



2022
Lleida

27·1
junio · juny
julio · juliol

Cataluña
Catalunya

8º CONGRESO FORESTAL ESPAÑOL

La **Ciencia forestal** y su contribución a
los **Objetivos de Desarrollo Sostenible**

8CFE

Edita: Sociedad Española de Ciencias Forestales
Cataluña | Catalunya · 27 junio | juny - 1 julio | juliol 2022
ISBN 978-84-941695-6-4
© Sociedad Española de Ciencias Forestales

Organiza



Ventanas de oportunidad para el uso de la quema prescrita como herramienta de gestión forestal

VALOR IVARS, T.^{1,2}, PIQUÉ NICOLAU, M.², VILÀ-VILARDELL, L.², CASALS TORTRAS, P.²

¹ Department of Agriculture and Forest Engineering (EAGROF), Universitat de Lleida, Av. Alcalde Rovira Roure 191, E25198 Lleida.

² Joint Research Unit CTFC – AGROTECNIO – CERCA Center, Ctra St. Llorenç de Morunys km 2, 25280 Solsona.

Resumen

La quema prescrita consiste en el uso planificado del fuego en condiciones ambientales adecuadas para conseguir objetivos de gestión previamente definidos como la reducción del riesgo de incendio, disminuir la competencia con el sotobosque o facilitar el acceso a los ungulados domésticos. La quema prescrita bajo dosel arbóreo reduce la carga de combustible de superficie a corto plazo disminuyendo así el riesgo de incendio, pero a su vez incide sobre el metabolismo del árbol. Este trabajo discute cómo los factores del régimen de quemas prescritas, principalmente la estación de quema y la severidad, afectan al fitovolumen y vigor del rebrote del sotobosque, así como al metabolismo primario y secundario de tres especies de pino con tolerancia al fuego contrastada (*Pinus nigra*, *P. sylvestris* y *P. halepensis*). Además, en el actual contexto de cambio climático, es necesario entender en qué medida la quema prescrita puede exacerbar, cancelar o revertir los efectos de la sequía en la resiliencia de los pinos, y cómo puede afectar ésta a la resistencia de los árboles frente a posibles plagas. El objetivo de este trabajo de síntesis es integrar los resultados que hemos obtenido a lo largo de los últimos años sobre los efectos de las quemas prescritas en el sotobosque y en el arbolado, con el fin de ofrecer al gestor nuevas ventanas de oportunidad para el uso del fuego como herramienta de gestión forestal.

Palabras clave

Ecología del fuego, dendrocronología, régimen de quema, combustible de superficie, resistencia, resiliencia.

1. Introducción

El cambio climático conlleva un aumento de la frecuencia e intensidad de las perturbaciones, las cuales interactúan de forma aditiva o sinérgica tanto en el espacio como en el tiempo (IPPC, 2014) y comporta a menudo, la sucesión en cascada de nuevas perturbaciones (AGHAKOUCHAK ET AL., 2018). En este contexto, la identificación de las tipologías de gestión más adecuadas que permitan mantener o aumentar la resiliencia del ecosistema forestal frente a múltiples perturbaciones constituye una prioridad (LINDER, 2000; MONTOYA-OLIVER, 2001). Aunque la gestión forestal frecuentemente contempla la resistencia frente a una perturbación como una de sus finalidades principales, su efecto frente a múltiples perturbaciones difícilmente se incluye en el proceso de decisión sobre el tipo de gestión a aplicar para conseguir un determinado objetivo. De hecho, una determinada intervención forestal puede contribuir directa o indirectamente al aumento o disminución de la resiliencia frente a otra perturbación, distinta a la identificada como objetivo principal de la gestión (MILLAR ET AL., 2007; SCHOENNAGEL & NELSON, 2010). Por ejemplo, una clara dirigida a aumentar la resistencia de la masa frente a una sequía, a su vez puede contribuir a disminuir la intensidad de un posible incendio. En cambio, una quema prescrita (QP) de sotobosque para reducir la intensidad de un potencial incendio puede aumentar la susceptibilidad de los árboles a un ataque por insectos o aumentar la resiliencia a una futura sequía gracias a la reducción de la competencia.

La QP es el uso planificado del fuego para lograr objetivos específicos de gestión en condiciones ambientales adecuadas (WADE ET AL., 1989). En Europa, la QP se lleva a cabo generalmente para reducir el riesgo de incendio, pero también para gestionar pastos y conservar la biodiversidad (MONTIEL & KRAUS, 2010). Sin embargo, su uso no está exento de polémica, y en muchas regiones está muy restringido (MONTIEL & KRAUS, 2010). La implementación de tratamientos de combustibles a escala de paisaje para prevenir la propagación de incendios de alta intensidad debería ser la norma; sin embargo, en el sur de Europa, la QP generalmente se aplica de forma dispersa y rara vez como parte de una planificación temporal y espacial de QP (FERNANDES ET AL., 2013). En Cataluña, el grupo GRAF dels Bombers de la Generalitat, realizan QP bajo arbolado o matorrales para reducir el combustible en áreas estratégicas para la extinción de incendios y la formación de personal. El cuerpo de Agents Rurals de la Generalitat también usan la quema para la recuperación de pastos matorralizados o para eliminar los restos de tratamientos silvícolas. Para lograr el objetivo de gestión usando QP, se debe adoptar una ventana de prescripción que determinará el comportamiento del fuego y los impactos asociados en los diferentes componentes del ecosistema. La ventana de prescripción consiste en seleccionar el patrón de ignición, determinar los umbrales de las variables relacionadas con la meteorología y el combustible, la estación de quema y la extensión y frecuencia del tratamiento. Los impactos de la QP dependerán del régimen o de la ventana de prescripción adoptada y del componente específico del ecosistema afectado (es decir, suelo, agua, arbolado, sotobosque, fauna). Para el caso de los árboles y el sotobosque, dependiendo de la severidad, la especie y el tamaño de los individuos, el fuego incidirá sobre la mortalidad de los individuos y el vigor de los supervivientes. Sin embargo, pocos estudios han investigado el efecto de la estación de quema sobre la mortalidad de los individuos y el vigor de los supervivientes (ver KNAPP ET AL., 2009 para una revisión). Es esperable que la severidad del fuego, el tamaño del individuo y la estación de quema interactúen para explicar las diferencias en la tasa de mortalidad y vigor de los individuos tanto de los arbustos como de los árboles, a lo largo del tiempo.

2. Objetivo

El objetivo del presente trabajo, es mostrar de forma integrada los resultados de una serie de estudios científicos que hemos publicado durante los últimos años con el objetivo de comprender los efectos de los factores del régimen de QP, a corto y medio plazo, sobre (1) la carga del combustible de superficie y el vigor del rebrote del sotobosque así como de la reducción del riesgo de incendio asociada (CASALS ET AL., 2016; 2018; CASALS Y RIOS, 2018; PIQUÉ Y DOMÈNECH, 2017; VILÀ-VILARDELL ET AL., 2022) y sobre (2) la mortalidad, el crecimiento y las defensas químicas de tres especies de pino mediterráneos con tolerancias de fuego contrastadas: *Pinus nigra*, *P. sylvestris* y *P. halepensis* (VALOR ET AL., 2015; 2017a; 2017b; 2018; 2020; 2021).

Los resultados que se discuten en este trabajo fueron obtenidos a través del estudio de los efectos a medio plazo (entre 5 y 10 años) de la aplicación de QP de baja intensidad bajo arbolado (Figura 1) y a partir de quemas experimentales de moderada intensidad realizadas en la primavera y otoño del 2013 (Figura 2).

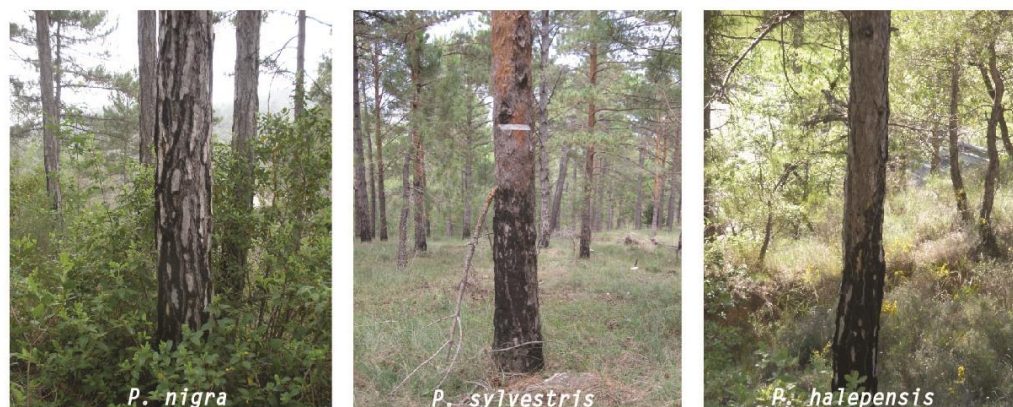


Figura 1. Efectos de la quema prescrita bajo arbolado de baja intensidad. Las fotos fueron tomadas entre 5 y 10 años después del tratamiento.



Figura 2. Comportamiento de las quemas prescritas de moderada intensidad realizadas en el 2013 en bosques mediterráneos de *P. halepensis* (Colladetes, Tarragona) y submediterráneo de *P. nigra* y *P. sylvestris* (Lloreda y Miravé, Lleida) en diferentes estaciones del año.

En las quemas de baja intensidad se estudió el crecimiento de distintas especies de pino y la composición y estructura del estrato arbustivo a partir de un muestreo extensivo de parcelas quemadas entre 2002 y 2006 (Figura 1). Los mecanismos a corto plazo debidos al fuego, se analizaron en las quemas de moderada intensidad (Figura 2). Estas quemas fueron diseñadas y monitorizadas en profundidad para examinar (i) el vigor de rebrote del sotobosque y (ii) la mortalidad, el crecimiento radial y la producción de terpenos del arbolado. Para conocer más sobre la metodología utilizada es estos trabajos se pueden consultar los artículos originales anteriormente citados.

3. Ventanas de oportunidad de las quemas prescritas como herramienta de gestión forestal

La integración y discusión de los resultados obtenidos a lo largo de los últimos años permite mostrar nuevas ventanas de oportunidad de las QP como herramienta de gestión forestal. Las ventanas de oportunidad se han agrupado en aquellas relacionadas con (1) la efectividad en la reducción del riesgo de incendio, (2) la regeneración de los árboles, (3) la productividad de los árboles, (4) la resiliencia a la sequía y (5) la resistencia a plagas.

3.1 Reducción del riesgo de incendio

Los incendios consumen alrededor de 0.5 millones de ha de bosque cada año en el sur de Europa (<https://www.eea.europa.eu/ims/forest-fires-in-europe>). La reducción del combustible, mediante quemas o en combinación con tratamientos mecánicos (Figura 3), contribuye a mitigar los efectos de un posible incendio siempre y cuando se localicen en zonas estratégicas (FINNEY ET AL., 2007).

Nuestros resultados muestran que el tratamiento de combustible que mejor reduce la vulnerabilidad a un fuego de copas en bosques submediterráneos de pino laricio es la combinación de clara por lo bajo y QP (Figura 3 y 4). La QP de restos aumenta la efectividad de una clara, reduciendo la intensidad del fuego y el riesgo de propagación por copas de un incendio simulado en condiciones meteorológicas de alto riesgo (viento 24 km h⁻¹; humedad combustible muerto 8%) tanto un año después de la gestión (PIQUÉ Y DOMÈNECH, 2018) como después de cinco años (VILÀ-VILARDELL ET AL., 2022). La quema de sotobosque, sin la combinación con otro tratamiento, también reduce la carga del combustible del sotobosque en pinares mediterráneos y submediterráneos en comparación con rodales no quemados (CASALS ET AL., 2016), al cabo de 8 años y especialmente en rodales con una mayor fracción de cabida cubierta. La simulación realizada reveló que bajo condiciones meteorológicas moderadas la intensidad de un posible incendio era menor en los rodales gestionados con fuego que en los no tratados. Sin embargo, bajo condiciones meteorológicas extremas no se observaron diferencias en el comportamiento del fuego en rodales tratados y no tratados.



Figura 3. Quema prescrita de sotobosque (izquierda) y quema de restos (derecha) para reducir el riesgo de incendio en pinares submediterráneos propensos a incendios.

Efectividad de los tratamientos de combustible a lo largo del tiempo

El tipo de quema, la severidad y la época del año son factores clave que determinan la efectividad del tratamiento a corto y medio plazo y, por tanto, la frecuencia de QP necesaria. A su vez, las características de las especies y los individuos determinan la mortalidad del sotobosque (reducción del combustible de superficie) y el vigor del rebrote (recuperación del combustible de superficie).

En relación al tipo de quema, en quemas de restos, la temperatura máxima y el tiempo con temperaturas superiores a 60 °C son claramente superiores que en quemas de sotobosque (Tabla 1). Este aumento de temperatura en el suelo puede explicar la mortalidad de especies de sotobosque con corteza poco desarrollada, como el boj, y el número de rebrotes (CASALS & RÍOS, 2018; CASALS ET AL., 2018).

Tabla 1. Temperatura máxima y tiempo de combustión con temperaturas superiores a 60°C en la superficie y el interior del suelo mineral (3 cm) en parcelas experimentales con subparcelas apareadas con restos (1 kg/m² ramas finas) y sin restos. Humedad del suelo mineral: 17-19% (sobre peso seco). Media y rango mínimo y máximo entre paréntesis (n=6) (datos inéditos).

	Sin restos		Con restos (1 kg/m ²)	
Temperatura máxima (°C)				
Superficie	314	(60-633)	435	(157-779)
Suelo	<60		125	(60-479)
Tiempo (minutos con T°C >60°)				
Superficie	9	(0.5 - 24)	28	(12-48)
Suelo mineral	0		8	(0-30)

La estación de quema incide en la recuperación a corto plazo del sotobosque (CASALS ET AL., 2018). La quema a finales de primavera, es decir, después de la reducción potencial de las reservas subterráneas debido al desarrollo de las hojas y el crecimiento del tallo, no parece reducir el rebrote inicial y el vigor posterior. Esto concuerda con la afirmación de que los adultos almacenan más recursos subterráneos de los necesarios para iniciar el crecimiento primaveral y sustentar un solo episodio de rebrote (CRUZ Y MORENO, 2001; HARRINGTON, 1989). El menor rebrote en individuos quemados en otoño, en comparación con los quemados en primavera, puede explicarse por una menor humedad del suelo que pudo haber favorecido la penetración del calor en el suelo y matado las yemas ubicadas en la base de las plantas (KNAPP ET AL., 2005). El vigor del rebrote también fue menor en las quemas de otoño (CASALS ET AL., 2018). Así, los individuos quemados en otoño comenzaron a rebrotar seis meses después, a principios de la primavera después del período invernal, mientras que en las de primavera, rebrotaron en unas pocas semanas. Una disminución de los recursos subterráneos almacenados debido a la respiración del sistema de raíces durante el invierno puede limitar el vigor del rebrote en primavera (VESK & WESTOBY, 2004).

En cuanto a las características de los individuos, la vitalidad del rebrote de las especies arbustivas, tres años después de QP se relaciona con el tamaño previo de los individuos, los rasgos funcionales de las especies y también con la disponibilidad de luz. Concretamente, encontramos que el vigor del rebrote al cabo de 3 años fue menor en individuos pequeños, de hoja caducifolia y con baja disponibilidad de luz que comparativamente, en aquellos más grandes, de hoja perenne y con mayor disponibilidad de luz (CASALS ET AL., 2018; CASALS Y RÍOS, 2018).



Figura 4. Rodales con clara por lo bajo, con los restos quemados en primer plano, y no quemados en el fondo, cinco años después de los tratamientos.

Ventanas de oportunidad

- La estación de quema y la humedad asociada al suelo y la hojarasca son factores determinantes de la respuesta de rebrote. Estas variables pueden incorporarse fácilmente en la ventana de prescripción.
- Se recomienda realizar:
 - QP de otoño lentas para el control de sotobosque dominado por especies rebrotadoras. De esta manera se anilla la base de las rebrotadoras.
 - QP al inicio del otoño, cuando la humedad del suelo es baja para aumentar la mortalidad del sotobosque y disminuir el vigor del rebrote.
 - QP que limiten la afección al dosel arbóreo, para evitar un aumento de la disponibilidad de luz en el sotobosque, y así ralentizar la recuperación del sotobosque y, por consiguiente, aumentar la duración del tratamiento.
 - QP en combinación con claras por lo bajo para reducir el riesgo de incendio a corto y medio plazo.

3.2 Regeneración de *Pinus nigra*

La regeneración de los pinares submediterráneos y especialmente de *Pinus nigra* parece condicionada por factores derivados del cambio global, como la frecuencia y duración de episodios de sequía (CASTRO ET AL., 2004), el brostado de las plántulas (AMEZTEGUI & COLL, 2015), el aumento del recubrimiento del sotobosque y las condiciones de la superficie del suelo (GÓMEZ-APARICIO ET AL., 2006; LUCAS-BORJA ET AL., 2016). La QP puede incidir en estos factores. Así, en un estudio realizado en rodales sometidos a dos intensidades de clara y con o sin quema de restos, TARDÓS ET AL. (2019) encuentran que las zonas quemadas presentan una buena germinación de *P. nigra* mientras que las plántulas son prácticamente ausentes en los rodales no quemados o en el control. Las diferencias observadas entre sitios pueden ser debidas a la época de quema: se observó un mayor número de plántulas en la quema realizada en primavera, justo antes de la dispersión de las semillas, en comparación con el rodal quemado en otoño (Figura 5).



Figura 5. Plántulas de *Pinus nigra* en parcela con clara por lo bajo y quema de restos.

Ventanas de oportunidad

- A pesar de la necesidad de estudios concluyentes, la quema de restos aumenta la germinación y establecimiento de plántulas de pino.
- Las quemadas de primavera parecen favorecer la germinación.

3.3 Productividad

La productividad de los árboles en un rodal gestionado con QP dependerá de la severidad de la quema, del tamaño de los árboles y de la especie arbóreas presentes. Además, es esperable que el efecto de la estación de quema sobre la mortalidad de los individuos y el crecimiento de los supervivientes pueda explicar diferencias en la tasa de mortalidad y en el crecimiento de los árboles a lo largo del tiempo.

En términos de resistencia al fuego, FERNANDES ET AL. 2008, clasificó las especies de pino estudiadas en el siguiente orden de mayor a menor resistencia al fuego *P. nigra* > *P. halepensis* > *P. sylvestris*. Esta clasificación refleja la vulnerabilidad a la mortalidad, pero no está claro si es válida para la resistencia al fuego cuantificada a través del crecimiento radial de los pinos que no mueren.

Efectos directos de la severidad: afección a tejidos

La QP puede afectar la capacidad fotosintética de un árbol o sus tejidos meristemáticos (es decir, cámbium, yemas) y vasculares (es decir, floema y xilema) en tallos y raíces. El daño causado por el fuego depende de las características del fuego, es decir, la temperatura y el tiempo de combustión, y la capacidad de cada árbol para proteger los tejidos sensibles (DICKINSON & JOHNSON 2004; MICHALETZ & JOHNSON, 2007) que depende de la especie y el tamaño del árbol (CATRY ET AL., 2010).

En quemas de baja intensidad, el crecimiento de *P. nigra* no se ve afectado (VALOR ET AL., 2015; JUNCAL-ESPINOSA ET AL., 2021) pero sí el de *P. sylvestris*. Esto puede ser debido a que el daño infringido por el fuego al cambium es mayor en *P. sylvestris* que en *P. nigra* por su menor grueso de corteza, especialmente a mayor altura del tronco, en comparación con *P. nigra* (TAPIAS ET AL., 2004; FERNANDES ET AL., 2008; VALOR ET AL., 2017a). El crecimiento de *P. halepensis* se reduce inmediatamente después de la QP, probablemente porque los rasgos de esta especie de estrategia evasora son menos favorables a los fuegos de baja intensidad (KEELEY, 2012). A medio plazo, el crecimiento después de las quemas de baja intensidad fue positivo para *P. nigra* y *P. halepensis*, mientras que *P. sylvestris* creció menos de lo que se esperaría si no fuera quemado. Esto sugiere un mayor daño causado por el fuego en esta especie. Además, como regla general, se observó que los árboles dominantes crecen mejor después de una quema que los árboles suprimidos, lo que indica que los árboles más grandes tienen una mayor protección contra el fuego probablemente debido a su corteza más gruesa y mayor altura de la base de la copa.

Las quemas de moderada intensidad conllevan un mayor daño para los árboles que sobreviven (Figura 6), aunque el daño también parece ser transitorio (VALOR ET AL., 2018; 2020). Así, cuando el fuego impactó en la copa de los árboles, *P. halepensis* disminuyó significativamente el crecimiento 1 año después de la quema (VALOR ET AL., 2018). Esta reducción de crecimiento fue acompañada por una menor eficiencia en el uso del agua (WUE_i) debida a la reducción en la capacidad fotosintética (SCHEIDEGGER ET AL., 2000) causada por el chamuscado de la copa. Sin embargo, este efecto no fue permanente ya que dos años después de la quema el crecimiento fue similar al de los árboles no quemados. El daño del fuego al tallo y/o base del árbol y por ende al cambium y a los tejidos vasculares se estudió en *P. sylvestris* y *P. nigra* (VALOR ET AL., 2020). Observamos una reducción del crecimiento en individuos de *P. sylvestris* con un mayor chamuscado del tronco, lo que sugiere una disfunción del tejido del xilema, que puede haber limitado el flujo de agua en el xilema. Esto probablemente redujo la conductancia de los estomas y la tasa de asimilación de carbono. BÄR ET AL., (2018) mostró que *P. sylvestris* es especialmente vulnerable a los cambios estructurales en el xilema causados por el fuego.



Figura 6. Gradiente de severidad del fuego en la copa (superior) y en el tallo (inferior) en el vigor de los pinos. Quemadas de moderada intensidad.

Efecto de la época de quema

Desde el punto de vista de la gestión, la estación de quema es la característica más controlable del régimen de QP. Sin embargo, pocos estudios han investigado el efecto de la estación de quema sobre el crecimiento de los árboles supervivientes (ver KNAPP ET AL., 2009 para una revisión). En *P. nigra* y *P. sylvestris* las quemadas de otoño tuvieron un efecto negativo en el crecimiento en comparación con árboles no quemados o quemados en la primavera (VALOR ET AL., 2020). Sin embargo, más que un efecto de la fenología de los árboles, es probable que el calentamiento prolongado en la base de los árboles, mayor en las quemadas de otoño que en las de primavera, provocara la muerte de pequeñas raíces de pino y, por consiguiente, un menor crecimiento en el año de la quema. En contraste con la respuesta de crecimiento inicial, el crecimiento al cabo de tres años de los pinos supervivientes fue mayor después de las quemadas de otoño que en las de primavera. Sin embargo, atribuimos esta respuesta a la mayor liberación de la competencia reportada en las quemadas de otoño.

Efectos indirectos de la severidad: liberación de competencia

Después de un fuego, el crecimiento de los árboles que sobreviven puede verse influido positivamente por el aumento en la disponibilidad de nutrientes del suelo (CERTINI, 2005), la reducción en la competencia por los recursos debido a la eliminación del sotobosque (BATTIPAGLIA ET AL., 2014, BATTIPAGLIA ET AL., 2016; BOTTERO ET AL., 2017), y, con menos frecuencia, por la muerte de los pies de menor tamaño inducida por el fuego, simulando los efectos de una clara por

lo bajo (MUTCH & SWETNAM, 1995). Los efectos finales de la liberación de la competencia sobre el crecimiento del árbol dependerán del grado de disfunciones fisiológicas causadas por el fuego en primer lugar.

A medio plazo, observamos que la reducción de la competencia inducida por el fuego juega un factor importante como el principal impulsor de un efecto positivo del fuego en el crecimiento de los árboles, especialmente en árboles que han sufrido un menor daño y a medida que el tiempo desde la quema aumenta (VALOR ET AL., 2018; 2020). Para el mismo nivel de daño en el tallo, el efecto positivo de la liberación de competencia parece ser mayor para *P. nigra* que para *P. sylvestris*, lo que sugiere una mayor sensibilidad al fuego de este último. Sin embargo, en el segundo año después de la QP no encontramos diferencias en el crecimiento entre las dos especies: *P. sylvestris* se recuperó rápidamente, debido probablemente a una mayor disponibilidad de agua causada por la reducción de la competencia entre árboles (VALOR ET AL., 2020). Este resultado contradice parcialmente los resultados observados en quemas de baja intensidad, donde *P. sylvestris* mostró una tendencia a reducir el crecimiento durante los siguientes años después de las quemas. Esto podría sugerir que en el caso de *P. sylvestris*, la QP puede influir positivamente en su crecimiento siempre y cuando el fuego reduzca significativamente la competencia entre árboles. En cambio, el daño causado por el fuego a tejidos sensibles prevalece si las quemas no reducen significativamente la densidad del rodal, limitando el funcionamiento *P. sylvestris*. En el caso de *P. halepensis*, una mayor liberación de competencia claramente se tradujo en un aumento del crecimiento a medida que disminuía el volumen de copa chamuscada, y una mayor conductancia estomática respecto a árboles no quemados (VALOR ET AL., 2018). La reducción de la competencia inducida por el fuego reduce la interceptación y la transpiración del rodal resultando probablemente en un aumento de la disponibilidad de agua, de la conductancia estomática y, por lo tanto, del crecimiento de los árboles que sobreviven, emulando procesos similares a los que ocurren en una clara por lo bajo (GIUGGIOLA ET AL., 2016).

Reducción de la competencia entre árboles: severidad y época de quema

Dado que la liberación de la competencia a través de la QP parece tener un efecto positivo en los árboles que sobreviven, entender cómo podemos controlar la tasa de mortalidad modificando los factores asociados al régimen de quemas es prioritario. La mortalidad de los árboles causada por fuegos planificados o no planificados se suele predecir mediante el uso de variables de resistencia (i.e. DAP, grosor de la corteza) e indicadores de severidad del fuego (ver WOOLLEY ET AL., 2012 para revisión) que describen el daño en la copa, tallo y raíz (DICKINSON & JOHNSON, 2004; MICHALETZ & JOHNSON, 2007). Además, la severidad del fuego, el tamaño de los árboles y la estación de quema podrían interactuar para explicar las diferencias en la tasa de mortalidad de los árboles a lo largo del tiempo. Sin embargo, el efecto de la estación de quema en la mortalidad de los árboles no se ha estudiado en profundidad y los resultados, cuando existen, son contradictorios (p. ej., véase KNAPP ET AL., 2009 para revisión): algunos estudios no detectaron ningún efecto (SCHWILK ET AL., 2006) mientras que otros encontraron una mayor mortalidad después de las QP de primavera (GLITZENSTEIN ET AL., 1995; HARRINGTON, 1987; HARRINGTON, 1993) o en QP de otoño (PERRAKIS & AGEE, 2006; THIES ET AL., 2005). Existe abundante información sobre los valores críticos de severidad del fuego que causan la muerte de los árboles, especialmente para las coníferas de América (ver WOOLLEY ET AL., 2012); sin embargo, hay menos información para los pinos europeos (FERNANDES ET AL., 2008 para revisión).

Las experiencias realizadas con quemas de moderada intensidad en masas mixtas de *P. sylvestris* y *P. nigra*, muestran que la probabilidad de mortalidad de *P. sylvestris* es mayor que la de *P. nigra* (VALOR ET AL., 2017a). Además, la severidad del fuego fue menor en *P. sylvestris* que en *P. nigra*, lo que sugiere que en *P. sylvestris* los tejidos están menos protegidos del calor.

La mortalidad inicial de los árboles, 1 año después de la quema, fue ligeramente mayor después de las quemas de primavera que de las de otoño (VALOR ET AL., 2017a). La probabilidad de mortalidad aumentó fuertemente cuando el fuego dañó la copa de los pinos (volumen de copa quemada > 80 %), como se observa en la mayoría de los estudios (ver FERNANDES ET AL., (2008) y WOOLLEY ET AL., 2012 para su revisión). Nuestros resultados revelaron que, para un mismo volumen de copa chamuscada, los árboles son más vulnerables a morir durante los períodos de alta actividad fisiológica (es decir, primavera) que durante el otoño (Figura 7). Esto es esperable ya que una mayor cantidad de yemas sobreviven durante las quemas de otoño debido a que las acículas viejas las protegen, produciendo nuevas acículas en la siguiente primavera (RYAN, 1990). Incluso con el 95 % del volumen de la copa chamuscada, la probabilidad de morir de un árbol se redujo a la mitad después de las quemas de otoño en comparación con las de primavera. El efecto diferente de la estación de quema en la mortalidad de los pinos puede explicarse no solo por las diferencias en la actividad fisiológica de los árboles, sino también por el almacenamiento de carbohidratos durante la estación de quema (HARRINGTON, 1993).



Figura 7. Quema prescrita de moderada intensidad realizada en la primavera del 2013.

Al cabo de 3 años de la quema, los pinos, en cambio, tenían una mayor probabilidad de morir después de las quemas de otoño que de las de primavera, en contraste con los resultados observados 1 año después de la quema. La mortalidad tardía después de una quema de otoño se ha reportado anteriormente en algunos estudios (PERRAKIS & AGEE, 2006; RYAN, 1998; THIES ET AL., 2005). Sin embargo, otros estudios han encontrado mayor mortalidad 4 y 10 años después de las quemas de primavera (RYAN, 1998; SWEZY & AGEE, 1991) que después de quemas de otoño. El anillado basal o daño en el collar de la raíz, se estimó a partir del porcentaje de cenizas blancas

alrededor del árbol. Este indicador explicó la mortalidad tardía de las quemas de otoño, pero no de las de primavera. Los niveles más altos de mortalidad tardía en las quemas de otoño pueden explicarse por una mayor severidad del fuego en la base del tronco de estos individuos en lugar de un efecto de la fenología del árbol. De hecho, en las quemas de otoño el tiempo de combustión fue mayor y el contenido de humedad del suelo menor que en las quemas de primavera (VALOR ET AL. 2017a), como también se observó anteriormente en varios estudios (PERRAKIS & AGEE, 2006; SCHWILK ET AL., 2006; THIES ET AL., 2005).

Ventanas de oportunidad

- El impacto negativo del fuego en los tejidos sensibles de los árboles a corto plazo no limita el funcionamiento de los pinos a medio plazo, sino que, en años posteriores, la liberación de la competencia entre árboles tiene un efecto positivo en el crecimiento.
- Los resultados obtenidos tanto en QP de baja como de moderada intensidad permiten establecer la siguiente clasificación de resistencia al fuego en términos de crecimiento: *P. nigra* > *P. halepensis* > *P. sylvestris*.
- Se recomienda realizar:
 - QP de intensidad moderada en *P. halepensis* que afecten parcialmente la copa de los árboles para interrumpir la continuidad vertical (poda térmica), ya que el efecto de la copa chamuscada en el funcionamiento del árbol es transitorio. Este tratamiento es aconsejable cuando el objetivo de gestión es reducir el riesgo de incendio de copa.
 - QP de primavera con longitud de llama lo suficientemente alta como para afectar la copa de los árboles más pequeños cuando el objetivo de gestión busca el aclareo de árboles dominados. Esto probablemente concentrará la mortalidad de los árboles en el primer año. Si el objetivo de gestión pasa por mantener la mortalidad al mínimo, se recomiendan quemas de primavera que tengan el menor impacto posible en las copas de los árboles.
 - QP de otoño en rodales con alta acumulación de combustible de escalera, ya que permiten una mayor afección a las copas de los árboles sin afectar a su funcionamiento, siempre que el contenido de humedad del suelo del bosque sea alto para evitar la mortalidad tardía del árbol.
 - Prestar atención al contenido de humedad del suelo forestal para evitar la muerte de los árboles más grandes por anillado basal.

3.4 Resiliencia a la sequía

El aumento en la frecuencia e intensidad de los períodos más cálidos y secos podría resultar en una menor resistencia de los árboles a factores estresantes como patógenos, sequías, incendios o QP. El orden en el que ocurren dos perturbaciones que interactúan es importante porque el efecto puede ser distinto (KANE ET AL., 2017). Por ejemplo, una sequía severa puede reducir el vigor de los árboles lo suficiente como para promover un efecto sinérgico sobre la mortalidad de los árboles durante un incendio posterior. Por el contrario, si el fuego precede a la sequía, la evidencia sugiere que la interacción tiene menos efecto. Sin embargo, pocos estudios han analizado los efectos de la interacción entre las QP y las sequías en la resiliencia de los árboles (cuantificada a través del crecimiento radial), y si el orden en el que ocurren cambia el signo del efecto.

Sequía tras quema

Las quemas de restos después de una clara por lo bajo, en comparación al simple troceado, aumenta la disponibilidad de agua en un rodal de *P. nigra* y reduce el estrés hídrico de los árboles

dominantes en años secos, según se deduce del estudio de simulación de VILA-VILARDELL ET AL. 2022. Esto puede ser debido tanto a una reducción de la competencia con el sotobosque como a efectos indirectos de las quemas sobre los árboles. Así, dos años después de una QP, observamos que aquellos individuos de *P. halepensis* que experimentaron una reducción significativa de la competencia y un menor volumen de copa chamuscada presentaron mayor conductancia estomática que los no quemados (VALOR ET AL., 2018). Ese año, 2015, fue el año más seco de toda la serie, lo que sugiere que la quema pudo haber reducido la competencia cuando los recursos, especialmente el agua, fueron limitantes. En cambio, en quemas de baja intensidad que no dieron lugar a una reducción de la competencia entre árboles, la QP no anuló los efectos negativos de las sequías acumuladas (i.e. 2005, 2006 y 2007) en *P. sylvestris* (VALOR ET AL., 2015).

Otro aspecto que puede aumentar la resistencia a la sequía de los árboles es la proporción de madera tardía respecto a la temprana. Los árboles que han sobrevivido a eventos de sequía generalmente tienen una mayor proporción de madera tardía en comparación con los que sucumben a la sequía (MARTINEZ-MEIER ET AL., 2008). Las traqueidas de la madera tardía tienen un diámetro más pequeño y paredes celulares más gruesas que las de la madera temprana. Por lo tanto, una mayor proporción de madera tardía que de madera temprana aumenta la resistencia a futuras sequías. En *P. nigra*, la proporción de madera tardía con respecto a la madera temprana después de las quemas aumentó respecto a antes de la quema y árboles controles, lo que puede haber resultado en un aumento de la resistencia de los pinos a la cavitación (VALOR ET AL., 2020). Recientemente, ALFARO-SÁNCHEZ ET AL., (2018) encontraron una mayor proporción de madera tardía en *P. halepensis* quemados en comparación con los no quemados en sitios con alta disponibilidad de agua, pero no en aquellos lugares en los que el agua era limitante.

Quema tras sequía

A la inversa, una sequía intensa antes de la QP podría exacerbar la severidad del fuego experimentado por cada individuo (KANE ET AL., 2017) dando como resultado efectos aditivos o sinérgicos en el crecimiento de los árboles. Sin embargo, después de dos eventos estresantes consecutivos (sequía y quema) los árboles gestionados con quemas prescritas no parecen reducir el crecimiento en comparación con pinos no quemados (VALOR ET AL., 2020.) Es más, la resiliencia de los pinos a la sequía aumentó, especialmente en *P. nigra* y en menor medida en *P. sylvestris*, cuanto menor fue el daño al tallo y mayor la reducción de la competencia experimentada por un individuo.

Ventanas de oportunidad

- Las QP de moderada intensidad que resulten en una reducción relevante de la competencia entre árboles, o la combinación de clara + quema de restos, puede ayudar a superar episodios de sequía intensa. Además, la QP puede compensar los efectos negativos de futuras sequías a través de cambios en la proporción de madera tardía de los árboles.
- Una sequía severa no parece promover un efecto sinérgico sobre el crecimiento de árboles gestionados con QP un año después de la sequía. En cambio, si la QP reduce la competencia entre árboles, la resiliencia a la sequía de los árboles puede aumentar.

3. 5 Resistencia a plagas

En el género *Pinus*, la oleorresina es una mezcla de terpenos que incluye monoterpenos (metabolitos volátiles), sesquiterpenos (metabolitos con volatilidad intermedia) y diterpenos (compuestos semivolátiles), que se almacenan en los conductos de resina de tejidos leñosos y de acículas (PHILLIPS & CROTEAU, 1999). La oleorresina es tanto una defensa física que puede atrapar, por ejemplo, a los escarabajos de la corteza cuando la perforan (PHILLIPS & CROTEAU, 1999) como una defensa química, ya que algunos compuestos de oleorresina pueden ser fisiológicamente tóxicos (SEYBOLD ET AL. 2006). Después de daño mecánico o ataque de insectos, los monoterpenos sirven como solvente para transportar diterpenos no volátiles al tejido lesionado donde los monoterpenos se evaporan y la herida se sella por oxidación y polimerización de diterpenos en el tronco (CROTEAU & JOHNSON, 1985) o acículas (PASQUA ET AL., 2002). Los factores bióticos no son los únicos que pueden alterar la producción de terpenos en las plantas, también los factores abióticos como el estrés hídrico, la luz y la temperatura (LORETO & SCHNITZLER, 2010) y, por lo tanto, también la QP a través de sus efectos directos e indirectos.

Contenido de resina en acículas antes y después de quema

El efecto directo e indirecto de la QP puede alterar la producción de terpenos y cambiar la inflamabilidad de las acículas (ORMENO ET AL., 2009) y la susceptibilidad a los insectos (HOOD ET AL., 2015). En consecuencia, si los árboles se dañan, una respuesta a corto plazo después de la QP debería ser una mayor demanda por parte de la planta de defensa química. En efecto, 24 horas después de la quema, las concentraciones de monoterpenos fueron ligeramente superiores o similares en las especies menos resistentes al fuego *P. halepensis* y *P. sylvestris* (VALOR ET AL., 2017b). Esto puede cumplir varias funciones, como transportar de manera efectiva los diterpenos a los tejidos afectados (PHILLIPS & CROTEAU, 1999), mejorar la protección del aparato fotosintético (VICKERS ET AL., 2009) o asegurar las necesidades de defensa química contra patógenos (PHILLIPS & CROTEAU, 1999). Varios terpenos volátiles como α -pineno, camphene y myrcene pueden ser liberados durante el fuego facilitando el ataque de los escarabajos de corteza (COYNE & LOTT, 1976). Observamos que 24-h post-quema *P. sylvestris* tendió a mostrar mayores cantidades de estos compuestos terpénicos, lo que sugiere una mayor susceptibilidad al ataque de los escarabajos de la corteza con respecto a las otras especies. En cambio, en *P. nigra*, especie resistente a fuegos de baja intensidad, observamos una alta concentración de monoterpenos antes de la quema que podría ser suficiente para hacer frente a los estreses bióticos relacionados con fuegos de intensidad media y, por lo tanto, con una menor necesidad de invertir en defensas químicas (VALOR ET AL. 2017b). Además, el limoneno, que es altamente tóxico para varios tipos de escarabajos (RAFFA ET AL., 2005), estuvo presente en mayores cantidades en *P. nigra* y *P. halepensis*, lo que sugiere una mayor resistencia al ataque de este escarabajo para ambas especies 24 h después de la quema.

A medida que pasa el tiempo transcurrido desde la quema, la mayor disponibilidad de recursos resultante podría favorecer la asignación de carbono al crecimiento en lugar de a defensas químicas (FEENEY ET AL., 1998). De hecho, la concentración de terpenos fue menor 1 año después de la quema que antes de la quema (VALOR ET AL., 2017b), aunque podría esperarse un aumento debido a que las condiciones meteorológicas registradas durante el año después de la quema fueron más secas (LORETO & SCHNITZLER, 2010). Así, los pinos estudiados pueden haber asignado los carbohidratos asimilados durante ese año al crecimiento en lugar de a la defensa, como lo sugiere la notable disminución en la concentración de terpeno observada y la relación negativa entre la concentración de terpeno y la reducción de la competencia experimentada por el árbol. Esta disminución en la concentración de terpeno, a su vez, podría implicar una mayor susceptibilidad a los patógenos e insectos relacionados con el fuego. No obstante, esto dependerá a su vez del rol de la especie de terpeno que se presente en mayores o menores concentraciones.

Contenido de resina en tejido leñoso antes de la quema

Cuando el objetivo de la gestión es reducir substancialmente el combustible, la quema puede debilitar algunos pies y favorecer el ataque de insectos xilófagos. Varios estudios, en su mayoría realizados en especies de *Pinus* de norte América, han demostrado que los árboles con un mayor número de conductos de resina por año del anillo y/o conductos de resina más grandes (es decir, tamaño medio del conducto de resina) tiene más probabilidades de sobrevivir a los ataques de escarabajos (p. ej., FERRENBURG ET AL., 2014). Sin embargo, se sabe poco acerca de cómo la interacción entre el fuego y los conductos de resina afecta a la resistencia de los árboles al ataque de insectos xilófagos.

Durante los dos años posteriores a una quema de otoño se produjo un ataque de un escarabajo de corteza (*Ips sexdentatus*) (VALOR ET AL., 2021) (Figura 8). Los escarabajos atacaron preferentemente a *P. sylvestris* y en menor medida a *P. nigra*. En *P. nigra*, los ataques se limitaron a los árboles más pequeños, mientras que la probabilidad de mortalidad por *I. sexdentatus* aumentó con el diámetro en *P. sylvestris*. La disminución del grosor de la corteza a lo largo del tallo afectó significativamente la probabilidad de mortalidad en *P. sylvestris* pero no en *P. nigra*. Esto parece indicar que *P. sylvestris* ofrece menor resistencia al ataque debido a su menor grueso de corteza. Sin embargo, hay otras explicaciones plausibles. Así, es posible que en *P. nigra* el estrés térmico aumentara el flujo de resina (CANNAC ET AL., 2009) y/o altas concentraciones de terpenos tóxicos, como el limonene indicado anteriormente, previniendo así la colonización del escarabajo descortezador y/o conductos resinosos traumáticos inducidos. Por ejemplo, en *Pinus ponderosa* se ha observado que tras incendios de superficie se produce una inducción de conductos de resina traumáticos, lo que aumenta la supervivencia de los árboles a ataques posteriores (HOOD ET AL., 2015). Esto merece una futura exploración ya que no estudiamos el flujo de resina ni conductos de resina inducidos. Sin embargo, observamos que, para ambas especies, los pinos que sobrevivieron tuvieron antes del año del ataque un crecimiento más rápido, mayor área de conductos resiníferos y menos pero más grandes conductos que los pinos que murieron después del ataque. Es más, el área y la densidad de los conductos resiníferos, en lugar del daño causado por el fuego, fueron los mejores predictores de la resistencia del árbol al ataque.

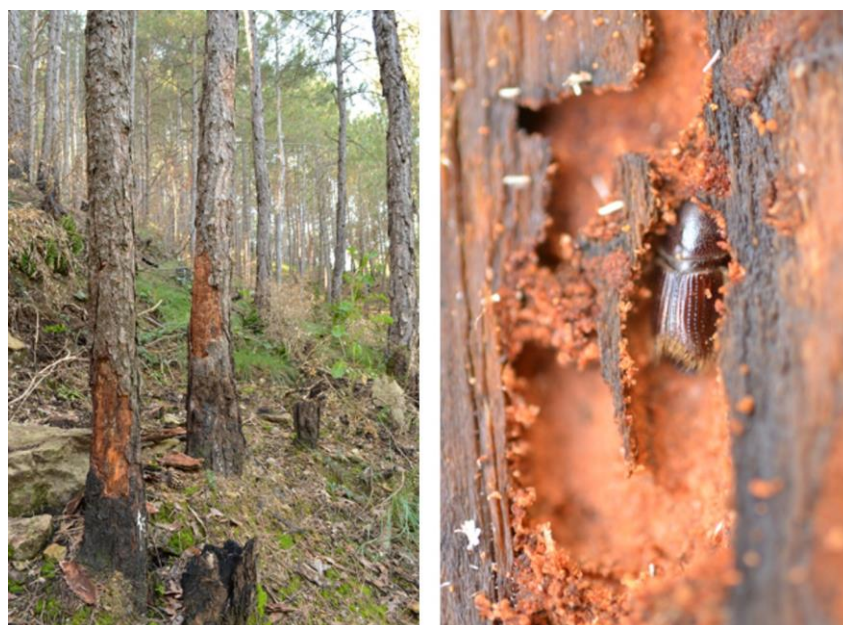


Figura 8. Ataque de escarabajo perforador de corteza en *P. sylvestris* un año después de la quema.

Ventanas de oportunidad y condicionantes

- En QP de moderada intensidad se puede establecer la siguiente clasificación de resistencia al fuego en términos de defensa química: *P. nigra* > *P. halepensis* > *P. sylvestris*.
- La disminución en la concentración de defensas un año después de las QP puede implicar una mayor susceptibilidad de los pinos a los patógenos e insectos relacionados con el fuego. Por tanto, se aconseja el monitoreo de la vitalidad de los árboles post-quema más allá del corto plazo.
- La QP de baja intensidad parece más adecuadas para masas de *P. sylvestris*, ya que las de mayor intensidad pueden debilitar algunos pies y favorecer el ataque de insectos xilófagos. Además, puede tener la consecuencia no deseada de causar un aumento de la mortalidad de los árboles más grandes si se produce el ataque.
- La QP de moderada intensidad puede ser una opción recomendable en masas de *P. nigra*, si el objetivo de gestión pasa por emular una clara por lo bajo. Incluso en el caso de un brote de *I. sexdentatus*, la mortalidad de los árboles causada por ésta especie de escarabajo se concentraría en los árboles de menor tamaño.

4. Implicaciones para la gestión

En base a los estudios realizados se pueden apuntar algunas directrices para la gestión con fuego en pinares mediterráneos y submediterráneos (Tabla 2). Estas recomendaciones pueden ser corroboradas o no en posteriores estudios.

Tabla 2: Uso del fuego para la consecución de diferentes objetivos de gestión en pinares mediterráneos y submediterráneos.

Tipo de quema / factores del régimen ¹	Prevención de incendios	Producción	Regeneración	Resiliencia sequía	Resiliencia plagas	Referencias
QP sotobosque						
Intensidad baja	(+) reducción de la carga de combustible de superficie. (+) menor vulnerabilidad al fuego copas (al menos, 9 años).	(+) <i>P. nigra</i> y <i>P. halepensis</i> . (-) <i>P. sylvestris</i> .	ND	ND	ND	VALOR ET AL., 2015 CASALS ET AL., 2016
Intensidad moderada	(+) reducción de la carga de combustible de superficie. (+) Poda térmica.	(-) <i>P. sylvestris</i> y <i>P. halepensis</i> a corto plazo. (+) <i>P. nigra</i> , <i>P. sylvestris</i> y <i>P. halepensis</i> a medio plazo.	ND	(+) Menor vulnerabilidad a sequías extremas.	(-) Mayor probabilidad de ataque de escoltido.	CASALS ET AL. 2018 VALOR ET AL. 2017b; 2018; 2020; 2021
Quema de otoño ²	(+) reducción de la carga de combustible de superficie. (+) mayor reducción que en quemas de primavera.	(+) Menor impacto a corto plazo en el crecimiento de los pinos que en quemas de primavera.	ND	=	ND	CASALS ET AL., 2018 VALOR ET AL., 2017a;
Quema de primavera	(+) reducción de la carga de combustible de superficie (-) menor reducción que en quemas de otoño.	(-) Mayor impacto a corto plazo en el crecimiento de los pinos que en quemas de otoño.	ND	=	ND	VALOR ET AL., 2020
QP restos claras						
Humedad baja del suelo	(+) menor vulnerabilidad al fuego copas.	ND	ND	(+) menor vulnerabilidad a sequías extremas.	ND	CASALS Y RÍOS, 2018; VILA-VILARDELL ET AL., 2022;
Humedad alta del suelo ³	(+) menor vulnerabilidad al fuego copas.	ND	ND	(+) menor vulnerabilidad a sequías extremas.	ND	PIQUÉ Y DOMÈNECH., 2018
Quema de primavera	(+) menor vulnerabilidad al fuego copas.	ND	(+) <i>P. nigra</i>	ND	ND	TARDOS ET AL., 2019

ND: no datos, =: no hay efecto, +: efecto positivo, -: efecto negativo.

¹ Hace referencia a los factores del régimen de quemas estudiados (intensidad, época de quema y humedad del suelo) en los distintos estudios.

² Mayor impacto sobre el suelo en relación con la quema en primavera.

³ Menor impacto sobre el suelo en relación con la quema en condiciones de humedad baja del suelo.

5. Agradecimientos

Agradecemos el aporte de Mario Beltrán en el planteamiento de los diferentes problemas y al equipo de EPAF por su apoyo técnico. Estos estudios no habrían sido posibles sin la participación de muchos técnicos a quienes estamos especialmente agradecidos, en especial Ana I. Ríos y Alba Mora. Queremos también agradecer al GRAF (Bomberos, Generalitat de Catalunya) la extraordinaria cooperación en la ejecución de las quemas prescritas según nuestros requerimientos. Este trabajo ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia e Innovación de España (ForRes RTI2018-098778-B-I00 y BES-2013-065031 a TV). Teresa Valor está contratada con una ayuda "Juan de la Cierva-Formación" (FJC2018-036673-I). Las parcelas quemadas con restos forman parte de la red de parcelas demostrativas de gestión forestal del Centre de la Propietat Forestal (CPF) y el CTFC.

6. Bibliografía

AGHAKOUCHAK, A.; HUNING, L. S.; CHIANG, F.; SADEGH, M.; VAHEDIFARD, F.; MAZDIYASNI, O.; MALLAKPOUR, I.; 2018. How do natural hazards cascade to cause disasters? *Nature* 561 458–460

AMEZTEGUI, A.; COLL, L., 2015. Herbivory and seedling establishment in Pyrenean forests: influence of micro- and meso-habitat factors on browsing pressure. *For. Ecol. Manage.* 342, 103–111

CASTRO, J.; ZAMORA, R.; HÓDAR, J.A.; GÓMEZ, J.M.; 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *J. Ecol.* 266–277.

GOMEZ-APARICIO, L.; VALLADARES, F.; ZAMORA, R.; 2006. Differential light responses of Mediterranean tree saplings: linking ecophysiology with regeneration niche in four co-occurring species. *Tree Physiol.* 26, 947–958.

LUCAS-BORJA, M.E.; CANDEL-PÉREZ, D.; GARCÍA MOROTE, F.A.; ONKELINX, T.; TÍSCAR, P.A.; BALANDIER, P.; 2016. *Pinus nigra* Arn. ssp. *salzmannii* seedling recruitment is affected by stand basal area, shrub cover and climate interactions. *Ann. For. Sci.* 73 (3), 649–656

ALFARO-SÁNCHEZ, R.; CAMARERO, J.J.; SÁNCHEZ-SALGUERO, R.; SANGÜESA-BARREDA, G.; DE LAS HERAS, J.; 2015. Post-fire Aleppo pine growth, C and N isotope composition depend on site dryness. *Trees* 30: 581-595.

BÄR, A.; NARDINI, A.; MAYR, S.; 2018. Post-fire effects in xylem hydraulics of *Picea abies*, *Pinus sylvestris* and *Fagus sylvatica*. *New Phytol* 217: 1484-1493.

BATTIPAGLIA, G.; SAVI, T.; ASCOLI, D.; CASTAGNERI, D.; ESPOSITO, A.; MAYR, S.; NARDINI, A.; 2016. Effects of prescribed burning on ecophysiological, anatomical and stem hydraulic properties in *Pinus pinea* L. *Tree Physiol.* 36: 1019-1031.

BATTIPAGLIA, G.; STRUMIA, S.; ESPOSITO, A.; GIUDITTA, E.; SIRIGNANO, C.; ALTIERI, S.; RUTIGLIANO, FA.; 2014. The effects of prescribed burning on *Pinus halepensis* Mill. as revealed by dendrochronological and isotopic analyses. *For Ecol Manage* 334: 201-208.

BOTTERO, A.; D'AMATO, AW.; PALIK, BJ.; KERN, CC.; BRADFORD, JB.; SCHERER, SS; 2017. Influence of Repeated Prescribed Fire on Tree Growth and Mortality in *Pinus resinosa* Forests, Northern Minnesota. *For Sci* 63: 94-100.

CANNAC, M.; BARBONI, T.; FERRAT, L.; BIGHELLI, A.; CASTOLA, V.; COSTA, J.; TRECUL, D.; MORANDINI, F.; PASQUALINI, V.; 2009. Oleoresin flow and chemical composition of Corsican pine ; *P. nigra* subsp. *laricio*. in response to prescribed burnings. *For Ecol Manage* 257: 1247-1254.

CASALS, P.; RIOS, A.I.; 2018. Burning intensity and low light availability reduce resprouting ability and vigor of *Buxus sempervirens* L. after clearing. *Sci Total Environ* 627: 403-416.

CASALS, P.; VALOR, T.; BESALÚ, A.; MOLINA-TERRÉN, D.; 2016. Understory fuel load and structure eight to nine years after prescribed burning in Mediterranean pine forests. *For Ecol and Manage* 362: 156-168.

CASALS, P.; VALOR, T.; RIOS, A. I.; SHIPLEY, B.; 2018. Leaf and bark functional traits predict resprouting strategies of understory woody species after prescribed fires. *For Ecol Manage* 429, 158-174.

CERTINI, G.; 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143: 1-10.

COYNE, J.F.; LOTT, L.H.; 1976. Toxicity of substances in pine oleoresin to southern pine beetles. *J georgia entomol soc* 11: 301-305.

CROTEAU, R.; JOHNSON, M.A.; 1985. Biosynthesis of terpenoid wood extractives. Biosynthesis and biodegradation of wood components 379-439.

CRUZ, A.; MORENO, J.M.; 2001. Seasonal course of total non-structural carbohydrates , TNC in the lignotuberous Mediterranean-type shrub *Erica australis*. *Oecologia* 128, 343-350

DE LAS HERAS, J.; GONZÁLEZ-OCHOA, A.; LÓPEZ-SERRANO, F.; SIMARRO, M. E.; 2004. Effects of silviculture treatments on vegetation after fire in *Pinus halepensis* Mill. woodlands (SE Spain). *Ann For Sci* 61; 7., 661-667.

DICKINSON, M.B.; JOHNSON, E.A.; 2004. Temperature-dependent rate models of vascular cambium cell mortality. *Can J For Res* 34: 546-559.

DUGUY, B.; ALLOZA, J. A.; RÖDER, A.; VALLEJO, R.; PASTOR, F.; 2007. Modelling the effects of landscape fuel treatments on fire growth and behaviour in a Mediterranean landscape (eastern Spain). *Int J Wild Fire* 16; 5., 619-632.

FEENEY, S.R.; KOLB, T.E.; COVINGTON, W.W.; WAGNER, M.R.; 1998. Influence of thinning and burning restoration treatments on presettlement ponderosa pines at the Gus Pearson Natural Area. *Can J For Res* 28: 1295-1306

FERNANDES, P.M.; DAVIES, G.M.; ASCOLI, D.; FERNANDEZ, C.; MOREIRA, F.; RIGOLOT, E.; STOOFF, C.R.; VEGA, J.A.; MOLINA, D.; 2013. Prescribed burning in southern Europe: developing fire management in a dynamic landscape. *Front Ecol Environ* 11:E4-E14.

FERNANDES, P.M.; VEGA, J.A.; JIMÉNEZ, E.; RIGOLOT, E.; 2008. Fire resistance of European pines. *For Ecol Manage* 256: 246-245.

FERRENBURG, S.; KANE, J.M.; MITTON, J.B.; 2014. Resin duct characteristics associated with tree resistance to bark beetles across lodgepole and limber pines. *Oecologia* 174, 1283–1292

FINNEY, M.A.; SELI, R.C.; MCHUGH, C.W.; AGER, A.A.; BAHRO, B.; AGEE, J.K.; 2007. Simulation of long-term landscape-level fuel treatment effects on large wildfires. *Intern. J Wildland Fire* 16, 712–727

GIUGGIOLA, A.; OGÉE, J.; RIGLING, A.; GESSLER, A.; BUGMANN, H.; TREYDTE, K.; 2016. Improvement of water and light availability after thinning at a xeric site: which matters more? A dual isotope approach. *New Phytol* 210: 108-121.

GLITZENSTEIN, J.S.; STRENG, D.R.; PLATT, W.J.; 1995. Evaluating the effects of season of burn on vegetation in longleaf pine savannas.

HARRINGTON, M.G.; 1987. Ponderosa pine mortality from spring, summer, and fall crown scorching. *West J Appl For* 2: 14-16.

HARRINGTON, M.G.; 1993. Predicting *Pinus ponderosa* mortality from dormant season and growing season fire injury. *Int. J. Wildland Fire* 3: 65–72.

HARRINGTON, M.G.; 1989. Gambel oak root carbohydrate response to spring, summer, and fall prescribed burning. *Range Manag* 42, 504-507

HOOD, S.; SALA, A.; HEYERDAHL, E.K.; BOUTIN, M.; 2015. Low-severity fire increases tree defence against bark beetle attacks. *Ecology* 96: 1846-1855.

IPCC, 2014. Climate Change 2014: Impacts, Adaptation and Vulnerabilities. Working Group II contribution to the Fifth Assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. UK and New York, NY, USA.

ESPINOSA, J.; MARTIN-BENITO, D.; RODRÍGUEZ DE RIVERA, Ó.; HERNANDO, C.; GUIJARRO, M.; MADRIGAL, J.; 2021. Tree Growth Response to Low-Intensity Prescribed Burning in *Pinus nigra* Stands: Effects of Burn Season and Fire Severity. *Applied Sciences* 11(16), 7462.

KANE, J.M.; VARNER, J.M.; METZ, M.R.; VAN MANTGEM, P.J.; 2017. Characterizing interactions between fire and other disturbances and their impacts on tree mortality in western US Forests. *For Ecol Manage* 405: 188-199

KEELEY, J.E.; 2009. Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *Int J Wildland Fire* 18: 116.

KNAPP, E.E.; ESTES, B.L.; SKINNER, C.N.; 2009. Ecological effects of prescribed fire season: a literature review and synthesis for managers.

KNAPP, E.E.; KEELEY, J.E.; BALLENGER, E.A.; BRENNAN, T.J.; 2005. Fuel reduction and coarse woody debris dynamics with early season and late season prescribed fires in a Sierra Nevada mixed conifer forest. *For. Ecol. Manage* 208, 383–397.

LINDNER, M.; 2000. Developing adaptive forest management strategies to cope with climate change. *Tree Physiol* 20, 299–307

LORETO, F.; SCHNITZLER, J.P.; 2010. Abiotic stresses and induced BVOCs. *Trends Plant Sci* 15: 154- 166.

MARTINEZ-MEIER, A.; SANCHEZ, L.; PASTORINO, M.; GALLO, L.; ROZENBERG, P.; 2008. What is hot in tree rings? The wood density of surviving Douglas-firs to the 2003 drought and heat wave. *For Ecol Manage* 256: 837-843

MICHALETZ, S.T.; JOHNSON, E.A.; 2007. How forest fires kill trees: a review of the fundamental biophysical processes. *Scand J Forest Res* 22: 500-515.

MILLAR, C. I.; WESTFALL, R. D.; DELANY, D. L.; 2007. Response of high-elevation limber pine (*Pinus flexilis*) to multiyear droughts and 20th-century warming, Sierra Nevada, California, USA. *Can J For Res* 37; 12., 2508-2520.

MITSOPOULOS, I.D.; DIMITRAKOPOULOS, A.P; 2007. Canopy fuel characteristics and potential crown fire behavior in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) forests. *Ann For Sci* 64: 287-299.

MONTIEL, C.; KRAUS, D.T.; 2010. Best practices of fire use: prescribed burning and suppression: fire programmes in selected case-study regions in Europe. European Forest Institute.

MONTOYA-OLIVER, J.; 2001. Selvicultura y cambio climático. *Montes* 64, 69–74.

MUTCH, L.S.; SWETNAM, T.W.; 1995. Effects of fire severity and climate on ring-width growth of giant sequoia after burning. *Proceedings: Symposium on Fire in Wilderness and Park Management* 320: 241-246.

ORMENO, E.; CESPEDES B.; SANCHEZ, I.A.; VELASCO-GARCÍA, A.; MORENO, J.M., FERNANDEZ, C., BALDY, V.; 2009. The relationship between terpenes and flammability of leaf litter. *For Ecol Manage* 257: 471-482.

PASQUA, G.; MONACELLI, B.; MANFREDINI, C.; LORETO, F.; PEREZ, G.; 2002. The role of isoprenoid accumulation and oxidation in sealing wounded needles of Mediterranean pines. *Plant Sci* 163: 355-359.

PERRAKIS, D.D.; AGEE, J.K.; 2006. Seasonal fire effects on mixed-conifer forest structure and ponderosa pine resin properties. *Can J For Res* 36: 238-254.

PHILLIPS, M.A.; CROTEAU, R.B.; 1999. Resin-based defences in conifers. *Trends Plant Sci* 4: 184-190.

PIQUÉ, M.; DOMÈNECH, R.; 2018. Effectiveness of mechanical thinning and prescribed burning on fire behavior in *Pinus nigra* forests in NE Spain. *Sci total environ* 618, 1539-1546.

RAFFA, K.F.; AUKEMA, B.H.; ERBILGIN, N.; KLEPZIG, K.D.; WALLIN, K.F.; 2005. Interactions among conifer terpenoids and bark beetles across multiple levels of scale: an attempt to

understand links between population patterns and physiological processes. In: Romeo JT; ed. Recent advances in phytochemistry. Elsevier, London, pp 79–118.

RYAN, K.C.; 1990. Predicting Prescribed Fire Effects on Trees in the Interior West. Forestry Canada, Northwest Region Information Report NOR-X-309.

RYAN, K.C.; 1998. Analysis of the relative value of morphological variables in predicting fire-caused tree mortality. In: Viegas, D.X. ; Ed., Proceedings of the 3rd International Conference on Forest Fire Research-14th Conference on Forest Fire Meteorology, ADAI, Coimbra, vol. II, pp. 1511–1526.

SCHEIDEGGER, Y.; SAURER, M.; BAHN, M.; SIEGWOLF, R.; 2000. Linking stable oxygen and carbon isotopes with stomatal conductance and photosynthetic capacity: a conceptual model. *Oecologia* 125: 350-357.

SCHOENNAGEL, T.; NELSON C.R.; 2010. Restoration relevance of recent National Fire Plan treatments in forests of the western United States. *Front Ecol Environ* 9 271–277.

SCHWILK, D.W.; KNAPP, E.E.; FERRENBURG, S.M.; KEELEY, J.E.; CAPRIO, A.C.; 2006. Tree mortality from fire and bark beetles following early and late season prescribed fires in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *For Ecol and Manage* 232: 36-45.

SEYBOLD, S.; HUBER, D.; LEE, J.; GRAVES, A.D.; BOHLMANN, J.; 2006. Pine monoterpenes and pine bark beetles: a marriage of convenience for defense and chemical communication. *Phytochem. Rev.* 5, 143–178

SWEZY, D.M.; AGEE, J.K.; 1991. Prescribed-fire effects on fine-root and tree mortality in old-growth ponderosa pine. *Can J For Res* 21: 626-634.

TAPIAS, R.; CLIMENT, J.; PARDOS, J.A.; GIL, L.; 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecol* 171: 53-68.

TARDÓS, P.; LUCAS-BORJA, M.E.; BELTRÁN, M., ONKELINX, T., PIQUÉ, M., 2019. Composite low thinning and slash burning treatment enhances initial Spanish black pine seedling recruitment. *For. Ecol. Manage.* 433, 1–12.

THIES, W.G.; WESTLIND, D.J.; LOEWEN, M.; 2005. Season of prescribed burn in ponderosa pine forests in eastern Oregon: impact on pine mortality. *Int J Wildland Fire* 14: 223–231.

VALOR, T.; BATTIPAGLIA, G.; PIQUÉ, M.; ALTIERI, S.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J. R.; CASALS, P.; 2020. The effect of prescribed burning on the drought resilience of *Pinus nigra* ssp. *salzmannii* (Dunal) Franco. and *P. sylvestris* L. *Ann For Sci* 77; 1., 1-16.

VALOR, T.; CASALS, P.; ALTIERI, S.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J. R.; PIQUÉ, M., BATTIPAGLIA, G.; 2018. Disentangling the effects of crown scorch and competition release on the physiological and growth response of *Pinus halepensis* Mill. using $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ isotopes. *For Ecol and Manage*, 424, 276-287.

VALOR, T.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J. R.; PIQUÉ, M.; 2015. Assessing the impact of prescribed burning on the growth of European pines. *For Ecol Manage* 343, 101-109.

- VALOR, T.; GONZÁLEZ-OLABARRIA, J. R.; PIQUÉ, M., CASALS, P.; 2017a. The effects of burning season and severity on the mortality over time of *Pinus nigra* spp. *salzmannii* (Dunal). Franco and *P. sylvestris* L. *For Ecol Manage* 406, 172-183.
- VALOR, T.; HOOD, S. M.; PIQUÉ, M.; LARRAÑAGA, A.; CASALS, P.; 2021. Resin ducts and bark thickness influence pine resistance to bark beetles after prescribed fire. *For Ecol Manage* 494, 119322.
- VALOR, T.; ORMEÑO, E.; CASALS, P.; 2017b. Temporal effects of prescribed burning on terpene production in Mediterranean pines. *Tree physiol* 37; 12., 1622-1636.
- VESK, P. A.; WESTOBY, M.; 2004. Funding the bud bank: a review of the costs of buds. *Oikos* 106; 1., 200-208.
- VICKERS, C. E.; POSSELL, M.; COJOCARIU, C. I.; VELIKOVA, V. B.; LAOTHAWORNKITKUL, J.; RYAN, A.; NICHOLAS HEWITT, C.; 2009. Isoprene synthesis protects transgenic tobacco plants from oxidative stress. *Plant, Cell & Environment* 32; 5., 520-531.
- VILÀ-VILARDELL, L.; DE CÁCERES, M.; PIQUÉ, M.; VALOR, T.; CASALS, P.; 2022. (Aceptado). Fomento de la resistencia de pino laricio frente a sequías e incendios mediante la gestión forestal. Evaluación con dendrocronología y modelización. Congreso Forestal Español, Lleida.
- WADE, D.D.; LUNSFORD, J.D.; DIXON, M.J.; MOBLEY, H.E.; 1989. A guide for prescribed fire in southern forests. Technical Publication R8-TP-US Department of Agriculture, Forest Service, Southern Region
- WOOLLEY, T.; SHAW, D.C.; GANIO, L.M.; FITZGERALD, S.; 2012. A review of logistic regression models used to predict post-fire tree mortality of western North American conifers. *Int J Wildland Fire* 21: 1-35.