) especies dependientes de la perturbación, cuyo reclutamiento se restringe a las condiciones que se producen después del incendio; y (2) especies independientes de la perturbación, en las que la regeneración se da también en ausencia de fuego. Las especies que ocupan hábitats perturbados suelen experimentar una mayor heterogeneidad ambiental. Por ello es de esperar que presenten una mayor plasticidad morfológica y fisiológica, así como nichos de regeneración más amplios para hacer frente a la variabilidad e impredecibilidad del hábitat (Rincon y Huante, 1993; Bazzaz y Wayne, 1994). No obstante, el nicho de regeneración no es fijo para cada especie, sino que puede variar entre fases vitales del organismo, es decir, las condiciones y características que son beneficiosas, por ejemplo, para la germinación a veces pueden llegar a ser desfavorables para el establecimiento, y viceversa (Schupp, 1995).

Diversos estudios han destacado el efecto sinérgico de los factores físicos y bióticos en la germinación y el establecimiento de las especies vegetales (ver: Chapin et al., 1987; Hilhorst, 1990; Bazzaz y Miao, 1993). En el ambiente mediterráneo, el agua y los nutrientes son considerados los principales factores limitantes en la regeneración de las plantas (Specht et al., 1983; Aschmann, 1984; Pigott y Pigott, 1993): en estas zonas confluyen al mismo tiempo la presencia de suelos pobres en nutrientes o de fertilidad moderada y una variable disponibilidad hídrica debido a la irregularidad de la distribución de las precipitaciones. Cuando se produce un incendio, la disponibilidad de los diferentes recursos para las plantas se ve alterada (Canham & Marks, 1985). Así, el fuego elimina la vegetación, con lo que origina la abertura de espacios y una mayor disponibilidad de luz (Hanley & Fenner, 1997), a la vez que incrementa la concentración de nutrientes en el suelo (Rundel, 1983, Serrasolsas, 1994, Kutiel & Shaviv 1989). Según Arianoutsou (1998), después del fuego se crea un microambiente donde se reúnen las condiciones favorables para la germinación y

establecimiento de las plántulas de muchas especies. Sin embargo, el ambiente postincendio también tiene efectos limitantes sobre la regeneración, ya que el aumento de la intensidad lumínica también puede hacer aumentar el estrés hídrico sobre las plántulas y, en consecuencia, reducir la disponibilidad de nutrientes. Por ello, muchos de los trabajos realizados en condiciones mediterráneas semiáridas (Bran et al., 1990; Callaway y D'Antonio, 1991; Callaway, 1992; Papió, 1990; Espelta, 1996) enfatizan la ventaja que puede suponer la existencia de un cierto grado de cobertura durante las primeras etapas del desarrollo.

El pino carrasco, *Pinus halepensis* Mill., es una especie que se regenera exclusivamente por semillas y que es considerada una buena colonizadora de espacios abiertos y perturbados (Papió, 1990). Cuando se produce un incendio, el mantenimiento de esta especie depende de su gran capacidad regenerativa, basada en la liberación masiva de semillas que rápidamente germinan y se establecen (Trabaud et al., 1985; Neeman et al., 1992; Saracino y Leone, 1993; Daskalakou y Thanos, 1996). Sin embargo, se cree que el periodo óptimo para el establecimiento de esta especie después del fuego está limitado a un breve periodo de tiempo, ya que la calidad del microhábitat favorable para la regeneración normalmente disminuye a medida que va pasando el tiempo (Sirois, 1995; Keeley, 1999) y, además, las semillas del pino carrasco poseen un tiempo de vida en el banco del suelo relativamente corto (ver capítulo 3 y Daskalakou y Thanos, 1996). Una vez las plántulas se han establecido después del fuego, Papió (1990) observa que su supervivencia se halla fuertemente determinada por el grado de recubrimiento vegetal, lo cual se relaciona con la intolerancia a la sombra que caracteriza a esta especie (Panetsos, 1981; Quezel, 1990).

El propósito de este estudio es determinar las condiciones ambientales que afectan a la germinación y establecimiento del pino carrasco, a fin de poder caracterizar su nicho de regeneración post-incendio. Para ello se han realizado diferentes experimentos, tanto en el campo como en el invernadero, donde se ha analizado el efecto de diferentes factores ambientales en la germinación, establecimiento y supervivencia de las plántulas de pino carrasco. Una vez determinadas las condiciones favorables para la germinación y el establecimiento, podremos analizar si coinciden para los diferentes estadios o si, por el contrario, puede existir un "conflicto" (sensu Schupp, 1995) entre estos.

Material y métodos

Experimento 1. Germinación de las semillas en el invernadero

En el invierno de 1993 se recogieron semillas de pino carrasco en pinares de la localidad del Figaró, situada al SO del macizo del Montseny, a 40 km. de Barcelona. Se seleccionaron únicamente piñas de 3 años para asegurar la madurez de los piñones. La extracción de los piñones se hizo colocando los réplicas en una estufa a 40 °C durante 24 h. Se eliminaron, antes de la siembra, aquellos piñones que, por su color y tamaño, parecían abortados. Las semillas se pusieron a germinar en abril de 1993 sobre un sustrato de arena granítica, al que se aplicaron los tratamientos correspondientes en cada caso. Cada conjunto de 20 semillas se dispuso en recipientes de plástico tipo FOREST-POT 150, que tiene alvéolos con un diámetro de 4.2 cm y una profundidad de 13 cm. El experimento se realizó en el invernadero abierto de la Universidad Autónoma de Barcelona, bajo un techo de plástico de 6 metros de altitud que estaba abierto lateralmente para permitir la circulación del aire. El diseño experimental fue de tipo factorial con tres factores, luz, agua y fertilidad, y dos niveles cada uno.

- (1) Luz. Se distinguió entre un nivel L+, correspondiente al 80% de la luz que llegaba a nivel del suelo después de atravesar el techo de plástico del invernadero, y un nivel L- correspondiente al 10% de luz incidente, que se consiguió cubriendo el germinador con una malla negra de sombreo tipo ST1-25. Estos valores representan el valor medio de los niveles de luz en una zona descubierta y en una zona bajo cobertura densa en bosques de pino carrasco y encina (Espelta et al., 1994, 1995).
- (2) Agua. Las semillas recibían dos dosis diferentes de agua: el nivel A+ era regado tres días a la semana, mientras que el nivel A- era regado dos días a la semana. En los días de fuerte calor y transpiración se compensaban las diferencias de humedad entre los dos tratamientos de luz con un riego adicional en los tratamientos L+, que eran los que sufrían una evaporación más acusada.
- (3) Fertilización con nitrógeno. Al nivel F+ se le aplicaron 4.2 g de NH₄NO₃/l, valor que se encuentra en la parte superior del rango en que fluctúa la concentración de nitrato en la solución del suelo (Young y Aldag, 1982) y que estimula la germinación en semillas nitrato-dependientes (Karssen y Hilhorst, 1992). El fertilizante se aplicó diluido en agua el mismo día de la siembra y en una única dosis. El nivel F- no se fertilizó.

Con los dos niveles de los tres factores se obtuvieron un total de 8 tratamientos que se distribuyeron al azar en los germinadores. De cada tratamiento se hicieron 3

réplicas, con 20 semillas cada una. La germinación de las semillas se siguió semanalmente hasta noviembre de 1993, en que se dio por finalizado el experimento. Se consideraba que una semilla había germinado cuando la radícula se hacía visible. La viabilidad de las semillas no germinadas se determinó abriéndolas una por una y comprobando su estado, distinguiéndose semillas vivas, secas, parasitadas y desaparecidas. Con el seguimiento de la germinación obtuvimos las siguientes variables temporales:

- Tasa T50 o velocidad de germinación, definida como el número de días transcurridos hasta que germinan el 50% de las semillas (Ching, 1959, en Thomson y El-Kassaby, 1993).

- Inicio de la germinación, definido como el número de días transcurridos desde que se plantaron las semillas hasta que germinó la primera de cada réplica.

- Duración de la germinación, calculada contando el número total de días transcurridos desde la germinación de la primera a la última semilla de cada réplica.

El efecto de los tres factores sobre estas variables fue analizado estadísticamente mediante análisis de la varianza (ANOVA). Para homogeneizar la dispersión de los residuos se aplicaron diferentes tipos de transformaciones según la variable: en la tasa de germinación se aplicó la transformación angular ($\arcseno\left(\frac{r+3/8}{n+3/4}\right)$, donde: n representa el número total de semillas sembradas y r el número de semillas germinadas); para el T50 se utilizó la transformación logarítmica y para la Duración y el Inicio de la germinación se utilizó la transformación raíz cuadrada.

Experimento 2. Supervivencia y crecimiento de las plántulas en el invernadero.

Este segundo experimento se diseñó para medir la supervivencia y el crecimiento de plántulas ya instaladas de pino carrasco frente a los mismos factores ensayados en la germinación, a excepción del factor agua. Este factor se eliminó debido a que era difícil evitar su interacción con el factor Luz: los contenedores más expuestos a la luz eran los que perdían más agua por evaporación. De esta manera se pasó a regar todas las plántulas por igual, cada dos días.

Las semillas de pino carrasco se recogieron en un pinar de la Universidad Autónoma de Barcelona, siguiendo el mismo procedimiento del experimento anterior. Las semillas se hicieron germinar en un sustrato calcáreo y después las plántulas se transplantaron individualmente a los recipientes FOREST-POT ya descritos en el experimento anterior. Éste también se realizó en el invernadero abierto de la Universidad Autónoma de Barcelona. Los factores analizados fueron:

- (1) Luz. Los dos niveles (L+, L-) se obtuvieron de igual forma que los tratamientos de Luz del experimento anterior.
- (2) Fertilidad. En este caso se utilizó un abono completo, no únicamente de nitrógeno, de liberación lenta, con un contenido de 12% N (6.5% NH₃ y 5.5% HNO₃), 12% P, 17% K₂O, 1.2% Mg y un 6% S. Se aplicó en una dosis equivalente a 9 mg/1,5 Kg. de sustrato, por mes y por planta.

El diseño experimental consistió en un diseño de parcelas divididas, caracterizado porque en él se realizan dos tipos de sorteos al azar, el del tratamiento principal y, dentro de éste, el restante tratamiento de la subparcela. Dado que el tratamiento de luz requería la utilización de mallas de sombreo, los dos niveles de este factor fueron al inicio escogidos aleatoriamente y, dentro de cada nivel de cobertura, se colocaron los germinadores que combinaron el factor restante. El número de tratamientos a seguir fue, pues de 4, cada uno con 20 plántulas. Cada tratamiento se replicó cuatro veces. Finalmente, cada réplica fue considerada como un bloque, ya que parte de la varianza no explicada podía ser atribuida a la posición dentro del invernadero, por efecto de un posible gradiente luminoso.

La primera toma de datos se realizó en abril de 1994, y los posteriores muestreos se realizaron mensualmente hasta finales de noviembre, en que se dio por finalizado el estudio. En cada muestreo se midió el diámetro en la base, la altura (desde el inicio del tallo hasta el brote apical), y el estado general de las plántulas: viva o muerta. El volumen de cada plántula se estimó a partir de la expresión $V=D^2 \cdot H$, donde V es el volumen, D el diámetro basal, y H la altura. A partir de estos datos originales se calculó la tasa relativa de crecimiento en volumen ($RGR = \ln V_1 - \ln V_0$, donde V_0 y V_1 son, respectivamente, los volúmenes de cada planta al principio y al final del experimento).

Los datos se analizaron mediante análisis de la varianza. La cobertura y los nutrientes se trataron como factores fijos, mientras que el bloque se trató como factor al azar. En cada caso, una vez obtenidos los análisis, se comprobó que los residuos se distribuyeran normal y homogéneamente y, en los casos en los que esto no se cumplía, se aplicaron a los datos diferentes transformaciones, como la logarítmica (en H/D) y la angular (en la supervivencia).

Experimento 3. Germinación y establecimiento en el campo

El bosque incendiado que se escogió para realizar este experimento fue el de Vallirana (para más detalle ver Introducción general). El experimento se inició nueve meses después del incendio, durante la semana del 11 al 15 de marzo de 1996, y justo antes del periodo de lluvias, momento idóneo para la germinación. El seguimiento se

realizó a lo largo de medio año, hasta octubre de 1996. Las semillas que se utilizaron provenían de piñas maduras del pinar próximo a la Universidad Autónoma de Barcelona.

El diseño experimental fue de tipo anidado o jerárquico balanceado. Para ello se escogieron 2 zonas separadas dentro del incendio (Z1 y Z2), y en cada una de ellas se instalaron dos transectos. En cada transecto, se colocaron cuatro puntos de muestreo, separados entre sí 50 metros. En cada punto se distribuyeron 12 réplicas con semillas, con una separación de un metro entre ellas. Cada réplica estaba formada por 5 semillas distribuidas en un radio de 20 cm, en contacto con la superficie del suelo y unidas a un hilo de nylon que a su vez se ataba a un eje clavado en el suelo. Sobre el eje se sujetaba una malla de aluminio, de 1 mm de luz y con forma de embudo, que envolvía a las semillas. El hilo de nylon impedía que las semillas fueran depredadas por las hormigas, mientras que la malla de aluminio las protegía de la depredación por roedores y pájaros. En total se trabajó con 960 semillas, 480 por zona, 240 por transecto y 60 semillas por réplica.

En cada réplica se evaluaron las diferentes características microtopográficas que podían determinar la germinación:

1. Pedregosidad. En el radio de 20 cm donde se colocaban las semillas estimó el porcentaje de superficie cubierta de piedras, o lo que es lo mismo, la superficie de contacto no disponible para la germinación e instalación de las semillas.
2. Microrrelieve. Se miraba, para cada lugar donde se instalaba una réplica, si era plano, o bien era en pendiente y por tanto había facilidad de que las semillas fueran arrastradas por la lluvia.
3. Índice de cobertura o PAR. En cada réplica se midió la cantidad de luz fotosintéticamente activa (PAR) que llegaba al suelo. Para ello se utilizó un ceptómetro marca DECAGON.

El muestreo de la germinación se realizó dos meses después del inicio del experimento, en mayo de 1996, y consistió en el desmonte de todas las réplicas mirando el estado de las semillas una a una. Primero se diferenció entre semillas germinadas y no germinadas (% germinación). Entre las germinadas se miró si se habían establecido (nº plántulas establecidas) o bien si después de haber germinado había sido comidas o se había secado. Entre las no germinadas se diferenció entre si la semilla estaba viva, muerta (seca, abortada o podrida), o bien había desaparecido. Las plántulas que se habían instalado a partir de las semillas se marcaron con una etiqueta y se siguió su supervivencia. Para ello se realizaron 3 muestreos más: en julio, agosto y octubre. Este último sirvió para determinar el número de plántulas que habían sobrevivido al verano.

Durante el período de muestreo hubo diversos incidentes que desmontaron un total de 12 réplicas en Z1 y 5 en Z2: 16 desmontes se debieron a jabalíes, mientras que otra desapareció cuando, en junio de 1996, cortaron los pies de los pinos quemados en Z2. Este hecho imprevisible, que sucedió después de que se marcaran las plántulas establecidas, permitió añadir un nuevo factor al experimento: zona con árboles cortados y zona con árboles no cortados, ya que las condiciones para la supervivencia de las plántulas podían variar de una zona a otra al incrementarse la radiación incidente y al eliminar parte de la vegetación adyacente.

Se realizó un ANOVA anidado para evaluar la fuente de variabilidad espacial, estudiando si el número de semillas que germinaban y se establecían dependía de la situación de la zona dentro del incendio (Z), del transecto dentro de cada zona (T) o bien del punto de muestreo donde se colocaban las réplicas dentro de cada transecto (P). En el caso del microrrelieve se realizó un ANOVA de un solo, con la homogeneización previa de los residuos mediante la transformación angular $\arcsen(\sqrt{p})$, mientras que para el PAR y la pedregosidad, se realizaron regresiones simples para medir la relación entre estas variables y el número de semillas germinadas y establecidas.

En el análisis de la supervivencia de las plántulas establecidas se miró si la mortalidad variaba dependiendo del tratamiento de la zona. Para ello se realizó una Ji cuadrado entre los factores: tratamiento de la zona (corta/no corta de pies quemados) y el estado de la plántula (viva o muerta) en las diferentes semanas de muestreo. También se realizaron tablas de vida para poder comparar entre sí las curvas de supervivencia de las dos zonas junto con los tests de rango asociados (Mantel-Cox, tests de Wicolxon, etc.), que permiten evaluar las diferencias de residuos entre los dos tratamientos y si éstas se atribuyen al azar.

Resultados

Experimento 1. Germinación de las semillas en el invernadero

Los valores de germinación para las semillas del pino carrasco fueron elevados, alrededor del $83.2 \pm 2.3\%$. Como se observa en la Tabla 1, ninguno de los factores ensayados tuvo un efecto significativo en la tasa de germinación. En lo que respecta al momento del inicio y a la velocidad de la germinación resultaron significativos los factores luz y agua, y la interacción entre ambos. En la figura 1(1) se comprueba como, en los tratamientos regados, el número de días que fueron necesarios para que las semillas iniciaran la germinación fue similar tanto si se encontraban en sombra como con luz, mientras que en los tratamientos con dosis bajas de riego, el número de días

que tardó en iniciarse la germinación aumentó significativamente en los tratamientos con luz directa. En la figura 1 (2) se observa un efecto similar para el tiempo en que germinaba el 50% de las semillas: las semillas con alta disponibilidad hídrica germinaron antes y a mayor velocidad tanto en sol como en sombra, mientras que las de baja disponibilidad hídrica germinaron antes en los tratamientos de sombra que en los de luz.

Factor	%germinación	Inicio	T50	Duración
	F	F	F	F
Luz (L)	0.013 n.s	26.69***	53.71***	27.51***
Agua (A)	2.124 n.s	19.86***	29.24 ***	0.086 n.s
Fertilidad (F)	0.433 n.s	0.589 n.s	0.274 n.s	0.843 n.s
L * A	0.375 n.s	14.12 ***	16.48 ***	0.003 n.s
L * F	2.093 n.s	0.322 n.s	0.309 n.s	0.107 n.s
A * F	2.553 n.s	0.735 n.s	0.014 n.s	2.314 n.s
L * A * F	0.445 n.s	0.432 n.s	0.230 n.s	0.996 n.s

Tabla 1. Tabla con los valores de F y su significación (***: $p < 0.001$, ns: no significativo) del ANOVA para la tasa de germinación, el inicio, la velocidad y la duración de la germinación en las semillas de pino carrasco. Se ha aplicado la transformación angular para los datos de % de germinación, la logarítmica para T50, y la raíz cuadrada para el inicio y la duración total.

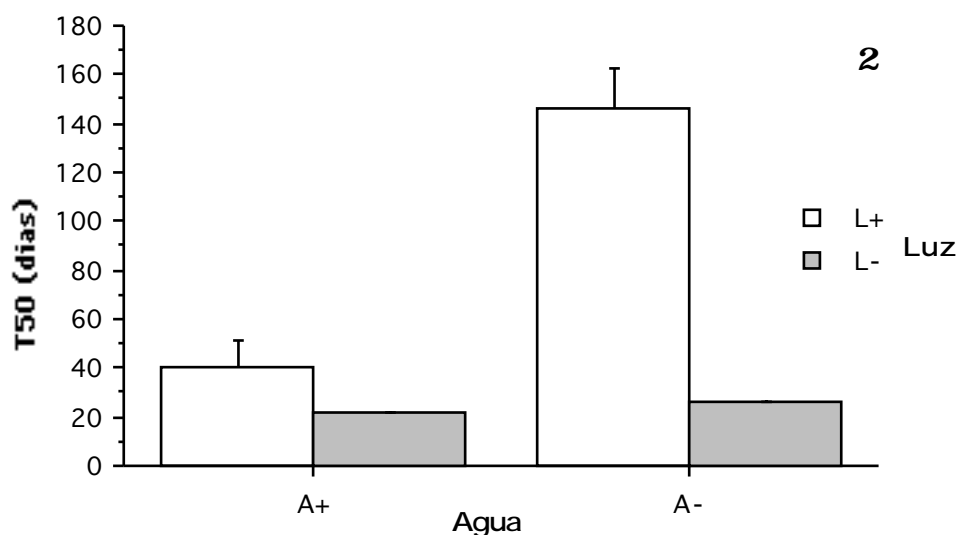


Fig. 1. Efecto de la interacción luz-agua en (1) el inicio de la germinación de las semillas, y (2) la velocidad de germinación (T50) de las semillas del pino carrasco.

Así el único factor que influyó en el tiempo de la germinación fue la luz, de manera que los tratamientos L+ necesitaron 166 ± 10 días (media \pm SE) para completar la germinación de sus semillas mientras que los L- sólo necesitaron 79 ± 12 días.

Experimento 2. Supervivencia y crecimiento de las plántulas en el invernadero.

La supervivencia de las plántulas no resultó estar determinada por ninguno de los factores analizados (Tabla 2). Las máximas tasas de mortalidad se sucedieron los meses de verano: julio y agosto, pero bajo ninguno de los tratamientos superó el 10%.

Factor	Supervivencia	RGR	H/D
	F	F	F
Bloque	0.1 n.s	0.1 n.s	7.4**
Luz	0.8 n.s	0.3 n.s	967.0***
Bloque * Luz	0.8 n.s	4.2 *	1.7 n.s
Fertilidad	3.9 n.s	19.8 ***	1.0 n.s
Luz * Fertilidad	0.2 n.s	1.8 n.s	3.8 n.s

Tabla 2. Valores de F y su significación (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, n.s: no significativo) para la supervivencia de las plántulas (transformación angular), el crecimiento relativo y la relación H/D (transformación logarítmica).

La única variable que afectó significativamente a la tasa de crecimiento relativo, RGR, fue la fertilidad: aquellas plantas que recibieron dosis superiores de nutrientes crecieron con mayor vigor. En cuanto a la relación H/D los factores significativos fueron la luz y el bloque. Así, las plántulas sombreadas presentaron una H/D superior (7.9 ± 0.2) que las que estuvieron expuestas a insolación directa (3.8 ± 0.1). El efecto del bloque o de la posición dentro del invernadero influyó sobre el H/D puesto que los tratamientos situados en los márgenes del invernadero presentaron un valor inferior que los situados en el centro.

Experimento 3. Germinación y establecimiento en el campo

La germinación no se ha visto afectada por ninguno de los factores espaciales analizados, la zona dentro del incendio, el transecto dentro de cada zona, y el punto de muestreo dentro de cada transecto (Tabla 3). En cambio, el número de plántulas establecidas sí dependió del punto concreto donde estaban colocadas las réplicas con las semillas.

Fuente de Variación	Nº s. establecidas	
	Nº s. germinadas	F
Zona	1.110 n.s	2.385 n.s
Transecto (Zona)	1.661 n.s	2.265 n.s
P.Muestreo(Zona, Transecto)	1.510 n.s	2.571 **

Tabla 3. Análisis de la varianza anidado del número de semillas germinadas y establecidas (transformación: $\arcseno \sqrt{p}$) en cada zona, transecto y punto de muestreo, con los valores de F y el grado de significación (n.s: no significativo, **: $p < 0.01$).

Como se observa en la Tabla 4, el número de semillas germinadas en el experimento varió del 22.3% al 50.3%. Los valores medios para Z1 fueron de $33.3\pm 4.8\%$ (media \pm SE) de semillas germinadas mientras que para Z2 fue de $33.3\pm 3.4\%$. Se establecieron entre el 60 y el 70% de las semillas que germinaron, lo que representa alrededor del 30% del total de semillas sembradas. Las que no germinaron, pocas quedaron intactas, pues la mayoría fueron depredadas por larvas de coleópteros.

	ZONA 1		ZONA 2	
	T.A	T.B	T.A	T.B
Nº semillas total	184	183	233	250
Nº germinadas	(36.9% tot)	(50.3% tot)	(41.6% tot)	(45.2% tot)
Nº establecidas	(60.2% ger) (22.3% tot)	(63.0% ger) (31.7% tot)	(67.0% ger) (27.9% tot)	(69.0% ger) (31.2% tot)
Vacías o comidas	(40.7% tot)	(18.0% tot)	(30.5% tot)	(23,6% tot)

Tabla 4. Porcentajes de semillas germinadas, establecidas y depredadas o vacías en los dos transectos de cada una de las dos zonas de muestreo del incendio de Vallirana respecto al número de semillas total (tot) o el de germinadas (ger).

Como se observa en la Tabla 5, ni el microrrelieve ni el PAR resultaron tener efecto significativo sobre el número de semillas germinadas o el número de plántulas establecidas. En cambio la pedregosidad sí afectó a la germinación y el establecimiento: a medida que aumentaba el porcentaje de superficie libre de piedras, el número de semillas que germinaban era superior, al igual que el número de plántulas establecidas.

Factor	análisis estadístico	Nºgerminadas	Nºestablecidas
microrrelieve	ANOVA	0.1298 ns	0.4211 ns
PAR	regresión simple	0.5159 ns	0.3572 ns
pedregosidad	regresión simple	0.0188**	0.0034**

Tabla 5. Análisis estadístico del efecto de los diferentes factores analizados sobre el número de semillas germinadas y de plántulas establecidas (transformación arcsen %). En el caso del ANOVA, se indica el valor de F, mientras que para la regresión simple se indica el valor del coeficiente de correlación de Pearson (r). ns, no significativo; ** p<0.01.

La supervivencia de las plántulas establecidas fue similar en la zona en la que se cortaron los árboles y en la que los árboles se mantuvieron intactos (Ji cuadrado, p=0.1604). Al analizar las curvas del riesgo acumulado de mortalidad en el tiempo (Figura 2) se observa que en las dos zonas el valor máximo de plántulas muertas se

produce a principios del verano. Después, existe un período, en agosto, en que la mortalidad es muy baja, y, a finales de verano, vuelve a incrementarse en las dos zonas, aunque en mayor proporción en Z1, la zona no cortada. Los test de rango asociados a los análisis (Tabla 6) han resultado no significativos en su mayoría por lo que no se pueden establecer diferencias entre ambas zonas.

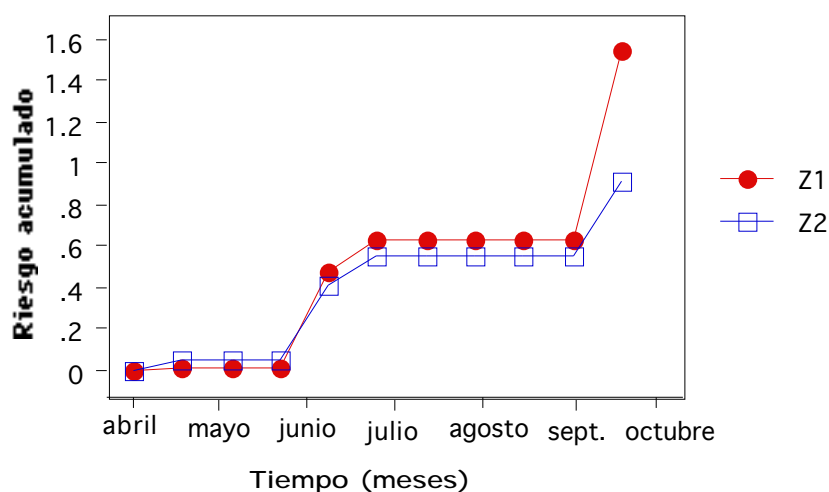


Figura 2. Gráfico con las funciones de riesgo acumulado para los tratamientos de corta (Z2) y no corta (Z1).

	Ji-cuadrado	p
Logrank (Mantel-cox)	4.091	0.0431
Breslow-Gehan-Wilcoxon	2.268	0.1321
Tarone-Ware	3.100	0.0783
Harrington-Fleming	1.542	0.0783
Peto-Peto-Wilcoxon	3.100	0.2143

Tabla 6. Valores de significación (p) de los diferentes tests de rango

Discusión

El pino carrasco es una especie considerada pionera (Papió, 1990) que se caracteriza por un alto grado de intolerancia a la sombra (Panetsos, 1981; Quezel, 1990). Autores como Acherar et al. (1984) o Espelta (1996) han observado la escasa regeneración de pino carrasco existente en bosques con cobertura densa. Según Espelta (1996), la distribución del pino carrasco está controlada por los efectos de la cobertura producida por especies competidoras. En los experimentos realizados en

condiciones controladas no se obtuvieron diferencias significativas bajo cobertura (10% de radiación incidente) y sin ella (80% radiación). Tampoco se detectó en el experimento de germinación en el campo, donde no había relación significativa entre los valores de PAR y el número de semillas que germinaban. En cambio, una mayor cobertura y una buena disponibilidad hídrica sí favorecieron el inicio y la velocidad de la germinación. La presencia de cobertura también hizo disminuir el número total de días necesarios para que germinaran el total de las semillas: las que estaban cubiertas germinaron en primavera mientras que las que recibieron insolación directa lo hicieron en otoño. El retraso de la germinación de los piñones expuestos a plena luz resalta la capacidad de esta especie de mantener un banco de semillas viable durante un cierto tiempo a la espera de condiciones más favorables. El momento en que germinan y se establecen las plántulas y la rapidez con que lo hacen es de gran importancia en el ambiente postincendio, ya que las condiciones óptimas para el establecimiento declinan a medida que pasa el tiempo (Sirois, 1993; Keeley, 1998). Por tanto, es de esperar que la cohorte que primero se instale tenga ventajas respecto a las que lo hagan después. Esto se comprobó en el incendio de Bigues i Riells, donde las plántulas que se establecieron durante el primer año postincendio presentaron un crecimiento y supervivencia superior que las que lo hicieron después (ver capítulo 2).

Varios estudios han documentado el importante papel de los nutrientes, principalmente de los compuestos con nitrógeno, en la estimulación de la germinación. Thanos y Rundel (1995) han observado que el incremento de compuestos nitrogenados que se produce después de un incendio estimula la germinación en diferentes especies mediterráneas. En nuestro experimento de germinación en el invernadero, donde se añadían dosis de fertilizante para simular este efecto, no observamos ninguna estimulación de la germinación. Esto mismo observaron Hanley y Fenner (1997) con las semillas de *Pinus brutia*, especie distribuida en la zona más meridional del Mediterráneo. Según estos mismos autores, las semillas se hallan nutricionalmente adaptadas al ambiente en que germinan, es decir, ambas especies de pino poseerían en el interior de sus semillas las suficientes cantidades de minerales esenciales necesarios para suplir y complementar el ambiente nutricional donde germinan y se establecen.

El experimento de campo nos dio la oportunidad de medir el efecto espacial en la germinación y el establecimiento de las plántulas. Los resultados han mostrado que la germinación fue similar en las dos zonas estudiadas del incendio de Vallirana, y que no existieron diferencias significativas entre transectos y puntos de muestreo. Esto parece apuntar que las condiciones ambientales de la zona (pluviosidad, humedad edáfica...) tienen un peso superior en la germinación que las variables concretas dentro de cada una. No pasó lo mismo con el número de plántulas establecidas, ya que sí se detectaron

diferencias significativas entre puntos de muestreo, lo que indica que el número de plántulas varía entre punto y punto y depende de las condiciones concretas de cada lugar. De los tres factores analizados que podían determinar el establecimiento resultó significativo el mismo que para la germinación, la pedregosidad. Una elevada superficie de contacto puede favorecer la activación de la germinación (Bewley y Black, 1982), pero la germinación de las semillas no asegura su instalación, ya que la radícula ha de penetrar en el suelo antes de desecarse y para ello necesita un sitio concreto donde hacerlo. Es de suponer que cuando la pedregosidad sea alta la probabilidad de establecimiento de la semilla disminuya debido al impedimento físico de las piedras a nivel superficial y en las primeras capas del suelo.

La supervivencia de las plántulas establecidas del pino carrasco durante el primer año postincendio fue muy alta tanto en condiciones de invernadero como de campo. Bajo condiciones controladas, la presencia de cobertura no limitó ni el crecimiento relativo ni la supervivencia de las plántulas, aunque la predicción general para especies pioneras sea la de un mayor crecimiento en zonas soleadas que aquellas expuestas a la sombra (Kitajima, 1994). La cobertura provocó que las plántulas crecieran más en altura respecto al diámetro, una relación H/D superior. Según Grime (1979), las especies no tolerantes a la sombra reaccionan en los hábitats cubiertos con una mayor plasticidad morfológica y un mayor índice de crecimiento en altura que les permitirá competir por la luz en medio de vegetación herbácea en expansión. Así pues, y según Espelta (1996), la limitación de la regeneración del pino carrasco en la sombra no se da durante la fase de plántula, ya que éstas son tolerantes, sino en fases más avanzadas de su crecimiento. Tampoco la limitó la corta y extracción de pies quemados en el campo, a pesar de que provocó la abertura de la vegetación, una mayor radiación y estrés hídrico, y un alto grado de erosión física como consecuencia del arrastre de los troncos. En cuanto al efecto del fertilizante, encontramos un incremento significativo del crecimiento de las plántulas en condiciones ricas en nutrientes. Esto podemos relacionarlo con la situación que se da en un ambiente postincendio, donde la disponibilidad nutricional es elevada aunque solo un corto período de tiempo (en Hanley & Fenner, 1997), por lo que un rápido crecimiento podrá ser consecuencia de una rápida captación de unos recursos que pronto se agotan.

A partir de todos estos resultados se puede concluir que la germinación se produce tanto en valores altos como bajos de luz y disponibilidad hídrica, y que la diferencia entre unos y otros se halla en la velocidad en que se realiza el proceso, que es más rápida bajo cobertura y con riego abundante de las semillas. Este hecho puede ser importante en condiciones postincendio ya que, al ser un ambiente temporalmente limitado, un rápido establecimiento podrá favorecer la supervivencia y el crecimiento

de las plántulas (tal como se comprobó en el capítulo 2). Para germinar, las semillas necesitan un alto grado de contacto con la superficie del suelo para obtener la humedad necesaria para el inicio del proceso. Si esto no es así, las semillas de pino carrasco tienen la capacidad de mantener un banco de semillas viable durante un cierto tiempo hasta que las condiciones sean favorables. Estas elevadas tasas de germinación, junto con el alto grado de supervivencia y de crecimiento de las plántulas bajo cualquier condición ambiental, hacen del pino carrasco una especie de una gran plasticidad y un amplio nicho de regeneración. Además, las condiciones que favorecen la germinación son similares a las que favorecen el crecimiento durante el primer año de vida, por lo que no parece existir un conflicto semilla-plántula en el sentido sugerido por Schupp (1995). Esto no descarta, sin embargo, la posibilidad de que pueda existir en estadios más avanzados del ciclo de vida de esta especie.

Bibliografía

- Acherar, M., Lepart, J. y Debussche, M. (1984) La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Languedoc méditerranéen. Acta OEcologica/OEcol. Plant. 19, pp. 179-189.
- Arianoutsou, M. (1998) In: Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems (Ed. by P.W. Rundel, G. Montenegro and F.M. Jaksic), pp. 257-263. Springer-Verlag. Berlin.
- Aschmann, H. (1984) A restrictive definition of Mediterranean climates. Bulletin Société Botanique Française 131, pp. 21-30.
- Bazzaz, F.A. y Miao, S.L. (1993) Successional status, seed size, and responses of tree seedlings to CO₂, light and nutrients. Ecology 74, pp. 104-112.
- Bazzaz, F.A. y Wayne, P.M. (1994) Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. Pp.391-414. In: Caldwell, M.M. and Pearcy, R.W. (eds.) Exploitation of environmental heterogeneity by plants, ecophysiological processes above and belowground. Academic Press. London.
- Bewley, J.D. y Black, M. (1982) The release from dormancy. In Physiology and Biochemistry of Seeds in Relation to Germination, vol 2, pp. 184-498. Berlin: Springer-Verlag.
- Bran, D., Lobreaux, O., Maistre, M., Perret, P. y Romane, F. (1990) Germination of *Quercus ilex* and *Q. pubescens* in a *Q. ilex* coppice. Long-term consequences. Vegetatio 87, pp. 45-50.
- Callaway R.M. 1992. Effect of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology 73, pp. 2118-2128.

- Callaway, R.M. y D'Antonio C.M. (1991) Shrub facilitation of coast live oak establishment in Central California. *Madroño*, 38, pp. 158-169
- Crawley, J.M. (1986) Life History and Environment. In: J.C. Crawley (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pp. 253-290.
- Chapin, F.S., Bloom, A.J., Field, C.B. y Waring, R.H. (1987) Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience* 37, pp. 49-57.
- Enright, N.J. y Lamont, B.B (1989) Seed banks, fire season, safe sites and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species. *Journal of Ecology* 77, pp. 1111-1122.
- Espelta J.M., Retana J., Gené C., Riba M. 1994. Supervivencia de plántulas de pino carrasco (*Pinus halepensis*) y encina (*Quercus ilex*) en bosques mixtos de ambas especies. Congreso Forestal Español. Lourizan, 1993. Ponencias y comunicaciones. Tomo II. pp. 393-398.
- Espelta, J.M., Riba, M. y Retana, J. (1995) Patterns of seedling recruitment in West Mediterranean coppiced holm-oak (*Quercus ilex* L.) forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science* 6, pp. 465-472.
- Grime, J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52, pp. 107-145.
- Hanley, M.E. y Fenner, M. (1997) Pre-germination temperature and survivorship and onward growth of Mediterranean fire following plant species. *Acta Oecologica* vol 19, nº 2, pp. 181-187.
- Harper, J.L. (1977) *The Population Biology of Plants*. London: Academic Press.
- Hilhorst, H.W.M. (1990) Dose response analysis of factors involved in germination and secondary dormancy of seeds of *Sisymbrium officinale*. II Nitrate. *Plant Physiology* 94, pp. 1096-1102.
- Karszen, M. y Hilhorst, H.W.M. (1992) Effect of chemical environment on seed germination. In: M. Fenner (ed.) *Seeds. The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. pp. 327-347.
- Kitajima, K. (1994) Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia* 98, pp. 485-492.
- Kutiel, P. y Shaviv, A. (1989) Effect of simulated forest fire on the availability of N and P in mediterranean soils. *Plant Soil* 120, pp. 57-63.
- Ne'eman, G., Lahav, H. y Izhaki, I. (1992) Spatial pattern of seedlings 1 year after fire in a Mediterranean pine forest. *Oecologia* 91, pp. 365-370.
- Panetsos, K.P. (1981) Monograph of *Pinus halepensis* and *P. brutia*. *Annales Forestales* 9, pp. 39-77.
- Papió, C. (1990) *Ecologia del foc i regeneració en garrigues i pinedes mediterrànies*. Tesis doctoral. U.A.B.
- Pigott, C.D. y Pigott, S. (1993) Water as a determinant of distribution of trees at the boundary of the Mediterranean zone. *Journal of Ecology* 81, pp. 557-566.

- Quezel, P. (1990) Roles des factors xeriques et thermiques de la mise en place de la vegetation mediterraneenne correlation entre la situation actuelle et l'histoire postglaciare. *Mediterránea Ser. Biol.*, nº 10, pp. 63-85.
- Rincón, E. y Huante, P. (1993) Growth responses of tropical deciduos tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7, pp. 202-207.
- Schupp, E. W. (1995) seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *Am. J. Bot.* 82, pp. 399-409.
- Serrasolsas, I. (1994) Fertilitat del sòls forestals afectats pel foc. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona.
- Silvertown, J. 1987. Introduction to plant population ecology. Longman Scientific and Technical, Harlow.
- Sirois, L. (1993) Impact of fire on *Picea banksiana* seedlings in subartic lichen woodlands. *Journal of Vegetation Science* 4, pp. 795-802.
- Specht, R.L., Moll, E.J., Pressinger, F. y Sommerville, J. (1983). Moisture regime and nutrient control of seasonal growth in Mediterranean ecosystems. In: F.J. Kruger, D.T. Mitchell, J.U.M. Jarvis (eds.) *Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients.* Springer Verlag, Berlin. pp. 120-132.
- Thanos, C.A y Rundel, P.W. 1995. Fire-followers in chaparral: nitrogenous compounds trigger seed germination. *Journal of Ecology* 83, pp. 207-216.
- Thomson, A.J. y El-Kassaby, Y.A. 1993. Interpretation of seed-germination parameters. *New Forests* 7, pp. 123-132.
- Young, J.L. y Aldag, R.W. (1982) Organics forms of nitrogen soils. In: Stevenson, F.J. (ed.), *Nitrogen in Agricultural Soils.* American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Madison. Pp.43-66.

Capítulo 5

Efecto de los factores ambientales en la germinación y el establecimiento del pino carrasco después de un incendio

EFFECTO DE LOS FACTORES AMBIENTALES EN LA GERMINACIÓN Y EL ESTABLECIMIENTO DEL PINO CARRASCO DESPUÉS DE UN INCENDIO

Introducción

La depredación de semillas post-dispersión está considerada como uno de los principales mecanismos que determinan la supervivencia de las semillas en gran variedad de ecosistemas: tropicales (Schupp, 1988a,b), desiertos (Abramsky, 1983, Brown et al., 1979, Davidson et al., 1985, Valone et al., 1994), estepas y prados (Ostfeld et al., 1997, Manson y Stiles, 1998) y mediterráneos (Andersen, 1987, O'Dowd y Gill (1984), Allen-Diaz y Bartolome (1992), Hulme (1992, 1997). Las semillas pueden ser depredadas por gran variedad de animales pero, particularmente, por mamíferos e insectos (Howe, 1986, Willson, 1992). Es importante realizar la separación del impacto que tienen vertebrados e invertebrados en la supervivencia de las semillas, ya que ambos grupos difieren en los efectos a escala espacial y temporal y responden de forma diferente frente a los propágulos (Hulme, 1997). Los experimentos de depredación de semillas han demostrado que los roedores son los cosechadores más importantes en la mayoría de hábitats y, generalmente, mucho más que otros granívoros (Price y Jenkins, 1986). En el estudio realizado por Abramsky (1983) en el desierto israelí, utilizando tratamientos de exclusión de semillas para roedores y para hormigas, resultó que el 97% de las semillas disponibles eran depredadas por los primeros. En otros experimentos de exclusión de la depredación (ver: Shaw, 1968b, Christy y Mack, 1984) se comprueba el incremento significativo que experimentan diversas especies de plantas en el establecimiento de sus semillas en ausencia de los micromamíferos. El riesgo de depredación de los propágulos por roedores difiere entre las distintas especies vegetales (Hulme, 1993), decrece con la distancia a la fuente de recursos (Janzen, 1970, Howe et al., 1985, Schupp 1988a), aumenta con el incremento de estructura y composición de la vegetación (Thompson, 1982, 1987) y varía en función de los parámetros climáticos (Kotler et al., 1991, Fenn y MacDonald, 1995). Además, los micromamíferos suelen preferir unos microhábitats sobre otros, siendo la depredación de semillas espacialmente heterogénea (Webb y Willson, 1985; Schupp, 1988). Esta preferencia de microhábitat ayuda a comprender los patrones espaciales y temporales de la supervivencia de propágulos (Gill y Marks, 1991; Ostfeld et al., 1997) ya que, por ejemplo, es frecuente encontrar zonas que experimentan una intensa depredación de semillas un determinado año mientras que al siguiente es prácticamente inexistente (Willson y Whelan, 1990, Whelan et al., 1991, Ostfeld et al., 1997). En estudios realizados en zonas forestales y antiguos campos abandonados adyacentes se ha visto que la intensidad de depredación resulta superior en las zonas forestales (Whelan et al., 1991, Myster y Pickett,

1993, Manson y Stiles, 1998), mientras que en las zonas abiertas y, sobretodo, en los márgenes de las zonas forestales, la depredación de semillas se reduce debido al incremento del riesgo que tienen los roedores de ser depredados (Manson y Stiles, 1998).

El fuego ha sido reconocido como un importante factor ecológico asociado con el género *Pinus* (Agee, 1998). Este género, al igual que otras coníferas, se caracteriza por almacenar sus semillas en el interior de estructuras leñosas. Después de un incendio estas estructuras se abren por efecto de las altas temperaturas y dispersan las semillas provocando un efecto parecido al "mast fruiting" de otras especies forestales (Whelan, 1995). Esta lluvia masiva de semillas asegura, en la mayoría de los casos, el reclutamiento de nuevos individuos post-incendio (Gill, 1981, Arianoutsou, 1998...). El éxito de la regeneración depende de la interacción entre la intensidad del fuego, la proporción de semillas almacenadas en la copa y la abundancia de depredadores supervivientes al incendio (O'Dowd y Gill, 1984). Después de un incendio, al igual que un año de bellotera, las poblaciones de granívoros supervivientes no son capaces de responder lo suficientemente rápido al gran incremento de disponibilidad de alimento (Price y Jenkins, 1986), por lo que quedan temporalmente saciados y esto permite que un gran porcentaje de las semillas liberadas se salve de la depredación y contribuya a la posterior regeneración (Gill, 1981b, O'Dowd y Gill, 1984, Wellington y Noble, 1985). Los incendios, además, son generadores de heterogeneidad espacial, ya que generan islas de vegetación intacta dentro del área quemada. Estas islas pueden constituir posibles refugios de las poblaciones de roedores en el momento del incendio y durante las primeras fases de recuperación de la vegetación quemada, pudiendo ser posibles focos de expansión de estos mamíferos una vez la cubierta se ha recuperado. Puede existir, por tanto, un efecto diferencial de la depredación en función de la distancia al margen no quemado del incendio.

El presente estudio utiliza diferentes manipulaciones experimentales para intentar determinar el impacto de los depredadores en la regeneración postincendio del pino carrasco (*Pinus halepensis*). Dos de los principales grupos de depredadores del pino carrasco son las hormigas (principalmente del género *Messor*) y los roedores (principalmente *Apodemus sylvaticus* y *Mus spretus*). Según estudios de diferentes autores (Andersen, 1987, O'Dowd y Gill, 1984), después del fuego las hormigas se encuentran en altas densidades, mientras que las poblaciones de roedores son prácticamente nulas durante los primeros meses y aumentan hasta estabilizarse al año de haberse producido el incendio (Prodon et al, 1987; Fons et al., 1988). Dado que la recuperación de la población de estos micromamíferos es altamente variable en el tiempo y en el espacio, es de prever que su actividad también lo sea y que pueda estar

determinada por el tipo de hábitat y por la cercanía de los márgenes de vegetación no quemados. Esto puede tener importantes efectos en la supervivencia de las semillas del pino carrasco y en su posterior establecimiento. Los objetivos concretos del estudio son los siguientes: 1) determinar la importancia relativa de la depredación por hormigas y por roedores, 2) identificar los patrones espaciales y temporales de la depredación por roedores, y 3) determinar el efecto de la exclusión de la depredación por roedores en la instalación de nuevos individuos de pino carrasco.

Material y Métodos

Área de estudio

Los experimentos se localizaron en las áreas quemadas de los incendios de Bigues i Riells (BiR) de 1994, Vallirana (VALL) de 1995 y Pradell de la Teixeta (PT) de 1996. Las principales características de estas zonas se han descrito en la Introducción general.

Experimento 1: Importancia relativa de la depredación por hormigas y roedores

Con este primer experimento se pretende valorar el impacto que tienen hormigas y roedores sobre la supervivencia de las semillas del pino carrasco después de incendio. Se realizó en una zona del incendio de BiR, el pinar de Ca l'Oliveres o PCL, y en dos de VALL, V1 y V2. En cada zona se ubicaron al azar 3 parcelas, constituidas cada una por 10 puntos de muestreo separados entre sí 1 metro. En cada punto se colocó una unidad experimental compuesta por el conjunto de los 3 tratamientos de exclusión:

1. **Tratamiento abierto:** las semillas estaban disponibles tanto para roedores como para hormigas. Para ello se colocó una semilla encima de una bandeja abierta de aluminio, de 10 cm de diámetro y 2 de alto, que estaba clavada en el suelo con una grapa de alambre que evitaba el arrastre por la lluvia o el viento.

2. **Tratamiento de roedores:** las semillas estaban disponibles sólo para los roedores. Este tratamiento se conseguía pegando una semilla con pegamento IMEDIO (sustancia que no afecta a los índices de depredación por roedores; Daniel Siscart, com. pers.) a un hilo de nylon, que a su vez se unía, por la otra punta, a un alambre clavado en el suelo.

3. **Tratamiento de hormigas:** El mismo tipo de bandeja utilizada en el primer tratamiento se cubrió con una malla de aluminio de 1 mm de luz y se perforó lateralmente por 4 sitios, con una abertura de 1 cm aproximadamente. En el interior se colocó la semilla y la bandeja se clavó después en el suelo. De esta manera el acceso a la semilla sólo estaba disponible para las hormigas.

Para confirmar la validez del método y asegurarnos la no existencia de otras fuentes de depredación, se realizó un tratamiento de exclusión completa, tanto para roedores como para hormigas. Para ello utilizó el mismo método que en el tratamiento de roedores, pero la semilla unida al alambre se cubrió además por un cono de malla de aluminio de 1 mm de luz que a su vez se sujetaba en el suelo.

El estudio tuvo lugar en julio de 1997 y los muestreos se realizaron al día siguiente de haberlo montado y diez días después. En cada muestreo se comprobó el estado de la semilla: si permanecía intacta, había sido comida o había desaparecido. Con los datos obtenidos se realizó un análisis de la varianza (ANOVA) de medidas repetidas en el que se analizaba la proporción de semillas depredadas al día y a los diez días de haber montado el experimento (previa transformación arcseno raíz cuadrada) en relación con la zona, la parcela (anidada dentro de zona), y el tratamiento.

Experimento 2: Efecto de los factores espaciales y temporales en la depredación de semillas por roedores.

Este experimento tuvo lugar en los incendios de BiR y VALL. Su finalidad era determinar cuales eran los factores espaciales y temporales que afectaban a la depredación de semillas por roedores. El primer factor espacial que se consideró fue el tipo de hábitat (hábitat, primer factor espacial): podía ser bosque mixto de encina y pino, o bien bosque monoespecífico de pino carrasco. Los dos tipos de hábitat sólo pudieron considerarse dentro del incendio de BiR debido a que en VALL sólo había pinares. En cada tipo de bosque se escogieron dos zonas (zona, segundo factor espacial) que estaban situadas en los límites del incendio para intentar valorar el efecto de la distancia al área no quemada sobre la depredación. Para ello se realizaron dos transectos de distancia (transecto, tercer factor espacial) en cada zona, que iban desde el margen no quemado hasta 200 metros al interior del incendio. Cada transecto estaba constituido por 2 distancias (distancia, cuarto factor espacial) en las que se colocaban las semillas: distancia inferior a 50 metros ($D < 50m$) y distancia superior a 50 m ($D > 50m$) del margen no quemado. En cada distancia había 3 filas con 30 puntos cada una y separadas entre sí un máximo de 25 m. La separación entre puntos era de 1 metro. Cada punto constaba de una semilla pegada con pegamento IMEDIO a un hilo de nylon que se anudaba entorno a la señal y se colocaba en contacto con el sustrato. El estado de la semilla se miraba al día siguiente de haber sido colocada, a la semana, a los 15 días, al mes y a los dos meses, valorándose de esta manera el efecto del tiempo transcurrido desde que se colocaban las semillas. En cada caso se anotaba si la semilla estaba intacta o bien había sido depredada, si había sido comida o había desaparecido. El muestreo se repitió estacionalmente (segundo efecto temporal) durante el invierno de 1996, primavera de 1996, verano de 1996, otoño de 1996, invierno de 1997,

primavera de 1997 y verano de 1997 (excepto para BiR, donde no se realizaron los muestreos de la primavera de 1996 y la de 1997).

Con todo ello obtuvimos los valores del t50, tiempo necesario para que el 50% de las semillas sean depredadas, que se utilizó para ver si existían diferencias de depredación entre la zona quemada y la no quemada o control y los valores de depredación total. Para ambos casos realizamos ANOVAs de medidas repetidas (previa transformación $\arcsen \pm\%$): con el t50 en las diferentes estaciones del año mientras que para la tasa de depredación total además de la estación fue el tiempo en que se muestreó. Algunos de los factores espaciales estaban anidados entre sí, como zona (Z) dentro de hábitat en el incendio de BiR y transecto dentro de zona (y hábitat) en ambos incendios.

Experimento 3: Efecto de la exclusión de la depredación por roedores en la instalación de nuevos individuos de pino carrasco.

En este tercer experimento se ha pretendido ver como la exclusión de la depredación por roedores afecta a la densidad de plántulas instaladas en áreas recientemente quemadas. Se realizó en los incendios de VALL y PT. En el primero, un año después del incendio, septiembre de 1996, mientras que en el segundo, al mes de haberse producido la perturbación, en noviembre de 1996. El banco de semillas que presentaba cada incendio en el momento de realizar el experimento era muy diferente, debido a que en el incendio de Vallirana ya había transcurrido un año y la densidad de piñones en el suelo era muy baja, mientras que en PT la lluvia de semillas procedente de la copa de los árboles quemados era todavía muy abundante. Este hecho hizo que en cada incendio los factores que analizáramos fueran distintos. En VALL fueron los factores exclusión y siembra, mientras que en PT, además de la exclusión, también se evaluó si existían diferencias en la instalación de plántulas entre zonas quemadas y no quemadas. Tanto en VALL como en PT la combinación de los factores se replicó 3 veces en cada caso.

El factor exclusión tenía dos niveles: E, exclusión y SE, sin exclusión. E se aplicó colocando una valla rígida metálica, de 1 cm de luz y 1 metro de altura, formando un cuadrado de 3.5 m x 3.5 m. La valla se sostenía en cada esquina con varillas de rea de 140 cm clavadas en el suelo a medio metro de profundidad, y se fijaba al terreno cavando una regata de 20 cm que posteriormente se cubría con tierra. Para asegurar la exclusión en el interior de la valla se colocó en cada esquina una bolsa de matarratas. Una vez montada la valla se marcó dentro con cinta de rafia, la parcela de 3 m x 3 m donde se realizó el experimento. El nivel SE consistió en marcar la parcela con cinta de rafia pero sin vallarla. En VALL se arrancaron las plántulas vivas instaladas durante el

primer año postincendio para no confundirlas con las que surgían después de montar el experimento.

El factor **siembra** tenía los niveles **S**, siembra y **NS**, no siembra. El nivel **S** consistió en añadir en el interior de las parcelas 500 semillas de pino carrasco obtenidas a partir de piñas maduras de la zona. Esta siembra equivalía a 55.5 semillas/m², con la que se intentaba asegurar la disponibilidad de una abundante densidad de semillas. En cambio, en **NS** la únicas semillas presentes eran las que permanecían en el suelo al año después del incendio.

El factor **estado de la zona** (quemada/no quemada) se aplicó únicamente en el incendio de PT. Antes de realizar la exclusión de la depredación se escogieron dos zonas: una quemada situada en el interior del incendio, y otra sin quemar localizada a 100 metros del límite del incendio. Con este factor se intentó medir las diferencias de regeneración al aplicar un tratamiento de exclusión entre una zona quemada y otra no quemada.

La densidad de plántulas resultante se analizó estadísticamente para cada incendio por separado mediante ANOVA factorial de dos factores: exclusión y siembra para VALL, y exclusión y estado de la zona para PT. Los datos fueron previamente transformados mediante la raíz cuadrada para homogeneizar la distribución de los residuos.

Resultados

Experimento 1: Importancia relativa de la depredación por hormigas y roedores

En el ANOVA de medidas repetidas del porcentaje de depredación del primer y del décimo día, resultaron significativos los factores zona, tratamiento de exclusión y tiempo (Tabla 1). Ninguna de las interacciones presentó diferencias significativas.

Fuente de variación	F	p
Zona (Z)	18.5	0.0002
Parcela (zona)	2.0	0.1497
Tratamiento (T)	169.6	<0.0001
Z x T	1.1	0.379
tiempo (t)	109.0	<0.0001
t x Z	0.5	0.609
t x parcela (zona)	1.3	0.325
t x T	0.3	0.740
t x Z x T	3.0	0.064

Tabla 1. Valores F y su significación correspondiente del ANOVA de medidas repetidas realizado con el porcentaje de depredación (transformación arcsen %) como variable repetida y las variables zona, parcela y tratamiento como variables independientes.

La zona del incendio de BiR, PCL, presentó valores de depredación inferiores ($46.1 \pm 0.09\%$ de semillas depredadas) a los de las dos zonas de VALL, que no diferían entre sí ($65.5\% \pm 0.08$ para V1 y $66.7\% \pm 0.08$ para V2). En cuanto a los tratamientos de exclusión, el tratamiento abierto y el de roedores no variaban entre sí, mientras que la tasa de depredación de ambos era significativamente superior que para el tratamiento de hormigas (figura 1). El hecho de que las interacciones con tiempo no resulten significativas indica que, a medida que éste va pasando, el número de semillas depredadas aumenta, independientemente de la zona y del tratamiento de exclusión aplicado. En el tratamiento de exclusión completa, ninguna de las semillas fue depredada.

Figura 1. Valores medios (\pm SE) de la tasa de depredación de las semillas de pino carrasco para los tres tratamientos de exclusión.

Experimento 2: Efecto de los factores espaciales y temporales en la depredación de semillas por roedores.

La tasa de depredación de las semillas de pino carrasco durante los dos meses de muestreo varió en función de los diferentes factores espaciales considerados (Tabla 2). Así, la depredación fue diferente en los dos tipos de hábitats: en las zonas de bosque mixto la depredación alcanzó casi el 90% de las semillas colocadas mientras que en los pinares fue alrededor del 80%. Esta depredación, además, variaba en las diferentes zonas muestreadas y en los diferentes transectos realizados. La distancia al límite no quemado no resultaba estadísticamente significativa, por sí sola, pero interaccionaba con el tipo de hábitat y la velocidad de depredación (figura 2): en el bosque mixto la depredación era superior en los primeros 50 metros del límite no quemado y además se realizaba a mayor velocidad, mientras que en el pinar, tanto el porcentaje de depredación como la velocidad no variaban en función de la distancia que se considerara. En el incendio de VALL la velocidad de depredación también varió en función de la distancia (Tabla 2), siendo superior a distancias inferiores de 50 metros al límite no quemado en la mayoría de las estaciones del año muestreadas.

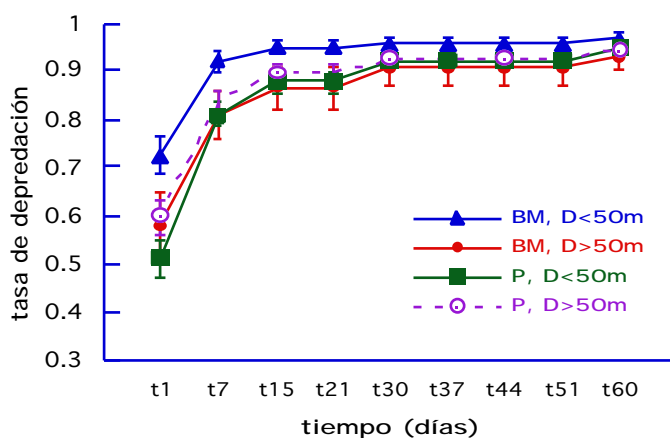


Figura 2. Curvas de depredación de las semillas en los dos tipos de hábitats (BM, bosque mixto y P, pinar) y en las diferentes distancias respecto al límite del incendio ($D < 50\text{m}$, distancia inferior a 50 metros y $D > 50\text{m}$, distancia superior a 50 m desde el límite) en los diferentes tiempos de muestreo ($t1=1$ día, $t7=7$ días, $t15=15$ días, etc..).

La tasa de semillas depredadas y la velocidad con que esta se realizaba dependía, en ambos incendios, de la interacción entre la estación del año y la zona en que se muestreaba. En cada zona dentro de los dos hábitats, del incendio de BiR, presentó valores de depredación y velocidades diferentes en función de la época del año en que se

muestreaba: mientras que en las zonas de bosque mixto la tasa de depredación siguió un patrón estacional bastante parecido (figura 3), en las dos zonas de pinar cada estación presentó valores diferentes entre sí.

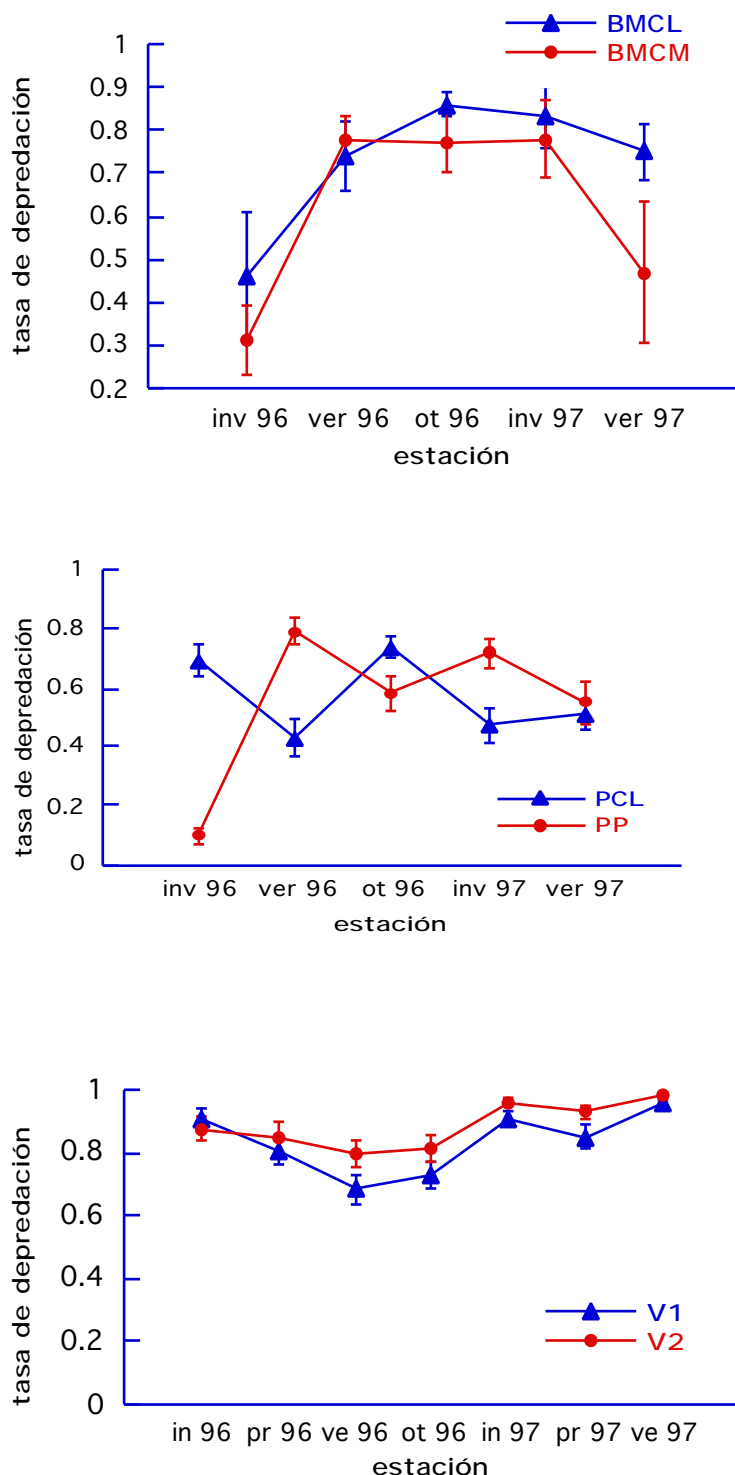


Figura 3. Valores de depredación de las semillas, junto con el error estándar, en las diferentes zonas de bosque mixto (BCL y BCM) y de pinar (PCL y PP) en el incendio de BiR, y en las dos zonas del incendio de VALL a lo largo de las estaciones del año muestreadas.

Finalmente, al comparar los valores de depredación (t50) entre las diferentes distancias de la zona quemada (D<50m y D>50m) y la zona no quemada, se obtuvo que no existían diferencias significativas entre ellas en ninguno de los dos incendios (ANOVA, $p=0.0769$ en BiR y $p=0.2610$ en VALL).

Experimento 3: Efecto de la exclusión de la depredación por roedores en la instalación de nuevos individuos de pino carrasco.

De los factores analizados en el incendio de VALL, la exclusión y la siembra, solo la interacción entre ellos resultó afectar estadísticamente al número de plántulas instaladas de pino carrasco (Tabla 3). Como se observa en la figura 4, la siembra aumentó significativamente el número de plántulas instaladas en la zona excluida, mientras que en la no excluida no se observaron diferencias en la regeneración entre las parcelas sembradas y las no sembradas.

Fuente de variación	F	p
Exclusión (E)	2.520	0.1566
Siembra (S)	1.884	0.2516
E x S	6.310	0.0398

Tabla 3. Resultado del ANOVA factorial de los factores exclusión y siembra con los valores de F y el grado de significación.

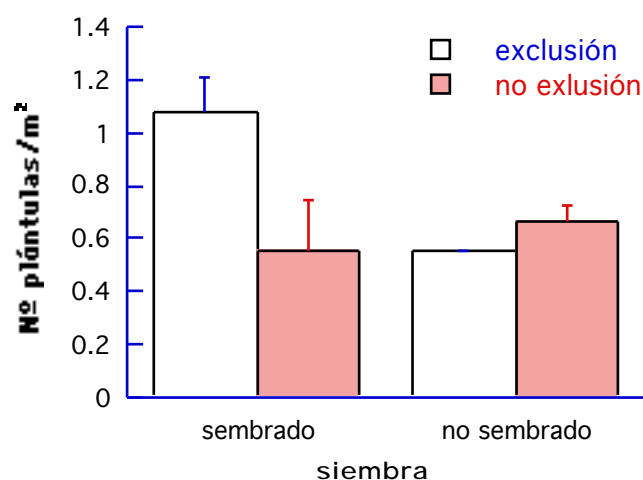


Figura 4. Efecto de la exclusión y la siembra en el número de plántulas instaladas de pino carrasco, con el error estándar.

En el incendio de PT no existieron diferencias en la regeneración entre las parcelas excluidas y las no excluidas (Tabla 4), sin embargo sí se dieron entre la zona quemada y la no quemada: el número de plántulas instaladas en la zona no quemada fue de 0.04 pinos/m² frente a los 4.45 pinos/m² de la zona quemada. La interacción tampoco resultó estadísticamente significativa.

Fuente de variación	F	p
Exclusión (E)	3.342	0.1049
Estado de la zona (Z)	144.95	0.0001
E x Z	0.678	0.4341

Tabla 4. Resultado del ANOVA factorial de los factores exclusión y estado de la zona con los valores de F y el grado de significación.

Discusión

La depredación postdispersión de las semillas del pino carrasco muestra paralelismos con otras especies de ecosistemas templados y tropicales (Hulme, 1993). Los roedores han resultado ser los principales depredadores de las semillas de esta especie en las diferentes áreas quemadas estudiadas (del 75% al 85% de las semillas en 10 días), mientras que la depredación por hormigas fue mucho menor y más lenta, ya que fueron responsables de la movilización del 20% de las semillas en el mismo intervalo de tiempo. Diversos estudios han manifestado el carácter estacional de la actividad de las hormigas y su preferencia por hábitats abiertos (Cerdá y Retana, 1994, Cros et al., 1997). El presente estudio de depredación por hormigas tuvo lugar durante el segundo (Vallirana) y tercer año (BiR) después del incendio, cuando la cobertura a nivel de suelo era casi completa y la densidad del banco de semillas postincendio en suelo era ya muy baja. Esta situación es muy distinta a la que se encuentra durante los primeros meses después del fuego donde, tal y como apuntan Whelan et al. (1980), se produce una simplificación del hábitat y las hormigas tienen más facilidad para acceder a los recursos. Además, estudios realizados en áreas quemadas en el SE australiano (O'Dowd y Gill, 1984), encuentran que la diversidad y densidad de hormigas aumenta significativamente durante las 10 primeras semanas después del incendio. Así pues, sería conveniente comprobar cual es la depredación que existe en los primeros meses después del incendio, cuando la densidad de piñones es superior, y ver si existen diferencias con las tasas de depredación detectadas en

nuestro estudio para así determinar con mayor exactitud el impacto que tienen estos invertebrados en el posterior establecimiento del pino carrasco.

Hulme (1993) ha realizado una revisión de 36 estudios de depredación post-dispersión de semillas por roedores en diferentes tipos de hábitats, incluyendo bosques templados y tropicales, prados y desiertos. La mayoría de estos estudios revelan variación en la tasas de depredación en función del tipo de hábitat, las especies de semillas y el tiempo. De estos estudios han emergido algunos patrones generales, como por ejemplo que la depredación es superior en zonas forestales que en campos o claros adyacentes (ver: Webb y Willson, 1985; Schupp, 1988, Whelan et al., 1991, Myster y Pickett, 1993). En nuestro estudio el tipo de hábitat también resultó afectar a la tasa de depredación: el bosque mixto de encina y pino presentó una mayor depredación de semillas que los pinares puros. El patrón de depredación en función de la distancia no resultó tan claro: los 50 primeros metros del bosque mixto presentaron valores superiores de depredación, al igual que ocurrió con los pinares del incendio de Vallirana en algunas estaciones del año, pero no en los pinares del incendio de BiR. En este estudio también encontramos que las diferencias de depredación entre las zonas quemadas y la control no eran significativas, a pesar de que Prodon et al. (1987) encuentran que durante los primeros años después del incendio la población de roedores de la zona quemada sobrepasa a la control, estabilizándose las poblaciones a partir del tercer año. Esta alta variabilidad espacial y temporal detectada en los patrones de depredación por roedores también ha sido observada en otros estudios (Ostfeld et al., 1997, Manson y Stiles, 1998) y ha sido atribuida a la variación local en las densidades de las poblaciones de los roedores, a la composición específica de dichas poblaciones y a la selección del hábitat que realizan.

Es evidente que los roedores son destacados depredadores post-dispersión, aunque en nuestro estudio lo que nos interesa es saber en qué grado repercuten en la estructura y dinámica de la población postincendio del pino carrasco. En otras palabras, si afectan a la regeneración de esta especie o si simplemente consumen semillas que de una forma u otra hubieran desaparecido. El pino carrasco produce una liberación masiva y sincronizada de semillas después del fuego: así, en el incendio de Pradell de la Teixeta los valores medios del banco en suelo variaron entre 300 a 600 semillas/m² (ver capítulo 3). A elevadas densidades de propágulos, uno de los factores que limita el reclutamiento es la disponibilidad de microhábitats (Crawley, 1992). En estos casos es cuando la depredación puede no afectar significativamente al reclutamiento, ya que la eliminación de semillas provoca una disminución de la competencia por los microhábitats más adecuados. En nuestro estudio, los tratamientos de exclusión se montaron al mes del incendio, cuando la densidad de semillas en el suelo

y las entradas procedentes del banco de semillas en copa eran todavía elevadas (ver capítulo 3), y no se encontraron diferencias de regeneración entre los tratamientos de exclusión, lo que indica que la eliminación de parte de las semillas en estas condiciones de elevada densidad no supone una disminución importante en el reclutamiento de esta especie. En cambio, en el incendio de Vallirana, donde las densidades de semillas eran muy inferiores (55 semillas/m²), la exclusión de la depredación sí afectó doblando el número de plántulas instaladas en los tratamientos no excluidos y no sembrados. Por tanto, el efecto de la depredación en la regeneración del pino carrasco está en función de la densidad de semillas presentes en el suelo y, probablemente, de la densidad de roedores presentes, ya que después de un incendio, la lluvia de semillas de esta conífera acostumbra a ser muy abundante y el número de depredadores suele disminuir drásticamente (Prodon et al, 1987; Fons et al., 1988), por lo que es de esperar que éstos queden rápidamente "saciados". Según Whelan (1995), si las condiciones favorables para la instalación se producen poco después del incendio, el tiempo que las semillas se encuentren sobre la superficie del suelo (donde son accesibles para los depredadores), será menor y se asegurará una alta regeneración. En el caso del pino carrasco, existen dos períodos: el de lluvia masiva después del fuego, y el de dispersión progresiva a lo largo de varios meses (ver Capítulo 3). De esta manera, cuando las condiciones favorables no se dan inmediatamente después del fuego, las semillas que acaban de dispersarse sufren una elevada depredación debido a que este aporte masivo de semillas actúa como cebo atrayente para los roedores (Whelan, 1995). En cambio, durante el período de alargamiento de la dispersión existe un aporte continuado y puntual, que disminuye la probabilidad de depredación, a la espera de las condiciones adecuadas para germinar.

La principal conclusión que se puede extraer de este estudio es que los roedores son los principales depredadores postincendio de las semillas del pino carrasco. La depredación por estos mamíferos es altamente variable en el tiempo y en el espacio y depende del tipo de hábitat preincendio. La depredación está en función de la densidad de semillas postincendio presentes en el suelo. Cuando ésta es elevada, como justo después de un incendio, la depredación puede no tener consecuencias importantes en el establecimiento de la especie, pero si la densidad es baja, bien porque la densidad inicial lo era o porque ya han pasado unos meses desde el incendio, la depredación puede llegar a limitar seriamente el establecimiento de nuevas plántulas de esta especie.

Bibliografía

- Abramsky, Z. (1983) Experiments on seed predation by rodents and ants in the Israeli desert. *Oecologia (Berl.)* 57, pp. 328-332.
- Allen-Diaz, B.H. y Bartolome, J.W. (1992) Survival of *Quercus Douglasii* (Fagaceae) seedlings under the influence of fire and grazing. *Madroño*. Vol. 39, No. 1, pp. 47-53.
- Andersen, A.N. (1987) Effects of seed predation by ants on seedling densities at a woodland site in SE Australia. *Oikos*. Vol. 48, pp. 171-174.
- Arianoutsou, M. (1998) Aspects of demography in post-fire mediterranean plant communities of Greece. In: *Landscape Disturbance and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems*. Vol. 136, pp. 273-295.
- Brown, J.H., Reichman, O.J. y Davidson, D.W. (1979) Granivory in deserts ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10, pp. 201-227.
- Cerdá, X. y Retana, J. (1994) Food exploitation patterns of two sympatric seed-harvesting ants *Messor bouvieri* and *Messor capitatus* (Hym. Formicidae) from Spain. *J. Appl. Ent.* 117, pp. 268-277.
- Christy, E.J. y Mack, R.N. (1984) Variation in demography of juvenile *Tsuga heterophylla* across the substratum mosaic. *J. Ecol.* 72, pp. 75-91.
- Crawley J.M. (1992) Seeds predation and plant population dynamycs. In: M. Fenner (ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. Oxon CAB International. UK. Pp. 157-191.
- Cros, S., Cerdá, X. y Retana, J. (1997) Spatial and temporal variations in the activity patterns of Mediterranean ant communities. *Ecoscience* 4, pp. 269-278.
- Davidson, D.W., Samson, D.A. y Inouye R.S. (1985) Granivory in the Chihuahuan desert interactions within and between trophic levels. *Ecology* 66, pp. 486-502.
- Fenn, M.G. y MacDonald, D.W. (1995) Use of middens by fox squirrels: risk reserves rhythms of rats. *J. Mammal.* 76, pp. 130-136.
- Fons, R., Grabulosa, I., Saint Girons, M.C., Galan-Puchades, M.T. y Feliu, C. (1988) Incendie et cicatrisation des ecosistemas mediterraneens dynamique du repeuplement en micromammiferes. *Vie Milieu*. Vol. 38, No. 3/4, pp. 259-280.
- Gill, D.S y Marks, P.L (1991) Tree and Shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs*, 61(2), pp. 183-205.
- Gill, A.M. (1981) Fire adaptative traits of vascular plants. In: H.A. Mooney et al. (eds.). *Fire and Ecosystems Properties*. U.S.D.A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. W.O-26, pp. 208-230.
- Howe,H.F., Schupp, E.W. y Westley, L.C. (1985) Early consequences of seed dispersal for a neotropical tree *Virola surinamensis*. *Ecology* 66, pp. 781-791.
- Howe, H.F. (1986) Seed dispersal by fruit eating birds and mammals. In Murray, D.R. (ed) *Seed Dispersal*. Academic Press. Sydeney, pp. 123-189.

- Hulme, P.E. (1992) The ecology of a temperate plant in a mediterranean environment: post-dispersal seed predation of *Daphne laureola*. In: Thanos, C.A. (ed). Plant-animal interactions in mediterranean type ecosystems. Athens University Press. Athens. Pp 281-286.
- Hulme, P.E. (1993) Postdispersal seed predation by small mammals. Symp. Zool. Soc. Lond 65, pp. 269-287.
- Hulme, P.E (1997) Post-dispersal seed predation and the establishment of vertebrate dispersed plants in Mediterranean scrublands. *Oecologia*. Vol. 111, pp. 91-98.
- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104, pp. 501-528.
- Kotler, B.P., Brown J.S. y Hasson, O. (1991) Factors affecting gerbil foraging behavior and rates of owl predation. *Ecology* 72, pp. 2249-2260.
- Manson, R.H. y Stiles, E.W. (1998) Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82, pp. 37-50.
- Myster, R.W. y Pickett, S.T.A. (1993) Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos*. Vol. 66, pp. 381-388.
- O'Dowd, D.J. y Gill, A. M. (1984) Predator satiation and site alteration following fire: mass reproduction of alpine ash (*Eucalyptus delegatensis*) in southeastern Australia. *Ecology*. Vol. 65, No. 4, pp. 1052-1066.
- Ostfeld, R.S, Manson, R.H. y Canham C.D. (1997) Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. *Ecology*. Vol. 78, No. 5, pp. 1531-1542.
- Price, M.V. y Jenkins, S.H. (1986) Rodents as seed consumers and dispersers. In: Murray, D.R.(edit). *Seed dispersal*. Academic Press Australia.
- Prodon, R., Fons, R. y Athias-Binche, F. (1987) The impact of fire on animal communities in mediterranean area. .
- Schupp, E.W. (1988a) Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia*. Vol. 76 , pp. 525-530.
- Schupp, E.W. (1988) Seed and early seedling predation in the forest understory and in treefall gaps. *Oikos*. Vol. 51, pp. 71-78.
- Shaw, M.W. (1968) Factors affecting the natural regeneration of sessile oak (*Quercus petraea*) in North Wales. II. Acorn losses and germination under field conditions. *J. Ecol.* 56, pp. 647-660.
- Thompson, S.D. (1982) Microhabitat utilization and foraging behavior of bipedal and quadrupedal heteromyd rodents. *Ecology* 63, pp. 1303-1312.
- Thompson, K. (1987) Seeds and seed banks. *New Phytol.* 106 (supl.). Pp. 23-34.
- Valone, T.J., Brown J.H. y Heske E.J. (1994) Interactions between rodents and ants in the Chihuahuan desert: an update. *Ecology* 75 (1), pp. 252-255.
- Webb, S.L. y Willson, M.F. (1985) Spatial heterogeneity in postdispersal predation on *Prunus* and *Uvularia* seeds. *Oecologia* 67, pp. 150-153.

- Wellington, A.B. y Noble, I.R. (1985) Seed dynamics and factors limiting recruitment of the malee *Eucalyptus incrassata* in semi-arid, south-eastern Australia. *Journal of Ecology*. Vol. 73 , pp. 657-666.
- Whelan, R.J. (1995) *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press.
- Whelan, C.J., Willson, M.F., Tuma, C.A., Souza Pinto, I. (1991) Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation. *Can. J. Bot.* 69, pp. 428-436.
- Willson, M.F. y Whelan, C.J. (1990) Variation in postdispersal survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, season, and species. *Oikos*. Vol. 57 , pp. 191-198.
- Willson, M.F (1992) The ecology of seed dispersal. In: Fenner, M. (ed) *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International. Wallingford, pp. 61-85.

Capítulo 6

Síntesis

SÍNTESIS

A partir de la información disponible en este trabajo y en otros estudios publicados en la literatura sobre la dinámica del pino carrasco después de un incendio, es posible desarrollar un modelo conceptual que sintetice los aspectos vitales de esta especie en relación al fuego. En este modelo se deben definir los diferentes estadios, los procesos que intervienen, y los factores que afectan a unos y otros. Los estadios y procesos que hemos identificado a partir de la información disponible se desglosa por separado en las tablas 1 y 2. En ella se indican las unidades en que pueden ser medidos, los factores que los afectan, la variabilidad espacial y temporal que pueden presentar en condiciones postincendio y los estudios que actualmente hay disponibles de cada uno de ellos. A continuación se comenta más detalladamente cada uno por separado.

Estadios

En total se identifican cinco estadios diferentes, dos referentes a las semillas y tres correspondientes a plántulas, juveniles y adultos. Sus principales características se indican en la tabla 1.

BANCO DE SEMILLAS EN COPA - El banco de semillas en copa depende del estado reproductivo de los individuos antes del incendio, del grado de serotinidad que estos presenten y de la depredación preincendio de las piñas. Una vez se ha producido el incendio, el banco de semillas en copa disminuye drásticamente como consecuencia de la liberación masiva de las semillas por efecto de la abertura de las piñas. Como detectamos en nuestro estudio, este banco es capaz de mantenerse un cierto periodo de tiempo después del incendio, ya que una vez las piñas están abiertas, algunos piñones permanecen retenidos hasta que, bien son liberados o bien pierden su viabilidad. El tiempo que hemos detectado que pueden permanecer viables los piñones en el interior de las piñas es de hasta dos años. Esto puede variar dependiendo de las condiciones ambientales de cada zona, como el viento, que favorezcan la dispersión y de la presencia de patógenos y depredadores que disminuyan su viabilidad. Sin embargo, esta entrada adicional de piñones sólo es importante si el primer año después del fuego las condiciones han sido especialmente negativas para la regeneración del pino, ya que en caso contrario hemos observado que su importancia relativa es muy pequeña.

BANCO DE SEMILLAS EN SUELO - El banco de semillas en suelo varía mucho espacialmente, ya que depende del estado de la vegetación del lugar y de la severidad en que ha quemado. Durante los primeros años, el tamaño de este banco depende de

que se den las condiciones favorables para que las semillas germinen y de la tasa de depredación por parte de la población de roedores supervivientes al incendio. Al cabo de unos dos años después del fuego, este banco de semillas del suelo depende únicamente de la distancia al margen, pues presenta un carácter transitorio y sólo se mantiene por las aportaciones periódicas desde los árboles no quemados.

DENSIDAD DE PLÁNTULAS - La densidad de plántulas postincendio es muy variable espacialmente y va ligada a las variaciones topográficas, al grado de heterogeneidad espacial de la zona y la generada por el incendio. Nuestros datos no han diferido de los encontrados por otros autores en diferentes zonas del mediterráneo donde se distribuye esta especie, ya que se ha obtenido una elevada heterogeneidad ambiental pero, al mismo tiempo, una densidad generalmente elevada en cualquier condición. Este hecho parece ir ligado a la gran capacidad que presenta esta especie en este estadio de soportar rangos amplios de variabilidad ambiental (ver Espelta, 1996).

DENSIDAD DE INDIVIDUOS JUVENILES - La información disponible sobre los juveniles del pino carrasco es bastante escasa, y sin embargo es clave, porque informaciones preliminares sobre el tema sugieren que su patrón de respuesta a las condiciones ambientales es muy diferente al de las plántulas. Se requieren funciones que relacionen la densidad de estos individuos juveniles en relación con gradientes de luz y agua.

DENSIDAD DE INDIVIDUOS ADULTOS - La densidad de pinos adultos varía en función de los gradientes ambientales y de perturbación, y sobre esto hay cierta información en la literatura. De todas maneras, la distribución de esta especie a diferentes escalas regionales o locales se puede obtener de manera más completa a partir de los inventarios forestales tradicionales (tanto del II Inventario Nacional como del Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya), donde esta información sobre especies arbóreas está recogida ampliamente.

Procesos

También se identifican un total de cinco procesos diferentes. Sus principales características se indican en la tabla 2.

DISPERSIÓN - Nuestras observaciones y los datos de la literatura dan valores bastante similares de distancias de dispersión desde las piñas de la copa, por lo que este proceso puede considerarse poco variable a nivel espacial, y la función que se genere

puede ser considerada una característica de especie. Después del incendio, las semillas se liberan masivamente, pero la dispersión no acaba ahí sino que se alarga en el tiempo debido a que existe una proporción de semillas que son retenidas en el interior de las piñas. Una vez se ha agotado la dispersión desde la copa de los árboles quemados el único aporte posible procede de los piñones dispersados desde los árboles no quemados de los márgenes del incendio.

GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO - Debido a que las condiciones postincendio son óptimas tan solo un corto periodo de tiempo, la velocidad con que germinen las semillas y se instalen las plántulas determinará, en gran medida, el posterior crecimiento y supervivencia de las mismas. Esta velocidad ha resultado depender de las condiciones de luz y disponibilidad hídrica, que a nivel de campo son altamente variables en el tiempo y en el espacio. Esto genera una elevada variabilidad espacial y temporal en el proceso de germinación y establecimiento. Ambos factores ambientales varían en función de las características climáticas del lugar, por lo que en ambientes más xéricos que el área de nuestro estudio, la dinámica de estos procesos puede ser diferente.

CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS - En nuestro estudio obtenemos que la supervivencia y el crecimiento de las plántulas esta especie es elevada en condiciones de campo. Esta supervivencia depende del tiempo en que se instalaron las plántulas, ya que aquellas que lo hicieron al año siguiente al incendio presentaron un crecimiento y supervivencia superior que las que se instalaron a los dos años. Ambos procesos resultan altamente variables en el espacio, ya que se encuentran en gran medida determinados por la condiciones microclimáticas del lugar, la disponibilidad de recursos y la competencia con las especies vecinas. A nivel de laboratorio se obtiene un óptimo crecimiento y supervivencia bajo cualquiera de los factores. Por ello, a partir de estos resultados se puede afirmar que esta especie durante las primeras fases de crecimiento presenta una gran tolerancia a diferentes niveles de recursos. La información disponible actualmente permite establecer funciones de supervivencia y crecimiento de las plántulas de pino carrasco en función de gradientes de luz y de agua.

CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE JUVENILES - Este aspecto no ha sido considerado en el presente estudio. Sin embargo, la información del crecimiento y supervivencia de juveniles en función de diferentes niveles de luz y agua es relativamente escasa. Estudios no publicados de J.M. Espelta, J. Retana y X. Picó realizados en un gradiente hídrico y de luz pueden llenar este vacío. Este punto es crítico ya que, como apunta Espelta (1996), es en estas fases donde los factores como la cobertura

pueden ejercer un efecto más limitante tanto en el crecimiento como en la supervivencia, debido a la incapacidad que presentan los juveniles de esta especie de crecer en condiciones de muy poca luz.

CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE ADULTOS - Este punto tampoco ha sido valorado en el presente estudio. Sin embargo, a partir de la información disponible en el Inventari Ecològic i Forestal de Catalunya es posible determinar funciones de crecimiento de los pinos adultos en función de la edad y/o del tamaño en diferentes escenarios con condiciones climáticas contrastadas. El tema de la supervivencia de adultos es más complicado, ya que en general se encuentran pocos árboles adultos muertos en el campo. En cualquier caso, estas bajas probabilidades de mortalidad también pueden obtenerse a partir de la misma base de datos de los inventarios forestales.

Modelo conceptual de regeneración del pino carrasco después de un incendio

A la hora de realizar un modelo conceptual de la regeneración del pino carrasco después de un incendio se han relacionado los diferentes estadios y procesos más importantes que la componen con los factores externos que los determinan, tal y como queda reflejado en la figura 1. Nuestro estudio se ha centrado en las primeras etapas, hasta que las plántulas se han establecido, y hemos visto que la probabilidad de cambio, de un estadio a otro, está en función del estado de la comunidad previa al incendio, de la intensidad con que ha quemado la vegetación y de las condiciones ambientales del lugar.

Del estado en que se encuentre la comunidad dependerá el volumen de semillas disponibles a regenerar en el nuevo espacio creado. A la vez interaccionará con la severidad de quema ya que ésta regula el número de semillas que se dispersan y la viabilidad de las mismas. Así, el estado en que la regeneración de la comunidad puede ser más crítico será en bosques jóvenes que quemen a elevadas intensidades pues la disponibilidad de semillas será baja, al igual que la viabilidad de las que se hallan dispersado.

Hemos comprobado como el banco de semillas del suelo es dinámico, sobretodo en los primeros meses después del incendio. Existe un aporte continuo desde los árboles quemados y salidas importantes de semillas que son depredadas sobretodo por roedores. El número de semillas supervivientes dependerá, entonces, de la densidad y viabilidad de las semillas dispersadas y de las poblaciones de roedores supervivientes. Mientras que el efecto en el establecimiento de los aportes de

semillas procedentes de los árboles vivos situados en los márgenes del incendio es nulo o muy bajo tal y como se ha comprobado también en otros incendios de grandes dimensiones (ver Turner et al., 1997)

Las condiciones ambientales del lugar actúan en el proceso de germinación y establecimiento además de en el crecimiento y supervivencia de las plántulas ya establecidas. Así encontramos como el pino carrasco germina y se establece bien bajo un amplio rango de condiciones que explican la gran capacidad colonizadora desde ambientes xéricos hasta los mésicos. Los nuevos pasos en la investigación de esta especie tendrían que ir dirigidos a fases más avanzadas de la regeneración, en concreto en el estado de juveniles, donde parecen encontrarse las limitaciones más importantes en el crecimiento y supervivencia debido a la incapacidad que presentan en este estado a tolerar la competencia por la luz y los recursos en un ambiente postincendio en rápido crecimiento y expansión .

Bibliografía

- Abbas, H., Barbero, M. y Loisel, R. (1984) Réflexions sur le dynamisme actuel de la régénération naturelle du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) dans les pinèdes incendiées en Provence calcaire (de 1973 à 1979). *Ecologia mediterranea* 10, pp. 85-95.
- Acherar, M. (1981) La colonisation des friches par le pin d'alep (*Pinus halepensis* Mill) dans les basses garrigues du montpellierais. Thèse de 3ème cycle. Université Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier.
- Broncano, M.J., Riba, M. y Retana, J. (1998) Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology* 138, pp. 17-26.
- Daskalidou, E.N. y Thanos, C.A. (1996) Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) Postfire Regeneration: The Role of Canopy and Soil Seed Banks. *The International Journal of Wildland Fire*. Vol. 6, N° 2, pp. 59-66.
- Espelta, J.M. (1996) La regeneració de boscos d'alzina (*Quercus ilex*) i pi blanc (*Pinus halepensis* Mill.): estudi experimental de la resposta de les plàntules a la intensitat de llum i a la disponibilitat d'aigua.
- Habrouk, A., Retana, J. y Espelta, J.M. (in press) Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology*.
- Herranz, J.M., Martínez-Sánchez, J.J., Marín, A. y Ferrandis, P. (1997) Postfire regeneration of *Pinus halepensis* Miller in a semi-arid area in Albacete province (southeastern Spain). *Ecoscience*. Vol. 4, No. 1, pp. 86-90.
- Moravec, J. (1990) Regeneration of N. W African *Pinus halepensis* forests following fire. *Vegetatio* 87, pp. 29-36.

- Naveh, Z. (1990) Fire in the Mediterranean- a landscape ecological perspective. In: Goldammer, J.G. and Jenkins, M.J. (eds.). Fire in Ecosystems Dynamics: Mediterranean and Northern Perspectives. The Hague, SPB Academic Publishing. Pp. 1-20.
- Ne'eman, G., Lahav, H. y Izhaki, I. (1992) Spatial pattern of seedlings 1 year after fire in a Mediterranean pine forest. *Oecologia* 91, pp. 365-370.
- Papió, C. (1990) Ecologia del foc i regeneració en garrigues i pinedes mediterrànies. Tesi doctoral. U.A.B.
- Saracino A., Leone, V. (1991) Osservazioni sulla renovazione de Pino d'Aleppo (*Pinus halepensis* Mill.) in suprasuoli percorsi dal fuoco. I. La disseminazione. *Monti e Boschi* 42, pp. 39-46.
- Saracino A., Leone, V. y De Natale, F. (1993) Permanent plots for the study of natural regeneration after fire of *Pinus halepensis* Mill. in dunnal environment. *Annali di Botanica* 51, pp. 209-217.
- Sardans, J. (1997) Respostes de 4 especies llenyoses mediterrànies a diferent disponibilitat d'aigua i nutrients. Tesi doctoral. Univesitat Autònoma de Barcelona.
- Trabaud, L.V., Christensen, N.L. and Gill, A.M. (1993) Historical biogeography of fire in temperate and Mediterranean ecosystems.
- Trabaud, L.V., Grosman, J. and Walter, T. (1985a) Recovery of burnt *Pinus halepensis* Mill. forest. I Understory and litter phytomass development after wildfire. *Forest Ecology and Management* 12. Pp. 269-277.
- Zavala, M.A., Espelta, J.M. y Retana, J.M. (in press) Constraints and trade-offs in mediterranean plant communities: the case of holm oak-aleppo pine forests. *Botanical Review*.