

Germinación en el laboratorio de varias especies arbustivas mediterráneas: efecto de la temperatura

Raimon Salvador y Francisco Lloret

Universitat Autònoma de Barcelona
Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals
08193 Bellaterra (Barcelona). Spain

Resumen

Después de la aplicación de los tratamientos de temperatura (control, 75 °C 1 hora y 120 °C 5 minutos), la germinación en el laboratorio de las semillas de las especies estudiadas ha sido diferente en cada una de ellas. Los tratamientos de temperatura han producido una estimulación significativa de la germinación sólo en *Phyllirea latifolia*, un arbusto rebrotador, y en *Cistus salviifolius*, una especie típicamente germinadora y más raramente rebrotadora. En esta última especie, sin embargo, el tratamiento a 120 °C durante 5 min. tuvo un efecto letal. *Rosmarinus officinalis*, una especie típicamente germinadora, también vio inhibida su germinación por las temperaturas más altas. *Pistacia lentiscus*, una especie rebrotadora, es sensible incluso al tratamiento de temperatura más bajo. *Chamaerops humilis*, una palmera rebrotadora, presenta niveles considerables (>50%) de germinación en todos los tratamientos, sin que haya diferencias significativas entre ellos. *Clematis vitalba*, una liana rebrotadora, no germinó después de los tratamientos de temperatura más alta, y presentó niveles bajos de germinación en los otros dos tratamientos. La aplicación de carbón de *Quercus coocifera* no produjo efectos significativos en la germinación de ninguna de las cuatro especies (*C. humilis*, *P. latifolia*, *P. lentiscus* y *R. officinalis*) en las que se aplicó este tratamiento.

Palabras clave: *Chamaerops humilis*, *Cistus salviifolius*, *Clematis vitalba*, fuego, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea latifolia*, estrategias de regeneración, *Rosmarinus officinalis*, semillas.

Abstract. *Germination of several mediterranean shrubs under laboratory conditions: effect of temperature*

Germination after the application of heat treatments (control, 75 °C 1 hour, 120 °C 5 minutes) has been different in each studied species. The germination of the seeds was increased by temperature treatments only in *Phyllirea latifolia*, a sprouter large shrub, and *Cistus salviifolius*, a seeder, rarely resprouter, small shrub. In this later species, temperature of 120° C (5 min.), however, produced a complete lethal effect. *Rosmarinus officinalis*, a seeder no resprouter species, also showed a complete mortality after the application of the higher temperatures. The germination of *Pistacia lentiscus* seeds, a resprouter shrub, was completely depleted by both temperature treatments. *Chamaerops humilis*, a resprouter palm, showed high percentages of germination (>50%) in all three treatments. *Clematis vitalba*, a resprouter vine, did not germinate after the application of higher tem-

perature treatments, but germination was also low in both control and low temperature treatment. Application of *Quercus coccifera* charred wood did not show significant effects on the germination of the species in which this treatment was applied (*C. humilis*, *P. latifolia*, *P. lentiscus* and *R. officinalis*).

Key words: *Chamaerops humilis*, *Cistus salviifolius*, *Clematis vitalba*, fire, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea latifolia*, regenerative strategies, *Rosmarinus officinalis*, seeds.

Introducción

El fuego es una perturbación que juega un importante papel en la dinámica de las comunidades vegetales mediterráneas. Frente a esta perturbación las especies mediterráneas presentan una serie de mecanismos, como la capacidad de rebrotar y la de germinar, que les permiten regenerarse después de un incendio (Gill, 1981; Zedler & Zammit, 1989). Sin embargo, la tasa de germinación después de un incendio no es igual en todas las especies. Keeley y Zedler (1978) han apuntado que, al comparar varias especies arbustivas del chaparral californiano, existe una correlación positiva entre la tasa relativa de establecimiento de plántulas y la mortalidad de adultos como consecuencia del fuego.

Se ha sugerido que, en algunos casos, las altas temperaturas podrían facilitar la germinación al debilitar las cubiertas protectoras de las semillas (Keeley, 1991), o al eliminar del suelo sustancias inhibitoras de la germinación (McPherson & Muller, 1969). Además, se ha observado en ciertas especies del chaparral californiano que existe un efecto estimulador de la germinación promovido por sustancias procedentes del carbón (Keeley, 1987). Este hecho ha llevado a suponer que el fuego ha actuado como una importante fuerza selectiva en el mantenimiento de mecanismos de dormición de las semillas de estas especies (Zedler & Zammit, 1989). Esta selección estaría ligada a un régimen de fuegos frecuentes, de forma que las plántulas podrían explotar con más éxito las condiciones favorables de establecimiento que se producen después del fuego (Christensen & Muller, 1975). Esta hipótesis, sin embargo, no se aplicaría a todas las especies mediterráneas con germinación estimulada por el fuego, puesto que en un número considerable de ellas la dormición de las semillas podría estar ligada a otras presiones selectivas que favorezcan su supervivencia en períodos entre perturbaciones (Trabaud, 1987; Riba & Terradas, 1987).

Al comparar las regiones mediterráneas de California y las de la cuenca mediterránea, se ha especulado sobre ciertas similitudes en la respuesta de las especies al fuego (Naveh, 1974). Sin embargo, la dinámica de la comunidad vegetal aparece ligada a los mecanismos de regeneración que presenta cada especie particular después de un incendio, así como a sus tasas de reclutamiento y mortalidad en períodos sin fuegos (Zedler, 1981). Por tanto, la información existente acerca del comportamiento de las especies californianas parece poco extrapolable si no conocemos la respuesta de las especies de la región mediterránea, donde los estudios han sido apreciablemente más escasos (Oustric, 1984; Trabaud, 1984; Cucó, 1985). Así, López-Soria y Castell (1991) sugieren que las presiones selectivas

que han actuado en la adquisición y mantenimiento de algunos caracteres ligados a la regeneración no han sido idénticas en ambas regiones.

El objeto de este estudio es determinar el efecto de diferentes factores asociados a los incendios, como la temperatura y ciertas sustancias que se producen como consecuencia de la combustión de materia orgánica, en la germinación *in vitro* de semillas de varios arbustos frecuentes en las comunidades de la cuenca mediterránea. Las especies estudiadas presentan diferentes respuestas de regeneración después del fuego, así como tasas diferentes de establecimiento en períodos de ausencia de incendios.

Especies estudiadas

Chamaerops humilis L.: Palmera de pequeñas dimensiones (de 1-2.5 m de altura) que se encuentra en las regiones meridionales de la cuenca mediterránea. Su fruto es un dátil de 10 a 40 mm que constituye un elemento importante de la dieta de zorros y garduñas. Después del fuego, algunos individuos sobreviven y son capaces de formar nuevos brotes. Tampoco es raro encontrar plántulas en áreas recientemente quemadas.

Pistacia lentiscus L.: Arbusto de distribución mediterránea que puede alcanzar hasta 8 m de altura. Su fruto es una drupa de unos 4 mm, que es consumida por una gran variedad de especies de pájaros. En períodos sin fuego es frecuente el establecimiento de nuevos individuos. Sin embargo, la regeneración después del fuego tiene lugar fundamentalmente por formación de nuevos rebrotes.

Phillyrea latifolia L.: Arbusto de 1-5 m de altura de distribución mediterránea. Su fruto es una drupa de 4-8 mm frecuentemente dispersada por pájaros. Rebrotó después del fuego.

Rosmarinus officinalis L.: Arbusto de 0.5-2 m de altura, de distribución mediterránea. Sus semillas miden unos 2 mm y se presentan agrupadas formando una tétrada dentro de un cáliz bilabiado. Germinan frecuentemente en lugares abiertos y no es rara la aparición de plántulas en áreas recientemente quemadas. Los individuos establecidos no sobreviven al fuego.

Cistus salviifolius L.: Arbusto pequeño de 0.2-0.7 m de altura con una distribución mediterránea. Sus semillas son de pequeño tamaño (1 mm aproximadamente), con una cubierta dura y se encuentran dentro de una cápsula globosa pentagonal de 5-7 mm. Estas semillas germinan con cierta frecuencia en lugares abiertos y muy abundantemente en áreas recientemente quemadas, aunque algunos individuos pueden sobrevivir y formar nuevos tallos después del fuego (Cucó, 1985).

Clematis vitalba L.: Liana de distribución lateeuropea. Los frutos son núculas con una larga arista plumosa. Después del fuego se regenera mediante la formación de nuevos rebrotes.

Material y métodos

Las semillas de *Chamaerops humilis*, *Pistacia lentiscus*, *Phillyrea latifolia* y *Rosmarinus officinalis* fueron recolectadas durante el invierno de 1990 en el Macizo del Garraf, Barcelona, y se almacenaron en condiciones de laboratorio (apro-

ximadamente 70% de humedad relativa y 21 °C). Las semillas de *Cistus salvifolius* y de *Clematis vitalba* fueron recogidas durante el invierno de 1991 en Sant Feliu de Codines, Barcelona.

El estudio se realizó siguiendo un diseño factorial en el que los factores fueron la temperatura (tratamiento de 70 °C durante una hora, tratamiento de 120 °C durante cinco minutos y tratamiento control sin aplicación de calor) y la adición de carbón (0.25 g de carbón triturado de *Quercus coccifera* por placa). La intensidad del calor experimentada en el suelo durante un incendio varía considerablemente de un punto a otro y a diferentes profundidades, posibilitando la supervivencia de parte del banco de semillas. El tratamiento de 120 °C pretende simular las condiciones experimentadas por semillas enterradas en el suelo, cerca de la superficie, y que en el incendio reciben una intensidad alta de calor, aunque durante un corto período de tiempo. El tratamiento de 70 °C simularía las condiciones experimentadas por semillas enterradas a más profundidad en el suelo y que sufren temperaturas más bajas durante un período de tiempo más largo (Keeley, 1987; Trabaud, 1979). Los tratamientos de temperatura se realizaron en una estufa para desecación con circulación de aire forzado.

Los tratamientos de carbón se aplicaron en semillas de *C. humilis*, *P. latifolia*, *R. officinalis* y *P. lentiscus*, con la intención de observar el posible efecto estimulador sobre la germinación que pudieran tener algunas de las sustancias contenidas en éste (Keeley y otros, 1985). No se utilizaron los productos minerales resultantes de la combustión total, ya que las cenizas no parecen activar la germinación (Sweeney, 1956). Se utilizó el carbón de *Quercus coccifera* debido a la abundancia de este arbusto en las comunidades donde crecen habitualmente las especies estudiadas.

Adicionalmente se aplicó un tratamiento de frío con el fin de simular el posible efecto de unas bajas temperaturas invernales (conservación de las semillas a 6 °C y 50% de humedad durante un mes) a semillas de *C. humilis*, *P. latifolia*, *R. officinalis* y *P. lentiscus*, y se comparó la germinación con la de tratamientos control (conservación a temperatura ambiente y no aplicación de tratamientos de temperatura ni de carbón). Debido a la ausencia de incrementos significativos en la germinación de las especies tratadas con frío durante 1990, este tratamiento no se aplicó a las semillas estudiadas en el siguiente año.

Los experimentos de germinación de las semillas de *C. humilis*, *P. lentiscus*, *R. officinalis* y *P. latifolia* se realizaron durante los meses de marzo, abril y mayo de 1990. Para *C. salvifolius* y *C. vitalba* los experimentos de germinación, que sólo incluyeron pruebas de temperatura, se realizaron durante los mismos meses del año siguiente. Las semillas se sembraron en placas de Petri sobre varias capas de papel de filtro, que se mantuvieron húmedas con agua destilada. Para cada especie y tratamiento se sembraron diez placas con diez semillas cada una, exceptuando el caso de *C. humilis*, en el que se sembraron ocho semillas por placa. Los recuentos se hicieron semanalmente, retirando en cada ocasión las semillas germinadas (una semilla se consideraba germinada cuando se podía observar su radícula a simple vista). Las placas se mantuvieron expuestas a la luz en condiciones de laboratorio, con una temperatura entre 18 °C y 25 °C.

El análisis de los efectos de los diferentes tratamientos de temperatura y carbón en el total de semillas germinadas por placa a las cuatro y a las doce sema-

nas de la siembra se realizó mediante el test no paramétrico de dos factores de Kruskal-Wallis (Zar, 1984), debido a que no se cumplían los supuestos teóricos para poder realizar un ANOVA, incluso después de realizar sin éxito diferentes transformaciones. Para aquellas especies en las que sólo se aplicaron tratamientos de temperatura (*C. salviifolius* y *C. vitalba*), se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Zar, 1984). En aquellos tratamientos en que los efectos fueron estadísticamente significativos, se realizaron comparaciones múltiples entre niveles mediante el test no paramétrico de Tukey. El efecto del tratamiento de frío fue valorado mediante un ANOVA de un factor, puesto que se cumplieron los supuestos del análisis de la varianza.

Resultados

El tratamiento de carbón no produjo en ninguna de las especies en que se aplicó efectos significativos en la germinación ni a las cuatro semanas (test no paramétrico de Kruskal-Wallis, *C. humilis*: $H = 0.58$; *P. latifolia*: $H = 0.02$; *P. lentiscus*: $H < 0.001$; *R. officinalis*: $H = 0.03$; $p > 0.1$ para todas las especies), ni a las doce semanas (*C. humilis*: $H = 0.09$; *P. latifolia*: $H = 2.34$; *P. lentiscus*: $H < 0.001$; *R. officinalis*: $H = 0.005$; $p > 0.1$ para todas las especies).

Tampoco se observaron interacciones significativas entre los tratamientos de temperaturas y de carbón ni a las cuatro semanas (*C. humilis*: $H = 0.36$; *P. latifolia*: $H = 0.26$; *P. lentiscus*: $H < 0.001$; *R. officinalis*: $H = 0.096$; $p > 0.75$ para todas las especies), ni a las 12 semanas (*C. humilis*: $H = 0.66$; *P. latifolia*: $H = 2.06$; *P. lentiscus*: $H < 0.001$; *R. officinalis*: $H = 0.01$, $p > 0.1$ para todas las especies).

Los tratamientos de temperatura tuvieron efectos diferentes en las distintas especies (Figura 1):

Chamaerops humilis. Los tratamientos de temperatura no presentaron efecto significativo sobre la germinación ni a las cuatro semanas ($H = 5.01$, $p > 0.05$) ni a las doce semanas ($H = 4.26$, $p > 0.1$). Hay que destacar los elevados porcentajes de germinación (variando entre el 69% y el 77%) obtenidos a las doce semanas en los tres tratamientos.

Phyllirea latifolia. La temperatura tuvo un efecto significativo en la germinación de las semillas, tanto a las cuatro ($H = 33.96$, $p < 0.01$), como a las doce semanas ($H = 13.61$, $p < 0.01$). Este efecto se debió al incremento de la germinación producida por el tratamiento de 120 °C que fue significativamente diferente a las cuatro (test de Tukey, control vs 120 °C, $q = 7.25$, $p < 0.01$; 70° vs 120 °C, $q = 7.02$, $p < 0.01$) y a las doce semanas (control vs 120°C, $q = 3.425$, $p < 0.05$; 70 °C vs 120 °C, $q = 5.12$, $p < 0.01$). No hubo diferencias significativas entre el tratamiento control y el de 70°C ($q = 0.24$, $p > 0.1$ a las cuatro semanas; $q = 1.69$, $p > 0.1$ a las doce semanas).

Pistacia lentiscus. Los dos tratamientos de calor inhibieron completamente la germinación de las semillas, mientras que en el tratamiento control ésta alcanzó el 64% a las cuatro semanas, no observándose posteriormente nuevas germinaciones. Obviamente, las diferencias entre estos tratamientos resultaron

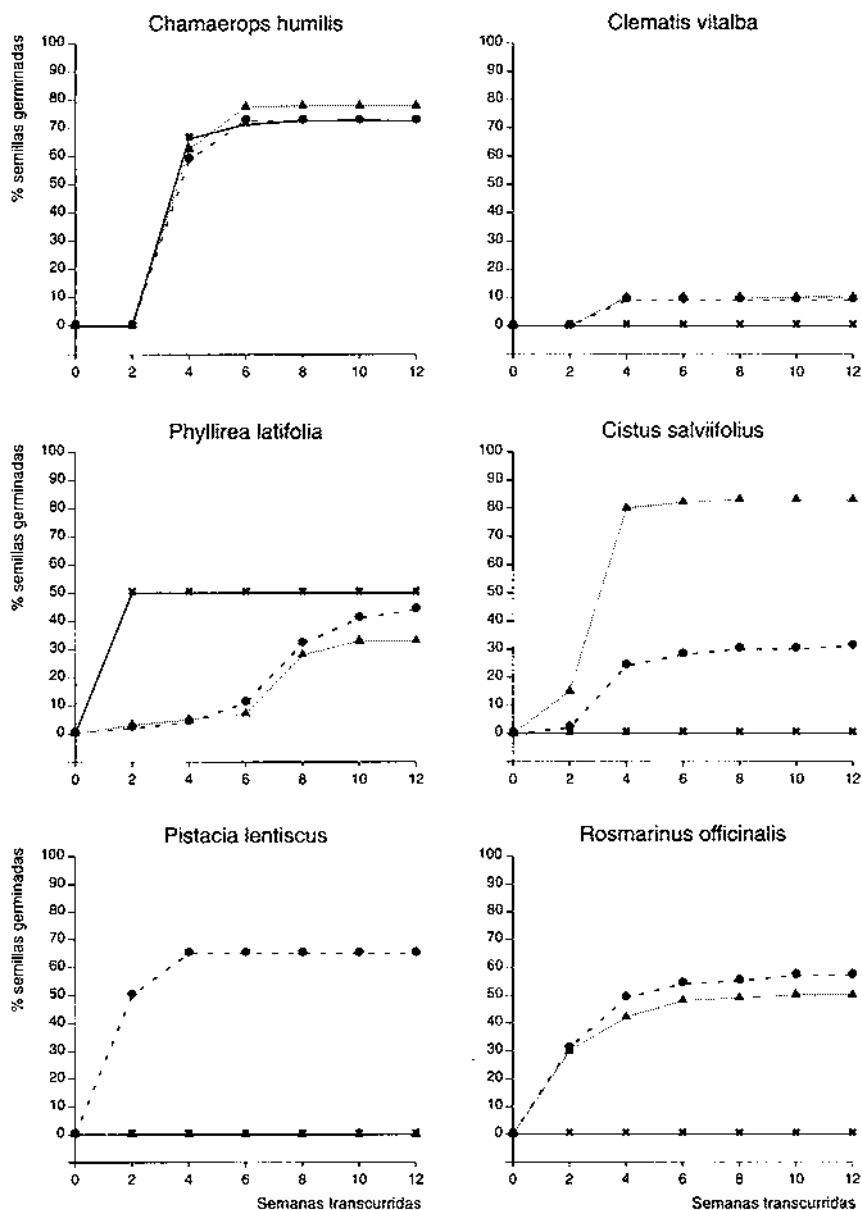


Figura 1. Medias (+SE) de los porcentajes de semillas germinadas después de los diferentes tratamientos de temperatura (—●— control;▲..... 70 °C durante 1 hora; —■— 120 °C durante 5 minutos) en las especies estudiadas.

significativas (control vs 70 °C, $q = 7.68$, $p < 0.01$; control vs 120 °C, $q = 7.68$, $p < 0.01$).

Clematis vitalba. La germinación presentó niveles muy bajos en todos los tratamientos, llegando a ser nula en el de 120 °C. La temperatura tuvo un efecto significativo en la germinación de las semillas a las cuatro semanas ($H = 10.81$, $p < 0.01$). Después de esta fecha, no se observaron nuevas germinaciones. No hubo diferencias significativas entre el control y el tratamiento de 70 °C ($q = 0.86$, $p > 0.1$), ni entre el tratamiento de 70 °C y el de 120 °C ($q = 3.07$, $p > 0.05$), pero sí entre el tratamiento control y el de 120 °C ($q = 3.93$, $p < 0.05$).

Cistus salviifolius. La temperatura tuvo un efecto significativo en la germinación de las semillas tanto a las cuatro ($H = 27.08$, $p < 0.01$), como a las doce semanas ($H = 26.94$, $p < 0.01$). El tratamiento de 120 °C inhibió totalmente la germinación, mientras que el de 70 °C la incrementó significativamente respecto al control ($q = 3.59$, $p < 0.05$ a las cuatro y a las doce semanas).

Rosmarinus officinalis. La temperatura tuvo un efecto significativo en la germinación de las semillas tanto a las cuatro ($H = 40.67$, $p < 0.01$), como a las doce semanas ($H = 40.69$, $p < 0.01$). En esta especie, el tratamiento de 120 °C inhibió completamente la germinación. Sin embargo, el tratamiento de 70 °C no provocó una germinación significativamente diferente de la observada en el control ($q = 1.63$, $p > 0.1$ a las cuatro semanas, $q = 0.64$, $p > 0.1$ a las doce semanas).

En ningún caso el tratamiento con bajas temperaturas ha incrementado el porcentaje de germinación. En *R. officinalis* el tratamiento de frío no produjo diferencias significativas respecto al control ni a las cuatro ($F = 0.36$, $p = 0.35$) ni a las doce semanas ($F = 0.03$, $p = 0.87$). Sin embargo, en *C. humilis* ($F = 6.64$, $p = 0.02$) y en *P. latifolia* ($F = 32.66$, $p = 0.0001$) se ha observado una disminución de las semillas germinadas a las doce semanas. En *P. lentiscus* esta disminución de la germinación después del tratamiento de frío sólo fue significativa a las cuatro semanas ($F = 6.14$, $p = 0.02$).

Discusión

Muñoz & Fuentes (1989) han criticado la utilización de experimentos *in vitro* para averiguar el efecto del fuego en la germinación de semillas en condiciones naturales, debido a que en un fuego real se alcanzan temperaturas más altas y durante un período de tiempo más prolongado que las aplicadas normalmente en los estudios de laboratorio. Otros autores han encontrado efectos del tipo de sustrato utilizado sobre los niveles de germinación (Wicklow, 1977; Jones & Schlesinger, 1980). No obstante, Keeley (1987) demostró que este efecto del sustrato no impedía detectar el efecto significativo de los tratamientos aplicados en el laboratorio a varias especies leñosas del chaparral. La cantidad de riego aplicado después de la siembra también puede afectar significativamente a los

niveles de germinación. De hecho, pruebas preliminares realizadas con semillas de *C. humilis* mostraron una disminución drástica de la germinación al reducir la cantidad de agua aplicada. Otros factores ligados a la fase de predispersión de las semillas, como el parasitismo, pueden afectar también de forma importante a los niveles de germinación en condiciones naturales (Louda, 1989).

Parece pues difícil hacer generalizaciones sobre la germinación de una especie tras un incendio concreto a partir de su comportamiento en experimentos de laboratorio. No obstante, es indudable que la información obtenida en estudios de laboratorio permiten hacer comparaciones útiles entre diferentes especies, así como detectar los límites máximos de tolerancia a niveles altos de temperatura o un posible efecto estimulador del calor (Keeley, 1991).

Los resultados encontrados permiten ver que hay una evidente diferencia entre las respuestas de las cinco especies frente a distintas condiciones de los tratamientos aplicados. Estas especies presentarían una diferenciación de su nicho de regeneración (Grubb, 1977) respecto a las condiciones experimentadas durante un incendio, lo cual puede determinar la pauta espacial de distribución de las plántulas de estas especies después de un incendio, atendiendo a la variación de las temperaturas experimentadas durante el fuego en una área determinada.

Es interesante observar que las semillas de dos especies generalmente reconocidas como germinadoras después de los incendios (*R. officinalis*, *Cistus salvifolius*) experimentaron una mortalidad total después de ser sometidas a altas temperaturas, a pesar de que el tiempo de exposición a esas temperaturas fue relativamente corto. En ambos casos, la germinación en ausencia de cualquier tratamiento de calor es apreciable. En *R. officinalis* esta germinación de las semillas no sometidas a tratamiento de calor es especialmente importante y no difiere de la observada después del tratamiento de temperatura más débil. Las condiciones en las que se da una abundante germinación de esta especie después de un fuego no serían fundamentalmente diferentes de las que desencadenan su germinación en claros de vegetación en ausencia de fuego. Esto apoyaría la idea de la existencia de presiones selectivas, diferentes de las altas temperaturas, sobre el carácter de cubierta dura.

En el caso de *C. salvifolius*, sí existe un aumento de la germinación a niveles moderados de temperatura. Resultados similares ya se habían observado en esta especie y en otras del mismo género (Oustric, 1984; Cucó, 1985), aunque los niveles observados por estos autores en ausencia de calor eran apreciablemente más bajos. Esta pauta de germinación es frecuente en especies del chaparral californiano para las cuales temperaturas superiores a 150 °C durante unos pocos minutos resultan letales (Keeley, 1991). En estos casos, y en ausencia de efecto significativo de otros productos de la combustión, cabría suponer que pueden haber existido otras fuerzas selectivas, favorecedoras de un banco de semillas persistente, que han conducido a la adquisición de cubiertas protectoras u otros mecanismos de dormición (Zedler & Zammit, 1989; Keeley, 1991). No obstante, hay que tener en cuenta que otros productos más complejos, producidos en incendios naturales, podrían tener un efecto estimulador en la germinación. Este tipo de productos que incluyen restos de varias especies no ha sido estudiado en este trabajo.

Entre las especies típicamente rebrotadoras son de destacar los porcentajes de germinación relativamente altos observados en *C. humilis* y *P. latifolia*, tanto en

el control como en los tratamientos de temperatura. Aunque carecemos de información precisa acerca de las pautas de germinación de estas especies en condiciones naturales, la aparente rareza de plántulas después de incendios puede estar relacionada con otros factores como la escasez de banco de semillas o de condiciones locales apropiadas para romper la dormición de estas semillas.

Si suponemos que en el suelo existe un gradiente de disminución de los tamaños de las semillas en profundidad, las semillas de menor tamaño (*R. officinalis*, *C. vitalba*, *C. salviifolius*) se encontrarían en los niveles más profundos, donde tienen más probabilidades de sobrevivir debido a que las temperaturas alcanzadas durante el incendio son menores. Las semillas de mayor tamaño, podrían no ser afectadas sustancialmente por condiciones de temperatura más extremas, más parecidas a las que se experimentan en la superficie (*C. humilis*), o incluso ver estimulada su germinación (*P. latifolia*). En este sentido, sería útil tener datos reales acerca de la distribución vertical de las semillas de estas especies del perfil edáfico.

En *P. lentiscus*, los resultados obtenidos apuntan a una considerable sensibilidad al fuego. No obstante, en esta especie el establecimiento de nuevas plantas en periodos sin fuego es bastante frecuente. Por lo tanto, el mantenimiento de las poblaciones de *P. lentiscus* no estaría ligado al establecimiento de nuevos individuos inmediatamente después del fuego.

La ausencia de una estimulación por altas temperaturas en la mayoría de las especies estudiadas, implica que estas condiciones no constituyen un mecanismo importante en la interrupción de la dormición de sus semillas. Es muy probable que las semillas no lleguen a persistir muchos años en el suelo debido en gran medida a las altas tasas de mortalidad que experimentan debido a la depredación por vertebrados (*C. humilis*, *P. lentiscus*) o por artrópodos (*R. officinalis*). En caso de escapar a la depredación, carecemos de información acerca del tiempo que pueden permanecer viables, aunque en alguna especie rebrotadora californiana se ha observado que éste no es demasiado prolongado (Lloret & Zedler, 1991).

Algunos estudios realizados en la región mediterránea de California han demostrado la necesidad de un periodo de almacenamiento en frío para las semillas de especies de montaña; para las especies que viven cerca de la costa este paso no resultó necesario (Keeley, 1991). Estos resultados parecen concordar con los obtenidos en las especies utilizadas en nuestro trabajo, todas ellas de distribución próxima al litoral y con límite altitudinal moderado.

Agradecimientos

A Montse Rodríguez por su ayuda en la recolección de las semillas y en el trabajo de laboratorio. A Luis López Soria por sus comentarios al manuscrito. Este trabajo ha sido financiado en parte por el proyecto de la CICYT-INIA número FOR91-1054.

Referencias

- Christensen, N.L.; Muller, C.H. 1975. Relative importance of factors controlling germination and seedling survival in *Adenostoma* chaparral. *Am. Midl. Nat.* 93: 71-78.
- Cucó, M.L. 1985. Aspectes sobre la regeneració en brolles d'estepa (*Cistus spp.* i regeneració del pi blanc (*Pinus halepensis*). Tesina de Llicenciatura, Facultat de Ciències, Universitat Autònoma de Barcelona. Bellaterra.

- Gill, A.M. 1981. Fire adaptative traits of vascular plants. Proc. Conf. Fire Regimes and Ecosystems Properties. USDA. For. Ser. Gen. Tech. Rep. WO 26: 208-230.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biol. Rev. 52: 107-145.
- Jones, C.S.; Schlesinger, W.H. 1980. *Emmenanthe penduliflora* (Hydrophyllaceae): further consideration of germination response. Madroño 27: 122-125.
- Keeley, J.E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. Ecology 68: 434-443.
- 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral. Botanical Review 57: 81-116.
- Keeley, J.E.; Morton, B.A.; Pedrosa, A.; Trotter, P. 1985. Role of allelopathy, heat and charred wood in the germination chaparral and suffrutescents. Journal of Ecology 73: 455-458.
- Keeley, J.E.; Zedler, P.H. 1978. Reproduction of chaparral shrubs after fire: a comparison of sprouting and seeding strategies. Am. Midl. Nat. 99: 142-161.
- Lloret, F.; Zedler, P.H. 1991. Recruitment pattern of *Rhus integrifolia* populations in periods between fire in chaparral. Journal of Vegetation Science 2: 217-230.
- López-Soria, L.; Castell, C. 1992. Comparative genet survival after fire in woody Mediterranean species. Oecologia 91: 493-499.
- Louda, S.M. 1989. Predation in the dynamics of seed regeneration. En: M.A. Leck; V.T. Parker; R.L. Simpson. Ecology of soil seed banks. Academic Press. San Diego, p. 65-89.
- McPherson, J.K.; Muller, C.H. 1969. Allelopathic effects of *Adenostoma fasciculatum* «chamise» in the California chaparral. Ecol. Monog. 39: 177-198.
- Muñoz, M.R.; Fuentes, E.R. 1989. Does fire induce shrub germination in Chilean matorral? Oikos 56: 177-181.
- Naveh, Z. 1974. Effects of fire in the Mediterranean Region. En: T.T. Kozlowski; C.E. Ahlgren (eds.) Fire and Ecosystems. Academic Press. Nueva York, p. 401-434.
- Oustric, J. 1984. Le feu et l'écophysologie de la germination de quelques espèces de garrigues du Bas Languedoc. CNRS-CEPE. École National d'Ingénieurs. Dijon, Quetigny.
- Riba, M.; Terradas, J. 1987. Característiques de la resposta als incendis en els ecosistemes mediterranis. En: J. Terradas (coord.). Ecosistemes terrestres. La resposta als incendis i a d'altres perturbacions. Diputació de Barcelona. Barcelona, p. 63-75.
- Sweeney, J.R. 1956. Responses of vegetation to fire. University of California, Publications in Botany 28: 143-215.
- Trabaud, L. 1979. Étude du comportement du feu dans la Garigue de Chêne kermes a partir des températures et des vitesses de propagation. Ann. Sci. Forest. 36: 13-38.
- 1987. Fire and survival traits of plants. En: L. Trabaud (ed.). The role of fire in ecological systems. SPB Academic Publishing. The Hague, p. 65-89.
- Wicklow, D.T. 1977. Germination response in *Emmenanthe penduliflora* (Hydrophyllaceae). Ecology 58: 201-205.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2nd ed. Prentice Hall. Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zedler, P.H. 1981. Vegetation change in chaparral and desert communities in San Diego county, California. En: D.C. West; H.H. Shugart; D. Botkin (eds.) Forest succession. Concepts and applications. Springer-Verlag. Nueva York, p. 406-430.
- Zedler, P.H.; Zammit, C.A. 1989. A population-based critique of concepts of change in the chaparral. En: Keeley, S.C. (ed.) The California chaparral. Paradigms reexamined. Natural History Museum of Los Angeles County Sciences Series 34. Los Angeles, p. 73-83.