

**Capítulo 3**

**Limitación del reclutamiento de *Pinus nigra* en un gradiente de condiciones ambientales post-incendio**



## 1. Introducción

Los fuegos tienen un enorme efecto sobre los ecosistemas, modificando las condiciones ambientales asociadas con la estructura de la vegetación (Lloret 1998). Después del fuego, los microhábitats disponibles (o la proporción de diferentes tipos de microhábitats) son normalmente diferentes a los que había antes del fuego. Los efectos inmediatos del fuego son diversos: (i) reducción de la cobertura vegetal, lo que incrementa la cantidad de luz que llega al suelo, aumenta las fluctuaciones de temperatura, y afecta a la disponibilidad de agua para las plantas; (ii) destrucción de biomasa, lo que origina pérdida neta de nutrientes por volatilización, acumulación de nutrientes en las cenizas en el suelo, incremento del pH y otras variaciones en las propiedades físicas de los suelos (Canadell y Fontanillas 1987; Alcañiz et al. 1996); y (iii) eliminación de las plantas herbáceas y leñosas, que pueden afectar seriamente a la supervivencia y crecimiento de las plántulas de especies arbóreas mediante competencia por recursos (como luz, agua y nutrientes) (Morris et al. 1993), aunque también puede ofrecer protección frente a los herbívoros o la radiación excesiva (Tyler y D'Antonio 1995; Callaway y Davis 1998; Lloret 1998). Aunque la recuperación post-incendio de muchas plantas mediterráneas a menudo se consigue con éxito mediante rebrote a partir de estructuras subterráneas o germinación de semillas almacenadas en el suelo o en la copa (Hodgkinson 1998; Thanos 1999; Domínguez et al. 2002), algunas especies germinadoras mediterráneas no tienen ningún mecanismo eficiente de regeneración post-incendio (p.e. Piusi 1992; Retana et al. 2002) o muestran regeneración irregular o escasa en determinadas situaciones (Ne'eman et al. 1992; Lloret 1998). El fracaso de la regeneración natural de especies germinadoras después del fuego se ha atribuido a la falta de semillas viables en una gran parte de la zona quemada. Cuando las semillas sobreviven al fuego, el reclutamiento se hace difícil, ya que la llegada de semillas normalmente queda restringida a pocos metros de los márgenes no quemados (Kneeshaw y Bergeron 1998; Turner et al. 1998).

Sin embargo, junto a la capacidad de proveer suficientes semillas, la regeneración de las plantas también depende de la capacidad de las semillas de germinar, y de la posterior supervivencia de las plántulas. Estos procesos están influidos por la disponibilidad de microhábitats favorables (es decir, lugares adecuados para germinar y sobrevivir pero también para escapar de los depredadores), cuya abundancia y características dependen de la estructura de la vegetación (Rusch 1992; Lloret 1998). Es importante determinar cuales son los factores que afectan a estos estadios vitales, porque los microhábitats y condiciones ambientales favorables en cada uno de ellos no son necesariamente los mismos (Schupp 1995, Jordano y Herrera 1995; Ne'eman y Izhaki 1998). Algunos autores han dado mayor importancia a los factores abióticos, como la disponibilidad hídrica (Enright y Lamon 1992), la luz (Williams y Johnson 1992; Everham et al. 1996) o la materia orgánica (Everham et al. 1996; Nakamura 1996), mientras que otros han destacado los bióticos, como la competencia (Capo-

Arteaga y Newton 1991; Jinks y Mason 1998), o la herbivoría (Hanley y Fenner 1997; Maron 1997). Sin embargo, cada microhábitat es una combinación de factores físicos y bióticos (Enright y Lamont 1992), y la probabilidad de reclutamiento en cada uno es el resultado del efecto conjunto de todos estos factores (Jordano y Herrera 1995).

*Pinus nigra* Arnold subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco (nomenclatura según Castroviejo et al. 1986) está ampliamente distribuido en las zonas de media montaña del noreste de la cuenca mediterránea (Barbéro et al. 1998). Los bosques de *P. nigra* del noreste de la Península ibérica han sufrido grandes incendios en las últimas dos décadas, que han reducido en más de un 25% el área de distribución de la especie en la región (Espelta et al. 2002) debido a su falta de reclutamiento después del fuego (Trabaud y Campant 1991; Espelta et al. 2002; Retana et al. 2002). En los primeros años después del fuego, la densidad de plántulas de *P. nigra* es prácticamente nula (Retana et al. 2002). Así, muchas zonas originariamente dominadas por pinos cambian después del fuego a comunidades dominadas por encinas y robles (*Quercus ilex*, *Q. cerrioides*) o por prados y matorrales sin regeneración de especies arbóreas (Espelta et al. 2002, Retana et al. 2002). Después del fuego, la capacidad de las semillas que alcanzan la zona quemada de germinar y establecerse en el nuevo escenario creado por el fuego (donde hay una proporción distinta de microhábitats) es decisiva para el mantenimiento de la especie en las zonas quemadas. Este estudio analiza, mediante experimentos de campo y de invernadero, el patrón de germinación de las semillas y de establecimiento de las plántulas de *P. nigra* en un gradiente de condiciones ambientales post-incendio. Se plantean dos objetivos específicos en el estudio. Por una parte, como *P. nigra* es considerada una especie de pino tolerante a la sombra que regenera bien bajo su propia cubierta (Retana et al. 2002), la cobertura aparece como un factor determinante del reclutamiento en esta especie. El primer objetivo del estudio es evaluar experimentalmente la respuesta de las semillas y las plántulas a diferentes niveles de cobertura. Sin embargo, las condiciones ambientales en el campo son muy heterogéneas, y el reclutamiento puede tener lugar en microhábitats con similar grado de cobertura pero diferencias importantes en otras variables. Por ello, el segundo objetivo es evaluar la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas en los principales microhábitats que se pueden encontrar en un gradiente desde zonas recientemente quemadas hasta bosques no quemados, y relacionar estos valores con las características ambientales de cada microhábitat. Los resultados obtenidos pueden dar importantes pistas para conocer la regeneración natural post-incendio de los bosques de *P. nigra*, que están incluidos en la lista de hábitats del Apéndice de la Directiva 92/43/EEC de la Unión Europea ("9530-Bosques de pinos submediterráneos con pino laricio endémico") como "de interés prioritario para la Comunidad", y puede aportar una guía práctica para la restauración de zonas quemadas.

## 2. Material y métodos

### 2.1. Experimento 1. Germinación de semillas y supervivencia y crecimiento de plántulas en condiciones ambientales controladas

El experimento se inició en abril de 2000 en los campos experimentales de la Universidad Autónoma de Barcelona bajo una cubierta de plástico de 6 m de altura que permitía la libre circulación de aire por los laterales, de manera que era de esperar que las fluctuaciones de temperatura simularan adecuadamente las condiciones naturales. En el experimento simulamos cinco niveles de cobertura desde pleno sol (reducción de un 20% por la cubierta de plástico) hasta máxima cobertura, integrando el rango de variación encontrado en los bosques mediterráneos (Espelta et al. 1995). En las regiones mediterráneas, la cobertura integra la interacción entre luz y agua, ya que la pérdida de agua es mayor en los tiestos expuestos a plena luz que en los sombreados (Laman 1995; Broncano et al. 1998). El sombreado se simuló reduciendo la luz incidente mediante mallas de sombreado estándar (TS-GIRÓ). Las plantas de los cinco niveles de luz recibieron la misma cantidad de agua. La cantidad de agua fue estimada a partir de los valores de precipitación obtenidos a partir del área de distribución de *P. nigra* en Cataluña, que está en un rango que oscila entre 650 y 850 mm/año. Escogimos un valor elevado en este rango, 800 mm/año, porque el lugar donde se llevó a cabo el experimento era ligeramente más cálido que la mayoría de las zonas donde está presente *P. nigra* y, por tanto, la evapotranspiración podía ser más elevada. Los valores de riego mensuales se estimaron a partir del patrón mensual de precipitación obtenido en las estaciones meteorológicas próximas. Los tiestos se regaban cada quince días, ya que la información obtenida en estas estaciones meteorológicas mostró que el 70-80% de la precipitación mensual caía en solo dos días. No se hizo ningún riego compensatorio para equilibrar las diferencias en el contenido de agua en el suelo producto de los tratamientos de sombreado. Los diferentes niveles de cobertura permitieron definir un gradiente de condiciones ambientales (Figura 1):

- **Radiación.** La cantidad de luz que reciben las plántulas de cada nivel de cobertura se obtuvo midiendo la radiación fotosintéticamente activa (PAR) bajo cada malla de sombreado con un ceptómetro. Se realizaron 10 medidas en cada una de las tres réplicas por nivel de cobertura (ver después) a mediodía en verano, cuando la radiación solar era máxima. Después de cada medida se tomó una medida de PAR de referencia fuera de la malla. El porcentaje de PAR de cada nivel se calculó como el cociente entre el valor medio de PAR en ese nivel y el valor de referencia sin malla. Se confirmó el claro gradiente de radiación entre los diferentes niveles de cobertura ( $F_{4, 10}=597,4$ ,  $p<0,001$ ), disminuyendo desde 80% en C1 hasta 50, 30, 20 y finalmente 9% en C5 (Figura 1A).

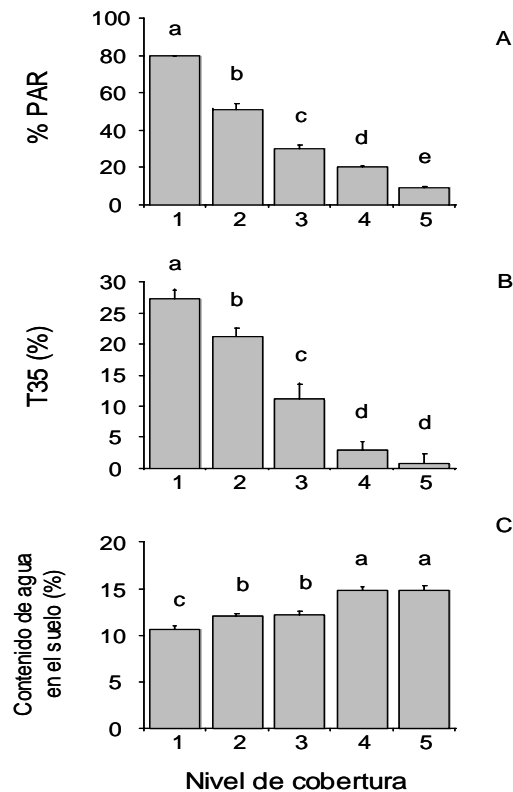


Figura 1. Media ( $\pm$ SE) de las variables ambientales medidas en los diferentes niveles de cobertura (desde 1 –pleno sol- hasta 5 –máxima cobertura-) del experimento 1: A) porcentaje de radiación fotosintéticamente activa (PAR), B) porcentaje de temperaturas por encima de 35 °C (T35); y C) contenido de agua en el suelo (en porcentaje). Las barras verticales corresponden a +1 SE de la media. Las distintas letras indican diferencias significativas entre niveles de cobertura según la prueba a posteriori de Fisher's PLSD (con  $p < 0.05$ ). En cada nivel de cobertura, N=3 para %PAR y T35, y N=9 para contenido de agua en el suelo.

- **Temperatura.** Las medidas de temperatura se realizaron con registradores continuos de temperatura Stow Away Tidbit Temp Logger. Colocamos unos por replica, es decir, tres por nivel de cobertura, en la superficie del suelo de los tiestos sin plántula utilizados para las medidas de agua (ver a continuación). Se registraron cuatro medidas por hora durante siete días consecutivos a finales de julio. El estrés térmico que sufren las plantas en cada nivel de cobertura se calculó como la proporción de registros con valor superior a 35 °C (a partir de ahora, T35). Los valores de temperatura (transformados mediante arco seno raíz cuadrada) variaron entre niveles ( $F_{4, 10}=58,7$ ,  $p < 0,001$ ): el porcentaje de valores de temperatura por encima de 35 °C disminuyó desde 27,2% en C1 hasta 21,2, 11,1, 2,8 y 0,7% en C2, C3, C4 y C5, respectivamente (Figure 1B).

- **Contenido de agua en el suelo.** A fin de obtener información sobre el contenido de agua en los niveles de cobertura sin alterar las plántulas, se instalaron tres tiestos adicionales por

réplica. Estaban rellenos con el mismo sustrato y se regaban igual que los otros (ver a continuación), pero no tenían plántula. En cada uno de ellos, se realizaron medidas de contenido de agua en el suelo mediante el uso de un Tektromix 1502 C TDR (Time Domain Reflectometry). El muestreo se realizó en dos periodos del año, primavera (mayo) y verano (Julio) durante tres días consecutivos. El patrón fue similar en ambas épocas, aunque los valores de primavera fueron casi el 50% mayores que los de verano. Las tres muestras de cada replica se consideraron conjuntamente (es decir, había N=9 valores por nivel de cobertura). El contenido de agua en el suelo aumentó con el gradiente de cobertura ( $F_{4,40}=19,0$ ,  $p<0,001$ ). Los valores de verano aumentaron desde 10,6% en C1 hasta 12,0, 12,2, 14,8 y 14,8% en los restantes niveles, respectivamente (Figure 1C).

El experimento tenía dos partes. En la primera se evaluaba la supervivencia y crecimiento de las plántulas. Las plántulas utilizadas en el experimento se obtuvieron a partir de semillas de *P. nigra* germinadas en condiciones de laboratorio. Las plántulas recién emergidas (de una semana de vida) fueron plantadas individualmente en tiestos de plástico de 1,75 l rellenos con sábulo y turba. Utilizamos 21 plántulas por replica y tres replicas por nivel de cobertura (N=315 plántulas; 21 plántulas x 3 réplicas x 5 niveles de cobertura). Las replicas fueron distribuidas aleatoriamente bajo la cubierta de plástico, y las plántulas se distribuyeron aleatoriamente en los diferentes niveles de cobertura. La supervivencia de las plántulas se evaluó mensualmente de abril a diciembre de 2000, y también al final del segundo y tercer años, es decir, diciembre de 2001 y 2002. La altura de todas las plántulas se midió en diciembre de 2000, 2001 y 2002. En diciembre de 2001, se escogió al azar una muestra de cinco plántulas por nivel de cobertura y réplica (N=75 plántulas; 5 plántulas x 3 réplicas x 5 niveles de cobertura). La biomasa se separó en raíz, tallo y hojas. Cada componente se secó a 60 °C y se pesó. A partir de los datos originales, se derivaron los siguientes índices de distribución de la biomasa: la relación raíz-tallo, LWR (leaf weight ratio), SWR (stem weight ratio), y RWR (root weight ratio). Como las plántulas empezaron a producir hojas adultas al principio del tercer año, también contamos el número de hojas adultas de todas las plántulas en diciembre de 2002 como medida de la variación morfológica entre las plántulas de los diferentes tratamientos de cobertura.

En la segunda parte del experimento, se evaluó la germinación de semillas en condiciones de invernadero. El estudio se llevó a cabo en marzo de 2001. Colocamos seis replicas por nivel de cobertura. En cada replica, se colocaron veinticinco semillas (N=750 semillas; 25 semillas x 6 réplicas, x 5 niveles de cobertura) en tiestos de 1,75 l rellenos con el mismo sustrato que los de establecimiento de plántulas. El número de semillas germinadas se evaluó semanalmente durante los siguientes dos meses desde el inicio del experimento.

Los efectos del nivel de cobertura y el año sobre la supervivencia y la altura de las plántulas se analizaron mediante ANOVA de medidas repetidas. La germinación de semillas y los diferentes índices de repartición de biomasa de las plántulas (previamente transformados con arcoseno raíz cuadrada) se analizaron utilizando ANOVAs. Las diferencias entre niveles para los factores principales se analizaron utilizando la prueba a posteriori de Fisher PLSD. Para confirmar la normalidad y homoscedasticidad de los datos se analizaron los residuos.

## 2.2. Experimento 2. Germinación de semillas y establecimiento de plántulas en diferentes microhábitats en el campo

Este experimento se llevó a cabo en tres zonas localizadas en las comarcas de Bages, Berguedà y Solsonés (Cataluña), en zonas afectadas por dos grandes incendios en 1994 y 1998 (para áreas de estudio, véase también Figura 1 del Capítulo 2). Como consecuencia del fuego, la vegetación original dominada por bosques de *P. nigra* (Gracia et al. 2000) cambió a un nuevo paisaje compuesto por una combinación de rodales mixtos de robles y encinas y matorrales sin vegetación arbórea (Espelta et al. 2002; Retana et al. 2002).

En cada zona se identificaron siete microhábitats, con el objetivo de cubrir un amplio rango de microhábitats en donde las plántulas de *P. nigra* pueden establecerse en un gradiente de tiempo después del fuego.

- *Suelo desnudo*. La cobertura vegetal era prácticamente nula. Correspondía al microhábitat presente justo después del fuego. En la zona de Castelltallat estas parcelas estaban localizadas en un área quemada en el incendio de 1998. En las otras dos zonas, las parcelas de suelo desnudo estaban localizadas en un área quemada experimentalmente en diciembre de 1998 por un fuego controlado (Espelta et al. 2003).
- *Hierbas bajas*. Este microhábitat estaba dominado por un estrato herbáceo compuesto por gramíneas de baja altura (<30 cm) rodeadas por suelo desnudo.
- *Hierbas altas*. Las especies dominantes en este microhábitat eran también gramíneas pero de mayor tamaño (50-100 cm), que prácticamente tenían una cobertura completa del terreno.
- *Arbustos*. Correspondía a zonas donde dominaban arbustos de diferentes especies (principalmente *Rosmarinus officinalis*, pero también otras especies leñosas como *Dorycnium hirsutum* o *Dorycnium pentaphyllum*) que dejaban pocos claros entre ellos.



- *Rebrotadoras*. Este microhábitat estaba localizado bajo las copas de los individuos de *Q. ilex* y *Q. cerrioides* rebrotados después del fuego de 1994. Estas plantas tenían una altura de 1,5-4 m. La cobertura herbácea en este microhábitat era del 45-60%.
- *Bosque abierto*. Se trataba de trozos de bosque de *P. nigra* parcialmente quemados en el incendio de 1994, que todavía tenían árboles adultos vivos en la cubierta, pero en una densidad baja (350-470 pies/ha). La cobertura herbácea era del 65-80%.
- *Bosque cerrado*. Se trataba de bosques de *P. nigra* no quemados en, al menos 70 años. Tenían una densidad de árboles elevada (1.550-2.200 pies/ha) y una cobertura herbácea del 15-30%.

Con el fin de caracterizar las variables ambientales que pueden afectar al establecimiento de plántulas en los diferentes microhábitats, se midieron las siguientes variables en el campo:

- Radiación. El porcentaje de PAR en cada microhábitat se calculó de manera similar a la del experimento 1. Se tomaron tres medidas en cada replica y zona (y el valor correspondiente de PAR de referencia en una zona sin vegetación) a mediodía con un ceptómetro.
  - Temperatura. Las medidas de temperatura se realizaron con registradores Stow Away Tidbit Temp Logger. En total se dispusieron ocho registradores en la proximidad de una plántula en cada microhábitat y zona. Se registraron cuatro medidas por hora durante siete días consecutivos a finales de junio. De nuevo, la proporción de registros con valor superior a 35 °C se utilizó para estimar el estrés térmico sufrido por las plantas en cada microhábitat.
  - Contenido de agua en el suelo. Se realizaron medidas de contenido de agua en el suelo utilizando un Tektromix 1502 C TDR y tres sondas de 20 cm de profundidad por microhábitat y zona durante tres días consecutivos en julio, cuando el estrés hídrico de las plántulas era máximo.
  - Pedregosidad. Se calculó como la proporción de fracción gruesa (>2 mm) en cinco muestras de suelo por tratamiento y zona.
- \* Materia orgánica. El contenido de material orgánica en el suelo se determinó siguiendo la técnica clásica de oxidación en vía húmeda o método de Walkley-Black (Nelson y Sommers 1982) con las mismas muestras utilizadas para determinar la pedregosidad.

En cada zona se colocaron tres parcelas en cada tipo de microhábitat. Cada réplica consistía en una parcela de 3x3 m<sup>2</sup>, donde se plantaron diez plántulas recién emergidas (de una semana de vida) de manera regular (N=630 plántulas; 10 plántulas x 3 réplicas x 7 microhábitats x 3 zonas). En el microhábitat de rebrotadoras, las plántulas se colocaron bajo individuos rebrotados de *Quercus*. La supervivencia de las plántulas se controló mensualmente durante los siguientes nueve medes desde el inicio del experimento (de abril 2000 a enero 2001).

En cada zona se colocó una cuarta parcela de 3x3 m<sup>2</sup> de cada uno de los siete microhábitats. Un centenar de semillas de *P. nigra* obtenidas a partir de piñas recogidas en árboles de la zona de estudio se distribuyeron sobre toda la superficie de cada parcela (N=2100 semillas; 100 semillas x 1 parcela x 7 microhábitats x 3 zonas). En el caso del microhábitat de rebrotadoras, la siembra se llevó a cabo en individuos diferentes a los escogidos para la plantación de plántulas. En las parcelas de germinación, se contó el número de plántulas emergidas en enero de 2001.

El análisis de los datos de las variables ambientales y la supervivencia de plántulas en los diferentes microhábitats y zonas se llevó a cabo mediante ANOVAs de dos factores. Para confirmar la normalidad y homoscedasticidad de los datos se analizaron los residuos. Se transformaron los datos de T35 a arcoseno raíz cuadrada para su normalización. Los datos de germinación de semillas fueron analizados mediante una ANOVA de un factor. Dado que las transformaciones aplicadas no normalizaban estos datos de germinación, en este caso se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis en lugar del ANOVA. Las diferencias entre niveles para los factores principales se analizaron utilizando la prueba a posteriori de Fisher PLSD. Se utilizó una regresión múltiple paso a paso para analizar el efecto de las variables ambientales (i.e., radiación, temperatura, contenido de agua en el suelo, material orgánica y pedregosidad) sobre la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas. Estos análisis se llevaron a cabo utilizando los valores medio de cada microhábitat y zona (n=21).

### 3. Resultados

#### 3.1. Experimento 1

##### a) Germinación de semillas en los diferentes niveles de cobertura

La germinación de semillas varió en los diferentes niveles de cobertura ( $F_{4, 25}=11,6$ ,  $p<0,001$ ), siendo baja en los niveles con menor cobertura (80 y 50%), pero con valores  $> 60\%$  en los tres niveles con mayor cobertura (Figura 2).

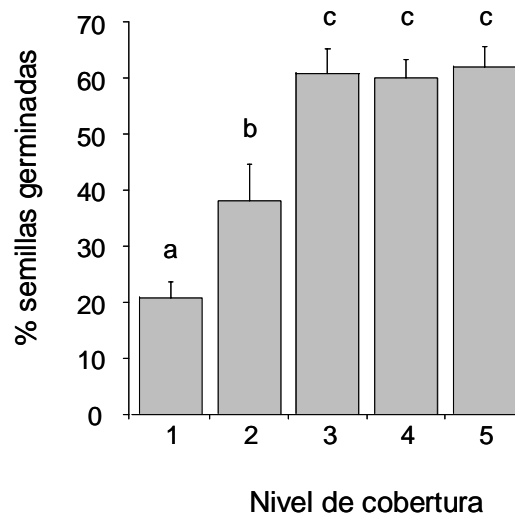


Figura 2. Media ( $\pm$ SE) de porcentaje de germinación de semillas en los diferentes niveles de cobertura (desde 1 –pleno sol- hasta 5 –máxima cobertura-) del experimento 1. Las barras verticales corresponden a  $+1$  SE de la media. Las distintas letras indican diferencias significativas entre niveles de cobertura según la prueba a posteriori de Fisher's PLSD (con  $p<0,05$ ).  $N=6$  cada nivel de cobertura.

##### b) Supervivencia de plántulas en los diferentes niveles de cobertura

La supervivencia de plántulas varió a lo largo del tiempo ( $F_{2, 20}=84,1$ ,  $p<0,001$ ), siendo alta en el primer (84,1%) y segundo años (81,9%), pero disminuyendo en el tercero (42,4%). Esta supervivencia varió significativamente la cobertura ( $F_{4, 20}=104,6$ ,  $p<0,001$ ), aumentando del nivel más bajo al nivel más alto de cobertura (Figura 3A). La interacción entre los dos factores no fue significativa ( $F_{8, 20}=2,1$ ,  $p=0,11$ ).

La altura de las plántulas mostró un patrón similar, con valores que aumentaban a lo largo del tiempo ( $F_{2, 20} = 38,4$ ,  $p < 0,001$ ;  $\text{media} \pm \text{SE}$  altura:  $7,2 \pm 0,2$ ,  $7,3 \pm 0,2$  y  $8,4 \pm 0,3$  cm en el primer, segundo y tercer años, respectivamente), y diferencias significativas entre niveles de cobertura ( $F_{4, 20} = 10,1$ ,  $p = 0,0015$ ). La altura de las plántulas aumentó desde el tratamiento sin cobertura hasta el más sombreado (Figura 3B). La interacción entre ambos factores no fue significativa.

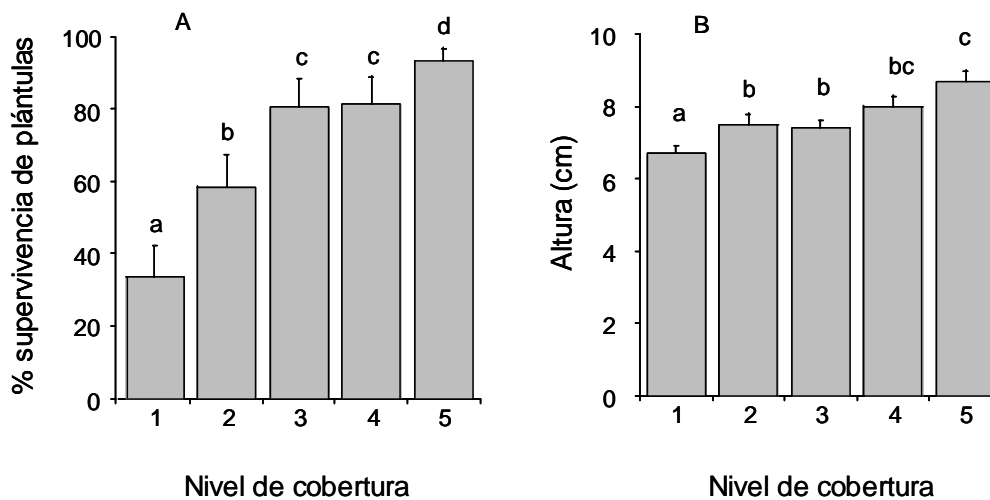


Figura 3. Media ( $\pm$ SE) de (A) supervivencia de plántulas, y (B) altura de las plántulas en los diferentes niveles de cobertura (desde 1 –pleno sol- hasta 5 –máxima cobertura-) del experimento 1. Las barras verticales corresponden a +1 SE de la media. Las distintas letras indican diferencias significativas entre niveles de cobertura según la prueba a posteriori de Fisher's PLSD (con  $p < 0,05$ ).  $N=3$  cada nivel de cobertura.

Ninguna de las variables de repartición de la biomasa mostró diferencias significativas entre los diferentes niveles de cobertura, tanto en peso absoluto de las diferentes fracciones como en los diferentes índices calculados a partir de dichos valores ( $F_{4, 10} < 1,7$ ,  $p > 0,10$  en todos los casos). El número de hojas adultas por plántula al final del tercer año fue también similar entre plántulas de los diferentes niveles de cobertura ( $F_{4, 10} = 0,2$ ,  $p > 0,9$ ).

3.2. Experimento 2

a) Variaciones en las condiciones ambientales entre microhábitats

Encontramos diferencias significativas entre microhábitats para todas las variables ambientales analizadas (Tabla 1). Así, la cantidad de luz que alcanzaba la posición de las plántulas era elevada en el suelo desnudo y, en menor medida, en las hierbas bajas, pero muy baja en las hierbas altas y en el bosque cerrado (Tabla 2). La interacción entre microhábitat y zona también fue significativa, ya que los valores de luz en el bosque abierto no mostraron el mismo patrón que los restantes microhábitats. Las variaciones de temperatura (previamente transformadas con arco seno raíz cuadrada) entre microhábitats mostraron un patrón similar (Tabla 2). También se obtuvieron diferencias entre zonas, de manera que el Soler de Jaumàs mostró los valores de temperatura más bajos y Can Armengol los más altos. El contenido de agua en el suelo en verano también mostró diferencias entre microhábitats (Tabla 1): los valores más bajos se obtuvieron en las hierbas bajas y en las rebrotadoras, y los más altos en las hierbas altas y en el bosque cerrado (Tabla 2). La interacción entre ambos factores también fue significativa, aunque su interpretación no es evidente. También se encontraron diferencias significativas entre microhábitats por las otras variables del suelo, materia orgánica y pedregosidad (Tabla 1). Los valores de materia orgánica fueron máximos bajo arbustos, hierbas altas y rebrotadoras, y mínimos en el suelo desnudo y el bosque cerrado (Tabla 2). Esta variable mostró valores más altos en Castelltallat que en las otras dos zonas. Los valores de pedregosidad variaron entre 29,0% (en el microhábitat de hierbas bajas) y 39,9% (en el microhábitat de arbustos), y también mostraron diferencias entre zonas.

Fuente	Luz		T35		Contenido de agua		Materia orgánica		Pedregosidad	
	gl	F	gl	F	gl	F	gl	F	gl	F
Microhábitat (M)	6	48,1 ***	6	15,8 ***	6	4,6 ***	6	5,1 ***	6	4,1 **
Zona (Z)	2	2,4 <sup>ns</sup>	2	11,1 ***	2	2,9 <sup>ns</sup>	2	48,2 ***	2	59,0 ***
MxZ	12	3,1 **	12	2,2 <sup>ns</sup>	12	3,8 ***	12	1,6 <sup>ns</sup>	12	5,2 ***
Residuo	42		151		42		84		84	

Tabla 1. Valores de F y grados de libertad (GL) de las pruebas ANOVA de dos factores de los efectos de microhábitat y zona sobre las diferentes variables ambientales que pueden afectar al establecimiento de plántulas en el experimento 2. Se realizó la transformación arco seno raíz cuadrada con los valores de T35 (proporción de valores de temperatura superiores a 35 °C). Significación: ns, no significativo, \* P<0.05, \*\* P<0.01, \*\*\* P<0.001.

Microhábitat	Luz (% PAR)	T35 (%)	Contenido de agua (%)	Materia orgánica (%)	Pedregosidad (%)
Suelo desnudo	86,2±5,8 <sup>a</sup>	26,6±2,4 <sup>a</sup>	3,9±0,3 <sup>bc</sup>	3,6±0,3 <sup>cd</sup>	29,8±2,0 <sup>cd</sup>
Hierbas bajas	52,2±5,4 <sup>b</sup>	17,0±2,2 <sup>b</sup>	3,3±0,3 <sup>c</sup>	4,0±0,4 <sup>bcd</sup>	29,0±2,4 <sup>d</sup>
Hierbas altas	8,9±3,1 <sup>e</sup>	10,5±1,7 <sup>cd</sup>	4,8±0,4 <sup>a</sup>	4,8±0,5 <sup>a</sup>	39,9±2,3 <sup>a</sup>
Arbustos	40,9±5,6 <sup>c</sup>	11,8±2,0 <sup>c</sup>	4,0±0,3 <sup>bc</sup>	4,7±0,4 <sup>ab</sup>	30,4±4,0 <sup>cd</sup>
Rebrotadoras	18,2±2,2 <sup>de</sup>	7,5±1,1 <sup>de</sup>	3,3±0,7 <sup>c</sup>	4,9±0,4 <sup>a</sup>	34,0±5,5 <sup>bcd</sup>
Bosque abierto	27,2±7,2 <sup>d</sup>	6,4±1,5 <sup>de</sup>	4,6±0,3 <sup>ab</sup>	4,2±0,4 <sup>abc</sup>	38,5±3,5 <sup>ab</sup>
Bosque cerrado	12,6±2,3 <sup>e</sup>	3,8±0,9 <sup>e</sup>	5,0±0,4 <sup>a</sup>	3,2±0,3 <sup>d</sup>	35,4±3,3 <sup>abc</sup>

Tabla 2. Media ( $\pm$  error estándar) de las diferentes variable ambientales en los siete microhábitats considerados (agrupando los datos de todas las zonas). Las letras diferentes indican diferencias significativas entre microhábitats según la prueba a posteriori Fisher's PLSD. N=9 por microhábitat.

*b) Germinación de semillas en los diferentes microhábitats*

No hubo diferencias significativas en germinación de semillas entre los diferentes microhábitats (prueba de Kruskal Wallis,  $H=11,0$ ,  $p=0,08$ ,  $n=3$  por microhábitat). Sólo hubo establecimiento de plántulas en el bosque abierto y en el cerrado ( $2,0\pm 2,0$  y  $26,3\pm 18,1\%$  de semillas establecidas, respectivamente). La relación entre germinación de semillas y las variables ambientales en los distintos microhábitats no fue significativa.

*c) Supervivencia de plántulas en los diferentes microhábitats*

La supervivencia de plántulas al final del primer año mostró diferencias significativas entre microhábitats ( $F_{6, 42} = 2,5$ ,  $p=0,047$ ). La mayor supervivencia se obtuvo en el bosque abierto y en el bosque cerrado, mientras que la más baja se encontró en el microhábitat de hierbas altas (Figura 4). La zona y la interacción microhábitat x zona también fueron significativas ( $F_{2, 42} = 3,7$ ,  $p=0,03$ ;  $F_{12, 42} = 2,5$ ,  $p=0,018$ , respectivamente), ya que el establecimiento más alto se obtuvo en Castelltallat y el más bajo en el Soler de Jaumàs en todos los microhábitats excepto en el de hierbas altas y el de arbustos, donde no hubo diferencias entre zonas. El análisis de regresión múltiple paso a paso que se llevó a cabo con establecimiento de plántulas como variable dependiente fue significativo ( $R^2 = 0,40$ ,  $p < 0,001$ ), aunque el modelo sólo incluyó una variable independiente, el contenido de agua en el suelo (coeficiente beta estandarizado = 0,64).

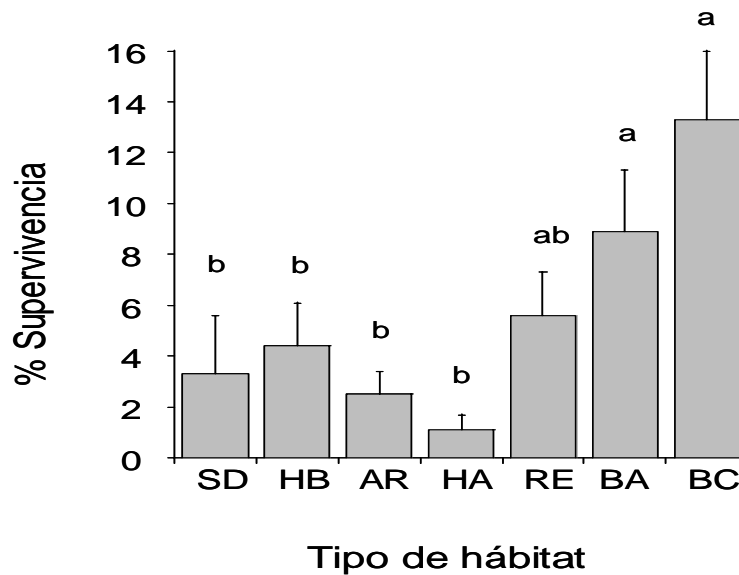


Figura 4. Porcentaje de supervivencia de plántulas en los diferentes microhábitats del experimento 2. Las barras verticales corresponden a +1 SE de la media. Las distintas letras indican diferencias significativas entre niveles de cobertura según la prueba a posteriori de Fisher's PLSD (con  $p < 0.05$ ). Microhábitats: BS, suelo desnudo; LH, hierbas bajas; SH, arbustos; HH, hierbas altas; RE, rebrotadoras; OW, bosque abierto; CF, bosque cerrado.  $N=9$  por microhábitat.

#### 4. Discusión

Los resultados obtenidos en el experimento de condiciones controladas indican que la germinación de semillas y la supervivencia y crecimiento de las plántulas de *P. nigra* alcanzan el máximo en niveles de cobertura superiores al 25%. Este patrón es diferente al que se encuentra para otros pinos mediterráneos, como *P. halepensis* (Arianoutsou y Ne'eman 2000; Zavala et al. 2000) o *P. brutia* (Thanos y Doussi 2000), que tienen mejor regeneración a pleno sol. Dado que el incremento de cobertura representa una disminución de la disponibilidad de luz, pero también una disminución de los extremos de temperatura y un incremento de la disponibilidad de agua (Figura 1), estos resultados sugieren que la menor respuesta de *P. nigra* a pleno sol es probablemente una consecuencia de la reducción de la evaporación de agua del suelo por las elevadas temperaturas y la radiación. En las regiones mediterráneas hay un balance de repartición de recursos entre tolerancia a la sombra y a la sequía (Zavala et al. 2000): algunas especies favorecen el crecimiento y supervivencia en ambientes con poca luz y elevada disponibilidad hídrica, mientras que otras se comportan mejor en ambientes abiertos con elevada cantidad de luz y escasa disponibilidad hídrica. *Pinus nigra* pertenece al primero de estos grupos de especies, y tiene un comportamiento más parecido al de especies de *Quercus* que al de especies de pinos mediterráneos, o incluso de pinos de alta montaña como *P. sylvestris*, que muestra escasa regeneración bajo cubierta (González-Martínez y Bravo

2001; Núñez et al. 2003). *Pinus nigra* es una de las especies de pinos de la región mediterránea más tolerantes a la sombra, y regenera bien bajo su propia cubierta (Retana et al. 2002), pero no tanto en zonas abiertas con elevada demanda evaporativa como son las zonas quemadas.

La germinación de semillas y el establecimiento de plántulas de *P. nigra* en el campo fueron considerablemente menores que en el experimento de invernadero (<26,3% para germinación de semillas y <13,3% para supervivencia de plántulas), y también menor que los datos obtenidos para otras especies de pinos distribuidos en zonas con mayor frecuencia de incendios (60% para *P. halepensis*, Broncano 2000; 40% para *P. brutia*, Thanos y Doussi 2000). En el campo, las condiciones ambientales fueron más extremas, en particular la humedad del suelo, que presentó valores muchos menores que en el experimento de invernadero para todos los microhábitats (Tabla 2). Además, otros factores como la herbivoría y la competencia aérea y subterránea de las hierbas pueden también reducir la supervivencia de plántulas en condiciones de campo en comparación con el invernadero. En el análisis de regresión que se llevó a cabo para evaluar el efecto de las variables ambientales en la supervivencia de las plántulas, la única variable que entró en el modelo fue el contenido de agua en el suelo, de manera que la supervivencia de plántulas aumentaba con la disponibilidad de agua en el microhábitat. Sin embargo, la supervivencia de las plántulas no siguió exactamente el patrón de disponibilidad de agua en los diferentes microhábitats, lo que sugiere que puede haber otros factores que también afectan al reclutamiento de esta especie. Así, bajo hierbas altas, el tercer microhábitat con mayor contenido de agua en el suelo, la germinación de semillas fue nula y la supervivencia de las plántulas fue muy baja. En otros estudios, se ha demostrado que las hierbas y los arbustos pueden tener un gran impacto negativo sobre la supervivencia de plántulas de coníferas directamente a través de una competencia por los recursos (i.e. luz, agua y nutrientes) y una inhibición química, o indirectamente modificando el ambiente de manera que sea perjudicial para las coníferas (Morris et al. 1993; Milton 1995). Esta es probablemente la razón por la cual la supervivencia de las plántulas de *P. nigra* fue mayor en el suelo desnudo y en las hierbas altas que en otros microhábitats: las temperaturas fueron considerablemente mayores y la humedad del suelo y la humedad del suelo era baja, pero casi no había competidores. Por otra parte, la supervivencia de plántulas fue considerablemente mayor debajo de las rebrotadoras, lo que sugiere que estos grandes arbustos pueden tener efectos facilitadores evidentes sobre las plántulas de *P. nigra*, tal como ha sido descrito en el establecimiento de diferentes especies de *Quercus* (Callaway 1992; Li y Ma 2003).

La principal conclusión de los dos experimentos es similar, esto es, que el establecimiento de *P. nigra* se ve favorecido bajo condiciones de elevada cobertura. Sin embargo, estas condiciones no se encuentran en las zonas recientemente quemadas, donde los arbustos y las hierbas alternan con áreas sin cobertura vegetal. Así, en las zonas quemadas hay pocos



microhábitats adecuados para la regeneración de *P. nigra*, lo cual limita de manera importante la regeneración de esta especie. Dado que la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas son muy escasos en muchos microhábitats, se requiere que llegue un elevado número de semillas a la zona quemada para que se establezca un cierto número de ellas. Sin embargo, como además *P. nigra* regenera por semillas pero no tiene piñas serotinas, su regeneración después del fuego depende de la llegada de propágulos desde los márgenes o las islas de vegetación no quemada dentro del incendio, y la distancia a la que se dispersan las semillas de *P. nigra* es normalmente corta (menos de unos 50 m, ver capítulo 4). Por ello, la regeneración de esta especie sólo es abundante en incendios pequeños (Toth 1987; Gracia et al. 2002), pero en grandes incendios (>500 ha), la proporción de la superficie total donde llegan suficientes semillas es extremadamente baja. Por todas estas dificultades combinadas, *P. nigra* muestra una regeneración extremadamente baja después de grandes incendios (Retana et al. 2002). Esto coincide con las predicciones hechas mediante modelos que analizan la dinámica a medio plazo de los bosques mediterráneos quemados en la región mediterránea (Rodrigo et al., en prensa), que indican que los bosques de *P. nigra* tienen una elevada probabilidad de cambiar a comunidades dominadas por diferentes especies de *Quercus* o a matorrales. Aunque niveles moderados de perturbación pueden favorecer el establecimiento de *P. nigra* al reducir la competencia de especies arbustivas y herbáceas, el incremento del número de incendios de gran extensión y severidad la probabilidad de éxito de esta especie en su zona de distribución. Esta dificultad de recuperarse después del fuego de los bosques de *P. nigra* confirma que son hábitats que requieren medidas especiales de conservación para prevenir su desaparición a corto plazo. Este problema tiene aún mayores implicaciones, ya que la incapacidad de *P. nigra* de hacer frente al presente régimen de incendios se ha observado también en otras especies mediterráneas (Rodrigo et al., en prensa) donde, a medida que la frecuencia de fuegos aumenta, hay una tendencia a la desaparición de determinados tipos de bosque (Díaz-Delgado et al. 2002). Considerando la elevada diversidad que hay en la Cuenca Mediterránea (Myers et al. 2000), la desaparición de diferentes tipos de hábitats por efecto del fuego puede tener importantes consecuencias de pérdida de biodiversidad.

Desde otro punto de vista, los cambios predichos de composición y estructura del bosque después de grandes incendios podrían alterar también los usos del suelo y la gestión en estas zonas quemadas. Los resultados del estudio confirman la falta de éxito de la regeneración directa de *P. nigra* en zonas afectadas por grandes incendios, lo cual podría tener consecuencias para el diseño de planes de restauración en estas zonas. Se pueden considerar diferentes estrategias de gestión. Así, la eliminación del estrato herbáceo favorecería el establecimiento de las plántulas, ya que el recubrimiento herbáceo hace disminuir dramáticamente el éxito de las plántulas recién emergidas. Sin embargo, los arbustos también pueden favorecer el reclutamiento de *P. nigra* en un ambiente tan duro como el mediterráneo porque, más que competir, actúan como cobijo para las plántulas jóvenes, protegiéndolas de la radiación solar excesiva y el estrés hídrico (Lookingbill y Zavala 2000; Gracia et al. 2002).

Estos se ha confirmado en este estudio por la mayor supervivencia de las plántulas de *P. nigra* bajo rebrotadoras, y en estudios de reforestación, donde los métodos tradicionales (quema o eliminación mecánica) que reducen la cobertura arbustiva no mejoran el establecimiento de las plántulas de esta especie (Espelta et al. 2003). Debería obtenerse información adicional para determinar el éxito de las diferentes alternativas de gestión para el reclutamiento en zonas quemadas donde los bosques de *P. nigra* han representado tradicionalmente un importante recurso económico.

### Referencias bibliográficas

- Alcañiz, J.M., I. Serrasolses y R. Vallejo 1996. Efectes dels incendis sobre el sòl. En: Terrades, J. (ed) Ecologia del Foc. Barcelona.
- Arianoutsou, M. y G. Ne'eman 2000. Post-fire regeneration of natural *Pinus halepensis* forests in the east Mediterranean Basin. Pages 269-289 in 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.
- Barberó, M., R. Loisel, P. Quézel, D.M. Richardson y F. Romane 1998. Pines of the Mediterranean Basin. Pages 153-170 in D.M. Richardson (ed.). Ecology and biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- 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. Ph D Thesis, Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Broncano, M.J., M. Riba y J. Retana 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. Plant Ecology, 138: 17-26.
- Callaway, R.M. 1992. Effects of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. Ecology, 73: 2118-2228.
- Callaway, R.M. y F.W. Davis 1998. Recruitment of *Quercus agrifolia* in central California: the importance of shrub dominated patches. Journal of Vegetation Science, 9: 647-656.
- Canadell, J. y I. Fontanillas 1987. Els efectes del foc sobre el sòl i els nutrients de l'ecosistema. Pages 145-157 in J Terrades (ed). Ecosistemes terrestres. La resposta als incendis i a d'altres perturbacions. Quaderns d'Ecologia Aplicada 10, Diputació de Barcelona, Barcelona.

- Capo-Arteaga, M. y M. Newton 1991. Survival and growth of five species of *Pinus* seedlings after different approaches to competition control: "bringing" studies between Oregon and Mexico. *New Forests*, 5: 219-238.
- Castroviejo, S., M. Láinz, G. López-González, P. Montserrat, F. Muñoz, J. Paiva, L. Villar 1986. *Flora Iberica: plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares*. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid.
- Díaz-Delgado, R., F. Lloret, X. Pons y J. Terradas. 2002. Satellite evidence of decreasing resilience in Mediterranean plant communities after recurrent wildfires. *Ecology*, 83: 2293-2303.
- Domínguez, L., L. Calvo y E. Luis. 2002. The impact of wildfire season on regeneration of *Quercus pyrenaica* and *Pinus* sp. stands. *Journal of Mediterranean Ecology* 3: 47-54.
- Enright, N.J. y B.B. Lamont 1992. Survival, growth and water relations of *Banksia* seedlings on a sand mine rehabilitation site and adjacent scrub-heath sites. *Journal of Applied Ecology*, 29: 663-671.
- Espelta, J.M. 1996. La regeneració de boscos d'alzina (*Quercus ilex*) i pi blanc (*Pinus halepensis* Mill.): estudi experimental de la resposta de les plántules a la intensitat de llum i a la disponibilitat d'aigua. Ph. D. Thesis, Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona.
- Espelta, J.M., M. Riba y J. Retana 1995. Patterns of seedling recruitment in West Mediterranean coppiced holm oak forests influenced by canopy development. *Journal of Vegetation Science*, 6: 465-472.
- Espelta, J.M., A. Rodrigo, A. Habrouk, N. Meghelli, J.L. Ordóñez, y J. Retana 2002. Land use changes, natural regeneration patterns, and restoration practices after large wildfire in NE Spain: challenges for fire ecology and landscape restoration. Pages 315-324 *in* L. Trabaud y R. Prodon (eds.). *Fire and Biological Processes*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Espelta J.M., J. Retana y A. Habrouk 2003. An economic and ecological multi-criteria evaluation of reforestation methods to recover burned *Pinus nigra* forests in NE Spain. *Forest Ecology and Management*, 180: 185-198.
- Everham, E.M., R.W. Myster y E. Vandegenachte 1996. Effects of light, moisture, temperature, and litter on the regeneration of five tree species in the tropical montane wet forest of Puerto Rico. *American Journal of Botany*, 83: 1063-1068.

- González-Martínez, S. y F. Bravo 2001. Density and population structure of the natural regeneration of Scots pine (*Pinus sylvestris*) in the High Ebro Basin (Northern Spain). *Annals of Forest Science*, 58: 277-288.
- Gracia, C., J.A. Burriel, J.J. Ibáñez, T. Mata y J. Vayreda 2000. Inventari ecològic i forestal de Catalunya. Regió forestal IV. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals, Barcelona.
- Gracia, M., J. Retana y P. Roig 2002. Mid-term successional patterns after fire of mixed pine-oak forests in NE Spain. *Acta Oecologica*, 23: 405-411.
- Hanley M.E. y M. Fenner 1997. Seedling growth of four fire-following Mediterranean plant species deprived of single mineral nutrients. *Functional Ecology*, 11: 398-405.
- Hodgkinson, K.C. 1998. Sprouting success of shrubs after fire: height-dependent relationships for different strategies. *Oecologia*, 115: 64-72.
- Jinks, R. y Mason B. 1998. Effects of seedling density on the growth of Corsican pine (*Pinus nigra* var. *maritima*), Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) in containers. *Annales des Sciences Forestières*, 55: 407-423.
- Jordano, P. y C. Herrera 1995. Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, 2: 230-237.
- Kneeshaw, D.D. y Y. Bergeron 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the southern boreal forest. *Ecology*, 79: 783-794.
- Laman, T.G. 1995. *Ficus stupenda* germination and seedling establishment in a bornean rain forest canopy. *Ecology*, 76: 2617-2626.
- Li, Q. y K. Ma 2003. Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* under mature mixed oak forest overstory and in shrubland. *Forest Ecology and Management*, 176: 133-146.
- Lookingbill, T.R. y M.A. Zavala 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science*, 11: 607-612.
- Lloret, F. 1998. Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 9: 417-430.
- Maron, J.L. 1997. Interspecific competition and insect herbivory reduce bush lupine (*Lupinus arboreus*) seedling survival. *Oecologia*, 110:284-290.

- Milton, S.J. 1995. Spatial and temporal patterns in the emergence and survival of seedlings in arid Karoo shrubland. *Journal of Applied Ecology*, 32: 145-156.
- Myers, N., R.A. Mittermeier, C.G. Mittermeier, G.A.B. da Fonseca y J. Kent 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-858.
- Nakamura, T. 1996. Ecological relationships between seedling emergence and litter cover in the earliest stage of plant succession on sandy soil. *Ecological Research*, 11: 105-110.
- Ne'eman, G. y I. Izhaki 1998. Stability of pre- and post-fire spatial structure of pine trees in Aleppo pine forest. *Ecography*, 21: 535-542.
- Ne'eman, G., H. Lahav y I. Izhaki 1992. Spatial pattern of seedlings one year after fire in a Mediterranean pine forest. *Oecologia*, 91: 365-370.
- Nelson, D.W. y L.E. Sommers 1982. Total carbon, organic carbon and organic matter. Pages 539-579 in A.L. Page (ed.). *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological properties. Agronomy Monograph. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.*
- Núñez, M.R., F. Bravo y L. Calvo 2003. Predicting the probability of seed germination in *Pinus sylvestris* and four competitor shrub species after fire. *Annals of Forest Science*, 60: 75-81.
- Piussi, P. 1992. Environmental changes in forests. Examples from the south of Europe. Pages 298-309 in A. Teller, P. Mathy y J.N.R. Jeffers (eds.). *Responses of forest ecosystems to environmental changes. Elsevier Applied Science, London.*
- Retana, J., J.M. Espelta, A. Habrouk, J.L. Ordóñez y F. Solà-Morales 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in North-eastern Spain. *Ecoscience*, 9: 89-97.
- Rusch, G. 1992. Spatial pattern of seedling recruitment at two different scales in a limestone grassland. *Oikos*, 65: 433-442.
- Schupp, E. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany*, 82: 399-409.
- Thanos, C.A. 1999. Fire effects on forest vegetation, the case of Mediterranean pine forests in Greece. Pages 323-336 in G. Eftichidis, P. Balabanis y A. Ghazi (eds.). *Proceedings of the Advanced Study Course. Algosystems SA y European Commission DGXII, Athens.*
- Thanos, C.A. y M.A. Doussi 2000. Post-fire regeneration of *Pinus brutia* forests. Pages 291-302 in 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.

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. y C. Campmant 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco Après incendie. Biological Conservation, 58: 329-343.

Turner, M.G., W.L. Baker, C.J. Peterson y R.K. Peet 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. Ecosystems, 1: 511-523.

Tyler, C.M. y C.M. D'Antonio 1995. The effects of neighbors on the growth and survival of shrub seedlings following fire. Oecologia, 102: 255-264.

Williams, C.E. y W.C. Johnson 1992. Factors affecting recruitment of *Pinus pungens* in the southern Appalachian Mountains. Canadian Journal of Forest Research, 22: 878-887.

Zavala, M.A., J.M. Espelta y J. Retana 2000. Constraints and trade-offs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak-Aleppo pine forests. The Botanical Review, 66: 119-149.

**Capítulo 4**

**Modelo de reclutamiento de *Pinus nigra* desde márgenes no quemados en zonas afectadas por grandes incendios**





## 1. Introducción

El reclutamiento es uno de los principales condicionantes de la dinámica de las poblaciones y comunidades (Harper 1977, Silvertown y Lovett Doust 1993). Los estudios sobre los cambios demográficos en los estadíos de semilla y plántula, causados por factores físicos o biológicos, son indispensables para entender el nicho de regeneración (sensu Grubb 1977) de las especies (Streng et al. 1989, Shibata y Nakashizuka 1995). En las historias vitales de los árboles, los cambios más drásticos en las poblaciones tienen lugar en estos estadíos (Harcombe 1987) y los procesos que tienen lugar en estas fases pueden explicar muchos aspectos de las poblaciones de individuos adultos (Shibata y Nakashizuka 1995). La regeneración de las especies vegetales depende de su capacidad para producir suficientes semillas, de la capacidad de las semillas para germinar y del posterior crecimiento y supervivencia de las plántulas (Li y Ma 2003). La limitación del reclutamiento puede ocurrir a diferentes escalas temporales y espaciales. Las fluctuaciones temporales en el reclutamiento de plántulas pueden ser debidos a la variabilidad interanual en la producción de semillas (i.e., vecería, ver Koenig et al. 1994, Herrera et al. 1998, Greenberg 2000), que a su vez depende en parte de las condiciones meteorológicas (Wright et al. 1999, Nathan y Muller-Landau 2000). Cuando no hay muchos adultos en el rodal, la limitación del reclutamiento también puede suceder si la dispersión limita la llegada de propágulos. Claramente los patrones de dispersión de semillas son un componente crítico de las variaciones espaciales en el reclutamiento de plántulas (Ribbens et al. 1994). Es bien conocida la importancia de la proximidad de árboles padre a la hora de determinar la abundancia y localización de las semillas (Campbell et al. 1990, Nathan et al. 2000). Las variaciones en el reclutamiento entre poblaciones también dependen de la depredación pre y post-dispersión por animales, que pueden alterar sustancialmente la cantidad y distribución de las semillas disponibles (Schupp 1988, 1995, Willson y Whelan 1990), y pueden determinar la falta de reclutamiento en muchas especies (Crawley 1992, Schupp 1995, Schupp y Fuentes 1995). Finalmente, el reclutamiento también depende de la capacidad de germinación de las semillas supervivientes y posteriormente de la supervivencia y el crecimiento de las plántulas, procesos que vienen condicionados por la disponibilidad de microhábitats favorables, bien en zonas cubiertas protegidas de los herbívoros o de la luz solar, o bien en zonas abiertas (Lloret 1998).

Así, el resultado final del reclutamiento viene determinado por diferentes procesos, cada uno de ellos condicionado por diferentes factores bióticos y abióticos (ver, p.e., Reader 1993, Ostfeld et al. 1997, Bate et al. 1998). Ante esta situación, los modelos de simulación son probablemente la herramienta más válida para integrar y extrapolar estos procesos y obtener predicciones precisas a medio y largo plazo del reclutamiento global en escenarios reales o simulados (Liu y Ashton 1998, Mladenoff y Baker 1999). Sin embargo, este estadío es

frecuentemente olvidado en los modelos forestales (Monserud y Sterba 1996, Courbaud et al. 2001), o bien es controlado en los mismos por una combinación de variables categóricas simples que reflejan las condiciones que permiten o impiden la regeneración de ciertas especies (Shugart 1984, Botkin 1993, Roberts y Betz 1999). En otras ocasiones, se calcula un reclutamiento por especie (o grupo de especies) que es independiente de la distribución y abundancia de los adultos (Liu y Ashton 1998) o, en el mejor de los casos, la densidad de plántulas se obtiene como función del tamaño y distancia a los árboles padre (Pacala et al. 1993). En general, los modelos forestales tratan el reclutamiento como una caja negra y no discriminan entre los diferentes procesos que lo afectan (pero ver p.e. Pukkala 1987). Además, la contribución (p.e. dispersión de semillas) de las áreas colindantes a la dinámica forestal han sido obviadas en muchos modelos modelizando cada zona en sí misma (Clark y Ji 1995), o evitando descripciones explícitas de la dispersión entre parcelas (pero ver Pacala et al. 1996, o Liu y Ashton 1998). De esta manera, en muchos modelos de dinámica forestal se considera que el reclutamiento (i) es un proceso estocástico simple, (ii) está distribuido globalmente, y (iii) no está ligado a la presencia o no de árboles padre (p.e. Kienast y Kuhn 1989), cuando los estudios de campo muestran que el reclutamiento no está distribuido uniformemente y que está correlacionado significativamente con la distribución de los adultos (Ribbens et al. 1994, Nathan et al. 2000).

El principal problema para desarrollar modelos de reclutamiento completos es la dificultad de recoger datos de campo sobre procesos que muestran una gran variabilidad para lo cortos que son los estudios científicos, con la dificultad adicional de que los mecanismos demográficos que afectan a la dinámica forestal (establecimiento, crecimiento y mortalidad) operan a escalas de tiempo y espacio muy distintas y a menudo difíciles de reconciliar entre sí (Shugart y Urban 1989, Urban et al. 1991). Sin embargo, es imprescindible que desarrollemos modelos de simulación que integren la información disponible de cada uno de los procesos que afectan a esta etapa clave para los organismos, si queremos construir modelos realistas de dinámica forestal. Está claro que los modelos representan un compromiso entre lo que querríamos saber y lo que podemos saber con un esfuerzo razonable (Pacala et al. 1993, Caspersen et al. 1999). Aunque los procesos implicados en el reclutamiento muestran una gran variabilidad espacio-temporal (Schupp 1990, Ostfeld et al. 1997, Manson y Stiles 1998) y, por tanto, la estimación fina del reclutamiento sólo será posible cuando haya más datos disponibles (Pacala et al. 1996), sólo mediante el acoplamiento entre estudios empíricos y modelos será posible llegar a obtener estimaciones predictivas válidas (Pacala et al. 1993). Así, la información obtenida de estudios de campo de la dispersión de semillas y de reclutamiento de plántulas en una determinada zona de estudio se puede combinar en modelos con los que valorar la importancia relativa de cada proceso mediante simulaciones en las que varíe únicamente uno de ellos (Nathan y Muller-Landau 2000).

Recientemente se ha descrito que bastantes especies de árboles mediterráneos no tienen ningún mecanismo eficiente de regeneración postincendio (p.e., Piussi 1992, Retana et al. 2002, Rodrigo et al. en prensa), a pesar de que los bosques de estas especies en el noreste de la Península Ibérica han sufrido grandes incendios en los últimos años (Espelta et al. 2002). ¿Por qué no regeneran estas especies? ¿Cuáles son los procesos que limitan el reclutamiento de estas especies en las zonas quemadas? El objetivo de este estudio es desarrollar un modelo para predecir la regeneración de una de estas especies, *Pinus nigra* Arnold, en zonas afectadas por grandes incendios, donde la regeneración postincendio de esta especie es muy escasa (Trabaud y Campmant 1991, Retana et al. 2002). *Pinus nigra* no produce piñas serotinas, y sus semillas se dispersan a final de invierno-principio de primavera (Skordilis y Thanos 1997). Las semillas germinan a final de primavera y se queman como plántulas durante los incendios estivales (Habrouk et al. 1999; Retana et al. 2002). De esta manera, el reclutamiento es muy difícil, ya que depende de las semillas que llegan desde los márgenes no quemados o las islas de vegetación supervivientes en el interior del área quemada. Esta limitación es importante después de grandes incendios, donde la distancia a las fuentes de semillas es grande en la mayor parte de la zona quemada. Por esta razón, la comprensión de la importancia de los diferentes procesos en el reclutamiento global de esta especie es crítica para interpretar la distribución espacial a corto plazo de las plántulas, y para predecir la regeneración esperada a medio y largo plazo de esta especie en las zonas quemadas.

## 2. Métodos

Se ha desarrollado un modelo de simulación para estimar la distribución de plántulas de *P. nigra* que se establecen al cabo de 30 años en una zona quemada desde los márgenes no quemados. El modelo integra los datos empíricos obtenidos para los diferentes procesos implicados en los estadios de semilla y plántula, con los que simula el reclutamiento a diferentes distancias del margen no quemado durante 30 años después del fuego. Se ha escogido este periodo de tiempo porque es el que se requiere para que se empiece a cerrar la cubierta en bosques mediterráneos perturbados (Trabaud 1994, Espelta et al. 1995), sin que todavía intervengan procesos de competencia intra e interespecífica entre individuos adultos. A continuación se describen el modo de obtención y características de las bases de datos, el funcionamiento del modelo de simulación, y la validación y aplicación del mismo.

### 2.1. Bases de datos

A partir de toda la información de campo que hemos podido recopilar acerca del proceso de regeneración de *Pinus nigra*, elaboramos una serie de vectores y funciones que permiten parametrizar las diferentes fases del proceso, desde la producción de las piñas en el árbol hasta el establecimiento de las plántulas en el terreno.

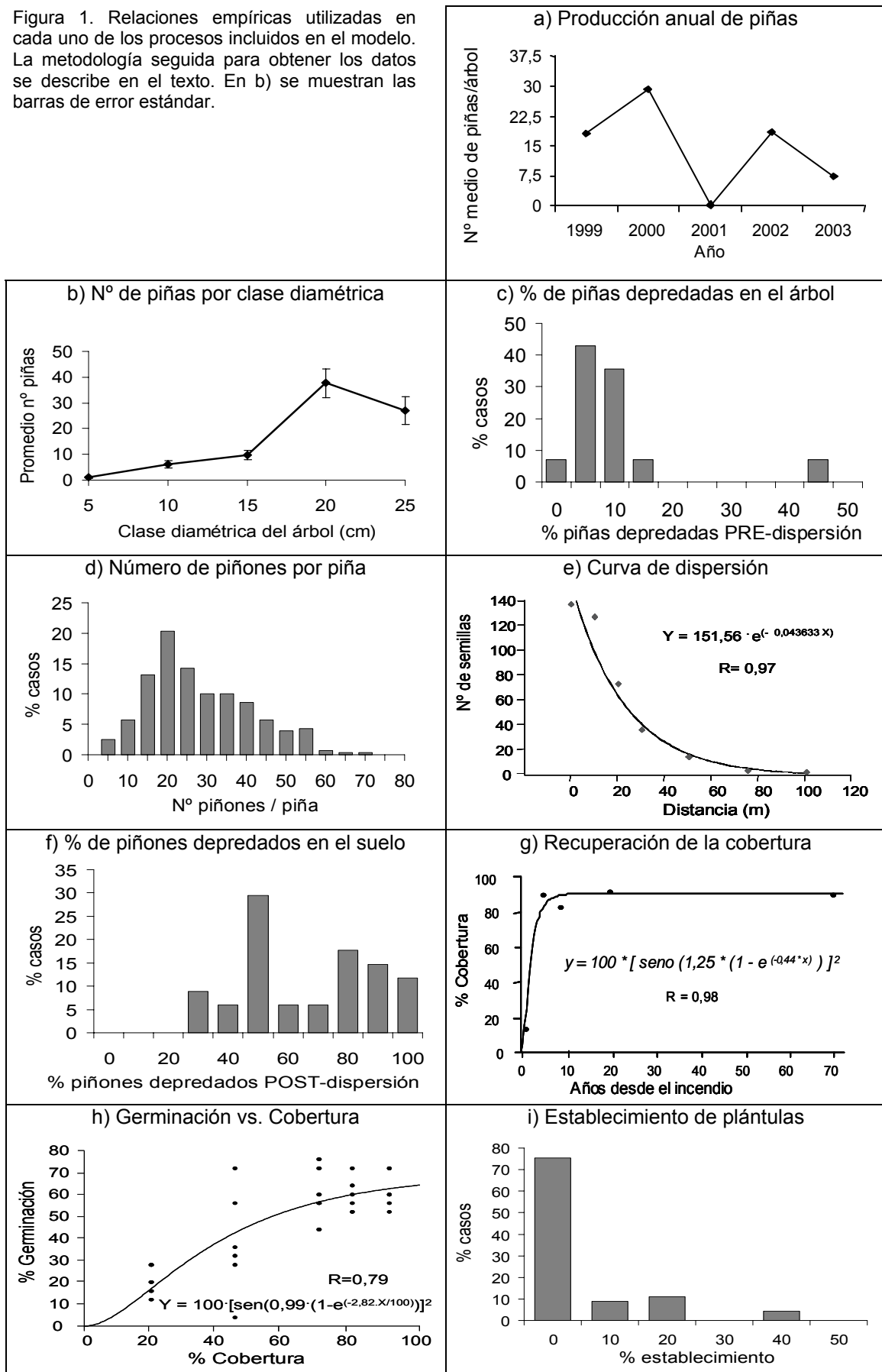
a) Producción de piñas.

La información de la producción de piñas por árbol se obtuvo en los tres márgenes del incendio del Bages-Solsonès (13.949 ha quemadas en 1998; 41° 45' a 41° 59' N, 1° 22' a 1° 40' E) identificados en el capítulo 1. En total se etiquetaron 68 árboles no afectados por fuego de copa, y de cada uno de los cuales contamos el número de piñas cerradas por árbol antes de la época de dispersión en 1999, 2000, 2001, 2002 y 2003. Los recuentos obtenidos se contrastaron teniendo en cuenta cinco clases diamétricas (5, 10, 15, 20 y 25 o más cm, los números indican el inicio de la clase) y mostraron que la producción de piñas depende tanto de año de muestro (Figura 1a) como de las dimensiones del árbol (Figura 1b). Así obtuvimos veinticinco vectores de producción de piñas (la combinación de las cinco clases diamétricas consideradas y los cinco años de producción medidos; Tabla 1).

Proceso	Procedencia de datos	Nº datos	Cálculo de valores para la simulación
Producción de piñas.	Recuento de piñas en árboles de 5 clases diamétricas.	68 árboles durante 5 años	Nº piñas producidas. Selección aleatoria dentro del vector correspondiente según clase diamétrica y año.
Depredación predispersión.	Seguimiento de la desaparición de piñas en árboles durante el periodo predispersión.	937 piñas en 14 árboles	Proporción de piñas depredadas. Selección aleatoria de cualquier valor del vector.
Dispersión de piñones.	Recuento de semillas a distintas distancias del foco durante el periodo de dispersión.	9 curvas en 3 tipos de márgenes	Probabilidad de una semilla de alcanzar una distancia. Integración en una única curva de dispersión para todos los márgenes $[y = 151,56 * e^{(-0,043633 * x)}]$
Depredación postdispersión.	Desaparición de semillas de trampas para 3 tipos de predadores. Promedio para invierno y primavera.	40 trampas por tipo de predador en 3 escenarios	Proporción de semillas depredadas. Selección aleatoria de cualquier valor del vector.
Germinación de piñones	Recuento de semillas germinadas bajo 5 tipos de cobertura en condiciones de laboratorio	625 semillas en 25 tiestos	Probabilidad de germinación de una semilla. Curva $y = 0,9899 * (1 - e^{(-2,8198 * x / 100)})$ con datos transformados a arcoseno raíz cuadrada
Establecimiento de plántulas	Recuento de plántulas establecidas en 5 tipos de escenario post-incendio.	450 plántulas en 9 bloques de 10 plántulas	Probabilidad de establecimiento de una plántula. Selección aleatoria de cualquier valor del vector.

Tabla 1. Procedencia de los datos y cálculo de las variables introducidas en cada proceso del modelo.

Figura 1. Relaciones empíricas utilizadas en cada uno de los procesos incluidos en el modelo. La metodología seguida para obtener los datos se describe en el texto. En b) se muestran las barras de error estándar.



*b) Depredación de piñas pre-dispersión.*

Diferentes animales (ardillas, piquituertos y otros grupos) depredan directamente en el árbol parte de las piñas producidas. En el muestreo de esta variable asumimos que el desprendimiento de una piña de su rama era altamente improbable sin la intervención de un animal, por lo que equiparamos la depredación pre-dispersión de las piñas con su desaparición del banco de piñas del árbol. En cada uno de los tres márgenes anteriores, fotografiamos cinco árboles desde una perspectiva fija y señalamos sobre las fotografías la disposición de al menos 60 piñas por cada árbol. Con una periodicidad quincenal, hicimos un seguimiento de la desaparición de estas piñas durante todo el periodo que fue desde su formación hasta el final de la época de dispersión de los piñones, durante el otoño de 1999 y el invierno de 2000. Con ello obtuvimos un vector de desaparición de piñas que se expresa en tanto por uno de depredación de piñas por árbol en relación al total de piñas posicionadas en cada uno.

*c) Número de piñones por piña.*

La cantidad de piñones viables que contenían las piñas de *P. nigra* se obtuvo a partir de datos cedidos por Abdessamad Habrouk (Habrouk et al. 1999), con los que elaboramos un vector de 280 valores de número de piñones por piña (Figura 1d).

*d) Dispersión de los piñones.*

En invierno y primavera de 2000 hicimos un muestreo de la distancia a la que se recogían las semillas de *P. nigra* desde el foco de dispersión. Para ello, definimos tres tipos de dispersión: dispersión hacia arriba (límite del incendio en un fondo de valle), dispersión hacia abajo (límite en la cresta) y dispersión lateral (límite que va de fondo de valle a cresta, o bien que se sitúa en un terreno con pendiente muy baja). Seleccionamos tres localidades de cada tipo de dispersión en tres zonas de los incendios del Bages-Berguedà (donde en julio de 1994 ardieron 24300 ha; 41° 45' a 42° 6' N; 1° 38' a 2° 1' E) y del Bages-Solsonès (anteriormente citado). En cada localidad definimos dos parcelas de bosque no quemado de 20 m x 10 m en el límite del incendio como frentes del foco de dispersión de semillas. En estas parcelas medimos el dbh de cada árbol. Desde cada parcela proyectamos una línea perpendicular a la línea del frente de dispersión. Sobre la línea proyectada clavamos en el suelo 7 grupos de 3 bandejas circulares de aluminio de 30 cm de diámetro, a las distancias de 0, 10, 20, 30, 50, 75 y 100 m del límite arbolado, a fin de recolectar las semillas que cayeran en ellas. Estas bandejas tenían 5 cm de altura para impedir la sustracción de las semillas por parte de insectos y eran cubiertas con una malla metálica de 1 cm de luz para permitir la entrada de semillas e impedir al mismo tiempo el acceso a las mismas por parte de otros depredadores (aves y roedores). El muestreo se siguió

cada 15 días durante todo el periodo de dispersión de la especie, contando en cada momento el número de semillas recogido por bandeja. Las diferencias entre las curvas de dispersión de los tres tipos no resultaron ser estadísticamente significativas, por lo que decidimos juntar todos los valores para obtener una única curva con un tamaño de muestra mayor (Figura 1e). La ecuación obtenida ( $Y = 151,56 * e^{(-0,043633 * X)}$ ,  $R = 0,97$ ,  $p < 0,001$ ), una vez normalizada, nos permitió determinar la probabilidad de llegada de las semillas a las diferentes distancias. Integrando bajo la curva con intervalos de 10 metros, obtuvimos un vector de probabilidad de llegada de semillas hasta cada uno de esas distancias, desde 0 hasta 1000 metros.

*e) Escenario de regeneración.*

Las semillas dispersadas van a parar a escenarios más o menos aptos para su germinación y para el posterior desarrollo de la planta. Los posibles escenarios varían dependiendo del tiempo que ha transcurrido desde el incendio, al variar con la sucesión los grados de cobertura de los diferentes estratos. Para analizar la relación entre el grado de cobertura y el tiempo transcurrido desde el fuego, en diferentes zonas quemadas desde hace 1, 5, 9, 17 y más de 70 años (última referencia: foto aérea, vuelo americano de 1956 – 1957 sobre la zona de estudio), establecimos transectos de vegetación para estimar la proporción de suelo sin cobertura y con cobertura arbórea, arbustiva y herbácea. A la vista de los datos obtenidos, se asoció la edad del incendio (X) a una cobertura vegetal (herbácea + arbustiva) sobre la superficie quemada (Y) mediante el ajuste de la curva  $Y = 1,25073 * (1 - e^{(-0,442474 * X)})$ ,  $R = 0,98$ ,  $p < 0,001$ , con datos transformados a arco seno raíz cuadrada. Esta información ha servido para cotejar la relación entre el tipo de escenario y las etapas finales del proceso anual de regeneración que tienen lugar desde el momento en que las semillas llegan al suelo.

*f) Depredación de piñones post-dispersión.*

Una parte de las semillas caídas son depredadas en el suelo por hormigas, aves o roedores. Mediante los dispositivos descritos en el capítulo 2 de esta tesis se evaluó la depredación post-dispersión de los piñones en tres escenarios de 1, 5 y más de 70 años transcurridos desde el último incendio. Con el propósito de integrar la depredación durante todo el periodo de disponibilidad de las semillas para la regeneración, se sumaron los valores de depredación de los tres grupos de predadores y posteriormente se promediaron los valores a lo largo del periodo de dispersión. La irregular distribución de los datos obtenidos no permitió establecer una relación clara entre cobertura y tasa de depredación, por lo que se agruparon los valores de depredación de los tres incendios para obtener un sólo vector de 36 valores que representaba la proporción de piñones que habían sido depredados en este periodo (Figura 1f).

*g) Germinación de los piñones.*

La probabilidad de germinar de los piñones que no son depredados depende del ambiente en que se encuentran. En los experimentos de germinación en el campo (capítulos 2 y 3 de esta memoria) se obtuvieron porcentajes bajísimos. Sin embargo, en estos experimentos de campo podían afectar también otros factores (depredación, herbivoría y competencia sobre las plántulas recién emergidas, etc.) que enmascararan las tasas reales de germinación en las diferentes condiciones de cobertura. Por ello, las tasas de germinación se obtuvieron a partir del experimento de condiciones controladas del capítulo 3, en el que sometimos 625 semillas, repartidas en cinco réplicas de 25 semillas por tratamiento, al efecto de cinco grados diferentes de cobertura (desde 9 hasta 80%). El resultado fue una curva de germinación (Y) vs. cobertura (X, con datos transformados a arcoseno raíz cuadrada):  $Y = 0,989998 * (1 - e^{(-2,819807 * X / 100)})$ ,  $R = 0,79$ ,  $p < 0,001$ . De este modo, pudimos asociar a cada escenario de campo, es decir, a cada edad desde el incendio, una probabilidad de germinación.

*h) Establecimiento de las plántulas.*

Algunas de las semillas que han germinado lograrán establecerse y generar una nueva plántula. Los resultados obtenidos para el establecimiento de las plántulas en la zona quemada descritos en el capítulo 3 no permitieron distinguir claramente una relación entre el tipo de escenario y la proporción de plántulas establecidas, por lo que utilizamos un único vector de 45 valores que son probabilidades de establecimiento en las diferentes parcelas colocadas en los diferentes escenarios (Figura 1i).

*i) Crecimiento anual de los árboles.*

Los árboles situados en el frente de regeneración crecen anualmente, lo que repercute en el número de piñas que cada árbol es capaz de producir. A partir de datos elaborados por Lluís Comas procedentes del IEF (Gracia et al. 2000), formalizamos un vector de entre 139 y 576 valores de crecimiento anual en dbh para cada una de las clases diamétricas presentes.



2.2. Funcionamiento del modelo

El modelo se ha desarrollado mediante programación de macros Visual Basic en una hoja de cálculo Excel. La estructura del modelo parte de una situación inicial en la que se define el tamaño (dbh) de cada árbol de una parcela de 10 x 30 m<sup>2</sup> que constituye la fuente de regeneración en el límite del incendio. Cada uno de estos árboles es clasificado dentro de una clase diamétrica, según se describe en la sección 2.1a. Para ponderar la contribución de cada árbol a la regeneración de la zona quemada dependiendo de su ubicación dentro de la parcela, se ha subdividido la parcela en tres franjas de 10 x 10 m<sup>2</sup> a las que hemos llamado frentes 1, 2 y 3, empezando a contar por la franja más próxima al límite del incendio (Figura 2). Se ha escogido esta distancia, dado que la mayoría de las semillas son dispersadas en un radio de 10 metros. Asumimos que todos los árboles de un mismo frente se sitúan en una línea recta al inicio del frente que es paralela a la línea que marca el límite del incendio. Hemos dividido toda la superficie de un transecto de regeneración considerado desde el borde del frente 1 hasta 1000 metros de distancia hacia el interior de la zona quemada en tramos de 10 x 10 m<sup>2</sup>, dentro de cada cual efectuamos el recuento de plántulas establecidas.

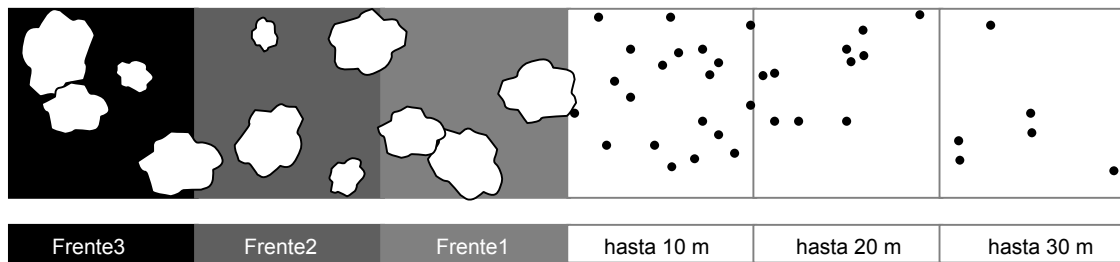


Figura 2. Esquema en vista aérea de una posible disposición de los frentes considerados en el modelo. Los cuadrados sombreados representan la subdivisión de la parcela arbolada en tres frentes de 10 x 10 m<sup>2</sup>. Los cuadrados blancos representa la subdivisión del transecto de regeneración en franjas de 10 x 10 m<sup>2</sup> hacia el interior de la zona quemada, y los puntos en su interior representan una posible distribución de plántulas. Los polígonos blancos representan árboles en cada frente.

El número de plántulas,  $N(r,t)$ , establecidas a una distancia  $r$  de un árbol cualquiera de uno de los tres frentes en el tiempo  $t$  se calcula según la ecuación:

$$N(r,t) = NP(t) \cdot (1 - f_{PD}) \cdot N_S \cdot \frac{1}{2} \cdot f_r(r) \cdot (1 - f_{SD}) \cdot f_G(t) \cdot f_E$$

donde:

- $NP(t)$ : producción de piñas en función del tiempo;
- $f_{PD}$ : fracción de piñas depredadas antes de la dispersión;
- $N_S$ : número de piñones por piña;
- $f_r(r)$ : fracción de piñones dispersados a una distancia  $r$ , que depende de la distancia  $r$ ;
- $f_{SD}$ : fracción de piñones depredados post-dispersión;
- $f_G(t)$ : fracción de piñones germinados, que depende de la cobertura vegetal y, por ende, de la edad  $t$  desde el incendio
- $f_E$ : fracción de plántulas establecidas;

En el algoritmo matemático utilizado en nuestro modelo asumimos que cada uno de los procesos a considerar son independientes entre sí. De esta manera, por ejemplo, la mayor o menor producción de piñas en un árbol no estará correlacionada con la producción de semillas en esas mismas piñas, o con su depredación en el árbol antes de la dispersión.

El proceso de simulación se inicia situándose en la primera época de producción de piñas después del incendio, y seleccionando al azar un tipo de año de producción de los cinco medidos entre 1999 y 2003. Una vez elegido el año, le otorga a cada árbol de cada frente un valor ( $NP$ ) también aleatorio de producción de piñas, en función del vector del año escogido y de la clase diamétrica (5, 10, 15, 20, y 25 o más) a que corresponde el árbol. Para simular el efecto de la depredación pre-dispersión, el modelo multiplica el número de piñas de cada árbol por el resultado de uno menos un valor ( $f_{PD}$ ) escogido al azar del vector de proporción de piñas depredadas en el árbol. Los valores resultantes se multiplican por valores de número de piñones ( $N_S$ ) obtenidos aleatoriamente del vector elaborado a partir de los datos de Habrouk et al. (1999). Estos valores se multiplican por un factor 0,5 asumiendo que sólo el 50 % de las direcciones de dispersión son útiles para regenerar la zona quemada, dado que el otro 50 % dispersa hacia el interior de la zona arbolada. De este modo obtenemos el número de semillas disponibles para ser dispersadas por cada árbol de cada frente.

La fracción  $f_r(r)$  de la ecuación arriba descrita se debe sustituir por la integral de  $f_r(r)$  entre los límites de integración de cada tramo de  $10 \times 10 \text{ m}^2$  en el transecto de regeneración. Al adoptar la ecuación de dispersión expresada en la sección 2.1d,

$$f_r(r) = k e^{-kr}$$

definimos  $F_r(r)$  como sigue:

$$F_r(r) = k \int_a^b e^{-kr} dr = \frac{1}{k} (e^{-ka} - e^{-kb})$$

que expresa la probabilidad de una semilla de caer dentro de la franja  $[a, b]$  desde la fuente de dispersión. El cómputo resultante de semillas dispersadas dentro de un intervalo de distancias determinada del margen no quemado viene dado por la suma de las contribuciones de todos los árboles de los tres frentes. Así, por ejemplo, para el tramo entre 0 y 10 m, el número de semillas que han llegado será la suma de las aportaciones del frente 1 en el intervalo  $[0, 10]$ , del frente 2 en  $[10, 20]$  y del frente 3 en  $[20, 30]$ .

Una vez distribuidas las semillas, la unidad de referencia sobre la que trabaja el modelo es el número de semillas dispersadas en cada tramo. Este valor se multiplica entonces por uno menos un valor de probabilidad de depredación post-dispersión escogido aleatoriamente desde el vector correspondiente, de modo que el valor ( $f_{SD}$ ) es distinto para cada tramo. El resultado se multiplica por un valor  $f_G$  de probabilidad de germinación que se obtiene de la curva descrita en la sección 2.1g (véase también Figura 1h), que depende del grado de cobertura (herbácea más arbustiva), y éste, a su vez, del tiempo transcurrido desde el incendio (ver Figura 1g). Para que el valor  $f_G$  pueda ser variable a una cobertura dada, hemos permitido que fluctúe según una distribución gaussiana alrededor de cada punto sobre la curva ( $\sigma = 0,02$ ). El valor determinado es el mismo para todo el transecto en cada año. El resultado se multiplica por un valor ( $f_E$ ) de probabilidad de establecimiento, distinto para cada tramo, que se escoge al azar del vector correspondiente. El valor final obtenido es el número de plántulas a cada tramo que se han establecido durante el primer año de regeneración.

El modelo escoge entonces al azar para cada árbol de la parcela un valor del vector de crecimiento que corresponda a su clase diamétrica, y se lo suma al dbh inicial del árbol. A continuación vuelve a transformar los nuevos datos de dbh en clases diamétricas y repite todo el proceso para el siguiente año, y así hasta completar los años de simulación. Este mecanismo permite que los árboles de la parcela varíen su capacidad productiva a medida que van creciendo.

La simulación del proceso completo de 30 años se repite 1000 veces para cada parcela que se desee introducir en el modelo, generando resultados promediados que se expresan en estas cuatro variables: (1) número de plántulas / ha que se establecen en los primeros diez metros del área quemada, (2) número de plántulas / ha que se establecen en los primeros cien metros,

(3) número de plántulas / ha que se establecen en el intervalo de 50 a 100 metros y (4) distancia máxima de dispersión.

### 2.3. Validación del modelo

Para comprobar la validez del modelo, hemos muestreado tres parcelas correspondientes a límites del incendio de Oliana (42° 2' a 42° 5' N y 1° 19' a 1° 21' E) que en 1986 afectó a 623 ha y otras tres del incendio del Bages-Berguedà (41° 45' a 42° 6' N; 1° 38' a 2° 1' E) que en 1994 afectó a 24.300 ha, en ambos casos previamente ocupadas por bosques de *P. nigra*. No ha sido posible obtener un número mayor de parcelas de muestreo debido a la escasez de información sobre incendios antiguos disponible para esta especie y a la dificultad de hallar límites de incendio cuya forma, dimensiones o disposición no genere "ruido" en cuanto a la distribución de plántulas observadas por contribuciones extras de árboles ajenos a la línea del margen. A partir de los árboles muestreados en cada una de estas parcelas, el módulo de crecimiento de los árboles (ver apartado 2.1.i) permitió generar una posible situación de partida 17 y 9 años hacia atrás respectivamente (hasta la fecha del incendio), que se toma como la media de las obtenidas, dado el bajo rango de variabilidad observado. El modelo genera a continuación una distribución de plántulas en la zona quemada con ese mismo número de años después del fuego. Esta distribución se contrasta con los datos observados en cada una de las parcelas mediante una prueba  $\chi^2$ .

### 2.4. Análisis de sensibilidad del modelo

Para detectar el peso de las variables que pueden estar sujetas a variabilidad espacial o temporal (la producción de piñas y la probabilidad de alcanzar cada distancia de dispersión), sobre los resultados que ofrece el modelo, empleamos un análisis de sensibilidad. Para ello diseñamos una parcela tipo resultante de la media de árboles de cada clase diamétrica para todas las parcelas próximas a la zona quemada consideradas en el apartado 2.5. En el caso de la producción de piñas, teníamos 5 años de muestreo (Figura 1a), cada uno con una probabilidad de aparecer del 20%. Como análisis de sensibilidad hicimos que la probabilidad de aparecer el año mejor variara entre 0, 10, 20, 30, 40 y 50%, y lo mismo hicimos después con el año peor. Para la distancia de dispersión modificamos el coeficiente b de la ecuación hallada (ver Figura 1e) aumentándolo o disminuyéndolo un 10, 20 y 30% del valor original, es decir, cambiando la forma de la curva de dispersión original. Las variables que se utilizaron para comparar los resultados fueron: densidad de plantas en todo el transecto, a menos de 10 m y a más de 50, y distancia máxima a la que se establecieron plantas.

### 2.5. Aplicación del modelo

Para evaluar las posibles implicaciones del modelo, diseñamos dos tipos de simulación. Por una parte, quisimos simular el efecto de las características del bosque situado en el margen sobre las características del reclutamiento que se producía en la zona quemada. Para ello creamos nueve parcelas como resultado de la combinación de tres categorías de tamaños de árboles (todos de la clase “5-10”, de la clase “15 a 20” o de la clase “25 o más”) y tres categorías de densidad (correspondientes al valor medio –800 plántulas/ha- y a los valores de los percentiles superior –2000 plántulas/ha- e inferior –300 plántulas/ha- del 90% de la distribución de densidades reales de 135 parcelas de *P. nigra* la región, ver a continuación). Con cada una de las nueve parcelas tipo generadas como combinación de tamaño de árboles y densidad se hicieron 1000 simulaciones, y se compararon los valores medios obtenidos a partir de ellas.

Por otra parte, para determinar qué tipo de escenarios predice nuestro modelo como los más probables al cabo de 30 años, hicimos una segunda simulación con datos reales procedentes de 83 parcelas arboladas ubicadas a menos de 1 km alrededor del límite del incendio del Bages-Berguedà de 1994 y otras 67 alrededor del del Solsonès de 1998, disponibles en la base de datos del IEFEC (Gracia et al. 2000). En cada parcela aplicamos el módulo de crecimiento de los árboles hacia adelante o hacia atrás, dependiendo de si la fecha de muestreo de la parcela era anterior o posterior al incendio, y generamos así una situación de partida. Con estos datos, simulamos 1000 veces la regeneración a 30 años y analizamos la distribución media de los valores obtenidos.

### 3. Resultados

#### 3.1. Validación del modelo

El ajuste de la simulación obtenida por el modelo para las parcelas de validación con la distribución de plántulas a registrada in situ en el campo es satisfactorio en cinco de las seis parcelas (ver p.ej. Figura 3), y aunque los valores propuestos superen los muestreados en campo a lo largo de los primeros 30-50 metros, estas diferencias no resultaron significativas ( $\chi^2$ ,  $p > 0,05$ ). Sólo en una de las parcelas no se encontró ninguna plántula in situ, pese a que el modelo preveía una distribución cercana a las anteriores.

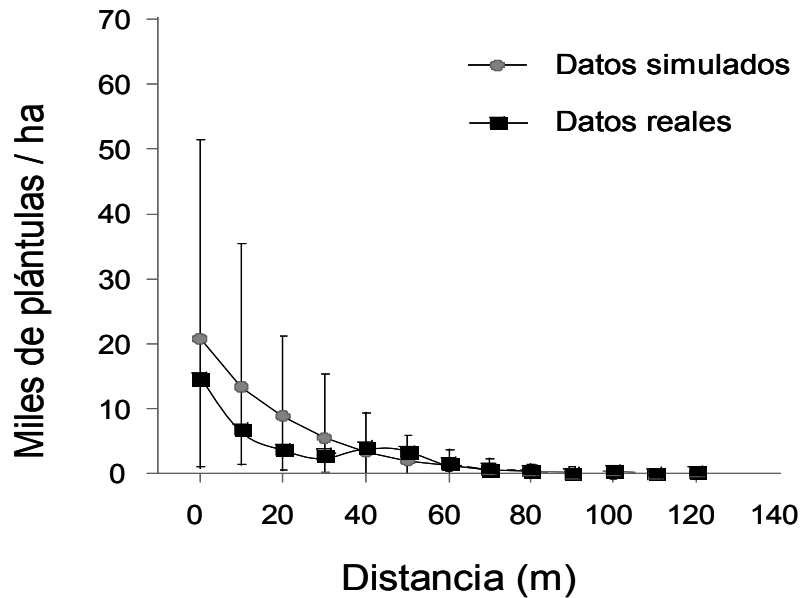


Figura 3. Validación del modelo: ejemplo de curva de distribución de plántulas establecidas a lo largo de un transecto de 140 m según los resultados de la simulación y según los datos observados en una parcela del incendio de Oliana de 1986. Las líneas verticales indican barras de error del 90% sobre el valor medio

### 3.2. Análisis de sensibilidad del modelo

Las variaciones en la probabilidad de aparición del año mejor y del año peor (en cuanto a producción de piñas) generan patrones inversos en el número total de plántulas que se establecen a corta distancia, y también en el total de las establecidas (Figura 4a). Así, a medida que aumentamos la probabilidad de escoger el año mejor o disminuimos la probabilidad de escoger el año peor, el promedio del número de establecimientos en 100 m se duplica, y lo mismo ocurre con el promedio del número de plántulas en los primeros 10 m. Sin embargo, las diferencias en el promedio del número de plántulas entre 50 y 100 m y en el promedio de la distancia máxima de dispersión resultaron no ser significativas, pese a que gráficamente se sigue intuyendo el mismo patrón (Figuras 4a y 4b). Por otro lado, las variaciones en el coeficiente b de la curva de dispersión que utiliza el modelo muestran que, a medida que el coeficiente se hace más alto, el número de plántulas establecidas en los primeros 10 m aumenta (Figura 5a). Ocurre lo inverso en cuanto al número de plántulas establecidas entre 50 y 100 m. La distancia máxima de dispersión es mayor cuando el coeficiente es muy bajo, llegando a 215 m, y va disminuyendo hasta los 100 m a medida que este coeficiente crece (Figura 5b).

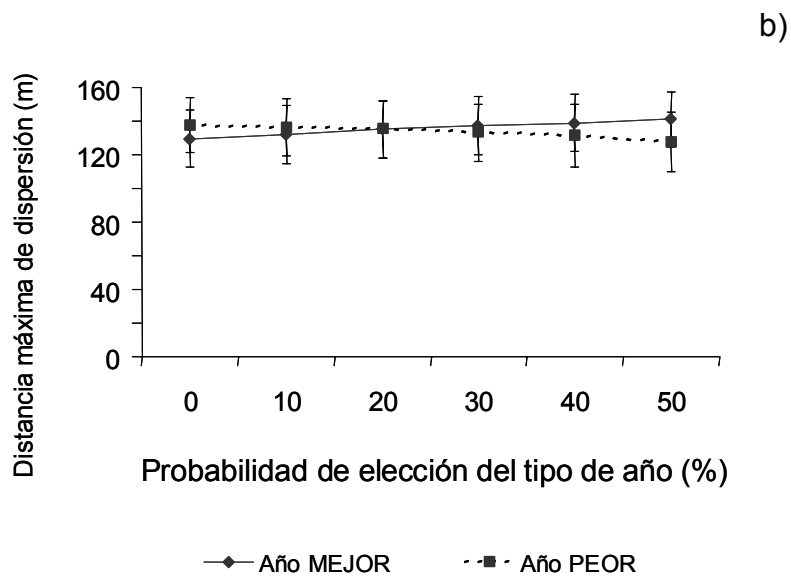
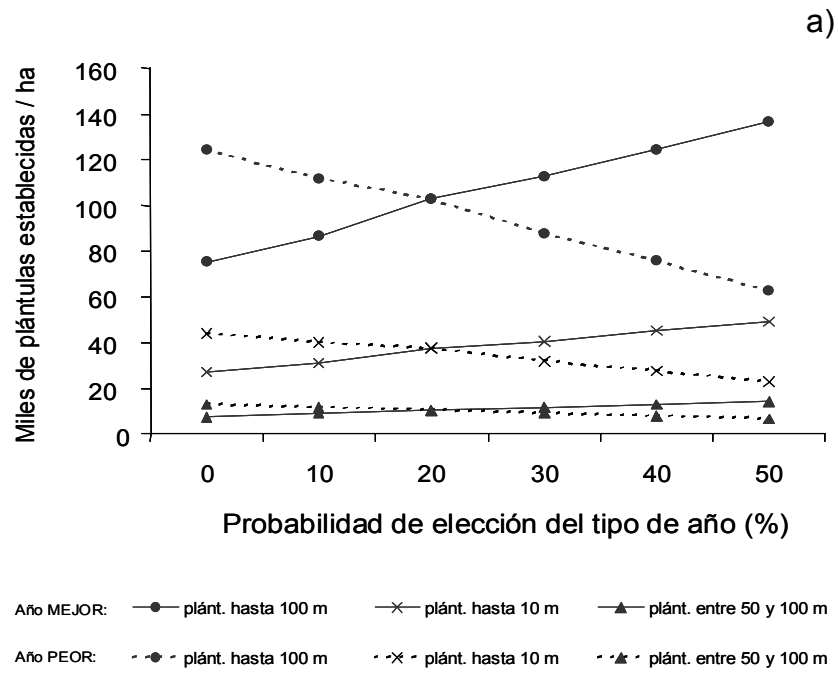


Figura 4. Sensibilidad del modelo a variaciones en la probabilidad de aparición año mejor y peor durante la simulación.

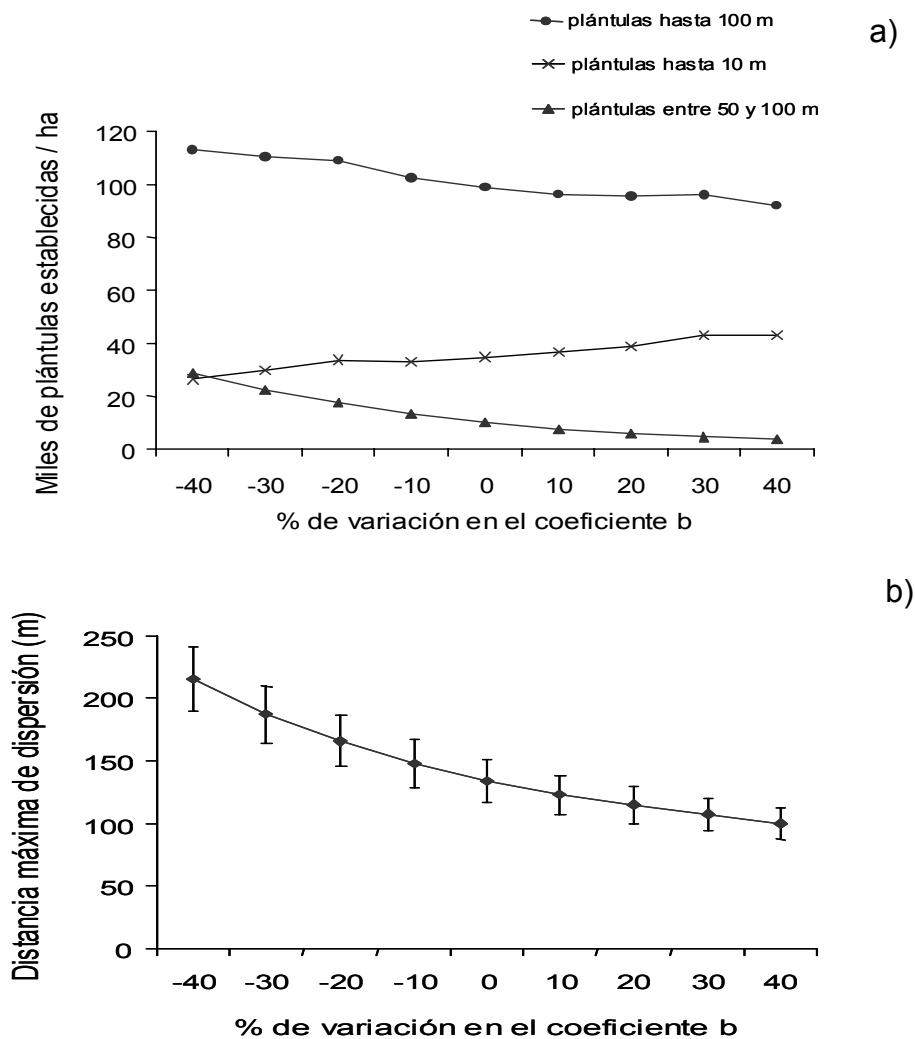


Figura 5. Sensibilidad del modelo a variaciones en el coeficiente b (pendiente) de la curva de dispersión utilizada.

### 3.3. Aplicación del modelo

Las simulaciones generadas para las 83 parcelas reales próximas al límite del incendio del Bages-Berguedà y las 67 próximas al del Bages-Solsonès han resultado muy similares ( $\chi^2_{1,13}=10,1$ ,  $p=0,67$ ). Las frecuencias relativas obtenidas indican una distribución del número de plántulas establecidas en los primeros 100 m, alrededor de las 10000 plántulas por ha, con un amplio rango que va de 2000 a 25000 pies por ha (Figura 6a). Una distribución similar se encuentra para el número de plántulas en los primeros 10 m y para el número de plántulas entre 50 y 100 m (Figura 6b y 6c, respectivamente). Sin embargo, los resultados para la distancia máxima de dispersión muestran una distribución de las frecuencias con un rango más estrecho cercano al límite de 120 m (Figura 6d).



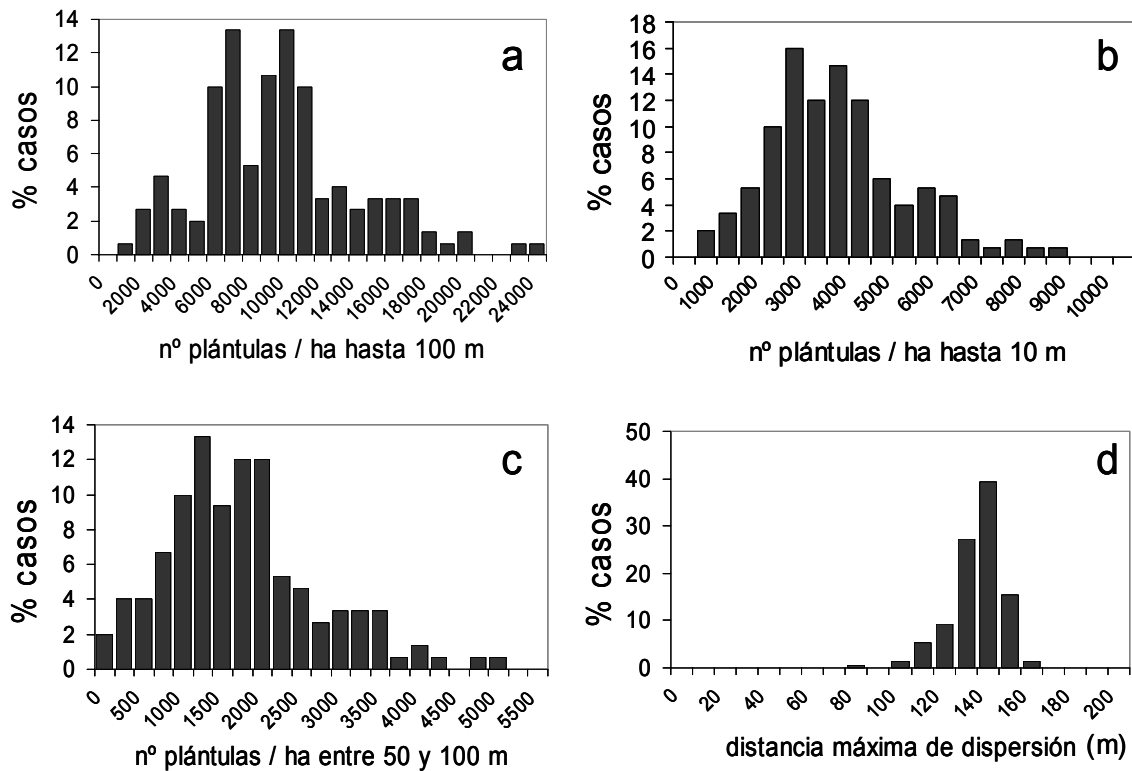


Figura 6. Histogramas de las diferentes variables para las simulaciones obtenidas a partir de parcelas reales cercanas a los incendios del Bages-Berguedà de 1994 y del Bages-Solsonès de 1998.

Los resultados obtenidos con las nueve parcelas teóricas, también denotan un comportamiento similar para las tres primeras variables y un patrón distinto para la distancia máxima de dispersión. Así, el promedio del número total de plántulas en 100 m, el promedio del número de plántulas en los primeros 10 m y el promedio del número de plántulas entre 50 y 100 m muestran valores bajos cuando la densidad de árboles es baja en la parcela, independientemente del tamaño de los árboles, mientras que cuando las parcelas tienen una densidad intermedia o alta, los valores siguen siendo bajos para tamaños pequeños de árbol, pero no para tamaños medianos y grandes (Figuras 7a, 7b y 7c). Las diferencias entre los valores con árboles grandes o medianos se acentúan cuando la densidad de ellos en la parcela es alta. Sin embargo, la distancia máxima de dispersión no depende de la densidad de las parcelas, y resulta similar para parcelas con árboles medianos o grandes, que doblan la distancia de dispersión hallada para las parcelas con árboles pequeños (Figura 7d).

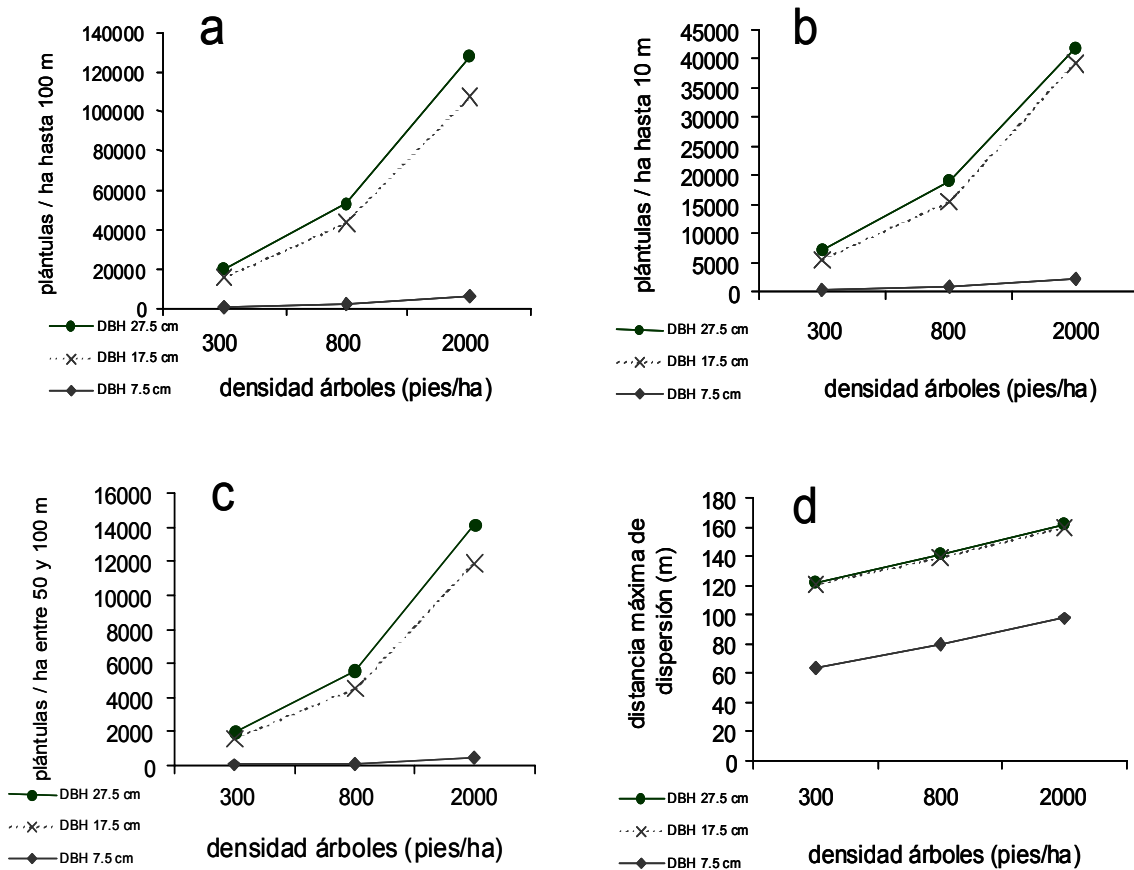


Figura 7. Resultados de los promedios de las diferentes variables para la simulación con nueve parcelas teóricas que combinan tres categorías de tamaño del árbol con tres categorías de densidad de árboles en la parcela.

#### 4. Discusión

El modelo descrito en este estudio se ha diseñado para simular el reclutamiento de *P. nigra* después del fuego desde los márgenes no quemados. Hay diferentes problemas de entrada con una aproximación de este tipo. Por una parte, hay múltiples procesos que pueden afectar la tasa de establecimiento de plántulas de una especie vegetal (desde la producción, dispersión y depredación de las semillas, hasta la germinación de éstas y el establecimiento de las plántulas), y muchos de ellos varían sustancialmente entre lugares y entre años (p.e., Sans y Masalles 1994, Picó y Retana 2002). Por esta razón, en muchos modelos de dinámica forestal, se asume que el reclutamiento es un simple proceso estocástico no ligado a la presencia de árboles padre (Ribbens et al. 1994), o sólo se modelizan uno o algunos de estos procesos (e.g. Greene y Jonson 1996), ya que en otros casos los datos para parametrizarlos no están disponibles. Por otra parte, es escasa la información disponible sobre grandes incendios antiguos que nos permitan validar los resultados del modelo, especialmente porque la

incidencia de este tipo de perturbaciones sobre los bosques de *P. nigra* se ha incrementado en los últimos años, pero anteriormente era mucho menor. Como ejemplo, el porcentaje de superficie afectada en zonas más submediterráneas (en las que se distribuye *P. nigra*), ha aumentado de un 26,0% en los 70s y un 23,8% en los 80s, 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). Por ello ha sido muy difícil encontrar márgenes de incendios antiguos. Sin embargo, hemos llevado a cabo la simulación comparando las distribuciones simuladas con datos recogidos en los escasos incendios que hemos podido encontrar. Los resultados indican que en muchos casos los valores obtenidos en el campo están dentro de los límites que definen una gran parte de las simulaciones obtenidas con el modelo. En particular, las densidades de plántulas a partir de 40 m se simulan adecuadamente, y sólo se sobrevaloran ligeramente las plántulas a las distancias más cercanas del margen (Figura 3). Este hecho puede deberse a que no se contemple en el modelo algún proceso que reduzca la densidad de plántulas ya establecidas, como puede ser la competencia entre ellas, que puede aumentar la mortalidad de las mismas a partir de ciertas densidades. En el muestreo se encontraron algunas plántulas muertas, pero no hay otra evidencia de la existencia de esta mortalidad dependiente de la densidad en este caso. Sin embargo, en otros estudios realizados en incendios antiguos de *P. nigra* se ha observado que la entrada de plántulas en las zonas quemadas se inicia justo después del fuego, pero finaliza entre 15 y 20 años después, posiblemente cuando las especies rebrotadoras y los propios pinos cierran el bosque y dificultan la entrada de nuevos individuos (Gracia et al. 2002).

En conjunto, el resultado es satisfactorio, porque este estudio muestra que es posible calibrar un modelo mecanístico que simule el reclutamiento de una especie arbórea a partir de la información disponible para los distintos procesos, incluso cuando las bases de datos disponibles no representen grandes series temporales o espaciales. De hecho, este modelo se ha parametrizado con datos obtenidos para *P. nigra* en las regiones de Bages, Berguedà y Solsonès (Cataluña central), pero tiene una estructura general que permitiría aplicarlo a otros lugares y especies. El análisis de sensibilidad ha mostrado que el modelo es muy dependiente de la dispersión, ya que todas las variables consideradas varían considerablemente al aumentar o disminuir el coeficiente que da forma a la curva de dispersión (Figura 5). Sin embargo, y aunque pueda parecer algo sorprendente, la disminución de la lluvia de semillas de esta especie con la distancia es muy constante para las diferentes réplicas muestreadas en el campo, tanto en márgenes superiores, laterales o inferiores. Por tanto, esta variabilidad de la curva es más ficticia que real. Otra cosa distinta sucede con las variaciones interanuales en la producción de piñas. Al igual que sucede en otras especies (Sork et al. 1993, Koenig et al. 1994, Greenberg 2000), *P. nigra* muestra importantes fluctuaciones en la producción de piñas (ver Figura 1a). Sin embargo, y como sucede en la mayoría de los casos, nos encontramos con el problema de que nuestra serie temporal es probablemente corta frente a la enorme variabilidad temporal en producción de piñas, con producciones en los años buenos muy

superiores a las de los años de escasa producción. Sin embargo, haciendo variar la proporción del año mejor y del año peor en el modelo encontramos que varía poco la distancia de dispersión, aunque sí lo hace lógicamente el número de plántulas. En un futuro, se debería relacionar esta producción del número de piñas con alguna variable ambiental a fin de cambiar la estocasticidad que tiene actualmente el proceso de elección de tipo de año por una aproximación empírica más realista.

Las simulaciones realizadas con el modelo para parcelas reales próximas al límite de los incendios más grandes que han afectado a *P. nigra* en Cataluña (Bages-Berguedà y Bages-Solsonès) han mostrado un patrón parecido, aunque el tamaño de los árboles es ligeramente mayor en el primero de los casos. Como era de esperar, se encuentra un amplio rango de valores de número de plántulas establecidas (un orden de magnitud, entre 200 y 2500 pies por ha). Esto confirma los resultados ya indicados en otros casos (Gracia et al. 2002, Retana et al. 2002, Broncano y Retana. en prensa) de que después del fuego se crea una heterogeneidad muy grande, que depende de la distancia a la fuente de semillas, pero también de las características concretas del bosque anterior al fuego y, aunque no se incluye en el modelo, de las condiciones de las estaciones donde caen las semillas (Gracia et al. 2002). Por tanto, en algunos puntos de la superficie quemada la recuperación de *P. nigra* será más rápida, mientras que en otros será más lenta (o no llegará a producirse nunca si otras especies como los robles y las encinas ocupan el espacio antes de que los pinos puedan instalarse). Al analizar específicamente el efecto combinado del tamaño de los árboles y la densidad de los mismos en la parcela encontramos una tendencia muy clara a que las parcelas con árboles de tamaño intermedio (clase 15-20 cm) y los de tamaño grande (clase >25 cm) tengan un comportamiento muy similar, aumentando progresivamente el número de plántulas establecidas con la densidad de adultos, mientras que las parcelas dominadas por árboles pequeños generan curvas de regeneración casi nulas (Figura 7). Este último resultado es importante si tenemos en cuenta que los árboles de *P. nigra* en Cataluña se concentran en las clases más pequeñas y que las clases de mayor tamaño tienen una infrarrepresentación con respecto a lo que sería esperable con una gestión sostenible (Gracia 1993). Por ello, el hecho de que se quemen muchos de los bosques actuales, con numerosos árboles pequeños, que ya de por sí tienen una elevada probabilidad de quemarse por la propia estructura del bosque (Román-Cuesta 2002), acentuará las dificultades de regeneración postincendio, ya que los árboles del margen no representan una fuente de semillas suficiente como para asegurar la regeneración posterior.

Aunque el modelo funciona razonablemente bien considerando la información disponible de los diferentes procesos, es obvio que una información más refinada o más amplia podría ayudar a mejorar las predicciones del modelo. Las mejoras potenciales del modelo pueden ir en cuatro direcciones. En primer lugar, el modelo no contempla las características topográficas a la hora de permitir o no el establecimiento de las plántulas. Como sucede en otros modelos forestales (p.e., Pacala et al. 1996), toda la heterogeneidad espacial de las nuevas plántulas es el

resultado de la dispersión. Sin embargo, la propia estructura del paisaje favorece o dificulta que las semillas puedan alcanzar determinados puntos, y esto se superpone con la distancia a la que se pueden encontrar de la fuente de semillas. Acoplar este modelo con un GIS es un compromiso para conseguir realmente simular paisajes reales. Relacionado con esto, al menos en un caso de la validación hemos encontrado que hay una ausencia absoluta de plántulas a diferentes distancias del margen cuando el modelo predice una distribución similar a la de otros casos (Figura 3b). Por tanto, como indican Nathan y Muller-Landau (2000), aunque el reclutamiento no puede tener lugar sin llegada de semillas, esta llegada no garantiza el reclutamiento. La segunda mejora implicaría tener en cuenta en el modelo las características del sustrato (p.e. pH o la proporción de piedras), que pueden modificar el establecimiento. La llegada a diferentes sustratos es irrelevante si la probabilidad de éxito es esencialmente idéntica en todos ellos o si están distribuidos aleatoriamente. Sin embargo, en muchos casos se ha observado que estas premisas no se cumplen (ver el capítulo 3 de esta tesis y referencias allí citadas), y esta versión del modelo no incluye lugares más o menos adecuados para la germinación y supervivencia de semillas y plántulas. La tercera mejora en el futuro debería ser ligar el reclutamiento con la meteorología. Muchos de los procesos considerados, como la producción anteriormente descrita, pero también la depredación o el establecimiento de plántulas (Sonesson 1994, Ostfeld et al. 1997, Picó y Retana 2002), muestran importantes fluctuaciones que, a menudo, están ligadas a la meteorología. Sin embargo, para parametrizar estas relaciones es necesario tener una base de datos con una variabilidad espacial o temporal suficientemente grande como para poder establecer estimaciones del reclutamiento a partir del clima que puedan considerarse fiables. Finalmente, el modelo no considera la dispersión a largas distancias. Como indican diferentes autores (Silvertown 1991, Ribbens et al. 1994), las aproximaciones estadísticas como la que se emplea en este modelo no son adecuadas para detectar y evaluar sucesos raros como la dispersión a grandes distancias. No hay información de la importancia de la dispersión a larga distancia en el caso de *P. nigra*, aunque es posible que su importancia sea menor que en otros casos como sucede en especies de *Quercus* (Lookingbill y Zavala, 2000). En conjunto, aunque hay posibilidades de mejorar el modelo, pensamos que incluir la mayoría de los procesos implicados en el reclutamiento de *P. nigra* es una opción realista para simular el reclutamiento después de perturbaciones, especialmente cuando éstas afectan a grandes extensiones, con la drástica limitación de propágulos que conllevan.

## Referencias

- Blate G.M., Peart D.R. y Leighton M. 1998. Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a southeast Asian rainforest. *Oikos* 82: 522-538.

- Botkin D.B. 1993. Forest dynamics. Oxford University Press, Oxford.
- Broncano M.J. y Retana J. Topography and pre-fire vegetation affecting the spatial heterogeneity generated after a large forest wildfire in the Mediterranean Basin. International Journal of Wildland Fire, en prensa.
- Campbell B.M., Lynam T. y Hatton J.C. 1990. Small-scale patterning in the recruitment of forest species during succession in tropical dry forest, Mozambique. Vegetatio 87: 51-57.
- Caspersen J.P., Silander J.A. Jr., Canham C.D. y Pacala S.W. 1999. Modeling the competitive dynamics and distribution of tree species along moisture gradients. En: Mladenoff D.J. y Baker W.L. (eds.) Spatial modeling of forest landscape changes. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 14-41.
- Clark J.S. y Ji Y. 1995. Fecundity and dispersal in plant populations: implications for structure and diversity. American Naturalist 146: 72-111.
- Courbaud B., Goreaud F., Dreyfus P.H., Bonnet F.R. 2001. Evaluating thinning strategies using a Tree Distance Dependent Growth Model : some examples based on the CAPSIS software "Uneven-Aged Spruce Forests" module. Forest Ecology and Management 145 : 15-28.
- Crawley M.J. 1992. Seed predators and plant population dynamics. En: Fenner M. (ed.), Seeds, the ecology of regeneration in plant communities. CAB International, pp. 167-182.
- Espelta J. M., Riba M. y Retana J. 1995. Patterns of seedling recruitment in West-Mediterranean *Quercus ilex* forests influenced by canopy development. Journal of Vegetation Science 6: 465-472.
- Espelta J.M., Rodrigo A., Habrouk A., Meghelli N., Ordóñez J.L., Retana J. 2002. Land use changes, natural regeneration patterns, and restoration practices after large wildfire in NE Spain: challenges for fire ecology and landscape restoration. En: Trabaud L. y Prodon R. (eds.) Fire and Biological Processes. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 315-324.
- Gracia C. 1993. Inventario ecológico y forestal de Cataluña. Ecosistemas 4: 14-18.
- Gracia C., Burriel J. A., Ibáñez J. J., Mata T. y Vayreda J. 2000. Inventari ecològic i forestal de Catalunya. Regió forestal IV. Publ. Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions forestals, Barcelona.
- Gracia M., Roig P. y Retana J. 2002. Mid-term successional patterns after fire of mixed pine-oak forests in NE Spain. Acta Oecologica 23: 405-411.
- Greene D.F. y Johnson E.A. 1996. Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing. Ecology 77: 595-609

- Greenberg C.H. 2000 Individual variation in acorn production by five species of southern Appalachian oaks. *Forest Ecology and Management* 132: 199-210.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Habrourk A., Retana J. y 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.
- Harcombe P.A. 1987. Tree life tables: simple birth, growth and death data encapsulate life histories and ecological roles. *BioScience* 37: 557-568.
- Harper J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres.
- Herrera C.M., Jordano P., Guitián J. y Traveset A. 1998 Annual variability in seed production by woody plants and the masting concept: reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal. *The American Naturalist* 152: 576-594.
- Kienast F, Kuhn N. 1989. Simulating forest succession along ecological gradients in southern central Europe. *Vegetatio* 79: 7-20.
- Koenig, W.D., Mumme R.L., Carmen W.J. y Sanback M.T. 1994 Acorn production by oaks in central coastal California: variation within and among years. *Ecology* 75: 99-109.
- Li Q. y Ma K. 2003. Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* under mature mixed oak forest overstory and in shrubland. *Forest Ecology and Management* 176: 133-146.
- Liu J. y Ashton P.S. 1998. FORMOSAIC: an individual-based spatially explicit model for simulating forest dynamics in landscape mosaics. *Ecological Modelling* 106: 177-200.
- Lloret F. 1998 Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science* 9: 417-430.
- Lookingbill T.R. y Zavala M.A. 2000. Spatial pattern of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* recruitment in *Pinus halepensis* dominated woodlands. *Journal of Vegetation Science* 11: 607-612.
- Manson R.H. y Stiles E.W. 1998 Links between microhabitat preferences and seed predation by small mammals in old fields. *Oikos* 82: 37-50.
- Mladenoff D.J. y Baker W.L. 1999. Development of forest and landscape modeling approaches. En: Mladenoff D.J. y Baker W.L. (eds.) *Spatial modeling of forest landscape changes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-13.

- Monserud R.A. y Sterba H. 1996. A basal area increment model for individual trees growing in even- and uneven-aged forest stands in Austria. *Forest Ecology and Management* 80: 57-80.
- Nathan R. y Muller-Landau H. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 278-285.
- Nathan R., Safriel U.N., Noy-Meir I. y Schiller G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* 81: 2156-2169.
- Ostfeld R.S., Mason R.H. y Canham C.D. 1997. Effects of rodents on tree invasion of old fields. *Ecology* 78: 1531-1542.
- Pacala S.W., Canham C.D. y Silander J.A. Jr. 1993. Forest models defined by field measurements. I. The design of a northeastern forest simulator. *Canadian Journal of Forest Research* 23: 1980-1988.
- Pacala S.W., Canham C.D., Saponara J., Silander J.A. Jr., Kobe R.K. y Ribbens E. 1996. Forest models defined by field measurements: estimation, error analysis and dynamics. *Ecological Monographs* 66: 1-43.
- Picó F.X. y Retana J. 2002. Temporal variation in the female components of reproductive success over the extended flowering season of a Mediterranean perennial herb. *Oikos* 89: 485-492.
- Piussi P. 1992. Environmental changes in forests. Examples from the south of Europe. En: Teller A., Mathy P. y Jeffers J.N.R. (eds.) *Responses of forest ecosystems to environmental changes*. Elsevier Applied Science, Londres, pp. 298-309.
- Press W.H., Teukolsky S.A., Vetterling W.T. y Flannery B.P. 1992. *Numerical Recipes in Fortran 77: The Art of Scientific Computing, Vol.2*. Cambridge University Press.
- Pukkala T. 1987. Simulation model for natural regeneration of *Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Betula pendula* and *Betula pubescens*. *Silva Fennica* 21: 37-53.
- Reader R.J. 1993. Control of seedling emergence by ground cover and seed predation in relation to seed size for some old-field species. *Journal of Ecology* 81: 169-175.
- Retana J., Espelta J.M., Habrouk A., Ordóñez J.L. y Solà-Morales F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in North-eastern Spain. *Ecoscience* 9: 89-97.
- Ribbens E., Silander J.A., Pacala S.W. 1994. Seedling recruitment in forests: calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion. *Ecology* 75: 1794-1806.



- Roberts D.W. y Betz D.W. 1999. Simulating landscape vegetation dynamics of Bryce Canyon National Park with the vital attributes/fuzzy systems model VAFS/LANDSIM. En: Mladenoff D.J. y Baker W.L. (eds.) Spatial modeling of forest landscape changes. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99-124.
- Rodrigo A., Retana J., Picó, F.X. Direct regeneration is not the only response of Mediterranean forests to large fires. Ecology, in press.
- Román-Cuesta, R.M., 2002. Human and environmental factors influencing fire trends in different forest ecosystems. Ph. D. Thesis. Universitat Autònoma de Barcelona, Barcelona, 122 pp.
- Salvador R., Valeriano J., Pons X. y Díaz-Delgado R. 2000. A semi-automatic methodology to detect fire scars in shrubs and evergreen forests with Landsat MSS time series. International Journal of Remote sensing 4: 655-671.
- Sans F.X. y Masalles R.M. 1994. Life-history variation in the annual arable weed *Diplotaxis eruroides* (Cruciferae). Canadian Journal of Botany 72: 10-19.
- Schupp E.W. 1988. Seed and early seedling predation in the forest understory and in tree fall gaps. Oikos 51: 71-78.
- Schupp E.W. 1990. Annual variation in seedfall, postdispersal predation and recruitment of a neotropical tree. Ecology 71: 504-515.
- Schupp E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. Am. J. Bot. 82: 399-409.
- Schupp, E.W. y Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. Écoscience 2: 267-275.
- Shibata M. y Nakashizuka T. 1995. Seed and seedling demography of four co-occurring *CarPinus* species in a temperate deciduous forest. Ecology 76: 1099-1108.
- Shugart H.H. 1984. A theory of forest dynamics. Springer-Verlag, Nueva York.
- Shugart H.H. y Urban D.L. 1989. Factors affecting the relative abundance of forest tree species. En: Grubb P.J. y Whittaker J.B. (eds.) Towards a more exact ecology. Blackwell, Oxford, pp. 249-273.
- Silvertown J.W., Lovett Doust J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Science, Oxford.
- Skordilis A. y Thanos C.A. 1997. Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the seven pine species naturally growing in Greece. En: Ellis R.H., Murdoch A.I. y Hong

- T.D. (eds.) Basic and applied aspects of seed biology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 623-632.
- Sork V.L., Bramble J. y Sexton O. 1993. Ecology of mast-fruiting in three species of Missouri oaks, *Quercus alba*, *Quercus rubra* and *Quercus velutina* (Fagaceae). *Ecology* 74: 528-541.
- Sonesson L.K. 1994. Growth and survival after cotyledon removal in *Quercus robur* seedlings grown in different natural soil types. *Oikos* 69: 65-70.
- Streng D.R., Glitzenstein J.S. y Harcombe P.A. 1989. Woody seedling dynamics in an east Texas floodplain forest. *Ecological Monographs* 59: 177-204.
- Trabaud L. 1994. Postfire plant community dynamics in the Mediterranean Basin. En: Moreno J.M. y Oechel W.C. (eds.) *The Role of Fire in Mediterranean Type Ecosystems*. Springer-Verlag, New-York, pp. 1-15.
- Trabaud, L. y Campmant C. 1991. Difficulté de recolonisation naturelle du pin de Salzmann *Pinus nigra* ssp. *salzmanni* (Dunal) Franco après incendie. *Biological Conservation* 58: 329-343.
- Urban D.L., Bonan G.B. y Shugart H.H. 1991. Spatial applications of gap models. *Forest Ecology and Management* 42: 95-110.
- Willson M.F., y Whelan C.J. 1990. Variation in survival of vertebrate-dispersed seeds: effects of density, habitat, location, season and species. *Oikos* 57: 191-198.
- Wright S.J, Carrasco C., Calderón O. y Paton S. 1999. The El Niño Southern Oscillation, variable fruit production and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.

**Conclusiones generales**



## **Conclusiones generales**

La supervivencia de los árboles de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* después de grandes incendios es mayor cuanto menor es el grado de afectación de su copa y es también mayor para los árboles más grandes, que son a su vez los que producen más piñas y con mayor regularidad. Por ello, para especies como ésta, cuya regeneración post-incendio depende enteramente del aporte de nuevas semillas, cabe destacar el interés de preservar los árboles mayores que hayan sobrevivido como árboles semilleros.

Pese a que los árboles más afectados sobreviven más en los límites del incendio que en las islas de vegetación persistente que hayan quedado distribuidas a lo largo del área quemada, la producción de piñas es comparativamente mayor y más frecuente en las islas, especialmente en las más pequeñas, por lo que conviene subrayar la importancia de conservar y proteger estos pequeños grupos aislados de árboles supervivientes como posible fuente de semillas que posibilitan la regeneración en las zonas más internas del incendio.

Al inicio del periodo de dispersión, en invierno, los roedores son los principales depredadores del banco de semillas que se forma en el suelo, mientras que son las hormigas quienes toman el relevo a partir de la primavera y hasta el final del verano, resultando ambos grupos muy eficaces. Teniendo en cuenta que además la viabilidad de los piñones diseminados se pierde en menos de cuatro meses, la probabilidad de que alguna semilla pueda seguir disponible para germinar en otoño (la segunda estación húmeda y medianamente cálida del año, que además muestra las menores tasas de depredación) es prácticamente nula.

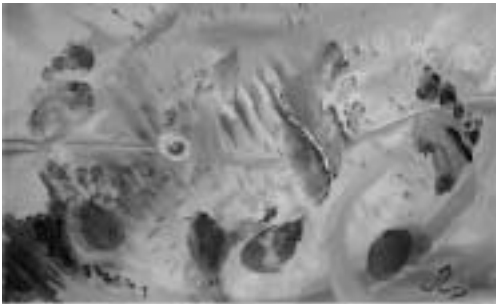
La germinación y la supervivencia de las plántulas que logran establecerse tras el incendio son escasas en condiciones de campo y bajo un rango de grados de cobertura variable. A pesar de ello, puede decirse que en general *Pinus nigra* se comporta como una especie más tolerante a la sombra que otros pinos. Puesto que estas condiciones son muy poco frecuentes en las áreas recientemente quemadas, la regeneración de esta especie se ve muy condicionada por los incendios. Sus bosques están catalogados en la lista de hábitats de especial protección de la UE, y su dificultad de regeneración después de incendio confirma la necesidad de medidas específicas de conservación para prevenir su desaparición a corto plazo.

Tras los grandes incendios de 1994 y 1998, a los altos niveles de depredación debida a los diferentes grupos animales y las bajísimas tasas de establecimiento de plántulas que se registran en los diferentes escenarios post-incendio descritos en el estudio, debe unirse una escasísima disponibilidad de semillas en la mayor parte de la gran extensión quemada, dadas las dimensiones de ambos incendios, por lo que el pronóstico para la regeneración natural de *Pinus nigra* en la zona afectada resulta muy poco esperanzador, pudiendo derivar en una reducción a medio plazo de su área de distribución en la región.

La modelización del efecto combinado del tamaño de los árboles y la densidad de los mismos en una parcela teórica del límite del incendio, muestra que la contribución de los árboles de pequeño diámetro al banco de semillas en formación es muy pequeña, independientemente de la densidad de árboles, lo cual sugiere que el actual modelo de gestión de los bosques de *Pinus nigra* en Cataluña (que concentra la mayoría de árboles entre las clases diamétricas más bajas), supone una dificultad añadida al proceso de regeneración post-incendio dada la escasa fuente de semillas que representan los márgenes de árboles vivos.

Este estudio muestra que es posible calibrar un modelo mecanístico que simule el reclutamiento de una especie arbórea a partir de la información disponible para los distintos procesos, incluso cuando las bases de datos disponibles no tengan grandes series temporales o espaciales. Sin embargo, sospechamos que el modelo aquí desarrollado mejoraría ostensiblemente incluyendo factores topográficos y climatológicos, y procurando mecanismos para evaluar la dispersión a largas distancias, no contemplada en él.

A estas cuatro huellas en mi vida,  
por nacer de una condena y  
acercarme a los ojos  
una nueva  
luz...  
aunque no supiera verla.



El que nace pobre y feo  
y se casa y no es querido  
y se muere y va al infierno,  
vaya juerga se ha corrido.

(J.M. Espelta)

*poeta del pueblo,  
que no popular*





## **Agradecimientos**

¡Lo sabía!...Ya te vale, cuatro años (aprox) devanándome los sesos en intentar dilucidar porqué no regeneran los bosques quemados de pino laricio para que vengas tú a leerte directamente los agradecimientos. Pero, ¡qué cotillas que sois las personas humanas, 'gensanta...!

¿Qué quieres saber?, que ¿para qué ha servido todo esto...? Pues mira, como mínimo para vivir durante cuatro años con la ilusión de trabajar de lo mío, que cuesta un testigo y medio en este país. Si lo pienso bien, no sé porqué he elegido una profesión con tan mala prensa... Durante un tiempo, ni a mi padre le daba la gana de aprenderse bien el nombre, decía siempre que su hijo era *biológico*. Ya sé que era una broma, pero seguro que no se le habría ocurrido decir que su hijo era arquitectónico, por ejemplo... Luego, pasado un tiempo, dejó de hacerlo. Y en cualquier caso, lo cierto es que tanto mi padre como mi madre han derrochado su vida entera en la satisfacción de poder decir que su hijo es *biológico*. En cada botella de refresco que estallaba frente la puta llenadora, en cada minuto interminable de lucha contra el sueño y contra el insomnio, en cada café milagroso a las seis y media de la mañana, en cada callo forjado por cada mocho retorcido sobre el odioso cubo, en cada lágrima por el dolor que causan la humedad y el frío en los huesos de las manos o de los pies, en cada vértebra desgastada y en cada articulación crujiente, mis padres pusieron una dosis terapéutica de objetivo, de meta innegociable, una bocanada de entrega sobre un palmar de cariño para que mis hermanas y yo pudiésemos optar a todo lo que ellos ni siquiera sabían que existía... De eso han servido estos cuatro años, no para que mis viejitos se sientan orgullosos de que su hijo llegue a ser doctor, sino para que su hijo se sienta más orgulloso y afortunado que nunca de venir de donde viene.

¡Madre mía, qué cuatro años...! ¡Qué bien no' lo pazemo'! ¡Y qué mal a ratos...! A nivel personal, jamás había tenido tanta vida... (tal vez debiera usar el diminutivo del vocablo, para ser justo). Lo siento por quienes pagaron las consecuencias, lo siento de verdad, y aunque no sé cómo arrancarme algunas espinas, voy aprendiendo a procurarme posturas con las que rara vez me sigan doliendo (higiene postural correctiva, que le llaman). La vida siempre sigue... Y a nivel profesional, pues tampoco había tenido nunca tantas cosas entre manos. En el fondo, me parece un artificio conceptual esa separación entre ambos niveles; todo lo que nos ocurre está intrínsecamente interrelacionado y cada aspecto de nuestra vida influye inevitablemente en todos los demás. Lo cierto es que era prácticamente imposible que mi zarandeada vida personal no se convirtiera en un "handicap", como la cola de los pavos (nunca mejor dicho), para sacar adelante esta tesis...

Suerte tuve que Javi es Javi. Ya me harté de decir lo que pensaba de él en los agradecimientos de la tesina (Ordóñez 2002) y no pienso repetirme aquí. Pero, tampoco me voy a callar. No es una casualidad que tanta gente con la que he hablado quisiera trabajar con él, si pudiera elegir.

Alguien que postpone (no se salta) una reunión de trabajo por escuchar a un amigo, o por un partido de fútbol o de baloncesto “que te va a sentar como Dios” (Retana com. pers.), obviamente no debería estar dirigiendo una tesis, debería estar substituyendo a Luis Rojas Marcos en la dirección del sistema sanitario neoyorkino (por el bien de los neoyorkinos y de la humanidad misma, que luego pagamos todos las consecuencias de sus pneurosis...). He aprendido muchas cosas contigo, Javi, y te juro que las más importantes nada tienen que ver con semillitas, pinitos, ni hormiguitas (a los fuegos no me atrevo a diminutivizarlos). Aunque te joda que te lo digan, que lo sé, GRACIAS, de todo corazón.

Además de por Javi, esta tesis se sostiene, o mejor dicho, en esta tesis me sostengo, gracias a la existencia e insistencia de otras personas que han sido claves para mí en todo este tiempo. Y la primera de ellas fue Abde. Realmente, me cuesta distinguir con claridad entre el tiempo que he pasado exclusivamente dedicado a mi doctorado y el tiempo que pasé (dos años más o menos) recopilando también información para el ahora Dr. Habrouk... Abde fue prácticamente mi hermano durante casi tres años (con todo lo que eso conlleva...). Y precisamente esa fraternidad hace que hoy guarde con auténtica nostalgia los recuerdos más variopintos de él: desde aquellas interminables discusiones metodológicas que parecían un improvisado concurso de tozudez (que para cada cual siempre ganaba el otro, por supuesto), hasta la envidiable complicidad con que nos hemos llegado a reír a costa de ese fabuloso sentido del humor que tiene, que aún no sabría si calificar de ingenuo, de ingenio, o de ambas cosas. Abde es único, y pese a las veces en que ganas no me faltaron de atarlo a una estaca para que me dejase acabar tranquilo mi jornada de trabajo, no cambiaría por nada del mundo las ganas que tantas otras veces tampoco me faltaron de darle un abrazo del quince y llevármelo a tomar un albariño con jamoncito (nunca conseguí que probara ninguna de las dos cosas).

Al poco, llegó nuestra Pilarica, bueno, otra mañica igual que ella pero con muchas más virtudes que la que veneran en Zaragoza. A la sensatez de Pilar debo yo buena parte mi salud mental (de la que me queda), por hacerme de “mami” en los momentos más duros y a su vez por no querer perderse ni uno sólo de los mejores... Pasamos muchas muchas cosas juntos pero, no sé porqué, lo que más claramente recuerdo (como si fuera ayer) es aquella imagen suya a punto de llevarse a la boca un dedo manchado de restos de un café aderezado con sal y salsa de soja (que debe de ser lo más indigesto del mundo después de la ley de extranjería); se libró por que Òscar y yo no supimos contener la risa, que si no, de qué... Con lo ingenua que parecía y cómo espabiló, la condenada: desde entonces llevo años intentando saber cuándo me toma el pelo y cuándo me habla en serio. Al principio yo optaba por la segunda interpretación (habla en serio), luego opté por la primera (me toma el pelo), y desde hace ya un tiempo opto por esperar a que le traicione ese pedazo de corazón que gasta y me saque ella misma del conflicto, aunque sea por lástima de verme tan aturullado y sin capacidad de respuesta (no puede evitar ser en el fondo un trozo de pan).

Lo mismo me pasa con Nacima, con la diferencia de que ante la duda casi siempre pienso que me toma el pelo, porque Nacima no se ablanda. La argelina más guapa del mundo árabe y occidental (que lo he mirado en internet) llegó a nuestro despacho mucho más tarde, cuando todos los demás éramos ya un grupo de amigos bastante consolidado y, sin embargo, me parece que lleva aquí toda la vida. Tanto que no quiero imaginarme cómo será cuando decida regresar a su tierra. Lo más curioso y gratificante fue comprobar cómo conectó en seguida con mi hermana, Patricia, siendo dos personas tan absolutamente dispares. Creo que gracias a eso rescató de mi infancia y de mi adolescencia un conjunto de bromas y complicidades que había perdido al no convivir ya tanto con mi hermana. Hasta cierto punto, Nacima me volvió a conectar con Patricia, y sólo por eso ya le debo mucho... A veces creo que el sentido del humor es la verdadera clave de la convivencia, y encima es mucho más fácil trabajar en él que pretender llenarse la boca con palabras como tolerancia, comprensión, integración, etc, casi sin saber qué significan a la práctica esos conceptos. Aunque uno venga de otra cultura, hay muchas más semejanzas que diferencias. Para mí Nacima es tan extranjera como cualquiera de Les Corts o St. Gervasi (yo vivo en St. Andreu, la otra punta de Barcelona, por cierto, el mejor barrio de la ciudad -véase también Rodrigo et. al, cada día-).

Lluís es otra... Persona clave, quiero decir. Lluís está siempre (y debería subrayar siempre). Es el mejor fichaje con el que he tenido la suerte de coincidir, dentro y fuera de lo laboral. Sólo a los encuentros deportivos que intento organizar de vez en cuando no conseguí arrastrarlo nunca (¿a qué vendrá esta obsesión mía de tentar repetidas veces a la gente con todo lo que aseguran que jamás harán?). Durante los años en que nos tocó trabajar codo con codo, fue como si McGyver (él) se hubiera aliado con Mr. Bean (yo) y lo cierto es que el resultado fue inesperadamente bueno. Con razón, yo creo que multipliqué por tres mi agilidad operativa: desde que llegó, dejé de usar los mapas (de pequeño se debió caer en un SIG, como Obélix en el caldero, porque lo suyo no es normal), dejé de usar los prismáticos (es la única persona que conozco que tiene zoom en la vista) y dejé de usar los libros: alguien que siente la necesidad de terminar de leerse, a punto de anochecer, a trompicones en el asiento del copiloto, por una pista forestal por donde las cabras no pasan porque se marean, un artículo mal fotocopiado con una letra minúscula que hablaba de las ventajas del ayuno en el Ramadán (cosa que, además, Lluís jamás pondría en práctica, y juro que no exagero), es lógico que casi nada humano (y en este caso diría "nada vivo") le sea ajeno. Lluís ha sido siempre, como compañero y como amigo, no una fuente, sino un pozo limpio y fresco con un cubo en la repisa, para que te sirvas tú mismo cuándo necesitas el agua.

Isabel también es otra... y el sur también existe. Por fin alguien se comía la olla más que yo, y con mucho más criterio. No he conocido a nadie con tanta necesidad de poner los puntos sobre las íes, es incapaz a medio plazo de callarse nada que le ronde por esa mente sagaz. En cuanto le dije que quería montar una secta por motivaciones puramente lucrativas y sexuales, me dijo que ya se ocupaba ella del márketing y de la captación de adeptos (Xavi Domene ya se

había adjudicado la función de tesorero, el vivo). Conocerla me hizo renovar buena parte del mobiliario interno de mis conceptos. Me hizo pensar, mucho, a veces incluso a un ritmo que ni tiempo me dejaba para asimilar, y con frecuencia acababa encontrándome a mí mismo recogiendo los cachitos de mis ideas previas sin entender cómo coño me las había cargado... En ese sentido, Isabel sí ha sido más como una fuente que como un pozo. En cualquier caso, también de agua fresca. Además, tiene una faceta que no se puede desperdiciar, porque, siendo (como Ander) otra asidua del programa de Ramón Trecet, no te imaginas la de músicas raras que han acabado llegando a mis manos a través de ambos.

Aunque no fueron los únicos: Javi de Diego (mi Javi, que lo conozco desde que era tan poca cosa que sólo era Ja) y Tete han sido otros dos puntos de referencia musical irremplazables durante todo este tiempo. Cuando empecé con la tesis, ya había trabajado con Tete en lo de Abde. Me doy cuenta de que valoro mucho a mis amigos por lo fácil que resulta hablar y/o reír con ellos. Tete escucha de ti mucho más de lo que habla de sí, pero ¡te ríes...! Recuerdo especialmente un día en Viladases que pensaba que se me saldrían los higadillos, caminando detrás de George Brassens y buscando la frontera con Etiopía. Tete es un fabulista, otro embaucador como Javi (como cualquiera de los dos Javis), una de esas personas que transforman en cuento completo cualquier anécdota, que juegan siempre con el triple sentido y el humor sutil, y la verdad es que muchas veces me alegraron la mañana cuatro refranes suyos sacados de la chistera... No me imagino lo tremendo que debió ser de pequeño.

Claro, que para contar cuentos, nadie como Rosa María. La versión femenina de Indiana Jones ha sido toda su vida tanto “el demoñio dojo” como “el del moñio dojo”. Siempre supe que tenía dos caras: la más evidente, de mujer orgullosa, inquebrantable y dispuesta a generar los cambios que sean necesarios antes de que sea otro quien los provoque inconvenientemente, y esa otra de mujer sensible, observadora de la realidad ajena, cuya empatía le lleva a describir pequeños trocitos de otras vidas que no son la suya como si de verdad hubiera estado dentro. Gracias por tus cuentos y tu comprensión en tantas conversaciones, compañera.

Y me queda al menos otra rosa. Sandra. Guardo un cariño enorme por ti, andaluza, y me alegro mucho de haber podido estar a tu lado justo en aquel momento, especialmente difícil por varios frentes, aunque hubiera cosas que ni siquiera dependían de que yo o cualquier otra persona estuviéramos allí. Y, desde luego, me alegro más aún de que, en conjunto, pueda decirse que salió bien. Lo que no pienso perdonarte pa’ los restos es esta afición que me dejaste a los bollos rellenos de chocolate, ni el trastorno emocional que me causó aquel cassette rescatado de Simón Díaz, tanto que hoy es otro de esos retos que tengo en la vida: cantar una canción con él. Ahí está tu huella vertida principalmente en el tercer capítulo, pero también en los dos anteriores y en un trocito imborrable de mis recuerdos.

Y llevo cuatro páginas... y no he hecho más que empezar.

Lo sé, sé que no puedo concederle un párrafo a cada uno de los que quisiera, porque acabaría por convertir los agradecimientos en el quinto capítulo... Sé que en algún punto he de parar. Por eso voy a frenar aquí (sólo frenar), en la gente que más de cerca y más directamente ha incidido en la realización de este trabajo, aunque haya tantos otros a quienes quisiera llamar a este estrado.

Por un lado están los que colaboraron activamente en los muestreos de campo o incluso en el posterior manejo de mis datos. No puedo ni siquiera contar a toda la gente con la que he trabajado y, salvo con uno, cuyo segundo apellido coincide fatídicamente con el mío primero (un jeta impresionante, me duró dos días), con todos he tenido mucha suerte. A Dani le debo buena parte del primer capítulo: me dejó unos mapas tan magníficamente detallados de la localización de las islas, que cuando tuve que volver a ellas me encontré un anillo que ni siquiera había perdido (si me hubiera dado por escribir una trilogía ahora me saldría la pasta por las ojeras, que son mayores que mis orejas). A Espe, a Borja y a Isabel les agradezco el haber desbancado a Ibarrola del monopolio artístico forestal, eclipsando con el margen de Clariana de Cardener el famoso bosque de Oma. A Lluís, a Òscar, a Xavi D, a Albert, a Montse, a Patricia y a Paula, esa incomparable capacidad de inventarse con tal criterio los datos que no pueda quejarme de los resultados... Bueno, a Òscar le debo muchísimo más que eso. Y aún me quedarían unos cuantos, como Olga, Josep Rey (un reencuentro que me hizo muchísima ilusión), Juli, Alfons, Marc A, Àlex, Carlos, y... otros que no deberían quedar en el olvido de ninguna manera pero, es que últimamente me llaman Dory.

Por otro lado, están los que tuvieron la paciencia y la virtud de facilitarme ideas, resolverme dudas, plantearme preguntas y hasta arreglarme el puñetero trasto este que se cuelga más que el párroco de Santiago. Y, aunque debiera colocarlo al final, según el orden de aparición de los artistas, aquí quiero mencionar de inmediato a Roberto, sin el cual, el último capítulo a punto estaba de saltar directamente por el barranco de Despeñaperros... Menudo elemento, Roberto, que en cuatro días ha conseguido que me pase como con Nacima: que no me acuerdo de cómo era esto antes de él. A Oriol, Josep M<sup>a</sup> e Isabel S, les agradezco todo lo que me soplaron para que nadie se enterara de que yo no hablo de suelos ni en círculos íntimos. A Javi y Lluís, lo mismo pero de bichos. A Marc G, Tete y Anselm, de bosques. A Xavi P, Anselm y Roberto, de modelos. A Javi, Jordi M y Miquel, de estadística. A Lluís, Joanjo, Tresa, Agustí, Jordi V, Xavi R e Ivette, de GIS. A Joan y Carles, de informática. A Javi y Paula, de inglés. Y al otro Xavi (Xavi A), el fenómeno que se sienta detrás de mí, de congresos.

Todas estas personas y otras tantas me han hecho realmente grata mi vida diaria en este centro, alimentando sin ellos saberlo mis ganas tornadizas por continuar con esto (y en ocasiones, incluso, con todo lo demás). Son personas que merecen mucho más que la insuficiente aparición de su nombre en un listado, la verdad. Personas tan indecentemente

cercanas como Marta M, Jordi M, Angi, Maria G, Roger P, David, Jaume, Ivette y el Sr. Medina, que por haberme abierto sus brazos de par en par, no sólo se han ganado mi cariño completo, sino que además conocen de primera mano tantos retales de mi vida que si se juntaran un día podrían coser el traje. Personas también como Anabel, Edu C, Eduard, Maria D, Berta, Anselm, Olga, Xavi A, Iraima, Xavi P, Marc G, Faustina, Roger M, Imma, Laura, Marta B, Carles C, Nando, Federica, Gerard, Roser, Loles, Patricia P, Romà, Bernat, Helena, Màrcia, Làia, Charo, Nuria, Rafel, Oriol, Joan M, Xavi P(2), Agustí, Xavi R, Lluís P, Marc E, Ferran o Diana, a quienes si no he nombrado en la frase anterior se debe con toda probabilidad a que el tiempo que tenemos para conocer de verdad a la gente es limitado. Y personas como Sandra J, José Ángel, Evarist, Txema, Sol, Joanjo, Dani y Espe, con los que tuve mucha más relación en otros momentos, y que por diferentes motivos se han convertido en referentes de mi historia en esta casa que no quisiera cambiar.

Y luego están las personas ajenas al CREAM que no pueden tener ni idea del soporte emocional insustituible que han supuesto para mí durante toda la tesis y a las que agradezco profundamente que hayan estado ahí. A mis hermanas, Susanna y Patricia, que me quieren tanto que si no me lo dicen es por mi bien, para que no me vuelva engreído. A Yoli (al inicio de la tesis) y a Silvia (después), que me dieron mucho más de lo que me exigieron, y que se labraron un espacio propio irremplazable en ese rincón del alma al que cantaba Alberto Cortez. A mi prima Ana, que ha sido un refuerzo constante en los momentos más oportunos. A Paula, que ha sido fundamental en el último tramo, haciendo mucho más de lo que estaba en su mano para que yo pudiera terminar (y además con ilusión) este trabajo. A Carlos y Guti, y a sus respectivas familias que también son la mía. A Javi de Diego, Ander, Mirjam y Miguel Ángel, que junto a Silvia me hicieron vivir la época musical más feliz de mi vida. A esa panda de delincuentes, padres de familia la mitad de ellos, con la que juego a fútbol sala los sábados y que hace más de 18 años que nos llamamos "La Almeja Verde" (no hemos sido capaces de cambiarlo). A Twocats, esa otra panda de inconscientes que se juntan cada martes por la noche para hacer todo lo que dicen en Roma que no se puede hacer dentro de una iglesia y que me permiten seguir defendiendo mi ateísmo sin convertirme en un integrista de mi razón (especialmente, a algunos con los que tengo cafés, conversaciones, arreglos y cenas pendientes). A Sonia que no sabe cuánto me ha hecho crecer. A Eva, por estar ahí incluso cuando no debía. A Gloria, Joan, Sandra y David, a los que algún día recuperaré.

Y, finalmente, quisiera agradecer a Julio Médem, y a todos los julio médems que alguna vez se hartaron de vivir en un país de sordos irreconciliables, su coraje a pesar de sus temores, al preferir arriesgarse a escuchar infames alaridos a continuar muriendo en su propio aislamiento.

### **Agradecimientos especiales**

A la impagable gestión de la dirección y personal de la Escuela de Doctorado y Formación Continuada, rebautizada hoy como de Postgrado (sospecho que para despistar, aún más si cabe), por el empeño que han demostrado en incentivar mi (deduzco que) insulsa vida de doctorando con el aliciente reiterado de la incertidumbre burocrática, suministrándome tantas informaciones contradictorias como veces haya tenido que acudir a su vera (siempre a la verita suya, puesto que parecen desconocer que no es delito responder a los correos electrónicos), con esa amabilidad desmedida (por inmedible, salvo excepción) y con esa vocación innata de servicio, que tan claramente les identifica, y que me lleva a sugerir fervorosamente que alguien haga el favor de colocar un cartelito piadoso resaltando dicho término (SERVICIO) en la puerta principal de entrada en el edificio, para que nadie pueda formarse una idea equivocada del tipo de materia (salvo esa misma excepción) con la que cabe toparse en el interior, dado lo cual, ya se comprende esa higiénica obsesión por vivir rodeaditos de tantísimo papel inútil.

A Mónica Lewinsky, por preferir airear un lunes cualquiera sus trapitos al Sol a seguir viviendo de rodillas a la espera de esas míseras oportunidades que apenas llegan de gota en gota, poniendo así en boca de todos el infame reconocimiento social que suscita la figura del becario en términos laborales, gracias a lo cual, a punto estamos hoy de lograr, a la par que las asociaciones de prostitutas y trabajadoras del sexo en España, que se nos tenga en cuenta por primera vez en el régimen general de la Seguridad Social. Gracias también a nuestros gobernantes por haberse percatado repentinamente de la incidencia de ambos colectivos en el ordinario desarrollo de la vida de este país... (es lo que tiene lavarse la cara de vez en cuando).

A la Industria Energética en general (que de tanto "Prestigio" se vanagloria) y a la Eléctrica en particular, por su magnánima y desinteresada contribución a mi trabajo, al proporcionarme una o dos áreas de estudio (aún está por determinar) como no podría haber soñado jamás y, por ende, haciendo gala de una humildad irreprochable, al transigir generosamente que sea a otros a quienes se les haya adjudicado prácticamente todo el mérito. Gracias también a nuestros gobernantes por su cooperación, innegable y audaz, en esa contribución, y por no haberse percatado todavía de las excedencias de este colectivo en el ordinario desarrollo de la vida de este país... (es lo que tiene lavarse las manos de vez en cuando).

.