

Respuesta al fuego de las principales especies de la vegetación de Garraf (Barcelona)

Christian Papió

Laboratori d'Ecologia. Facultat de Ciències. Universitat Autònoma de Barcelona.
08193 Bellaterra (Barcelona).

Key words: fire-related biology, fruiting, *Pinus halepensis* woodland, post-fire succession, *Quercus coccifera* garrigue, seeding, sprouting.

Abstract. Responses to fire of the main species of plant communities at Garraf (Barcelona). The regeneration of *Quercus coccifera* garrigue and *Pinus halepensis* woodlands during the first four years following a wildfire was studied in terms of regenerative behaviour, fruiting, and patterns of space occupation of the main species. Six groups of species were distinguished, according to different behaviour patterns. Sprouting species are dominant at Garraf, specially in the garrigue type of vegetation. Seeding perennials are more abundant both in terms of plant cover and biomass in pine woodland than in the garrigue, and during the first two years therophytes and biannuals played a more important role. All herbaceous and sub-shrub species were fruiting 20 months after the fire. Regarding woody species, fruiting is a slower process, and it is not associated to regeneration form. Some vital attributes seem common to all woody species of several groups: development of below-ground structures, longevity, seed production and fruit dispersal, concluding that sprouting ability should increase along the species position in the r-K continuum.

Resumen. Se ha seguido la regeneración durante los cuatro primeros años después de un incendio en garrigas de *Quercus coccifera* y pinares de *Pinus halepensis*. El estudio se ha centrado en las formas de regeneración, la fructificación posterior al fuego y las pautas de ocupación del espacio de cada especie. Se han distinguido seis grupos de especies que responden a comportamientos distintos. Las especies rebrotadoras son las dominantes en Garraf, en particular en la garriga. En los pinares, las vivaces germinadoras tienen mayor cobertura y biomasa que en la garriga, y los terófitos y bianuales jugaron un papel de mayor relieve. Las especies herbáceas o subarborescentes habían fructificado en su totalidad a los 20 meses del fuego. En las especies leñosas, la fructificación es un proceso más lento y no va ligado a la forma de regeneración. Se discuten algunos atributos vitales comunes a las especies leñosas de diversos grupos: desarrollo de las estructuras subterráneas, longevidad, producción de semillas y dispersión de frutos, constatándose que la capacidad de rebrote de una especie puede aumentar paralelamente a su posición en el gradiente r-K.

Introducción

En ecosistemas mediterráneos se acepta como un hecho general que la sucesión secundaria que se produce con posterioridad al incendio consiste en un proceso de restablecimiento directo de la comunidad existente antes

del fuego, dada la capacidad de persistencia de las especies predominantes. A este proceso de regeneración se le ha llamado autosucesión (Hanes 1971). Esta respuesta directa de la vegetación puede no producirse si el tiempo transcurrido entre dos perturbaciones no es suficiente para asegurar su restablecimiento (Noble & Slatyer 1977). Esto resulta particularmente evidente para las especies que se regeneran principalmente por germinación ya que deben producir una cantidad suficiente de semillas que asegure su permanencia (Trabaud & Lepart 1981).

Existen numerosos estudios sobre los mecanismos y dispositivos de regeneración después del fuego de las especies vegetales presentes en las formaciones de clima mediterráneo (Bell et al. 1984, Hanes 1971, Specht 1981, etc.). También conocemos diversos trabajos de síntesis que buscan una comparación y una interpretación de la información disponible (Gill 1981, Keeley 1981, Kruger 1983). Todos estos estudios se refieren principalmente a los ecosistemas del sur de Australia, California y Suráfrica. Respecto a la cuenca mediterránea la información es mucho menor. Cabe citar, sin embargo algunos estudios realizados en el sur de Francia (Trabaud 1980, 1981, 1984), o en el mediterráneo oriental Arianoutsou-Faraggitaki & Margaris 1981, Naveh 1975).

En este artículo nos proponemos aportar observaciones sobre los mecanismos de respuesta al fuego de un conjunto de especies mediterráneas, así como comparar y discutir su estrategia regenerativa.

Áreas de estudio

El estudio se ha realizado en el macizo de Garraf. Este macizo cárstico forma parte de la cordillera litoral catalana. Se halla situado a unos 20 km al sur de Barcelona. Garraf está constituido por rocas calcáreas del secundario, generalmente cretácicas. Los suelos son generalmente poco profundos y arcillosos, de tipo fersialítico, y no contienen carbonatos libres. Su pH es ligeramente básico (7-7.5). El clima es mediterráneo medio, con unas precipitaciones anuales que pueden oscilar entre los 700 mm de Begues (360 m de altitud a unos 8 km del mar) y los 500 mm, aproximadamente, de Sitges (en el litoral, unos 15 km más al sur). La temperatura media anual en Begues es de unos 13 °C. La media de las mínimas de enero es de 0.8 °C y la media de las máximas de julio de 28.1 °C. La altitud de las áreas de estudio oscila entre los 300 y los 500 m. La vegetación predominante en el macizo es la garriga (*Quercetum cocciferae* Br-Bl 1924 subas. *rosmarinetosum* Br-Bl 1935), caracterizada por la alta cobertura de *Quercus coccifera*, y de *Brachypodium retusum* en el estrato herbáceo, con mayor o menor presencia de *Pinus halepensis*. En la garriga se encuentran también especies propias de otras comunidades (*Thero-Brachypodietalia* y *Rosmarinetalia*).

Un gran incendio devastó más de 7000 ha en julio de 1982, lo cual representa más de la mitad de la superficie del macizo. Según los criterios

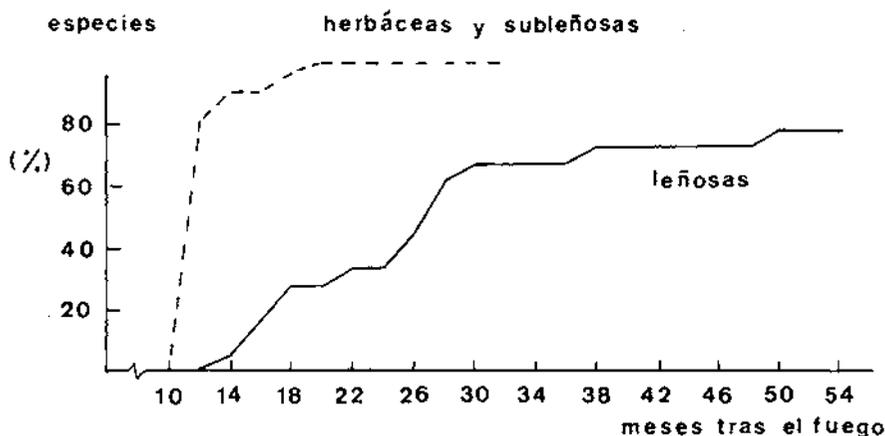


Figura 1. Porcentaje de especies que fructifican por vez primera después del fuego, en función del tiempo transcurrido desde el incendio. La fructificación se considera como tal cuando el fruto está maduro y apto para la dispersión.

de Wells et al. (1978), el incendio debió tener una intensidad entre moderada y fuerte en la mayor parte del territorio. Prácticamente toda la biomasa aérea quedó carbonizada y no sobrevivió.

Métodos

Nuestro trabajo se ha centrado principalmente en la observación y seguimiento de la forma y pautas de regeneración de las 18 especies leñosas y de las 32 herbáceas vivaces o subleñosas más frecuentes en el sector del macizo estudiado, correspondiente al triángulo que une Castelldefels con Begues y Plana Novella, unas 2400 ha aproximadamente.

Estas observaciones se llevaron a término de dos formas distintas pero complementarias: una general y a nivel descriptivo o visual, y la otra más detallada mediante sucesivos censos en unas mismas superficies.

Las observaciones generales se realizaron mediante visitas periódicas (al menos una al mes) a cada una de las cinco parcelas cuyas características se describen en la Tabla 1. Estas visitas se iniciaron a los 7 meses del incendio (febrero de 1983) y se prolongaron hasta los 4 años y medio después del fuego (finales de 1986). Durante los primeros meses del citado período se efectuaron observaciones referentes a la forma de regeneración. La fenología reproductiva de cada una de las especies, así como la aparición de nuevas especies, se siguió a lo largo de todo el período considerado de casi cuatro años de duración.

El segundo enfoque de nuestro estudio se llevó a cabo mediante censos a los 8, 18 y 32 meses después del fuego en cinco subparcelas de 1 m² de superficie incluidas en la parcela 3 (Tabla 1). Un marco metálico desmon-

Tabla 1. Características de las cinco parcelas estudiadas en Garraf.

	Parcela				
	1	2	3	4	5
Lugar	Els Comuns	Els Comuns	Vallgrassa	Vallgrassa	La Pleta
Tno. municipal	Sitges	Begues	Begues	Begues	Sitges
Formación	Garriga de <i>Q. coccifera</i>	Garriga de <i>Q. coccifera</i>	Garriga de <i>Q. coccifera</i>	Pinar de <i>P. halepensis</i>	Garriga de <i>Q. coccifera</i>
Último incendio	Julio 1982	1969 ^a	Julio 1982	Julio 1982	Desconocido ^b
Altitud (m)	470	460	270	270	370
Pendiente (°)	5	0-5	5-10	0	0-5
Orientación	S-SW	SW	W-NW	—	S-SW
Superficie (m ²)	10000	10000	400	600	5000

^a La fecha del incendio se ha estimado a partir de los anillos de crecimiento de *Arbutus unedo*, *Phillyrea angustifolia* y *Rosmarinus officinalis*.

^b La fecha del último incendio es desconocida. En todo caso puede afirmarse que es anterior a 1969, a juzgar por la altura y desarrollo de la vegetación arbustiva.

table colocado en el lugar señalado permitía distinguir claramente sus límites. En cada uno de estos cuadrados permanentes, se realizaron diversos tipos de censos. Para las dicotiledóneas de germinación se contabilizaron individuos genéticos. Para las dicotiledóneas de rebrote, las unidades de muestreo fueron uno o varios tallos (ramets) que salían de un mismo punto o un punto muy cercano. Si la distancia entre dos tallos era superior a 2 cm, se consideraron dos puntos de rebrote diferentes. En las monocotiledóneas, las unidades de muestreo contabilizadas fueron manojos de hojas saliendo de un mismo punto. Por tanto, en las monocotiledóneas y dicotiledóneas de rebrote, debido a las dificultades de reconocimiento de individuos, las unidades de muestreo consideradas no coinciden necesariamente con los conceptos dados a ramet ni a individuo genético. En estas especies, las unidades contabilizadas pueden definirse como puntos de rebrote o grupos de rebrote. La distinción entre pies desarrollados (de semilla o de rebrote) de estadios más juveniles (retoños jóvenes o plántulas) se realizó únicamente en las dicotiledóneas. En este caso, las unidades de muestreo fueron consideradas como estadios juveniles cuando no presentaban ramificación alguna.

Las subparcelas muestreadas, aun ocupando una baja superficie, presentaban una alta densidad vegetal y una notable variedad de especies: entre 60 y 380 unidades contabilizadas y entre 12 y 20 especies por m², son los valores mínimo y máximo encontrados a lo largo de nuestro estudio. Por otra parte, los cuadrados de muestreo representan el mosaico de condiciones de vegetación y substrato más comunes en la garriga: en 2 domina

Quercus coccifera y en las 3 restantes: *Pistacia lentiscus*, las especies graminoides y los espacios pedregosos con poca vegetación, respectivamente. El dispositivo usado en este segundo enfoque nos permitió obtener resultados numéricos referentes a las pautas con que cada una de las principales especies se asienta en el ecosistema. Las tasas o coeficientes de las Figuras 2 y 3 se han utilizado con la intención de comparar la dinámica en el establecimiento de los diversos grupos de especies en diversas fases del proceso regenerativo.

En el texto, se utilizarán como sinónimos los términos rebrotador y retoñador en contraposición al de germinador. Para la nomenclatura científica de las especies se ha seguido Flora Europaea (Tutin et al. 1964-1980).

Formas de regeneración

En la Tabla 2, presentamos la forma de regeneración de las especies leñosas y herbáceas más frecuentes en la zona de estudio. De esta lista podemos sacar varias consecuencias:

a) Las especies leñosas (en lo sucesivo, grupo A) retoñaron en una proporción del 66.6 % y sólo raramente hemos observado plántulas de estas espe-

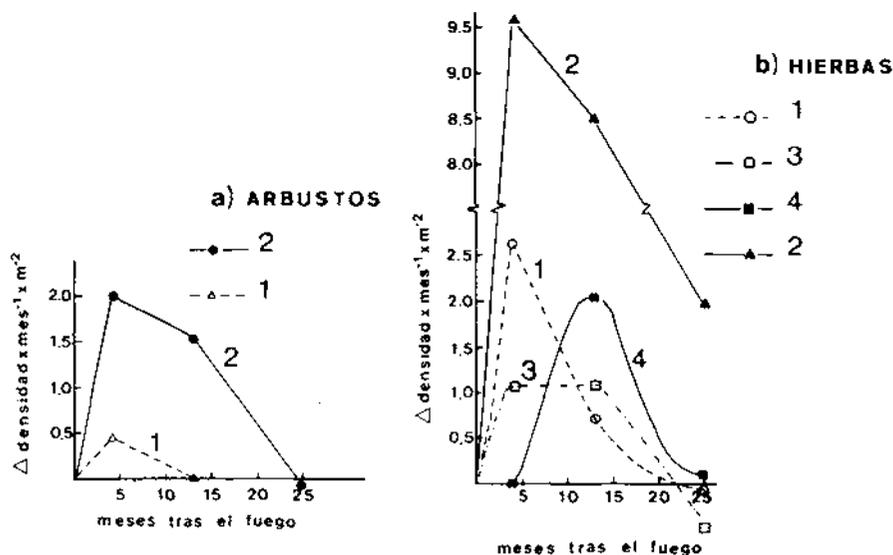


Figura 2. Aumento mensual en el número de unidades vegetales: (a) para los dos grupos de arbustos retoñadores, de brotación inmediata (1) y de brotación prolongada (2); (b) para cuatro grupos de especies del estrato herbáceo, de brotación inmediata (1), de brotación prolongada (graminoides, 2), germinadoras-rebrotadoras (3) y germinadoras (4). Hemos considerado *Rubia peregrina* como una especie del estrato herbáceo, dado su poco desarrollo.

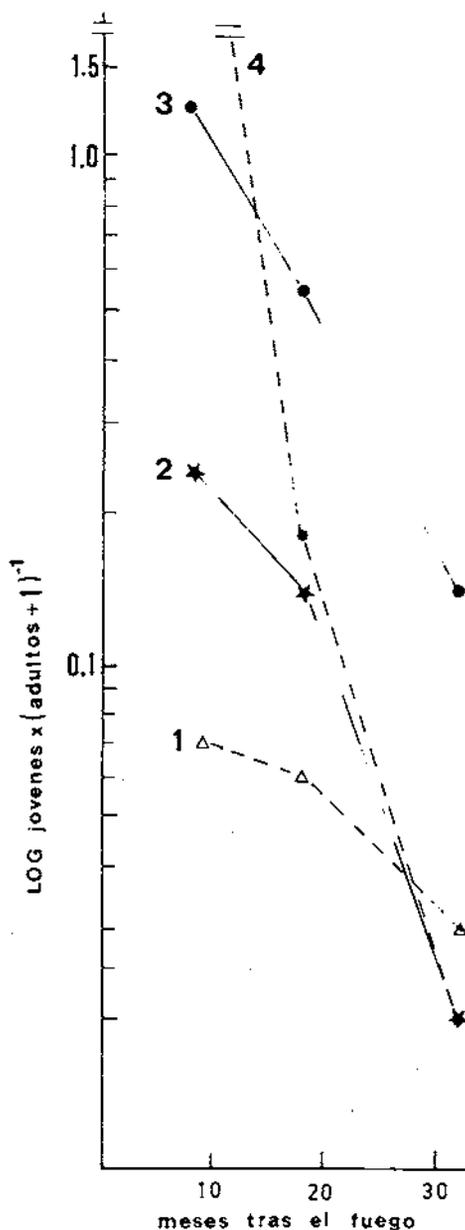


Figura 3. Evolución del cociente entre las unidades vegetales jóvenes (sin ninguna ramificación) y las unidades adultas (con una o más ramificaciones) en función del tiempo para diversos grupos de especies. (2) Arbustos de brotación prolongada (*Quercus coccifera*); especies herbáceas o subleñosas, (1) de brotación inmediata (*Rubia peregrina* y *Teucrium chamaedrys*), (3) germinadoras-rebrotadoras (*Dorycnium pentaphyllum* y *Euphorbia mariolensis*), y (4) germinadoras (*D. hirsutum* y *Ononis minutissima*).

cies después del fuego. Entre las hierbas y subarbustos, la proporción de retoñadores fue del 46.9 %.

b) El porcentaje de las especies subleñosas y herbáceas (grupo B) que se regeneran por semilla o que opcionalmente pueden rebrotar o germinar fue del 28 % y del 25 % respectivamente. En las del grupo A, tres especies se regeneran por germinación (16.7 %), dos opcionalmente por rebrote o germinación (11.1 %) y una (*Juniperus phoenicea*) aun no ha podido restablecerse.

c) Entre las especies que presentan menor facilidad para retoñar se encuentran diversas cistáceas, labiadas, leguminosas y coníferas.

d) Existen formas biológicas que presentan unas características morfológicas, anatómicas o funcionales particulares (lianas, graminoides, geófitos). Estos grupos son preferentemente retoñadores y sólo en pocos casos (*Arrhenatherum elatius*) hemos visto un incremento apreciable en el número de pies después del fuego.

e) Todas las especies arbustivas-arbóreas de la lista que llegan a alcanzar mayores dimensiones y tienen mayor longevidad son retoñadores. Sólo encontramos una excepción (*Pinus halepensis*). Esta especie, como la mayoría de las coníferas, pierde la capacidad de formar meristemas en la base del tronco.

f) Todas las especies típicas del encinar mediterráneo (*Quercion ilicis*) o del matorral de coscoja y palmito (*Oleo-Ceratonion*) son preferentemente o estrictamente retoñadores, mientras aquellas que germinan (columnas 1 y 2 de la Tabla 2) son propias de los prados de *Brachypodium retusum* o de los matorrales bajos de la clase *Rosmarinetea*.

Globalmente, los porcentajes de especies según su forma de respuesta al fuego (Tabla 2) son muy similares a los encontrados por Trabaud (1970, 1980) en la garriga cercana a Montpellier. Muchas especies son comunes en ambas localidades, aunque en Garraf se encuentran algunas de distribución más meridional, de las cuales hablaremos más adelante. La forma de regeneración es casi siempre la misma en las especies comunes a ambas localidades. Existen, sin embargo, algunos casos en que podría no ser así. Nosotros consideramos que la regeneración de la mayoría de las graminoides es esencialmente por rebrote. Trabaud (1980) considera que *Brachypodium retusum* y *Carex hallerana* se restablecen también por germinación. *Ononis minutissima* sólo se regenera por semilla en Garraf, mientras Trabaud (1970) considera que también puede retoñar.

Fructificación después del fuego

En la Tabla 2, se indica el momento después del fuego en que cada una de las especies consideradas desarrolló los primeros frutos maduros y aptos para la dispersión. Hay que tener presente que las fechas consideradas se refieren a los primeros pies en dar fruto, lo cual en algunos casos (*Arbutus*

unedo, *Juniperus oxycedrus*, *Quercus coccifera*, *Rosmarinus officinalis*, *Rubia peregrina*, etc.), puede significar que no se producirá, hasta 1 o 2 años más tarde, una fructificación considerable.

Al cabo de un año del incendio (verano de 1983) habían dado fruto más del 80 % de las especies herbáceas (o subarborescentes) pero ninguna leñosa. A los 20 meses del fuego (invierno de 1984) todas las especies del grupo B habían fructificado, mientras que sólo 5 especies leñosas (*Daphne gnidium*, *Chamaerops humilis* y tres lianas *Lonicera implexa*, *Smilax aspera* y *Clematis flammula*) dieron sus primeros frutos, lo cual equivale al 30 % aproximadamente.

La aparición de los primeros frutos es un fenómeno brusco y rápido en las especies del grupo B (Figura 1). En las especies leñosas, la fructificación es un proceso gradual que aun no ha finalizado a finales de 1986. Efectivamente, hay tres especies que aún no hemos visto florecer: *Phillyrea media*, *Olea europaea* var *sylvestris* y *Pinus halepensis*. Los dos primeros arbustos florecen raramente incluso en las zonas no quemadas de nuestra área de estudio, como hemos comprobado en las parcelas 2 y 5. La apertura de las primeras piñas de *P. halepensis* creemos que no se producirá hasta los 9-12 años (Acherar 1981 y observación personal en otras zonas de Garraf), aunque en condiciones de cultivo se haya observado antes (Panetsos 1981).

Los primeros pies leñosos en fructificar fueron de rebrote, ya que los arbustos de germinación precisaron un período de al menos dos años para llegar a florecer. Sin embargo, hay algunas especies retoñadoras que dieron fruto más tarde, como por ejemplo *Juniperus oxycedrus*.

De la comparación de nuestros resultados con los de Trabaud & de Chanterac (1985) en las garrigas cercanas a Montpellier se desprende un comportamiento fenológico diferente en algunas especies. En determinados casos la divergencia puede ser notable: *Pistacia lentiscus* florece de forma generalizada en Garraf durante la segunda primavera posterior al fuego, en Montpellier no había florecido a los 6 años transcurrido el incendio; otro tanto podría decirse de otras especies como *Viola alba*, *Sedum sediforme*, *Rubia peregrina* o *Smilax aspera* o, incluso de *Rosa sempervirens* o *Asparagus acutifolius* (estas dos últimas son escasas en Garraf pero las hemos visto con fruto).

Esta divergencia podría explicarse, especialmente en aquellas especies de distribución más meridional, por las condiciones más cálidas y secas en nuestra zona de estudio.

Aparición de nuevas especies

De las 49 especies de la Tabla 2, unas 30 se encuentran en los cinco cuadrados permanentes de muestreo, lo cual es notable dada su superficie (1 m² cada uno). De estas especies, algunas cuentan solo con unos pocos individuos (*Rosmarinus officinalis*, *Cistus salvifolius*, *Pinus halepensis*, *Aris-*

tolochia pistolochia, *Viola alba*, etc.), por lo que no las podemos tener en consideración en este estudio. En todo caso, por lo que se refiere a las tres primeras especies tenemos observaciones periódicas en diversas zonas, con lo cual sabemos el momento en que han germinado y se han establecido. En los cuadrados tampoco aparecen terófitos ni geófitos. Por tanto, las observaciones de estos grupos se han seguido en otros lugares (parcelas 1, 2 y 4).

Todas las especies de rebrote ya habían aparecido con anterioridad al inicio de nuestro estudio (febrero de 1983). Esto se explica por la gran capacidad retoñadora de la gran mayoría de las especies que forman sus primeros renuevos a los pocos meses del fuego —a veces incluso semanas—. Este hecho es frecuente, al menos en las condiciones climáticas ordinarias en Cataluña. Además, las precipitaciones fueron abundantes durante los meses de agosto, octubre y noviembre después del fuego (entre 90 y 120 mm para cada uno de estos meses, más 26 mm en septiembre). Las especies germinadoras (Tabla 2) aparecieron en el inicio de nuestros estudios (febrero-marzo 1983), momento en que también llovió bastante (más de 60 mm en febrero). Por tanto, antes de un año tras el incendio habían aparecido todas las especies de cierta importancia (Tabla 2), a excepción de *Juniperus phoenicea* de la cual hablaremos más adelante.

Dinámica y biología de los principales grupos de especies

De brotación inmediata

Son especies que presentan un incremento brusco de densidad durante los primeros meses posteriores al fuego. Después raramente forman nuevos puntos de rebrote, por lo que su densidad permanece constante.

Los arbustos más importantes que presentan esta pauta son *Pistacia lentiscus* y *Daphne gnidium* (Fig. 2a). En algunas especies herbáceas o subleñosas hemos observado un comportamiento de este tipo (Fig. 2b). Destaquemos *Teucrium chamaedrys* así como *Aphyllanthes mosnspeliensis* o *Rubia peregrina*.

De brotación prolongada

Son las especies que presentan una capacidad retoñadora que, usualmente, se prolonga más en el tiempo. Son especies que producen un número superior de rebrotes y que retoñan a los pocos meses del fuego pero también después (6-12 meses más tarde). Debido a la alta cobertura de algunas de las especies que lo constituyen, este grupo tiene una gran importancia ecológica.

Entre los arbustos, hemos encontrado dos que presentan esta estrategia: *Quercus coccifera* y *Erica multiflora* (Fig. 2a). Con M. Riba, hemos observado que estas especies pueden presentar renuevos de edades diversas, con

lo cual puede producirse simultáneamente nueva formación de rebrotes y mortalidad de los que presentan menor vitalidad. Hemos constatado cómo este proceso debe ser más acusado en áreas más expuestas al viento y/o a la sequía: por ejemplo en Menorca (Cala Mesquida y Cala Fornells) más que en Garraf. Este fenómeno se ha encontrado también en otros ecosistemas, como el *sage scrub* de California (Malanson & Westman 1985). A pesar de que persiste la formación de renuevos, ésta disminuye progresivamente con el tiempo (Fig. 3). Los arbustos citados presentan un sistema radical menos profundo que los del apartado anterior. *Quercus coccifera* se caracteriza por rebrotar de la base de los vástagos quemados pero también de las raíces en puntos alejados de los tallos principales (Trabaud 1981).

La mayoría de las graminoides presentan una dinámica equivalente a la de los arbustos citados en este grupo: entre 1 y 2 años del fuego aún aparecían nuevos puntos de rebrote (Fig. 2b). Las graminoides de este grupo más frecuentes en Garraf son *Brachypodium retusum*, *B. phoenicoides*, *Carex flacca* y *C. hallerana*.

Germinadoras-rebrotadoras

Otras especies se restablecen a la vez por rebrote y por germinación. En este grupo se produce un sensible aumento de densidad durante los primeros meses, luego la tasa de incremento permanece estacionaria durante unos 8-10 meses y, más tarde, disminuye bruscamente (Fig. 2b). Este fenómeno es evidente sobre todo en especies subarborescentes o herbáceas: *Euphorbia mariolensis*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Vicia gr. cracca*, etc. El aumento de densidad de los primeros meses es debido primordialmente a los pies que retoñan, mientras que el posterior incremento se produce porque un número grande de plántulas crece y llega a constituirse en individuos adultos.

De las especies arbustivas o arbóreas, dos rebrotaron y germinaron: *Cistus salvifolius* y *Chamaerops humilis*. *Cistus salvifolius*, a diferencia de otras especies del mismo género, puede retoñar después del fuego (Trabaud 1970, Naveh 1975), aunque sin embargo, la regeneración por rebrote resulta mucho menor. *Chamaerops humilis* no sólo suele retoñar sino que con frecuencia la yema apical queda protegida por las hojas próximas. Esta protección del ápice de la planta ha sido descrita en esta misma especie en Doñana (García Novo 1977) así como en otras palmáceas (Gill 1981). Asimismo, hemos visto individuos pequeños (que no tienen más de 2 o 3 hojas), tanto en las zonas quemadas como en las no quemadas, por lo que suponemos que el fuego no debe impedir la germinación de sus semillas lignificadas.

Hay una gramínea alta (*Ampelodesmos mauritanica*) cuya abundancia e importancia en el paisaje resulta creciente. En Garraf, *A. mauritanica* es una especie frecuente pero prolifera sobre todo en antiguos campos de cultivo (por ejemplo en la parcela 4), a veces como especie casi exclusiva.

Podemos considerarla como la especie pionera con más éxito en Garraf. Esta especie retoña rápidamente después del fuego. Suele hacerlo en la periferia de las superficies circulares o elípticas que antes cubría. Se pensó que podían producirse alelopatías en las zonas centrales que quedaban libres. No parece que sea así ya que hemos visto rebrotar o germinar diversas especies en esta parte central (*Q. coccifera*, *E. multiflora*, *R. peregrina*, *P. halepensis*, *Dorycnium* ssp., *Vicia* gr *cracca* *Ononis minutissima*, etc.). La alta producción de semillas de sus grandes espigas, que ya aparecen en la primera primavera después del fuego, debe facilitar su propagación ya que con frecuencia pueden encontrarse individuos de pequeñas dimensiones, tanto en zonas quemadas como en áreas sin restos de fuego.

De semilla (germinadoras)

Otra opción es la de aquellas especies que germinan y son incapaces de retoñar. Entre las especies leñosas, pertenecen a este grupo: *Pinus halepensis*, *Cistus albidus* y *Rosmarinus officinalis*. A éstas, puede añadirse *C. salvifolius* ya que sólo retoñaron unos pocos pies, mientras los pies de germinación fueron mucho más frecuentes. Las cuatro especies citadas presentan resinas u otras sustancias aromáticas o volátiles de alto poder calorífico. Estas especies presentan un sistema radical menos desarrollado y más superficial que las especies comparables retoñadoras (Tabla 2). Es bien sabido que *P. halepensis* presenta unas raíces menos profundas que *Quercus ilex* o *Q. pubescens* y lo mismo podría decirse de *Cistus albidus* y *C. salvifolius* y en menor proporción de *R. officinalis*, respecto los restantes arbustos rebrotadores. Además, los frutos de las citadas especies germinadoras no son carnosos ni son dispersados por los vertebrados. En cambio, la producción de semillas es siempre alta en las especies incluidas en este grupo. Esto se explica por el número de frutos o semillas que estos contienen, en el caso de *P. halepensis* (Acherar 1981) y de *Cistus* spp. (Cucó 1985), o por presentar una floración prolongada en *R. officinalis* (en Garraf esta especie suele tener flor desde mediados de septiembre hasta el inicio del verano siguiente). En contraste, la mayor parte de las especies retoñadoras de la tabla 2 presenta una producción relativamente baja de frutos y semillas. Los vertebrados son su principal agente dispersor. Tanto *P. halepensis* como *R. officinalis* o *Cistus* spp. son consideradas especies pioneras y amantes de la luz. Su longevidad es relativamente baja en el caso de los arbustos. Es también conocido que *P. halepensis* es un árbol que puede alcanzar menor edad (100-150 años) que otras especies forestales retoñadoras (encinas, robles), que llegan a los 400-500 años.

La germinación de las especies leñosas de este grupo se inició a mediados de febrero de 1983 prolongándose durante marzo. *C. salvifolius* y *R. officinalis* también germinaron de nuevo en septiembre-noviembre del mismo año. En *Cistus salvifolius* el máximo se produjo durante el período otoñal (parcelas 1 y 4).

Este grupo se distingue por presentar un aumento brusco de densidad pero de forma retardada respecto a los demás. Esto puede comprobarse en el caso de las especies subleñosas y herbáceas (*Dorycnium hirsutum*, *Ononis minutissima*, *Galium pumilum*, *Fumana laevipes*, *Polygala rupestris*, etc.), en la Figura 2b. Estas especies se desarrollaron entre los 8 y los 18 meses después del fuego, una vez se había efectuado su germinación, que en este caso se produjo primordialmente entre los meses de febrero a mayo de 1983 (Fig. 3).

De restablecimiento lento

Un quinto grupo pueden formarlo aquellas especies cuya supervivencia puede estar localmente en peligro ya que son incapaces de resistir una frecuencia de incendios como la que se produce en un área determinada. Este parece el caso de *Juniperus phoenicea*, en Garraf. Esta especie leñosa aún no ha aparecido a lo largo de los 4 años y medio de seguimiento. No la hemos encontrado en ninguna de las zonas quemadas que hemos recorrido. *J. phoenicea* solía ser frecuente en las zonas que habían sufrido una baja frecuencia de incendios en el pasado (por ejemplo 50-150 pies por hectárea en la solana de la finca de Vallgrassa, en las proximidades de las parcelas 3 y 4), y menos abundante pero presente en las restantes (por ejemplo unos 5-10 pies por ha en las parcelas 2 y 5). Esta especie es incapaz de retoñar y muere cuando se quema la totalidad de su parte aérea. Su germinación es lenta y difícil (tal como me han confirmado el antiguo campesino de Vallgrassa y L. Traubaud) y su producción de semillas resulta irregular y con frecuencia baja (parcela 5) o prácticamente nula (parcela 2). Se trata de una especie que precisa intervalos de tiempo largos entre dos fuegos para restablecerse y llegar a reproducirse. Una frecuencia de fuegos superior a los 20-25 años puede hacer peligrar su presencia en la zona afectada. Un fenómeno parecido se ha observado en otra especie del mismo género (*J. communis*) en las landas escocesas (Hobbs et al. 1984), o las del Montseny (F. Rodà, comunicación personal).

Geófitos y especies efímeras

La disminución de la cobertura vegetal con el paso del fuego facilita el desarrollo de diversos geófitos que ven estimulada su floración (Kruger 1977, Gill 1980, Horton & Kraebel 1955, Naveh 1974). En áreas quemadas cercanas a las parcelas 1 y 2 observamos tres olas sucesivas de floración de geófitos: antes de mayo, *Ranunculus bulbosus* y *R. gramineus*; una dos semanas más tarde, *Muscari* spp. y *Narcissus cuatrecasii*; y por último *Gla-diolus italicus*. De estas especies sólo persiste la última (aunque disminuye su presencia) ya que las restantes escasearon una vez transcurridos los dos primeros años del fuego, así como en las zonas no incendiadas. También

vimos, sólo en las zonas quemadas, dos geófitos otoñales (*Bellis sylvestris* y *Scilla autumnalis*), que escasearon desde el tercer año después del fuego. Según Kruger (1983), los geófitos permanecerían sin florecer en estado semi-latente. En Garraf, los geófitos tuvieron más éxito en los sitios donde la vegetación arbustiva presentaba una cobertura baja (prados de *B. retusum*).

Aparte de los geófitos, existen otras especies efímeras, generalmente terófitos o bianuales. En la garriga, este grupo tiene escaso éxito. Estas especies se encontraron en aquellas áreas de cultivo abandonadas ya hace décadas donde *Quercus coccifera* presentaba menor recubrimiento. Generalmente, eran pinares que se quemaron en 1982 y que presentaban suelos relativamente profundos y poco pedregosos. En general, tales zonas tenían una densidad mayor de arbustos de germinación como *Cistus salvifolius* y *Rosmarinus officinalis*. En estas zonas (parcela 4), la cobertura de especies anuales y bianuales podía tener relevancia durante el primer año después del fuego, y ya menos en el año siguiente. Muchas de estas especies son leguminosas (*Scorpiurus muricatus*, *Medicago suffruticosa* —una vivaz efímera—, *Anthyllis tetraphylla*, *Coronilla scorpioides*, *Vivia disperma*, etc.); otras pertenecen a otras familias (*Conyza* spp., *Sonchus* spp., *Anagallis arvensis*, *Crepis vesicaria*, *Althaea hirsuta*, *Geranium robertianum*, etc.). Casi todas ellas son conocidas especies oportunistas, frecuentes en las zonas de tránsito de los alrededores, que parecen aprovechar los cambios inducidos por el fuego en el ecosistema: la falta de cobertura vegetal unida a un momentáneo enriquecimiento del suelo en elementos nutritivos (cenizas) y/o las generosas lluvias que pueden producirse en momentos determinados. Le Houérou (1973) las llama antracófitos. Esta corta presencia de los terófitos en el restablecimiento del sistema después del fuego puede tener mayor importancia en otros ecosistemas mediterráneos (Bell et al. 1981, Keeley et al. 1981 Naveh 1974.)

Conclusiones

En este artículo presentamos información sobre la biología de la regeneración después del fuego de numerosas especies mediterráneas frecuentes en las garrigas de *Quercus coccifera* y/o en los pinares de *Pinus halepensis* del macizo de Garraf.

En Garraf, predominan las especies retoñadoras (Tabla 2). En las garrigas, las especies que se regeneran por rebrote alcanzan su máximo, mientras que en las zonas de cultivo abandonadas hace décadas (generalmente pinares que se quemaron en 1982), las especies que se restablecen por germinación presentan comparativamente mayor importancia. La diferencia más acusada se encuentra a nivel del estrato arbustivo (Tabla 3).

En la definición de las pautas de regeneración se han distinguido una serie de grupos siguiendo el mismo sistema de Naveh (1975) o Trabaud

Tabla 3. Porcentaje que representan las especies leñosas y no leñosas (herbáceas o subleñosas), retoñadoras (R) y germinadoras (G) sobre el total de cobertura o fitomasa en tres de las parcelas de estudio (datos no publicados del autor).

	Parcela					
	1		2		4	
	R	G	R	G	R	G
Leñosas	78.2	0.0	84.1	11.0	5.3	11.8
No leñosas	~17.6	~4.2	~ 4.0	~ 0.7	58.3	24.5

(1984). A diferencia de estos autores, hemos distinguido dos tipos de especies retoñadoras: de brotación inmediata o prolongada. No se trata necesariamente de dos comportamientos divergentes determinados genéticamente. Podrían ser respuestas distintas determinadas por las condiciones del medio y por tanto variables según estas condiciones. En Garraf, las especies de brotación prolongada parecen tener mayores posibilidades de expansión horizontal dada su más amplia distribución, la menor profundidad de sus estructuras y la pedregosidad del sustrato.

Para las especies leñosas más importantes hemos comparado las características de longevidad, dimensiones, producción y agente dispersor de frutos y semillas, profundidad y desarrollo del sistema radical, etc. Sólo disponemos de referencias cualitativas en relación a estas características. Sin embargo, los indicios citados nos permiten encontrar una relación entre la capacidad retoñadora de una especie y su lugar dentro del gradiente r-K. En Garraf, como en otros ecosistemas mediterráneos (Bell et al. 1984 Keeley 1981), la capacidad retoñadora se encuentra más ampliamente desarrollada en aquellas especies estrategas de la K en que los frutos son dispersados por los vertebrados. En cambio, las especies pioneras (estrategas de la r) suelen restablecerse exclusivamente o preferentemente por germinación.

Contrariamente, la primera floración después del fuego no va ligada a la estrategia r-K, ya que muchas especies retoñadoras fructifican antes que hayan podido florecer las de germinación.

La formación de los primeros frutos después del fuego resulta de vital importancia para las especies que no pueden retoñar. Estas especies pueden peligrar si se producen dos perturbaciones en un tiempo inferior del necesario para producir una cantidad suficiente de semillas viables (Noble & Slatyer 1977). En Garraf, las leñosas de germinación no fructificaron tras los 2 primeros años del fuego. En su primera fructificación (Tabla 2) estas especies no consiguen una abundante producción de semillas. Esta no fue relevante hasta los 3 años en las especies de *Cistus* sp, aún no lo ha sido en *Rosmarinus officinalis* (es probable que lo sea a los 5-6 años) y será más tardía en *Pinus halepensis* donde es previsible una fructificación considera-

ble hacia los 15 años (Acherar 1981 y observaciones propias). *Juniperus phoenicea* se comporta como una especie más vulnerable al fuego que las anteriores y difícilmente resistiría incendios de frecuencia superior a los 20-25 años.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por el Servei de Parcs Naturals de la Diputació de Barcelona. Cabe destacar la ayuda de T. Casasayas y de M. Centellas en el trabajo de campo. Asimismo, agradezco a M. Riba, F. Rodà, L. López Soria, J. Terradas y L. Traud sus sugerencias y argumentos los cuales han contribuido a mejorar el planteamiento y redactado del texto.

Bibliografía

- Acherar, M. 1981. La colonisation des friches par le pin d'alep (*P. halepensis* Mill) dans les basses garrigues du montpellierais. Thèse de 3^{ème} cycle. Université Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier.
- Arianoutsou-Faraggiti, M. & Margaris, N. S. 1981. Producers and the fire cycle in a phrygic ecosystem. In: N. S. Margaris & H. A. Mooney (eds.) Components of Productivity of Mediterranean-Climatic Regions. Dr. W. Junk Publishers. The Hague. pp. 181-190.
- Bell, D. T., Hopkins, A. J. M & Pate, J. S. 1984. Fire in the Kwongan. In: J. S. Pate & J. S. Beard (eds.) Kwongan. Plant Life of the Sandplain. University of Western Australia Press. Nedlands. pp. 178-204.
- Cucó, M. L. 1985. Aspectes sobre la regeneració en brolles d'estepes (*Cistus spp*) i regeneració de pi blanc (*P. halepensis*). Tesina de llicenciatura. Universitat Autònoma de Barcelona.
- García Novo, F. 1977. The effects of fire on the vegetation of Doñana National Park (Spain). In: H. A. Mooney & C. E. Conrad (eds.). Environmental Consequences of Fire & Fuel Management in Mediterranean Ecosystems. U. S. D. A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. WO-3:318-325.
- Gill, A. M. 1980. Adaptive response of Australian vascular plants species to fire. In: A. M. Gill, R. H. Groves & I. R. Noble (eds.). Fire and the Australian Biota. Australian Academy of Sciences. Canberra. pp. 243-272.
- Gill, A. M. 1981. Fire adaptive traits of vascular plants. In: Fire and Ecosystem Properties, U. S. D. A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. WO-26:208-230.
- Hanes, T. L. 1971. Succession after fire in the chaparral of southern California. Ecol. Monogr. 41:27-52.
- Hobbs, R., Mallik, A. V. and Gimingham, C. H. 1984. Studies on fire in Scottish heathland communities. III. Vital attributes of the species. J. Ecol. 72:963-976.
- Horton, J. E. & Kraebel, C. J. 1955. Development of vegetation after fire in the chamise chaparral of southern California. Ecology 36:244-262.
- Keeley, J. E. 1981. Reproductive cycles and fire regimes: In: Fire Regimes and Ecosystem Properties, U. S. D. A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. Wo-26:231-277.
- Keeley, S., Keeley, J. E., Hutchinson, S. M. & Johnson, A. W. 1981. Postfire succession of the herbaceous flora in southern California. Ecology 62:1608-1621.
- Kruger, F. J. 1977. Ecology of Cape fynbos in relation to fire. In: H. A. Mooney & C. E. Conrad (eds.). Environmental Consequences of Fire and Fuel Manage-

- ment in Mediterranean Ecosystems. U. S. D. A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. WO-3:230-244.
- Kruger, F. J. 1983. Plant community diversity and dynamics in relation to fire. In: F. J. Kruger, D. T. Mitchell & J. U. M. Jarvis (eds). Mediterranean-Type Ecosystems. The Role of Nutrients. Springer-Verlag. Berlin. pp. 446-472.
- Le Houerou, H. N. 1973. Fire and Vegetation in the Mediterranean Basin. Tall Timbers Fire Ecology Conference 13:237-277.
- Malanson, G. P. & Westman, W. E. 1985. Postfire succession in California coastal sage scrub: The role of continual basal sprouting. Am. Midl. Nat. 113:309-318.
- Naveh, Z. 1974. Effects of fire in the Mediterranean region. In: T. T. Kozlowski & C. E. Ahlgren (eds.). Fire and Ecosystems. Academic Press. London. pp. 401-434.
- Naveh, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. Vegetatio 29:199-208.
- Noble, I. R. & Slatyer, R. O. 1977. Post-fire succession of plants in Mediterranean ecosystems. In: H. A. Mooney & C. E. Conrad (eds.). Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems. U. S. D. A. For. Serv. Gen. Tech. Rep. WO-3:27-36.
- Panetsos, K. P. 1981. Monograph of *P. halepensis* Mill and *P. brutia* Ten. Ann. Forest. 9:39-77.
- Specht, R. L. 1981. Responses to fires in heathlands and related shrublands. In: A. M. Gill, R. H. Groves & I. R. Noble (eds.). Fire and the Australian Biota. Australian Academy of Sciences. Canberra. pp. 395-415.
- Trabaud, L. 1970. Quelques valeurs et observations sur la phyto-dynamique des surfaces incendiées dans le Bas-Languedoc (premiers résultats). Nat. monspel. Sér. Bot. 21:231-242.
- Trabaud, L. 1980. L'influence du feu sur les semences enfouies dans les couches superficielles du sol d'une garrigue de chêne kermes. Nat. monspel. Sér. Bot. 39:1-12.
- Trabaud, L. 1981. Man and fire: impacts on Mediterranean vegetation. In: F. di Castri, D. W. Goodal & R. L. Specht. Mediterranean-Type Shrublands. Elsevier. Amsterdam. pp. 523-537.
- Trabaud, L. 1984. Fire adaptation strategies of plants in the French Mediterranean area. In: N. S. Margaris, M. Arianioutsou-Faraggitaki & W. C. Oechel (eds.). Being Alive on Land. Dr. W. Junk Publishers. The Hague. pp. 63-69.
- Trabaud, L. & Lepart, J. 1981. Changes in the floristic composition of a *Quercus coccifera* L. garrigue in relation to different fire regimes. Vegetatio 46:105-116.
- Trabaud, L. & de Chanterac, B. 1985. The influence of fire on the phenological behavior of Mediterranean plant species in Bas-Languedoc (southern France). Vegetatio 60:119-130.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Weeb, D. A. 1964-1980. Flora Europaea. 5 Vols. Cambridge University Press. Cambridge.
- Wells, C. G., Campbell, R. E., DeBano, L. F., Lewis, C. E., Fredricksen, L. R., Franklin, E. C. Froelich, R. C. & Dunn, P. H. 1978. Effects of fire on soil. A State-of-Knowledge Review. Fire Effects workshop. U. S. D. A. For Serv. Gen. Tech. Rep. WO-7,36 pp.