



**REGENERACIÓN NATURAL Y
RESTAURACIÓN DE LA ZONA
AFECTADA POR EL GRAN
INCENDIO DEL BAGES Y
BERGUEDÀ DE 1994**

Abdessamad Habrouk

Noviembre de 2001

**REGENERACIÓN NATURAL Y RESTAURACIÓN DE LA ZONA
AFECTADA POR EL GRAN INCENDIO DEL BAGES Y BERGUEDÀ
DE 1994**

Abdessamad Habrouk

Unitat d'Ecologia - CREAM
Departament de Biologia animal, Vegetal i Ecologia
Facultat de Ciències
Universitat Autònoma de Barcelona

**REGENERACIÓN NATURAL Y RESTAURACIÓN DE LA ZONA AFECTADA
POR EL GRAN INCENDIO DEL BAGES Y BERGUEDA DE 1994**

Memoria presentada por

Abdessamad Habrouk

Para optar al grado de doctor en Biología

Los directores del trabajo de tesis

Javier Retana
Profesor Titular de Ecología

Josep Maria Espelta
Investigador del CREAM

Bellaterra, Noviembre de 2001

Agradecimientos

Mi mayor elogio a Allah, que me ha permitido llevar a buen puerto la realización de este trabajo.

No tengo palabras para agradecerles a mis padres y a mis hermanos y hermanas el sacrificio que hicieron para hacer posible que pudiera desarrollar mis estudios tanto dentro como fuera de mi país. Para ellos, mil gracias.

Quiero expresar mis agradecimientos a la familia Halhoul, mi segunda familia en Barcelona, por su comportamiento y la ayuda moral que me dieron desde que les conocí. Al señor Kazzaz Abdelaziz, quien me avaló durante mis primeros años en España y también a los señores Mohammad El Aaroussi y Mostafa El Haouasse quienes me han animado a hacer el doctorado.

Se me hace indispensable dirigir mi más profunda gratitud a todos aquellos que han participado en la labor de llevar a bien este trabajo, a pesar de las duras dificultades encontradas tanto en el campo, como en la elaboración y tratamiento de los datos recogidos.

Especialmente, deseo expresar mi más sincero agradecimiento a mis directores, los doctores Javier Retana y Josep Maria Espelta, con quienes he tenido la suerte de trabajar durante muchos años, tiempo durante el cual no han escatimado esfuerzos para prestarme todo tipo de ayudas y para guiarme en la elección de las mejores vías para obtener los mejores resultados. Ellos me propusieron el tema del trabajo, pusieron todos los medios a mi alcance, y velaron personalmente por la buena marcha y el mejor funcionamiento de mi tarea hasta su conclusión.

Mis agradecimientos se dirigen así mismo al doctor Xim Cerdà, quien me allanó el camino a mi llegada a Barcelona, y también al doctor Jaume Terradas quien me propuso trabajar con el doctor Javier Retana.

Agradezco a Anselm Rodrigo, Consuelo Bonfil, Ran Nathan, José María Herranz, Marc Gracia, Montserrat Vilà y Xavi Picó, sus valiosos y útiles comentarios de los primeros manuscritos de esta tesis y a todos los revisores anónimos. A Pepi Broncano y Juanjo Ibáñez por proporcionarme algunas referencias bibliográficas y por su ayuda en las diferentes etapas de este estudio.

De igual forma, agradezco el comportamiento tan humano que me han prestado todos los miembros del despacho (Makoki, Berta, Faustina, Miquel, Nacima, Pilar y Rosa Maria), así como los demás componentes del CREAM y de la Unidad de Ecología de la Universitat Autònoma de Barcelona. Si no fuera por los continuos ánimos y el constante apoyo que me han dado, no me hubiera sido tan fácil llevar a cabo mi trabajo aquí.

Los agradecimientos para mi simulador de pastoreo, sembrador, desbrozador, moto sierra humano y diseñador gráfico José Luis Ordóñez no cumplen ni satisfacen lo que merece, él y su compañero *Picus viridis* quienes nos animaban durante los días de frío y de calor en el trabajo en el campo.

A Alfons, Ignasi Busquets, Lluís Comas, Olga, Òscar, Sandra, Espe, Nuri, Xavi Cebolla, Juli, Harald, Borja, Pilar, Isabel, Josep, Isaac, Harald, Karen, Mfaddal, Dani y Txema por la ayuda de campo y por la bonita etapa que hemos pasado juntos.

A todos mis profesores de escuela primaria, del instituto y de la Facultad de Ciencias de Tetouan , quienes se preocupan hasta ahora por mí, deseándome todo el bien.

A todos los compañeros de la carrera universitaria, especialmente, al señor Ahmed el Idrissi, Abdelaadim Ziani, Ahmed Ziani, Abdelaali Ben Abdellah, Mostafa Ben Abdella y tantos otros.

A todos mis compatriotas, doctores, doctorandos y estudiantes en universidades españolas, particularmente a los de la Universitat Autònoma de Barcelona,

Muy agradecido a la Comisión Autónoma Solidaria y a la Comisión de Ayudas al Estudio de la UAB por su imprescindible apoyo económico durante los primeros cursos de mi doctorado.

Mi gratitud también a los diferentes propietarios forestales del Bages y el Berguedà que amablemente nos permitieron realizar estos estudios en sus bosques, facilitando siempre nuestra labor y aportando a menudo sugerencias muy interesantes. Especialmente, a las familias de Cal Biosca, Can Armengol, Viladases, Soler d'en Jaumàs, Can Pascual, Cal Barraler, Obaga d'Antius, La Rabassa, Cal Figuera, Les Cots de Sant Joan, Cererols, La Seubota, La Socarrada, Cal Teixidor, L'Alzina Grossa i Aubals.

Por supuesto, mis agradecimientos también a las diferentes fuentes de financiación de esta investigación. En primer lugar el proyecto: "Comportamiento del fuego y regeneración de la

vegetación en grandes incendios forestales: Causas y consecuencias de la heterogeneidad espacial" (CICYT AMB 95-0247). En segundo lugar el proyecto: "Estudio de la regeneración natural de *Pinus nigra* y medidas de favorecimiento por siembra y plantación en la reforestación de zonas afectadas por grandes incendios forestales" (INIA SC98-070). Por último, el proyecto: "Reconstrucción de paisajes forestales afectados por grandes incendios. Proyecto piloto en el incendio del Bages-Berguedà" (INTERREG II-UE).

ÍNDICE

Introducción general	1
Capítulo 1	
Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires.....	13
Capítulo 2	
Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain.....	31
Capítulo 3	
Resprouting response to natural and simulated grazing of two Mediterranean oaks with contrasting leaf habit after a wildfire.....	51
Capítulo 4	
Patterns of resprouting after fire and response to stool cleaning of two Mediterranean oaks with contrasting leaf habits.....	73
Capítulo 5	
Effects of vegetation clearing, soil preparation and reforestation methods on the recovery of burned <i>Pinus nigra</i> forests: A multi-criteria evaluation	95
Conclusiones	121

Introducción General

El efecto de las perturbaciones sobre los ecosistemas

Hasta hace pocos años las perturbaciones eran consideradas como sucesos exógenos y catastróficos que afectaban a los ecosistemas (White 1979). Pero este concepto ha cambiado por otro más amplio, en el que una perturbación se puede definir como "un acontecimiento distinto, tanto natural como inducido por el hombre, que origina un cambio en las características de los sistemas ecológicos" (Kaufmann et al. 1994). Esta definición distingue entre perturbación natural e inducida por el hombre, y reconoce que la gestión de los recursos puede causar la perturbación. Aunque todos los sistemas biológicos sean dinámicos a causa de los procesos de nacimiento, crecimiento, y mortalidad de individuos, muchos sistemas biológicos lo son por efecto de factores adicionales, principalmente las perturbaciones (White 1979).

La frecuencia de perturbación puede tener un efecto mayor en la composición específica dependiendo de la escala. Generalmente, perturbaciones frecuentes favorecen a especies intolerantes a la sombra, mientras las especies tolerantes son típicas de ecosistemas poco perturbados. Del mismo modo, las perturbaciones a pequeña escala favorecen las especies tolerantes a la sombra, mientras las perturbaciones a gran escala favorecen a las intolerantes. Ambos tipos de perturbaciones, grandes y pequeñas, pueden operar simultáneamente, y el resultado es un mosaico con manchas de diferente tamaño, composición de especies, y edad desde la perturbación (Pickett y Thompson 1978). Por ello, las perturbaciones naturales como fuegos, huracanes o 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).

Los incendios en la región mediterránea

El fuego juega un papel decisivo en la estructura y dinámica de los ecosistemas mediterráneos (di Castri y Mooney 1973; Naveh 1975; Trabaud 1980; Gill et al. 1981). Los incendios destruyen cada año en la Cuenca Mediterránea más de 600.000 ha de bosque y matorral (Le Houerou 1987). Pese al reconocimiento tradicional del fuego como uno de los principales factores ecológicos que han conformado el actual mosaico que caracteriza al paisaje mediterráneo (Naveh 1994; Thanos 1999), en los últimos años se ha producido un aumento en la importancia de los incendios forestales, con un espectacular incremento en la frecuencia y intensidad de estos episodios (Terradas 1996) pero, sobre todo, con la aparición de un fenómeno complejo y relativamente nuevo como son los incendios forestales de grandes dimensiones (Moreno et al. 1998; Pausas y Vallejo 1999). Hay múltiples ejemplos de grandes incendios recientes en todos los países de la Cuenca Mediterránea. Concretamente en el Noreste de la Península Ibérica destacan por su importancia las 25.000 ha quemadas en un solo incendio en las comarcas de la Cataluña

Central del Bages-Berguedà (Barcelona) en 1994, y el incendio de 19.000 ha que en 1998 afectó básicamente a la comarca del Solsonès (Lleida).

Los grandes incendios forestales concentran la mayor parte de los daños ecológicos y económicos producidos por el fuego (Moreno et al. 1998; Peix 1999). Así, los datos obtenidos por Terradas et al. (1996) confirman este patrón: los grandes incendios representan en España un 0.8% de los fuegos producidos entre 1968 y 1994, pero son responsables del 60.5% del total de la superficie quemada (0.41% y 75.1% respectivamente en el período 1975 a 1999 en Cataluña). Estos resultados han llevado a considerar a los grandes incendios como uno de los principales problemas para el mantenimiento y continuidad de los bosques mediterráneos (Prieto 1995), ya que es de esperar que la incidencia de este fenómeno se agudice en el futuro, debido al aumento de las transformaciones territoriales que favorecen estos episodios (ej. abandono de actividades agrarias y ganaderas), a lo que se une un previsible cambio climático que aumentará, en general, la sensibilidad del bosque mediterráneo al fuego (Peñuelas 1996; Piñol et al. 1998). En este sentido, en los últimos tiempos se ha constatado en el levante peninsular una mayor afectación por el fuego de zonas no estrictamente mediterráneas, hasta cierto punto poco propicias a los incendios. Así, la proporción de hectáreas quemadas en zonas típicamente mediterráneas en Cataluña ha disminuido desde el 72.7% en la década de los setenta y el 75.3% en la de los ochenta, al 64.5% en los años 90, mientras que el porcentaje de superficie afectada en zonas más submediterráneas, ha aumentado de un 26.0% en los 70 y un 23.8% en los 80, hasta un 35.3% en la década de los 90 (datos procedentes de la cartografía histórica de fuegos en Cataluña (1975-1998) elaborada por Salvador et al. 2000). Entre estas zonas más submediterráneas afectadas por incendios se encuentran las de las comarcas de Bages, Berguedà y Solsonés que sufrieron los incendios de 1994 y 1998 anteriormente citados.

Regeneración post-incendio de los bosques quemados

Los estudios que analizan el comportamiento de los ecosistemas mediterráneos después del fuego consideran que éstos tienen una elevada resiliencia, esto es, que en poco tiempo la zona quemada se asemeja en composición y estructura a la zona no quemada (Ariatnoutsou 1998; Keeley 1986; Trabaud 1987; Ojeda et al. 1996). Por esta razón, la regeneración post-incendio en la región mediterránea ha sido descrita como un proceso de autosucesión (Hanes 1971), donde el rápido restablecimiento de la comunidad pre-incendio se consigue mediante dos eficaces mecanismos de regeneración: el rebrote desde estructuras resistentes al fuego, y/o la germinación de semillas protegidas y almacenadas en el suelo o en la copa. Las floras de la mayoría de las comunidades mediterráneas incluyen especies distribuidas en un gradiente entre rebrotadoras estrictas y germinadoras estrictas (Hodgkinson 1998). En cualquier caso, se acepta que la

regeneración post-incendio de la mayoría de las especies de plantas que viven en estas regiones es aceptable (Moreno y Vallejo 1999), bien porque tienen cubiertas protectoras resistentes, yemas subterráneas o aéreas que sobreviven al fuego, piñas serotinas que se abren como respuesta a un aumento de la temperatura, o piñones con cubiertas capaces de soportar el brusco incremento de la temperatura.

Las características vitales de las distintas especies son las que determinan en gran medida estos patrones de regeneración diferentes. Para las especies con capacidad de rebrotar, el porcentaje de individuos de los que sobrevive la parte subterránea y son capaces de rebrotar, así como el vigor del rebrote determina en gran parte el éxito o no de la regeneración post-incendio ya desde el primer año después del fuego (López Soria y Castell 1992). En el caso de las especies germinadores, la densidad de plántulas que son capaces de establecerse durante el primero o segundo año después del fuego es la que determina en gran medida las posibilidades de recuperación del tipo de comunidad previa. Estas plántulas pueden provenir de la germinación de semillas de los árboles quemados durante el incendio en el caso de que la especie tenga mecanismos para que las semillas sobrevivan al fuego (como es el caso de *Pinus halepensis*, cuyos piñones están protegidos en el interior de las piñas, Habrouk et al. 1999). Los propágulos también pueden llegar a la zona quemada desde los márgenes o islas de vegetación no quemadas dentro del incendio. En este caso, la distancia de cada punto concreto del incendio respecto a estas fuentes de semillas es crucial para que la recuperación sea efectiva o no. Por ello la regeneración se produce normalmente de manera más efectiva en fuegos de poca extensión, o en los que existen abundantes islas no quemadas (Toth 1987; Roig 1997) que en los grandes incendios. De hecho, en incendios de grandes dimensiones normalmente la regeneración de las especies forestales que dependen de la llegada de propágulos desde las zonas no quemadas es prácticamente nula en las zonas alejadas de los márgenes (Espelta 1999; Retana et al. en prensa).

Esta idea de que las especies mediterráneas se recuperan rápidamente después del fuego está sin duda influida por el hecho de que la mayoría de los estudios sobre la regeneración después de incendios forestales se refieren a formaciones sometidas a frecuencias de incendio relativamente elevadas y dependientes en cierto modo del fuego (Trabaud 1994). Sin embargo, no todas las especies que viven en la región mediterránea están adaptadas al fuego y son capaces de responder adecuadamente a las perturbaciones frecuentes. Así numerosas especies de distribución típicamente mediterránea carecen de mecanismos de regeneración postincendio eficientes, ya que ni los adultos ni los propágulos sobreviven al fuego (Piussi 1992; Alcahud et al 1997; Riera y Castell 1997). Incluso especies que normalmente se acepta que regeneran bien, como *Pinus halepensis*, *P. pinaster* o *Ulex parviflorus* muestran una regeneración escasa o irregular bajo determinadas condiciones post-incendio (Faraco et al. 1992; Abad et al. 1997; Ferran y Vallejo 1998; Ne'eman et al. 1992; Pérez 1997; Thanos 1999).

Este es también el caso de *P. nigra* y *P. sylvestris*, dos especies con importantes problemas de regeneración después del fuego (Ibáñez y Retana 1997; Retana et al. en prensa). Estas especies no tienen piñas serotinas (Lanner 1998) y muestran una fenología de las semillas similar, dispersándolas a final del invierno o principios de primavera (Bolos & Vigo 1984; Laguna 1993; Skordilis & Thanos 1997). De esta manera, en verano, que es el periodo en el que se producen la mayoría de incendios forestales (Peix 1999), la mayoría de las piñas están vacías y el banco de semillas de copa es prácticamente nulo. Los bancos de semillas del suelo de los pinos se mantienen durante pocos meses (Trabaud et al. 1997; Izhaki & Ne'eman 1998; Broncano 2000), y en el caso del *P. nigra* y *P. sylvestris* la mayoría de las semillas germinan en primavera, por lo que el fuego quema las plántulas. Como las pocas semillas que permanecen en el suelo no son capaces de resistir las elevadas temperaturas que se alcanzan durante el incendio (Habrouk et al. 1999), el resultado es una falta de semillas que puedan impulsar la regeneración posterior.

En 1994 un incendio de grandes dimensiones asoló una parte importante de las comarcas del Bages y Berguedà, en la zona central de Catalunya (NE de España). El resultado fue de más de 25000 ha de bosques calcinadas, principalmente de *Pinus nigra*. En el mes de julio de 1998 esta región fue arrasada por un segundo incendio, que afectó principalmente a la comarca del Solsonés, con más de 14 500 ha de bosque quemadas (74% *Pinus nigra*; 11% *Pinus halepensis*; 7% *Quercus cerrroides*; 3% *Quercus ilex*) (González y Castellnou 1998). Esta situación generó una gran alarma en todos los sectores de la sociedad (Forum Nacional sobre los incendios forestales 1994) y una preocupación general por la repoblación de estas zonas quemadas. El número de incendios forestales ha seguido aumentando, y las superficies quemadas son cada vez mayores. Esto exige tomar decisiones sobre las estrategias a seguir, bien dejar a la naturaleza actuar por sí sola, o bien intervenir para mejorarla. Cuando la regeneración es tan baja como en estos casos (Ibáñez y Retana 1997), es necesario complementarla mediante repoblaciones artificiales, que permitan asegurar una buena calidad de la futura masa con los menores costes posibles (Serrada y Sánchez 1993; Vivar et al. 1994; Mintegui 1996).

Objetivos y estructuración de la tesis

Ante el nuevo escenario ecológico descrito para la región mediterránea, y caracterizado por: i) un aumento en el número de incendios, ii) un incremento de incendios de grandes dimensiones y iii) una mayor afectación de zonas submediterráneas, es posible plantearse varias preguntas: ¿Cuál será la respuesta individual de las diferentes especies y cómo se verá afectada la diversidad y dinámica de las comunidades forestales mediterráneas? ¿Qué situaciones post-incendio podemos encontrar y con qué frecuencia?

¿Qué alternativas de gestión son posibles en los diferentes escenarios generados después del fuego?

En esta tesis se abordan (al menos parcialmente) estas cuestiones. El estudio contempla de manera global la reconstrucción del paisaje forestal afectado por el gran incendio del Bages-Berguedà de 1994, a partir de tres objetivos complementarios: (i) diagnóstico del estado de la regeneración y predicción de los cambios en los usos del suelo después del fuego; (ii) ensayo y demostración de diferentes prácticas silvícolas para la restauración del bosque; (iii) comparación de diferentes alternativas de gestión de acuerdo con el estado de la regeneración, y el resultado y el coste de los tratamientos de mejora.

El trabajo se compone de cinco capítulos que tienen el formato de artículo científico independiente. Actualmente el primero de los capítulos ya ha sido publicado en la revista *Plant Ecology*, y el segundo está en prensa en la revista *Ecoscience*.

En el **capítulo 1** se estudia la capacidad regenerativa post-incendio de tres de las especies de pinos más importante de la región occidental de la Cuenca Mediterránea, *P. halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris*, en el marco de la tolerancia de sus semillas a diferentes temperaturas y tiempos de la exposición, y de la posición de las semillas durante el fuego (semillas dentro las piñas frente a semillas libres). Las combinaciones de diferentes intensidades de fuego y grados de la protección de las semillas nos permiten definir posibles escenarios durante el incendio: los escenarios de copa (semillas dentro de las piñas en el árbol), los escenarios de superficie (semillas en la superficie del suelo), y los escenarios de suelo (semillas en las primeras capas de suelo). En este marco, se estudian las diferencias interespecíficas en el grado de apertura de las piñas bajo los diferentes tratamiento de calor, las variaciones en el porcentaje de germinación en función de la temperatura y duración del calor, y las influencia de la fenología de liberación de las semillas sobre el éxito de la regeneración de *P. halepensis* y el fracaso de la de *P. nigra* y *P. Sylvestris* después del fuego.

En el **capítulo 2** se analiza el patrón de regeneración post-incendio de estas tres especies de pinos, *P. halepensis*, *P. nigra* y *P. sylvestris*, tres años después del fuego, en el área afectada por el gran incendio del Bages-Berguedà de 1994. A partir de esta información de los primeros años después del fuego se ha desarrollado un modelo sucesional para predecir los cambios a plazo medio en la composición del bosque 30 años después del incendio. El objetivo es demostrar que, aunque las tres especies regeneran bastante bien en la ausencia del fuego, su regeneración post-incendio es muy diferente, ya que *P. halepensis* muestra una elevada regeneración, mientras que *P. nigra* y *P. sylvestris* prácticamente desaparecen por efecto del fuego. Estos resultados y el aumento creciente de grandes incendios en la región Mediterránea en las últimas décadas permiten

sugerir que la distribución de las diferentes especies puede variar considerablemente en los próximos años.

En el **capítulo 3** se explora la respuesta al pastoreo de dos *Quercus* mediterráneos, *Q. ilex* (especie perenne) y *Q. cerrroides* (especie caducifolia), que coexisten en las áreas afectadas por el gran incendio del Bages-Berguedà de 1994, donde rebrotaron abundantemente después del fuego. A partir de las características contrastadas de estas especies, hemos probado tres hipótesis: (1) la especie perenne estará favorecida bajo una presión alta de pastoreo; (2) dado que las tasas de crecimiento de *Q. cerrroides* son más altas que las de *Q. ilex*, la primera especie se verá menos afectada que *Q. ilex* cuando el pastoreo se inicie algunos años después de la perturbación; (3) la respuesta al pastoreo de *Q. ilex* y *Q. cerrroides* diferirá dependiendo de la época del año en el que se produzca. Para validar estas hipótesis, se han analizado los efectos del pastoreo sobre los individuos de ambas especies en diferentes momentos después del incendio, y se ha llevado a cabo un experimento de simulación de pastoreo con ambas especies en las diferentes épocas del año.

En el **capítulo 4** se describen los patrones de rebrote y la respuesta a diferentes intensidades de resalveo a nivel de cepa de las dos especies del capítulo anterior, *Q. ilex* y *Q. cerrroides* en zonas afectadas por el gran incendio del Bages-Berguedà de 1994. El primer objetivo de este estudio ha sido analizar los patrones de rebrotada de ambas especies en rodales de diferente calidad de estación, donde es de esperar una respuesta diferente de ambas especies, que tienen diferentes requerimientos de agua y nutrientes. El segundo objetivo ha sido evaluar el efecto de diferentes tratamientos de selección de rebrotes a nivel de cepa sobre el crecimiento de los rebrotes reservados y la aparición de nuevos rebrotes. A priori sería de esperar un balance negativo entre ambos procesos, porque el incremento de la intensidad de corta a nivel de cepa podría estimular el crecimiento de los rebrotes reservados pero también hacer aumentar la disponibilidad de recursos y, consecuentemente, la aparición de nuevos rebrotes.

En el **capítulo 5** se analizan diferentes alternativas para reforestar extensivamente los bosques quemados de *P. nigra* en el incendio del Bages-Berguedà. El primer objetivo es evaluar los efectos combinados de tres métodos de eliminación de la vegetación preexistente (quema controlada, pastoreo y desbroce mecánico), dos tipos de estrategias de reforestación (siembra y plantación) y dos técnicas de preparación del suelo (subsulado y ahoyado mecanizado) en el establecimiento, supervivencia y crecimiento de plántulas de *P. nigra*. A partir de estos resultados se comparan las diferentes alternativas en función del éxito de la reforestación, el coste económico y el impacto ecológico que tienen mediante un método de análisis multicriterial desarrollado recientemente.

Bibliografía

- Abad et al. 1997. Regeneración de los montes quemados. En Vallejo, R. (ed.) La restauración de la cubierta vegetal en la Comunidad Valenciana. Fundación CEAM.
- Alcahud M., Martínez J.J., Orozco E. 1997. Influencia de los incendios forestales sobre la regeneración y distribución de la sabina negral (*Juniperus phoenicea* L.) en las provincias de Albacete y Murcia. Actas del segundo Congreso Forestal Español 5: 27-28.
- Ariatnoutsou M. 1998. Aspects of demography in Post-Fire Mediterranean plant communities of Greece. En " Landscape Degradation and Biodiversity in Mediterranean-Type Ecosystems" Springer-Verlag, Berlin. 274-294.
- Bolos O. De, Vigo J. 1984. Flora dels països catalans. Editorial Barcino, Barcelona.
- Broncano M.J. 2000. Patrones observados y factores que determinan la variabilidad espacio-temporal de la regeneración del pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) después de un incendio. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Barcelona. Barcelona.
- di Castri F., Mooney H.A. 1973. Mediterranean type Ecosystems: origin and Structure. Springer-Verlag, New York.
- Espelta, J.M. 1999. La reconstrucció de paisatges forestals afectats per grans incendis. Projecte pilot a l'incendi del Bages-Berguedà del 1994. Silvicultura 27: 6-9.
- Faraco A.M., Fernández F., Moreno J.M. 1992 Post-fire vegetation dynamics of pine woodlands and shrublands in the Sierra de Gredo. En: Fire in Mediterranean Ecosystems. Trabaud L. y Prodon R. (eds.) Ecosystems Research Report 5, CEC: 101-112.
- Ferran A., Vallejo V.R. 1998. Long-term plant regeneration after wildfires in Mediterranean ecosystems of NE Spain. En: Trabaud, L. (ed). Fire Management and Landscape Ecology. International Assoc. of Wildland Fire, pp. 155-166.
- Gill A.M., Groves R.H, Noble I.R. (eds) 1981. Fire and the Australian biota. Australian Academy of Science, Canberra.
- González J.M., Castellnou M. 1998. El fuego en la Catalunya Central. Montes 53: 17-20.
- Habrouk A., Retana J., Espelta J.M. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. Plant Ecology 145, 91-99.
- Hanes T. 1971. Succession after fire in the chaparral of southern California. Ecological Monographs 41: 27-42.
- Hodgkinson K.C. 1998. Sprouting success of shrubs after fire: height-dependent relationships for different strategies. Oecologia 115: 64-72.

- Ibáñez J.J., Retana J. 1997. La regeneración en un gran incendio forestal. V Jornadas Asociación Española de Ecología Terrestre, Córdoba, Julio 1997.
- Izhaki I., Ne'eman G. 2000. Soil seed banks in Mediterranean pine forests. En G. Ne'eman y L. Trabaud (eds.). Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* forest ecosystems in the Mediterranean Basin. Backhuys Publishers, Leiden, pp 167-181.
- Kaufmann M.R., Graham R.T., Boyce D.A. Jr., Moir W.H., Perry L., Reynolds R.T., Bassett R.L., Mehlhop P., Edminster C.B., Block W.M., Corn P.S. 1994. An ecological basis for ecosystem management. Gen. Tech. Rep. RM-246. Fort Collins CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station.
- Keeley J.E. 1986. Resilience of mediterranean shrub communities to fires. En "Resilience in Mediterranean-type Ecosystems" Dell, B., Hopkins, A.J.M., and Lamont, B.B. (eds.). Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. pp. 95-112.
- Laguna M. 1993. Flora forestal española. Galicia Editorial S.A., La Coruña.
- Lanner R.M. 1998. Seed dispersal in *Pinus*. En D.M. Richardson (ed.). Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 281-295.
- Le Houerou H.N. 1987. Vegetation wildfires in the Mediterranean basin: evolution and trends. Ecological Mediterranea 13: 13-24.
- López-Soria L., Castell C. 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. Oecologia 91: 493-499.
- Mintegui J. 1996. Aspectos hidrológicos de la preparación del suelo. Curso sobre estrategias de repoblación forestal en la región mediterránea. Instituto Agronómico Mediterráneo de Zaragoza.
- Moreno J.M., Vallejo, R. 1999. Fire impacts on the ecosystem and restoration: summary of the main findings from the delfi-fire database. En: Volume of proceeding of: Forest fires: Needs & Innovation. International symposium. Athens, Grecia. pp. 239-261.
- Moreno J.M., Vázquez A., Vélez, R. 1998. Recent history of forest fires in Spain. En "Large forest fires" Moreno, J.M. (ed.) Backhuys Publishers. Leiden, The Netherlands, pp. 159-186.
- Naveh Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. Vegetatio, 29: 199-208.
- Naveh Z. 1994. The role of fire and its management in the conservation of Mediterranean ecosystems and landscapes. En "The Role of Fire in Mediterranean Type Ecosystems" Moreno J.M. y Oechel, W.C. (eds). Springer-Verlag, New-York. 163-186.
- Ne'eman G., Lahav H., Izhaki I. 1992. Spatial pattern of seedlings one year after fire in a Mediterranean pine forest. Oecologia 91: 365-370.
- Ojeda F., Marañón T., Arroyo, J. 1996. Postfire regeneration of a Mediterranean heathland in Southern Spain. International Journal of Wildland Fire 6: 191-198.

- Pausas J.G., Vallejo V.R. 1999. The role of fire in European Mediterranean ecosystems. En: Chuvieco, E. (ed.). Remote sensing of large wildfires in the European Mediterranean basin. p. 3-16. Springer, Berlin.
- Peix J. 1999. Foc Verd II: programa de gestió del risc d'incendi forestal. Departament d'Agricultura, Ramaderia i Pesca. Generalitat de Catalunya.
- Peñuelas J. 1996. Sobre el canvi climàtic i la manera com pot repercutir en els incendis. En "Ecologia del Foc". Terradas, J (edit.). Editorial Proa. Barcelona.
- Pérez B. 1997. Factores que controlan la variabilidad espacial de la respuesta de la vegetación al fuego en la Sierra de Gredos: Usos del territorio e intensidad del fuego. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid.
- Pickett S.T.A., Thompson J.N. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. Biological conservation 13: 23-37.
- Piñol J., Terradas J., Lloret F. 1998. Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal eastern Spain. Climate Change 38: 345-357.
- Piussi P. 1992. Environmental changes in forests. Examples of the south of Europe. En "Response of forest ecosystems to environmental changes" Teller, A., Mathy, P. and Jeffers. J.N.R. (eds.) Elsevier Applied Science, London. 298-309.
- Prieto F. 1995. Incendios: Jaque a los ecosistemas forestales españoles. Greenpeace.
- Retana J., Espelta J.M., Habrouk A., Ordonez J.L., Solà-Morales F. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in northeastern Spain. - Ecoscience (en prensa).
- Riera J. y Castell C. 1997 Efectes dels incendis forestals recurrents sobre la distribució de dues espècies del Parc Natural del Garraf: el pi blanc (*Pinus halepensis*) i la savina (*Juniperus phoenicea*). Butll. Inst. Cat. Hist. Nat. 65: 105-117.
- Roig P. 1997. Dinámica a largo plazo de los bosques mixtos de *Pinus nigra* y *Quercus faginea* después de un incendio. Proyecto final de carrera. ETSIA, Lerida
- Salvador R., Valeriano J., Pons X., Díaz-Delgado R. 2000. A semi-automatic methodology to detect fire scars in shrubs and evergreen forests with Landsat MSS time series. Int. J. Remote sensing 4: 655-671.
- Serrada R., Sánchez M.I. 1993. Estudio de la regeneración natural de *Pinus nigra* en relación con los tratamientos principales y la estación en las provincias de Guadalajara y Cuenca. Ponencias Primer Congreso Forestal Español, tomo 2, pp. 631-636..
- Terradas J., Piñol J., Lloret F. 1996. Importància dels aspectes socials i físics determinants del risc d'incendis forestals. Revista de Catalunya 110: 44-72.
- Terradas J. 1996. Ecologia del Foc. Edicions Proa. Barcelona

- Thanos C.A. 1999. Fire effects on forest vegetation, the case of Mediterranean pine forests in Greece. En 'Wildfire Management (Proceedings of the Advanced Study Course held in Marathon, Greece, 6-14 October 1997). Eftichidis, G., Balabanis, P. and Ghazi, A.(edit). Algosystems SA & European Commission DGXII. Athens
- Toth J. 1987. Installation et développement du semis naturel "pin noir d'Autriche, pin sylvestre et cèdre de l'Atlas" après incendie sur le Mont-Ventoux (Vaucluse). Forêt Méditerranéenne 9: 29-34
- Trabaud L. 1980. 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-Lanquedoc. Ph. D. Thesis, University of Montpellier, Montpellier.
- Trabaud L. 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the mediterranean basin. *Ecologia Mediterranea* 13: 25-37.
- Trabaud L. 1994. Post-fire plant community dynamics in the Mediterranean Basin. En " The Role of Fire in Mediterranean Type Ecosystems" Moreno J.M. and Oechel, W.C. (eds). Springer-Verlag, New-York. 1-15.
- Trabaud L., Christensen N.L., Gill A.M. 1993. Historical biogeography of fire in temperate and Mediterranean ecosystems. En P. Crutzen & J.G. Goldammer (eds.). Fire in the environment: the ecological, atmospheric, and climatic importance of vegetation fires. John Wiley, New York, pp. 277-295
- Trabaud L., Martínez-Sánchez J.J., Ferrandis P., González-Ochoa A.I., Herranz J.M. 1997. Above-ground vegetation and soil seed bank- The contribution to the cyclical stability of a mixed pine forest of *Pinus halepensis* and *P. pinaster*. *Canadian Journal of Botany* 75: 1012-1021.
- Turner M.G., Baker W.L., Peterson C.J., Peet R.K. 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems* 1: 511-523.
- Varios autores 1994. Forum nacional sobre los incendios forestales. Muntanya 103-118.
- Vivar A., Fernández J.A., Roldán M. 1994. Efectos sobre la infiltración de las labores de preparación del suelo para la reforestación. Geomorfología en España. Logroño 1994. J. Arnáez, J.M. García Ruiz, A. Gómez (eds.), pp. 173-185.
- White P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review* 45: pp. 229-299.

Capítulo 1

Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires

Introduction

Fire is an old ecological factor which for millenia has conditioned the life-history traits of Mediterranean plant species (Trabaud 1983, 1987, 1991), and which plays a decisive role in the dynamics and structure of Mediterranean-type ecosystems (di Castri & Mooney 1973; Naveh 1975; Trabaud 1980; Gill et al. 1981). Nevertheless, in the last years, the number and, especially, the surface burned by forest fires has increased considerably, and forest fires have devastated large areas every summer (Herranz et al. 1997). This has led fire to be considered as one of the most important problems for sustaining Mediterranean forests at present (Prieto 1995). In this context, data obtained from 1968 to 1994 confirm the importance of large wildfires (i.e., fires larger than ca. 1000 ha) in the Spanish Mediterranean area (Terradas et al. 1996): they represent only 0.8% in number but 60.5% in surface burned. In most cases, these large fires mainly affect pine forests. In Spain, data from Prieto (1995) indicate that pine forests represent 47.0, 76.6 and 64.3 % of the forested area of the Mediterranean regions of Catalonia, Valencia and Murcia, respectively, but their importance increases to 78.3, 92.6 and 99.9%, respectively, of the area burned in these regions. The same pattern occurs in most Mediterranean countries, e.g. Greece, where a large fraction of burned areas are Mediterranean pine forests (Daskalaku & Thanos 1994, 1996): pines cover 8.7% of the forested lands, but account for 24.1% of the area burned each year (Kazanis & Arianoutsou 1996).

Post-fire regeneration of pines, such as other non-sprouting woody plant species, depends on various factors, such as the availability of suitable microsites for germination, or the presence of adequate microhabitats for seedling survival and growth (Keeley & Zedler 1978; St. Pierre et al. 1992; Lloret et al. 1996). Nevertheless, in all scenarios after fire, the chief factor for the regeneration of pine forests will be the availability of viable seeds in the burned area. Seeds may come from the soil seed bank, from serotinous cones, or from mature cones present on trees not killed by fire, both inside the burned area and on the surrounding border (Martínez-Sánchez et al. 1995). Nevertheless, since dispersal distances in pines are usually short (e.g. Acherar et al. -1984- find that 97% of *Pinus halepensis* seeds are dispersed less than 24 m apart from the tree), external propagules will not be able to spread through most of the surface burned in large wildfires. In these areas, early regeneration will only be obtained through internal seed sources.

Pinus halepensis Mill., *Pinus nigra* (Arnold) and *Pinus sylvestris* L. are three of the most important pine species present in the West Mediterranean Basin. They occupy a large part of the forested areas located in the planes and middle-mountain, both in pure and mixed stands of great economic value for logging. It has traditionally been argued that forest fires favour pine expansion (Quézel 1980; Thanos & Marcou 1991, Moravec 1990, Herranz et al. 1997). Nevertheless, post-fire regeneration varies considerably in the different pine species considered. *P. halepensis*, as other serotinous pine species (e.g. *P. brutia* -Eron 1987, Thanos et al. 1989-

P. contorta -Despain et al. 1996- or *P. rigida* -Givnish 1981-) frequently shows very good regeneration after fire (Abbas et al. 1984, Moravec 1990, Herranz et al. 1997, Tsitsoni 1997). This species overcomes the destruction caused by fires through very powerful postfire regeneration based on its ability to safeguard seeds in a long-term permanent seed bank on the serotinous cones of the canopy, which open after the passage of fires (Daskalakou & Thanos 1994, 1996; Saracino & Leone 1994) by differential shrinkage caused by desiccation of the different fibers constituting the cone scale (Harlow et al. 1964). On the other hand, *P. nigra* and *P. sylvestris* do not have serotinous cones, and show very low or nil regeneration in most areas affected by large wildfires (Trabaud & Campant 1991; Vicente & Soler 1993; Ibáñez 1994; Ibáñez & Retana 1997).

Post-fire regenerative success of pines will depend on the inherent ability of their seeds to tolerate fire severity (Sannikov 1994; Martínez-Sánchez et al. 1995; Despain et al. 1996), but also on the position of these seeds (cones vs. soil bank) during the fire event. Free seeds in the soil bank are more exposed to heating than seeds protected inside cones, both serotinous and non serotinous ones (Fraver 1992; Martínez-Sánchez et al. 1997). Since cones represent powerful thermal insulation, the effect of fire severity in cone opening will also play a crucial role on the regeneration success of pine species (Reyes & Casal 1997). The hypothesis sustained in this study is that the regenerative ability of the above-mentioned pine species (*P. halepensis*, *P. nigra* and *P. sylvestris*) can be explained from the tolerance of their seeds to different fire intensities (s.e. a function of the temperature reached and the time of exposure), the position (cones vs. soil bank) of seeds during the fire event and the effects of fire severity on cone opening. That is, successful post-fire regeneration of each species in large burned areas will be greatly determined by the thermal resistance of its seeds and by its seeding phenology.

Material and methods

Plant Material

Plant material was collected in March 1995 in two different localities: cones of *P. nigra* and *P. sylvestris* were collected in Seva (Barcelona), and those of *P. halepensis* in Bellaterra (Barcelona). All cones were already mature (i.e. brown-coloured). The total number of cones collected per species was 350-360. *P. halepensis* cones were larger than those of *P. nigra* and *P. sylvestris*. (ANOVA, $p=0.001$; cone volumes -measured as $\frac{4}{3} \cdot r^2 \cdot h$, where r is the maximum cone radius and h is the cone height- were, respectively, 18.0, 12.4 and 4.0 cm³). Cones were kept in cold-storage at 4 °C until the beginning of the experiment in order to ensure that they remained closed.

Experimental design and data analysis

Both fire severity and the degree of seed protection (which depends on the position of seeds during the fire: seeds protected inside cones vs free seeds) affect the germination of pine seeds. The combination of these two factors allows different fire scenario events to be drawn, depending on the temperature reached, the time of exposure and the position of seeds during the fire. Maximum temperatures vary between 200 and 800-1000 °C at the canopy level, and between 150 and 700 °C on the ground surface (De Bano et al. 1976; Rundel 1983; Hobbs & Gimingham 1984; De Luís et al. 1997), decreasing very quickly in the top soil layers (Trabaud 1980, Marcos et al. 1997). Fire duration at a particular point is usually lower than 5 min at the canopy level, between 5 and 20 min on the soil surface, and between 20 minutes and more than an hour in the top soil layers (Trabaud 1979, Arias 1993, De Luís et al. 1997, Molina & Llinares 1997). By combining these empirical data, the different scenarios shown in Figure 1 may be predicted. Fires have been classified as moderate or intense (MODERATE and INTENSE, hereafter) and the position of the seeds has enabled us to distinguish between CANOPY scenarios (seeds inside the cones on the canopy), SURFACE scenarios (seeds on the ground surface), and SOIL scenarios (seeds in the top soil layers).

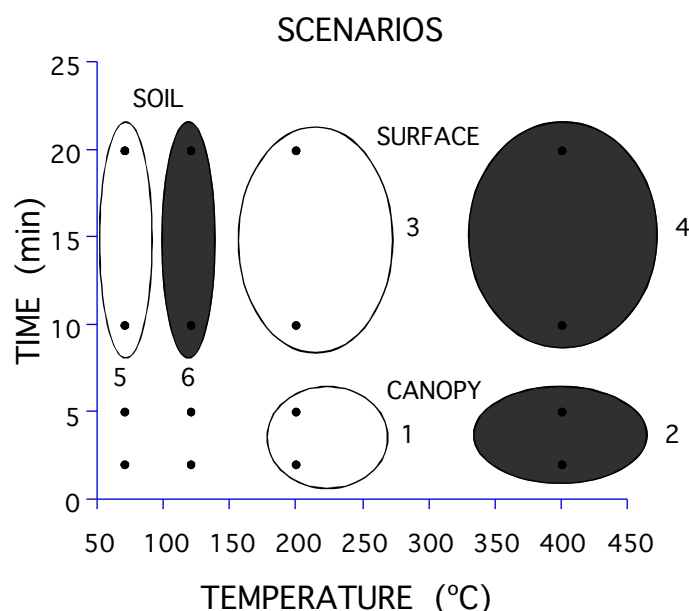


Figure 1. Drawing of different scenarios that might occur during a fire event, depending on the temperature reached, the time of exposure and the location of seeds during the fire. The different scenarios are represented by numbers: 1 and 2, CANOPY scenarios; 3 and 4, SURFACE scenarios; 5 and 6, SOIL scenarios. Open ovals indicate conditions produced during moderate fires; dashed ovals indicate conditions produced during intense fires. Dots represent the combination of temperature and time of exposure tested in this study.

Based on the previous considerations, a factorial experiment was designed to test for the effects of species, seed position, temperature, and time of exposure. The levels of each factor were the following: 1) Species. Seeds of three pine species were tested: *P. halepensis*, *P. nigra* and *P. sylvestris*. 2) Position. Seeds of half of the 320 cones selected for each species were directly exposed to heat treatments (Free Seeds treatment). They were previously removed from the cones by keeping them at 40 °C for 24 hours. The remaining cones were exposed to heat directly. In this case, once each heating treatment had finished, the number of open and closed cones were noted, and seeds were collected. 3) Temperature. The following temperatures were tested: 70 °C (T-70), 120 °C (T-120), 200 °C (T-200) and 400 °C (T-400). A dry-air stove was used for the three lowest temperatures, and an oven (Herotec, JB 20) to attain the 400 °C treatment. 4) Time of exposure. The following times of exposure were chosen: 2 (E-2), 5 (E-5), 10 (E-10) and 20 minutes (E-20).

From the combination of the different levels of these four factors, a total of $3 \times 2 \times 4 \times 4 = 96$ treatments were obtained, 32 per species. Ten replicates per treatment combination, either ten groups of twenty seeds each in the Free Seeds treatment, or ten cones in the Cone treatment, were used. Ten control replicates per species without suffering any heat treatment were also prepared.

After each heat treatment, seeds of each replicate (20 seeds in the Free Seeds treatment and all viable seeds per cone up to a maximum of 20 in the Cone treatment) were sown in Petri dishes filled with a substrate composed of 50% peat : 50% sand. Seeds were watered just after sowing, and this was repeated every time the substrate was drying. Every three days during the first two months after sowing, germinated seeds in each replicate were counted and removed. To determine the germinated seeds, the criterion of Come (1970) was followed: we considered that a seed had germinated when its radicle could be clearly observed outside the tegument.

Two variables were used for testing differences of germination among treatments: 1) percentage of germination, defined as the percentage of germinated seeds in relation to the total number of seeds sown per treatment replicate. There were significant differences (ANOVA, $p < 0.0001$) in the percentages of germination in the controls of the three species, which were higher in *P. nigra*: (89%) and *P. sylvestris* (91.5%) than in *P. halepensis* (35%), probably because the seeds of the latter species were collected some months before their dispersion season (summer). For this reason, germination data of all heat treatments were standardized by relating them to 100% germination for each species, which was the mean value obtained in the control treatment; 2) mean germination time (MGT), defined as: $MGT = S(n_i * i) / N$, where n_i is the number of seed germinated on day i and N is the total number of seeds germinated along the

study period. Data of percentage of germination and MGT were tested by analysis of variance (ANOVA). Angular transformed data were used for percentage of germination. Inspection of residuals was carried out to check for normality and homoscedasticity. All values are given as mean±standard error.

Results

Cone opening

There were interspecific differences in the pattern of cone opening under the different heat treatments (Table 1). Although cones of the three species opened at high temperatures and long times of exposure, they differed in their response at lower heating treatments. Cones of *P. nigra* and *P. sylvestris* showed similar percentages of opening (excepting the treatment of 120 °C and 5 minutes), both considerably higher than those of *P. halepensis*, which did not open at all at low temperatures (T-70) and low exposure times (E-2).

Table 1. Percentage of opening (% cones opened related to the total number of cones heated per treatment) of *Pinus halepensis*, *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* cones at different temperatures (T-70 to T-400) and times of exposure (E-2 to E-20). N=10 for all treatments.

<i>Pinus halepensis</i>	T-70	T-120	T-200	T-400
E-2	0	0	0	0
E-5	0	0	0	100
E-10	0	0	100	100
E-20	0	100	100	100
<i>Pinus nigra</i>	T-70	T-120	T-200	T-400
E-2	0	0	100	100
E-5	0	0	30	100
E-10	0	100	100	100
E-20	50	100	100	100
<i>Pinus sylvestris</i>	T-70	T-120	T-200	T-400
E-2	0	0	80	100
E-5	0	100	100	100
E-10	0	100	100	100
E-20	20	100	100	100

Percentage of germination

Mean percentages of germination of the different treatments obtained as combinations of the different levels of the four factors are shown in Figure 2. All factors and their interactions were significant in the ANOVA (Table 2). We will discuss those factors and interactions that show the highest F values. The most significant factors were Temperature and Position. Seeds showed the highest percentages of germination at 70 °C (% Germination at T-70: $99.1 \pm 1.8\%$, $n=235$) and decreased at higher temperatures (T-120: $49.4 \pm 3.4\%$, $n=236$; T-200: $22.6 \pm 2.9\%$, $n=234$; T-400: $7.4 \pm 1.7\%$, $n=234$). The seeds of the Cone treatment also showed higher percentages of germination than those of the Free seeds treatment ($60.1 \pm 2.6\%$ versus $30.0 \pm 2.0\%$, respectively). The interactions between these two factors was also significant: percentages of germination of both types of seeds were high at low temperatures, but decreased more intensely in the Free Seeds treatment than in the Cone treatment as temperatures increased (Figure 2).

The other two factors (time of exposure and species) were also significant. The percentage of germination decreased as the time of exposure increased (% Germination at E-2: $62.2 \pm 3.4\%$, $n=238$; E-5: $43.3 \pm 3.4\%$, $n=237$; E-10: $39.4 \pm 3.3\%$, $n=231$; E-20: $33.6 \pm 3.3\%$, $n=233$). There was also a significant species effect: *P. halepensis* showed higher germination rates than *P. nigra*, and both were higher than *P. sylvestris* (*P. halepensis*: $55.0 \pm 2.8\%$, $n=320$; *P. nigra*: $42.2 \pm 2.7\%$, $n=319$; and *P. sylvestris*: $36.4 \pm 3.2\%$, $n=300$). Nevertheless, the response of each species varied with temperature: the percentages of germination of the three species were similar at T-70, but *P. halepensis* showed higher values at T-120, T-200 and T-400 (although only versus *P. sylvestris* in the later temperature level).

Mean germination time

All factors and most of their interactions were significant in the ANOVA of mean germination time (MGT, Table 3). The most significant factor was species: *P. nigra* seeds germinated very fast (4.3 ± 0.2 days), followed by *P. sylvestris* seeds (5.3 ± 0.3 days), while *P. halepensis* seeds took a considerably longer period of time to germinate (22.6 ± 0.3 days). These values were only a little longer than those obtained for the controls (3.2 ± 0.1 , 4.8 ± 0.4 and 20.9 ± 0.2 days, for *P. nigra*, *P. sylvestris* and *P. halepensis*, respectively). There were also significant differences between Position treatments: on average, free seeds took one day more than seeds inside the cones (13.0 ± 0.7 and 12.1 ± 0.6 , respectively), although the three species did not show exactly the same pattern (interaction Species x Position). Temperature also increased MGT, although there was an interaction between Position and Temperature: free seeds and seeds inside the cones showed similar MGT at low temperatures, but the former germinated later at higher temperatures (and even did not germinate at all at T-400).

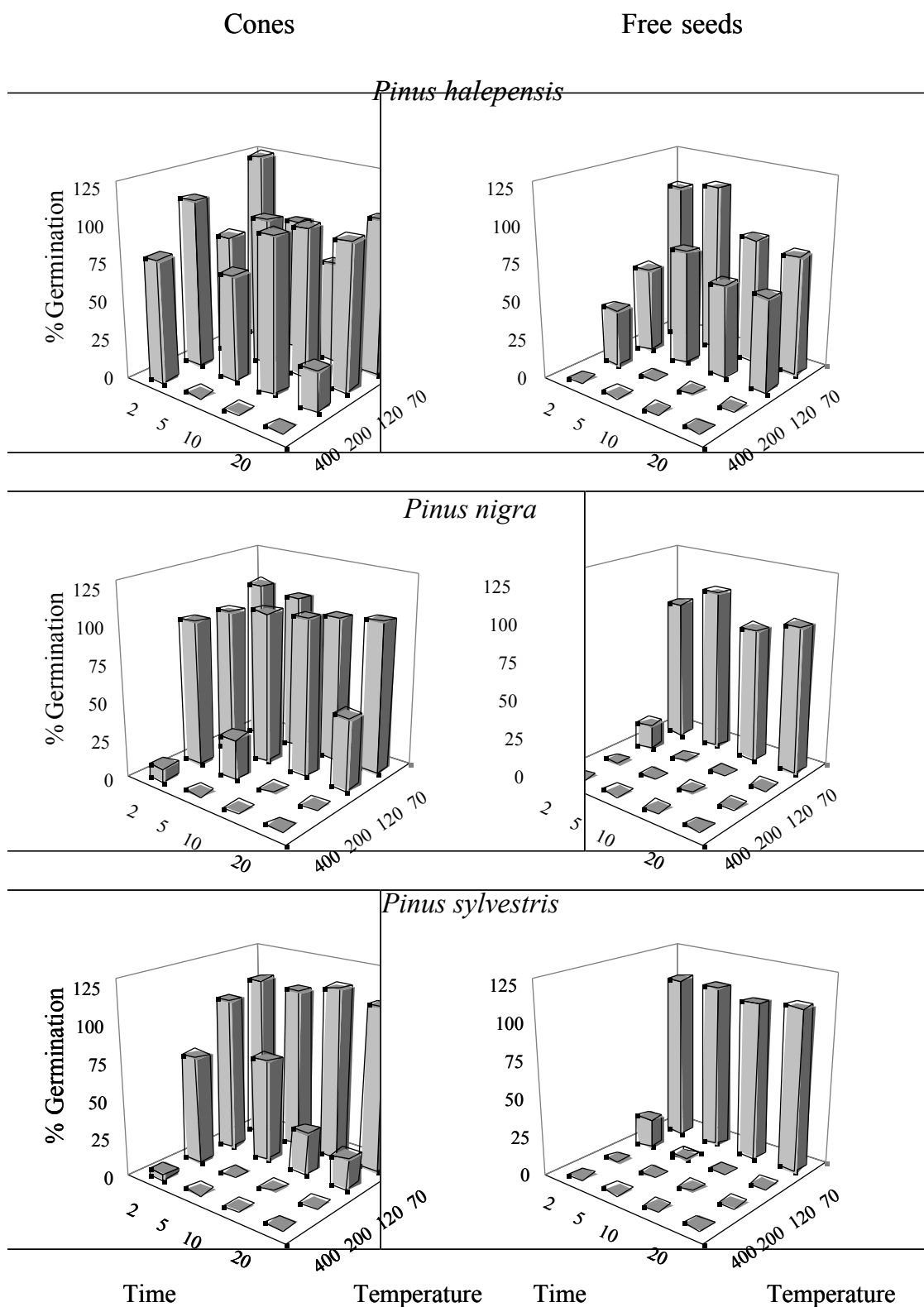


Figure 2. Percentages of germination of cone-protected (left graphs) and free seeds (right graphs) of the three pine species, heated at the four temperature and the four time of exposure treatments. Germination data of all heat treatments have been standardized by relating them to 100% germination for each species, which corresponds to the mean value obtained in the control treatment.

Table 2. Analysis of variance for the effects of species (S), temperature (T), time of exposure (E) and position (P) on the percentage of germinated seeds. Angular transformed data were used for this analysis.

Source of variation	df	SS	MS	F	p
Species (S)	2	2.8	1.4	51.8	0.0001
Temperature (T)	3	109.7	36.6	1372.7	0.0001
Time of exposure (E)	3	12.8	4.3	159.0	0.0001
Position (P)	1	17.3	17.3	648.7	0.0001
S x T	6	7.5	1.2	46.9	0.0001
S x E	6	0.4	0.1	2.6	0.0158
T x E	9	4.6	0.5	19.3	0.0001
S x P	2	1.3	0.7	24.9	0.0001
T x P	3	9.9	3.3	123.5	0.0001
E x P	3	2.6	0.9	32.7	0.0001
S x T x E	18	4.3	0.2	8.9	0.0001
S x T x P	6	3.0	0.5	18.7	0.0001
S x E x P	6	1.8	0.3	11.5	0.0001
e x E x P	9	5.2	0.6	21.6	0.0001
S x T x E x P	18	8.7	0.5	18.2	0.0001
Residual	870	23.2	0.1		

Table 3. Analysis of variance for the effects of species (S), temperature (T), time of exposure (E) and position (P) on mean germination time. No transformation of the data was needed for this analysis.

Source or variation	df	SS	MS	F	p
Species (S)	2	14218.5	7109.2	929.3	0.0001
Temperature (T)	3	1007.0	335.7	43.9	0.0001
Time (E)	3	95.9	32.0	4.2	0.0062
Position (P)	1	397.5	397.5	52.0	0.0001
S X T	6	424.7	70.8	9.3	0.0001
S x E	6	307.7	51.2	6.7	0.0001
Tex E	6	210.9	35.1	4.6	0.0002
S x P	2	593.9	297.0	38.8	0.0001
T x P	2	606.2	303.1	39.6	0.0001
E x P	3	49.8	16.6	2.1	0.0909
S x T x E	7	109.0	15.6	2.0	0.0496
S x T x P	2	183.0	91.5	12.0	0.0001
S x E x P	6	35.3	5.9	0.8	0.5935
T x E x P	2	16.7	8.4	1.1	0.3359
S x T x E x P	1	14.3	14.4	1.9	0.1715
Residual	422	3228.1	7.6		

Discussion

A comparison of the results obtained in the experiment with those of the controls shows that seed exposure to temperatures higher than 70 °C causes a decrease in the percentage of seed germination and an increment in the mean germination time in the three pine species considered. This effect increases with temperature and time of exposure, and may even, with high temperatures (400 °C) and long exposure times (10-20 min), lead to the total inhibition of seed germination. Although moderate temperatures, such as 70 °C in our study, have been described as having stimulating effects on germination for many Mediterranean species through chemical and physical changes in the hard seed coat (Keeley 1987; Salvador & Lloret 1995), the observed decrease in the germination of pine seeds at high temperatures agrees with the results obtained in other studies (Knapp & Anderson 1980; Trabaud & Oustric 1989; Martínez-Sánchez et al. 1995; Reyes & Casal 1995; but see Núñez & Calvo 1997). Our results also emphasize the important role of cones in the protection of pine seeds from high temperatures (see also Fraver 1992; and Martínez-Sánchez et al. 1997 for the insulating effect of serotinous cones). Germination of free seeds of the three species subjected to 120 °C was less than 50% of seeds protected inside cones, and was as low as nil at 200 °C and exposure times longer than 2 min, while seeds inside cones still showed germination percentages of 33% (during 5 and 10 min, see Figure 2). Free seeds also took longer than seeds inside cones to germinate, especially at higher temperatures.

The percentages of seed germination observed for the three pine species included in this experimental study (see Figure 2), and their transposition to the potential scenarios defined in the Methods section, lead us to the following conclusions: i) In conditions close to the CANOPY scenarios, the three species showed percentages of germination higher than 70% under moderate temperature (200 °C) and a very quick passage of fire (2 min). At higher times of exposure (5 min), germination decreased in *P. halepensis* and *P. nigra*, and ceased in *P. sylvestris*. Under conditions of Intense fire (400 °C), germination of *P. halepensis* and *P. nigra* seeds was still very high (between 80% and 90%) at exposure times of 2 min, but that of *P. sylvestris* was very low (4% of viable seeds). At greater exposure times (5 min), seed germination in the three species was completely inhibited. When considering these CANOPY scenarios, where fire affects seeds inside their cones, account should be taken of the temperature at which cones will open and, consequently, seed protection will be lost. Thus, cones of *P. nigra* and *P. sylvestris* opened even at low temperatures and low exposure times (Table 1), leaving seeds to the charring effect of fire, whereas cones of *P. halepensis* were more resistant to opening than those of the other two species, probably because of their particular anatomical structure and a high resin content which allows them to remain closed even in the event of intense fires (see Leone et al. 1997). ii) In the conditions of the two SURFACE scenarios defined (200 or 400 °C during 10-20 min, see Figure 1), the three pines did not germinate at all

both under the conditions of Moderate and Intense fires. iii) In the Moderate SOIL scenario (70 °C during 20 min), the germination percentages of the three species were high, and not affected by time of exposure. When considering more intense conditions (120 °C during 20 min), *P.halepensis* showed higher germination than the other two species, which did not germinate at times of exposure higher than 2 min (see Figure 2).

An overall survey of seed germination in these potential situations indicates that the regeneration of the three species after fire should come either from the soil bank, or from the canopy bank, but rarely from the ground surface where most seeds will die. When translating these results to real burned areas, regeneration through the existence of a seed bank in the soil (SOIL scenario) is probably negligible: data in the existing literature indicate that Mediterranean pines (e.g. *P. halepensis*, Dastalakou & Thanos 1996; or *P. pinaster*, Ferrandis et al. 1996) form only a limited, short-lived soil seed bank, because most seeds germinate soon after even short rain events (Barbero et al. 1987; Thanos et al. 1989; Daskalakou & Thanos 1996). Therefore, due to the expected minor or non-existent role of this soil seed bank, it is concluded that pine recruitment after fire will mainly depend upon the canopy seed bank, that is, the amount of seeds stored in cones and able to avoid fire destruction. Nevertheless, the paramount importance of seeds stored in cones as the major source of seeds for the regeneration process may be influenced by two further important questions: i) the presence of mature cones during the fire event, and ii) the fire severity at which cones open and, consequently, seed protection is lost. According to the existing literature, the three *Pinus* included in this study exhibit different patterns of seeding, with major differences between *P. halepensis* and the other two species. *P. nigra* and *P. sylvestris* show a similar seeding phenology, with cones maturing over two years and dispersal of seeds occurring in spring of the third year (Bolos & Vigo 1984; Laguna 1993; Skordilis & Thanos 1997), just before their germination season. This behaviour will have important consequences for the postfire regeneration of these species, because most of the cones on *P.nigra* and *P.sylvestris* trees affected by summer wildfires (which are the most common ones in the Mediterranean region) will be empty at that time. Thus, the only viable source of seeds for regeneration, according to the results obtained in this study, will be exhausted. On the other hand, seed production in *P. halepensis* occurs at the end of the third year (Skordilis & Thanos 1997), and seed dispersal takes place from early summer to autumn of the third year (Laguna 1993; Bolos & Vigo 1984; Catalán 1985; Daskalakou & Thanos 1994), shortly before their germination season (autumn). Together with this, *P. halepensis* is a serotinous species (Daskalakou & Thanos 1994, 1996; Saracino & Leone 1994), and serotiny has itself been considered as a mechanism to delay seed dispersal and avoid year to year variation in seed production (McMaster & Zedler 1981). Thus, mature or serotinous cones of *P. halepensis* are still present during summer wildfires, with a large amount of seeds protected against fire. This fact allows a large postfire seed bank (Daskalakou & Thanos 1994, 1996; but see Ferrandis et al 1997). Moreover, according to our results, the three species show a very different pattern concerning the resistance of their cones to fire severity. The few *P. nigra* and *P.*

sylvestris mature cones still remaining closed in summer will rapidly open even at moderate temperatures (70 -120 °C, see Table 1), and seeds will be exposed to charring. On the other hand, mature cones of *P. halepensis* will be able to withstand temperatures of 200 °C or even 400 °C during a short time, releasing a seed rain some days after the fire passage (Reyes & Casal 1997).

The observed patterns of *P. nigra*, *P. sylvestris* and *P. halepensis* regeneration after fire in large burned areas may be satisfactorily explained by the interaction of their seeding phenology, their cone resistance to opening, and the effects of fire severity on seed viability. *P. nigra* and *P. sylvestris* cones and seeds exhibit a very low resistance to fire effects, and thus regeneration after fire of those species will be markedly dependent on the arrival of seeds from outside the boundaries of the burned area. Thus, good regeneration of both species is only expected to occur on small wildfire patches (see Toth 1987 for *P. nigra*) or large wildfires with a high presence of scorched or survivor trees. On the contrary, the high resistance of *P. halepensis* cones to heat, as well as the resistance of their seeds to fire severity, would allow this species to regenerate in burned areas from internal seed sources (excepting when fires affect young stands or when environmental conditions occurring the first year after fire are especially bad). The regeneration patterns of these three pine species have commonly been observed in the survey of the regeneration occurring in burned areas. Thus, regeneration of *P. sylvestris* in a forest area of 4.000 ha burned in 1983 has been observed to occur only in the immediate border of the unburned area (Ibañez com. pers.), while Ibañez & Retana (1997) have found in a large 30.000 ha-fire occurring in mixed *P. nigra*-*P. halepensis* forests that the regeneration of *P. halepensis* is rather successful, while that of *P. nigra* is nil three years after fire. The predicted increase in larger and more intense wildfires in the Mediterranean basin (Peñuelas 1996; Terradas et al. 1996) will probably affect areas not regularly burned, such as many *P. nigra* and *P. sylvestris* forests. The different response of *P. halepensis* and the other two pine species to fire could lead to a shift in the dominance of these species in mixed stands, *P. halepensis* being the species favoured in those areas.

References

- Abbas H., Barbero M. & Loisel R. 1984. Réflexion sur le dynamisme actuel de la régénération du pin d'Alep dans les pinède incendiées en provence calcaires (de 1973 à 1979). *Ecología Mediterránea* 10:85-104.
- Acherar M. , Lepar J. & Debussche M. 1984. La colonisation des friches par le pin d'Alep (*Pinus halepensis*) en Languedoc méditerranéen. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum* 5:179-189.
- Arias J.J. 1993. Efectos de un incendio experimental sobre las propiedades físicas del suelo. M. Sc. Thesis, University of Barcelona, Barcelona.

- Barbero M., Bonin G., Loisel R., Miglioretti F. & Quèzel P. 1987. Incidence of exogenous factors on the regeneration of *Pinus halepensis* after fires. *Ecología Mediterránea* 13:51-56.
- Bolos O. de & Vigo J. 1984. Flora dels països catalans. Editorial Barcino, Barcelona.
- Catalán G. 1985. Semillas de árboles y arbustos forestales. Monografías ICONA, Madrid.
- Come D. 1970. Les obstacles à la germination. Masson et Cie, Paris.
- Daskalakou E.N. & Thanos C.A. 1994. Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. Proceedings of the 2nd International Conference on Forest Fire Research, II, Coimbra, November 1994, pp. 1079-1088.
- Daskalakou E.N. & Thanos C.A. 1996. Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. *International Journal of Wildland Fire* 6:59-66.
- De Bano L.F., Savage S.M. & Hamilton D.A. 1976. The transfer of heat and hydrophobic substances during burning. *Soil Science Society of America Proceedings* 40:779-782.
- De Luís M., Baeza M.J. & 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.
- Despain D.G., Clark D.L., Reardon J.J. 1996. Simulation of crown fire effects on canopy seed bank in lodgepole pine. *International Journal of Wildland Fire* 6:45-49.
- di Castri F. & Mooney H.A. 1973. Mediterranean type Ecosystems: origin and Structure. Springer-Verlag, New York.
- Eron Z. 1987. Ecological factors restricting the regeneration of *Pinus brutia* in Turkey. *Ecología Mediterránea* 13:57-67.
- Ferrandis P., Herranz J.M. & Martínez-Sánchez J.J. 1996. The role of soil seed bank in the early stages of plant recovery after fire in a *Pinus pinaster* forest in SE Spain. *International Journal of Wildland Fire* 6: 31-35.
- Ferrandis P., Tendero J.A. & Herranz J.M. 1997. Efecto de un fuego experimental sobre el banco de semillas edáfico en un pinar de *Pinus halepensis*. Actas II Congreso Forestal Español, mesa 5, pp. 173-178.
- Fraver S. 1992. The insulating value of serotinous cones in protecting pitch pine (*Pinus rigida*) seeds from high temperatures. *Journal of the Pennsylvania Academy of Sciences* 65:112-116.
- Gill A.M., Groves R.H & Noble I.R. (eds) 1981. Fire and the Australian biota. Australian Academy of Science, Canberra.
- Givnish T.J. 1981. Serotiny, geography and fire in the Pine Barrens of New Jersey. *Evolution* 35:101-123.
- Harlow W.M., Cote W.A. & Day A.C. 1964. The opening mechanism of pine cone scales. *Journal of Forestry* 62:538-540.
- Herranz J.M., Martínez-Sánchez J.J., Marín A. & Ferrandis A. 1997. Postfire regeneration of *Pinus halepensis* Miller in a semi-arid area in Albacete province (southeastern Spain). *Ecoscience* 4:86-90.

- Hobbs T.J. & Gimingham C.H. 1984. Studies on fire in Scottish land communities. I. Fire characteristics. *Journal of Ecology* 72:223-24
- Ibáñez J.J. 1994. Els boscos del Berguedà abans i després de 1994. Seminario sobre Incendios Forestales. Solsona, December 1996.
- Ibáñez J.J., Retana J. 1997. La regeneración en un gran incendio forestal. V Jornadas Asociación Española de Ecología Terrestre, Córdoba, July 1997.
- Kazanis D., Arianoutsou M. 1996. Vegetation composition in a post-fire successional gradient of *Pinus halepensis* forests in Attica, Greece. *International Journal of Wildland Fire* 6:83-91.
- Keeley J.E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology* 68:434-443.
- Keeley J.E. & Zelder P.H. 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. *American Midland Naturalist* 99:142-161
- Knapp A.K. & Anderson J.E. 1980. Effect of heat on germination of seeds from serotinous Lodgepole pine cones. *American Midland Naturalist* 104:370-372
- Laguna M. 1993. Flora forestal española. Galicia Editorial S.A., La Coruña.
- Leone V., Saracino A. & 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.
- Lloret F., Retana J., Espelta J.M. 1996. Efectes dels focs i mecanismes de regeneració de les plantes. pp.141-156. In: Terradas J. (ed), *Ecologia del foc*. Ediciones Proa, Barcelona.
- Marcos E., Luis-Calabuig E. & Tárrega R. 1997. Chemical soil changes in shrublands after experimental fires. Proceedings of the International workshop: Fire, Landscape and Dynamics in the Mediterranean area. Banyuls-sur-mer, France, September 1997.
- Martínez-Sánchez J.J., Marín A., Herranz J.M., Ferrandis P. & De las Heras J. 1995. Effects of high temperatures on germination of *Pinus halepensis* Mill. and *P. pinaster* Aiton subsp. *pinaster* seeds in southern Spain. *Vegetatio* 116:69-72.
- Martínez-Sánchez J.J., Corcoles D., Alfaro H., López R., Gómez H. & De las Heras J. 1997. Estudio del banco de semillas aéreo (piñas serotinas) de *Pinus halepensis* Mill. Influencia de la temperatura sobre la apertura de las piñas serotinas. *Actas II Congreso Forestal Español*, mesa 5, pp. 259-264.
- McMaster G.S. & Zedler P.H. 1981. Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana* (Torrey Pine). *Oecologia* 51:62-66.
- Molina M.J. & Llinares J.V. 1997. Effects of fire intensity on the soil properties related to structure. Proceedings of the International workshop: Fire, Landscape and Dynamics in the Mediterranean area. Banyuls-sur-mer, France, September 1997.
- Moravec J. 1990. Regeneration of NW African *Pinus halepensis* forests following fire. *Vegetatio* 89:29-36.
- Naveh Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio* 29:199-208.

- Núñez M.R. & Calvo L. 1997. Efecto de la temperatura en la germinación de *Pinus sylvestris* y *Pinus halepensis*. Actas II Congreso Forestal Español, mesa 5, pp. 325-329.
- Peñuelas J. 1996. Sobre el canvi climàtic i la manera com pot repercutir en els incendis. pp. 51-55. In: Terradas J. (ed.), Ecologia del foc. Ediciones Proa, Barcelona.
- Prieto F. 1995. Incendios. Jaque a los ecosistemas forestales españoles. Greenpeace rapport, Madrid.
- Quézel P. 1980. Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen. pp. 205-255. In: P. Pesson (ed), Actualité d'écologie forestière. Gauthier-villars, Paris.
- Reyes O. & Casal M. 1995. Germination behaviour of 3 species of the genus *Pinus* in relation to high temperature suffered during forest fire. Annales Sciences Forestières 52:385-392.
- Reyes O. & Casal M. 1997. Efecto del fuego sobre la apertura de conos de *Pinus pinaster* y *Pinus radiata*. Actas II Congreso Forestal Español, mesa 5, pp. 527-532.
- Rundel P.W. 1983. Impact of fire on nutrient cycles in Mediterranean-type ecosystems with reference to chaparral. pp. 192-207. In: Kruger F.J., Mitchell D.T., Jarvis J.U.M. (eds), Mediterranean-type ecosystems. The role of nutrients. Springer Verlag, Berlin.
- Salvador R. & Lloret F. 1995. Germinación en el laboratorio de varias especies arbustivas mediterráneas: efecto de la temperatura. Orsis 10:25-34.
- Sannikov S.N. 1994. Evolutionary pyroecology and pyrogeography of the natural regeneration of Scotch pine. Proceedings of the 2nd International Conference on Forest Fire Research, II, Coimbra, November 1994, pp. 961-968.
- Saracino A. & Leone V. 1994. The ecological role of fire in Aleppo pine forests: overview of recent research. Proceedings of the 2nd International Conference on Forest Fire Research, II, Coimbra, November 1994, pp. 887-897.
- Skordilis A. & Thanos C.A. 1997. Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the seven pine species naturally growing in Greece. pp. 623-632. In: Ellis R.H., Murdoch A.I., Hong T.D. (eds), Basic and applied aspects of seed biology. Kruwer Academic Publishers, Dordrecht.
- St. Pierre H., Gagnon R. & Bellefleur P. 1992. Régénération après feu de l'épinette noir (*Picea mariana*) et du pin gris (*Pinus banksiana*) dans la forêt boréale, Québec. Canadian Journal of Forest Research 22:474-481.
- Terradas J., Piñol J. & Lloret F. 1996. Importància dels aspectes socials i físics determinants del risc d'incendis forestals. Revista de Catalunya 110:44-72.
- Thanos G.A., Marcou S., Christodoulakis D. & Yannitsaros A. 1989. Early post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystems of Samos island (Greece). Acta Oecologica/Oecologia Plantarum 10: 79-94
- Thanos G.A. & Marcou S. 1991. Post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystems of Samos Island (Greece): 6 years after. Acta Oecologica 12:633-642.
- Toth J. 1987. Installation et développement du semis naturel "pin noir d'Autriche, pin sylvestre et cèdre de l'Atlas" après incendie sur le Mont-Ventoux (Vaucluse). Forêt méditerranéenne 9:29-34.

- Trabaud L. 1979. Etude du comportement du feu dans la garrigue de chêne Kermes à partir des températures et des vitesses de propagation. *Annales Sciences Forestières* 36:13-38.
- Trabaud L. 1980. 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-Lanquedoc. Ph. D. Thesis, University of Montpellier, Montpellier.
- Trabaud L. 1983. Recovery of *Pinus halepensis* Mill. Woodland after wildfire. DFFG-symposion Feuerökologie, Freiburger Waldschutz-Abhandlungen 4:196-210.
- Trabaud L. 1987. Fire and survival traits of plants. In: Trabaud L. (ed) The role of fire in ecological systems. SPB Academic Publishing, der Hague.
- Trabaud L. 1991. Le feu est-il un facteur de changement pour les systèmes écologiques du bassin méditerranéen. *Sechresse* 2:163-74.
- Trabaud L. & Campant C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra sppsalmannii* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation* 58:329-343.
- Trabaud L., Oustric J. 1989. Les effects du régime des feux: exemples pris dans le bassin méditerranéen. *Options Méditerranéennes*. 3:98-94.
- Tsitsoni T. 1997. Conditions determining natural regeneration after wildfires in the *Pinus halepensis* forests of Kassandra Peninsula (North Greece). *Forest Ecology and Management* 92:199-208.
- Vicente A.M. & Soler B. 1993. El foc, un desastre ecològic?. Efectes dels incendis a la Catalunya central. Ediciones Centre d'Estudis del Bages, Manresa.