



Universidad
Complutense
Madrid



Universidad
Rey Juan Carlos



POLITÉCNICA

Respuesta germinativa del endemismo latepirenaico *Echinospartum horridum* al fuego

Máster Universitario en Restauración de Ecosistemas

Presentado por:

D^a Carmela Capistrós Bitrián

Director:

Dr. Jorge Rubén Sánchez González

Tutor académico:

Dr. José María Rey Benayas

En Madrid, junio de 2019

Índice

Índice.....	
Resumen.....	
Abstract.....	
Introducción.....	1
1.1. La matorralización y la gestión de pastos en el Pirineo.....	1
1.2. Germinación de la semilla.....	5
1.2.1. Ecología de germinación de las semillas.....	5
1.2.2. Respuestas germinativas después del fuego.....	6
1.2.3. Características de la germinación de la familia <i>Fabaceae</i>	8
1.3. Objetivos e hipótesis.....	9
2. Material y Métodos.....	11
2.1. Especie en estudio: <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) Rothm.....	11
2.2. Diseño experimental.....	11
2.2.1. Experimento de simulación de distintas condiciones de quema.....	12
2.2.2. Experimento de modificación de las condiciones de humedad.....	16
2.2.3. Experimento de simulación del desbroce.....	19
2.3. Condiciones de germinación.....	19
2.4. Análisis de datos.....	21
3. Resultados.....	22
3.1. Experimento de simulación de distintas condiciones de quema.....	23
3.2. Experimento de modificación de las condiciones de humedad.....	31
3.3. Experimento de simulación del desbroce.....	34
4. Discusión.....	34
Experimento de simulación de distintas condiciones de quema.....	34
Experimento de modificación de las condiciones de humedad.....	40
Experimento de simulación del desbroce.....	42
5. Conclusiones.....	43
6. Agradecimientos.....	44
7. Bibliografía.....	45
8. Anexos.....	55
8.1. Anexo I – Descripción completa de la especie en estudio.....	55
8.2. Anexo II – Figuras e imágenes complementarias.....	58
8.3. Anexo III – Tablas complementarias.....	61
Tabla A1. Resumen de los tratamientos aplicados.....	61

Resumen

El erizón (*Echinopartum horridum*) (Vahl) Rothm (1942) es un caméfito endémico del Pirineo y Prepirineo que está colonizando los pastos de estas áreas como consecuencia de la disminución de la carga ganadera. El objetivo de este Trabajo Fin de Máster es conocer, la influencia de los factores relacionados con la quema de erizón en su germinación con las consecuencias que esto puede implicar en el proceso de matorralización de los pastos y, si es posible, señalar las herramientas de gestión que se utilizan para evitarlo. Para ello, se han realizado experimentos de germinación con 27600 semillas de esta especie en condiciones controladas con el fin de conocer los efectos de la temperatura, el tiempo de exposición, el humo, la luz, el periodo en el que se aplica la quema (otoño o primavera) y el desbroce. Los resultados muestran que la simulación del fuego de otoño tuvo tasas de germinación más bajas que el de la primavera, el humo afectó negativamente a las semillas, la ausencia de luz afectó negativamente a tasa de germinación. La simulación de quema de primavera obtuvo mejores resultados que la simulación de quema en otoño, aunque el tratamiento que obtuvo mejores resultados fue el control sin hidratación previa o posterior a la quema. Por tanto, la simulación de las quemas, a mayores intensidades, afectó negativamente a la tasa de germinación de forma global. La simulación del desbroce manteniendo la materia vegetal fue uno de los tratamientos con tasas de germinación más bajas, podría ser el método de gestión más efectivo. Los resultados de este trabajo podrían ayudar a la toma de decisiones en algunos casos en los que la gestión es demandada.

Palabras clave: erizón, manejo, matorralización, pastos, sucesión ecológica.

Abstract

Echinopartum horridum) (Vahl) Rothm (1942) is an endemic shrub from the Pyrenees and Pre-Pyrenees that is currently responsible of shrub encroachment in grassland in these areas as a result of a decline in livestock density. The objective of this Final Master's Project is to discern the influence of the factors related to the fire on this species and how those affect to its germination. Identifying the importance of these factors is especially significant due to the effects that it can have on the process in the colonization of pastures and the management tools that are used to prevent it. To do so, we have carried out germination experiments with 27600 seeds of the species under controlled conditions to know the effects of fire temperature, exposure time, chemical compounds of smoke, light, the season (autumn or spring) and clearing. Results showed that autumn fire simulation had lower germination rate than spring fire simulation, instead of no pre-hydrated fire control had the best elimination rates, smoke negatively affected germination, light absence negatively affected germination and intense fire simulation had worse germination response. Keeping the plant on the ground after clearing would be the most effective management technique. The results of this Project could be used in the decision-making processes when this species management is required.

Keywords: shrub encroachment, ecological succession, grasslands, erizón.

Introducción

1.1. La matorralización y la gestión de pastos en el Pirineo

La matorralización ha sido descrita como el aumento en densidad, cobertura y biomasa de especies de plantas leñosas en ecosistemas inicialmente dominados por pastos (Van Auken, 2009). Este proceso ha sido ampliamente estudiado en diferentes ecosistemas de América del Norte (Briggs et al. 2005; Knapp et al. 2008; Ratajczak et al. 2012), Australia (Price y Morgan, 2008; Lunt et al. 2010), África (Roques et al. 2001; Tobler et al. 2003; Wiegand et al. 2006) y Europa (Anthelme et al. 2007; Montané et al. 2007; Maestre et al. 2009) con el objetivo de comprender el funcionamiento y las dinámicas causadas por los cambios espaciales y temporales asociados a este proceso (matorralización).

Las principales causas y mecanismos que provocan la matorralización han sido muy debatidos y no son las mismas en cada lugar del mundo (Van Auken, 2000; 2009; Sankaran et al. 2005; Knapp et al. 2008;). Cada una de estas causas y mecanismos tiene un funcionamiento diferente. Los factores que influyen en cada uno de los diferentes detonantes de la matorralización así como sus interacciones pueden influir de forma diversa en este proceso global (Bartolomé et al. 2005; Lasanta et al. 2005; Benayas et al. 2007; Joyce, 2014). Concretamente, en América del Norte, la reducción de la densidad de gramíneas por la intensificación del pastoreo ha favorecido, mediante apertura de espacios o zonas sobrepastoreadas, la creación de nuevos lugares donde las especies leñosas se establecen (Archer et al. 1995; Bahre, 1995). En las sabanas, la persistencia de árboles y pastos está determinada por la disponibilidad de agua requerida por la cubierta leñosa: cuando la disponibilidad es mayor, puede darse el cierre leñoso del dosel arbóreo mientras que, si la precipitación media anual es menor a 650 mm, el agua restringe la cobertura leñosa y permite la coexistencia (Sankaran et al. 2005).

Sin embargo, en otras partes del mundo, como en los pastos alpinos y subalpinos de Europa, es la ausencia de pastoreo lo que causa la invasión de los matorrales y arbustos (Briggs et al. 2005; Benayas et al. 2007).

En los Pirineos, como en el resto de Europa, este proceso es una de las transformaciones ecológicas más importantes que se están produciendo (Roura-Pascual et al. 2005; Anthelme et al. 2007; Gartzia et al. 2014). Está teniendo lugar especialmente en los pastos y pastizales de montaña por debajo del límite potencial del bosque (García-Ruiz y Lasanta, 1990; Batllori y Gutiérrez, 2008; Gartzia et al. 2014) ya que estos hábitats fueron creados por la eliminación de árboles y arbustos, y su persistencia depende fuertemente de los usos del suelo y prácticas tradicionales tales como pastoreo del ganado y la eliminación de las plantas leñosas mediante uso del fuego o medios mecánicos (Wehn et al. 2011; Komac et al. 2013). Existen evidencias paleolimnológicas de que, desde la Edad Media en el Pirineo aumentaron las tierras cultivables y pastos de verano (Montserrat y Fillat 1990; Komac y Alados, 2012). En cambio, después de los años 30, tanto la densidad de cabezas de ganado como de habitantes ha ido disminuyendo en la zona (Lasanta-Martínez et al. 2005; [IAE](#), 2019). En ausencia de estas actividades, como consecuencia de su abandono, estos hábitats modificados por el hombre se han visto sometidos a los procesos ecológicos de matorralización y/o forestación (Lasanta-Martínez et al. 2005; Schirmel et al. 2011; Alados et al. 2014) y en algunos casos recuperan su estructura y funcionalidad (Eldridge et al. 2011).

De este modo, la combinación de procesos sociales, económicos y naturales ha alterado, y sigue alterando, los ambientes de las regiones montañosas, tanto con el cambio de usos del suelo como en la provisión de bienes y servicios ecosistémicos (Mottet et al. 2006; Benayas et al. 2007; Gerard et al. 2010; Alados et al. 2014), especialmente los servicios de suministro, regulación y culturales (Carcaillet y Brun 2000; Fillat et al. 2012).

Existen trabajos que afirman que la matorralización reduce la biodiversidad específica (Ratajczak et al. 2012), que puede aumentar el riesgo de incendios (Moreira et al. 2001), que reduce el alimento del ganado y altera los valores culturales y estéticos del paisaje (Antrop, 2005; Ruiz y Lasanta, 2018). A pesar de esto, se ha demostrado que el matorral puede minimizar los deslizamientos y la erosión (García-Ruiz et al. 1996) así como incrementar el almacenamiento de carbono en zonas con alta precipitación (Knapp et al. 2008). También se ha

comprobado que en algunos casos incrementa la biodiversidad y la complejidad estructural y funcional (Eldridge et al. 2011).

En la cultura pirenaica los esfuerzos de gestión antrópica de estos sistemas se han dirigido hacia la conservación de los pastos y la preservación de los usos tradicionales y productivos de estos ecosistemas mediante el pastoreo y el uso del fuego (Sankaran et al. 2005; Komac et al. 2013). En esta región existe la costumbre del uso del fuego (tradicionalmente ejecutado por los pastores) como herramienta para mejorar el pasto, controlando el matorral y el exceso de la biomasa no pastada en áreas de pasto seminatural (Moreira et al. 2001; Pausas et al. 2008). Este procedimiento se ha realizado por quema prescrita y/o control mediante pastoreo (Lambert y Parmain 1990; Metailié, 2006). En la parte oriental, se quemó una media de 528 ha por año entre 1990 y 2000 (Pons et al. 2003), a las que continuaron pastoreo de la zona y quema de mantenimiento entre 1-7 años después (Rigolot et al. 2002). En el Pirineo occidental las quemas controladas también han sido frecuentes en época invernal a ambos lados de la frontera (Ferrer et al. 2008 según San Emeterio et al. 2013). Aunque los datos sobre las quemas prescritas son muy escasos, se estimó que en Francia entre el 0,6% y el 6% de las áreas pirenaicas de interés pastoral sufrían quemas prescritas anualmente (Fernandes et al. 2013).

Las quemas controladas se caracterizan por su baja intensidad (temperaturas superficiales inferiores a 400°C) y menor severidad del fuego (Rau et al. 2007), por lo que para lograr su control se debe considerar el combustible presente, meteorología y topografía (Martínez, 2001), siendo el procedimiento tradicional de esta práctica la quema pie a pie, en la que según algunas experiencias, la temperatura del suelo en el primer centímetro durante la quema es menor a 50°C, aunque dependiendo de la severidad de la misma, llegó hasta los 72°C como máximo (San Emeterio et al. 2013).

El *Echinopartum horridum* (Vahl) Rothm (1942) (Fabaceae) es una de las especies leñosas que está colonizando rápidamente los pastos y las praderas prepirenaicas y pirenaicas en las últimas décadas, especialmente las laderas del sur, convirtiéndolas en parcelas monoespecíficas en muchos casos (Montserrat et al. 1984; Benito Alonso, 2006; Komac et al. 2011).

Debido al uso tradicional pastoral que se ha dado en estas zonas del Pirineo, existe interés por conocer el comportamiento de la especie e, incluso, en algunos casos se ha intentado recuperar superficie colonizada por la especie dado que anteriormente había tenido un uso pastoral. Esta especie ha sido considerada pirófito (Montserrat et al. 1984; Villar et al. 1997; Alados et al. 2018), ya que el fuego parece favorecer su germinación (Alados et al. 2011). De hecho, recientemente se han realizado trabajos de campo cuyos resultados mostraron que la germinación y la supervivencia aumentaron después de una quema en comparación con el empleo del desbroce como técnica de clareo (Nuche et al. 2018) aunque todavía no existe ningún estudio germinativo específico sobre la especie.

Trabajos relativamente recientes, como el de Komac et al. (2013) han modelado la dinámica de *E. horridum* en pastos bajo diferentes condiciones de gestión mediante quemas y de presión por pastoreo. Los resultados obtenidos mostraron que la quema no parece ser capaz de controlar la expansión de la especie por sí misma. Por lo que para evitar la recolonización de *E. horridum* después del fuego, el pastoreo posterior al incendio podría ayudar a destruir las nuevas plántulas germinadas. Alternativamente, el desbroce (eliminación mecánica) parece ser la opción más eficaz, ya que eliminando el 20% de este caméfito cada 2 años, su expansión queda controlada (Komac et al. 2013). Sin embargo este último método de gestión es caro y requiere mucha mano de obra en comparación el uso del fuego como herramienta.

Trabajos recientes han evaluado el impacto que tienen los tratamientos de quema y desbroce sobre las propiedades del suelo y las respuestas de la vegetación en comunidades de pastos subalpinos colonizados por la especie en estudio, y los resultados mostraron que el tratamiento de desbroce fue más eficaz, mantuvo la fertilidad del suelo y contribuyó en mayor medida a la recuperación de especies de pastizales. La germinación de erizón tuvo peor rendimiento con este tratamiento que tras las quemas (Alados et al. 2018), por lo que las quemas, a pesar de ser un método extendido y más barato, parecen no tener una gran eficacia cuando el objetivo es controlar la expansión de la especie o recuperar pastos (Komac et al. 2013).

Con estos antecedentes, parece indispensable conocer y entender qué condiciones ambientales y de qué modo afectan o determinan la germinación de *E. horridum* para, de este modo, no solo conocer mejor la especie, sino que, además, en los casos en los que sea requerido o necesario, poder proporcionar respuestas que permitan gestionarla adecuada y eficazmente.

1.2. Germinación de la semilla

1.2.1. Ecología de germinación de las semillas

Existen numerosos estudios de germinación realizados en laboratorio y en campo diseñados con el objetivo de lograr una mejor comprensión del proceso de germinación en los sistemas naturales. Sin embargo, con frecuencia estos resultados no pueden extrapolarse a la situación de campo, o la extrapolación se debe hacer con precaución por los múltiples factores que influyen en el reclutamiento de plántulas (Baskin y Baskin, 2001).

Las tasas de germinación, en situaciones de competencia y/o de cambios ambientales como incendios, dependen también de la existencia del banco de semillas del suelo (el almacenamiento natural de las semillas), que a menudo se encuentran latentes o presentan germinación tardía (Baskin y Baskin, 2001). Las relaciones entre la estrategia de germinación (número de semillas producidas, tamaño de las semillas, banco de semillas del suelo) y las condiciones ambientales determinan qué fracción germinará y en qué momento (Hanley y Fenner, 1998).

La germinación comienza con la absorción de agua (imbibición) por la testa de la semilla seca. Después, la testa se rompe, el endospermo queda al descubierto, la radícula comienza su desarrollo y el embrión comienza a crecer (Finch-Savage y Leubner-Metzger, 2006). Este proceso solo puede llevarse a cabo cuando la cubierta de semilla está preparada para permitir que el embrión reciba las condiciones ambientales adecuadas (temperatura, luz y disponibilidad de agua) (Bewley et al. 2013). Por tanto, la latencia de la semilla puede definirse como el estado de una semilla viable a la que le hace falta que se den ciertas condiciones favorables para poder germinar (luz, temperatura y duración del almacenamiento después de la maduración, entre otros) (Bewley, 1997).

En la naturaleza, el factor ambiental más crítico que puede causar la ruptura de la latencia de la semilla es la disponibilidad de agua, y el segundo factor suele considerarse la temperatura (la exposición a temperaturas altas o fluctuantes) (Bewley et al. 2013). La disponibilidad de luz también se considera en muchos casos relevante en el inicio de la germinación por actividad fitocromática, llegando a estar relacionada en algunos casos con el fuego (Hanley y Fenner, 1998; Smýkal et al. 2014).

Ninguno de estos factores ha sido evaluado en trabajos anteriores con el objetivo de conocer las características germinativas de la especie en estudio.

1.2.2. Respuestas germinativas después del fuego

El fuego es uno de los principales factores de perturbación ecológica, capaz de producir cambios relevantes en todos los niveles de los ecosistemas, sobre los cuales las respuestas biológicas pueden variar ampliamente (Whelan, 1995; Bond et al. 2005; Bradshaw et al. 2011; Keeley et al. 2011) siendo su efecto sobre los ecosistemas difícil de aislar mediante observaciones en campo (Pausas y Vallejo, 1999).

Después de un incendio y tras sufrir los ecosistemas sus efectos (cambios en la biomasa, en la estructura, en los nutrientes disponibles, etc.), hay un nuevo surgimiento de las semillas que estaban previamente almacenadas en el suelo (Carrington y Keeley, 1999, Van Staden et al. 2000). Las respuestas de la vegetación al fuego y los efectos posteriores al incendio en el ecosistema son muy complejas debido a diferentes tipos de incendios, regímenes de fuego, las especies presentes y los factores ambientales *in situ* (parámetros climáticos y del terreno) (Pausas y Vallejo, 1999). En concreto, las semillas de algunas especies tienen latencia y requieren un estímulo relacionado con el fuego mientras que otras solo mejoran su germinación, floración o dispersión (Arianoutsou y Thanos 1996; Pausas, 1999).

Dependiendo de las especies y de las características del banco de semillas del suelo, la intensidad del fuego (condicionada por la temperatura alcanzada y el tiempo) puede determinar su establecimiento (Valbuena y Trabaud, 2001; Santos et al. 2010; Franzese y Ghermandi, 2014). Las condiciones locales post incendio

tales como rango de temperatura, disponibilidad de agua, viento, luz, nutrientes del suelo y humedad del suelo, compuestos aleloquímicos, competencia, actividad microbiana y comportamiento animal pueden afectar la germinación posterior de las semillas (Carrington y Keeley, 1999; Crosti et al. 2006; Nelson et al. 2012).

En general, el calor y el humo se consideran las señales del fuego que más rompen la latencia y que promueven la germinación de semillas almacenadas en el banco de semillas (Auld y O'Connell, 1991). Algunos estudios comprobaron el efecto de los choques térmicos en el proceso de germinación, y en general, los resultados mostraron que existe un rango de temperaturas en las cuales la germinación es posible. Sin embargo, el límite superior del rango de temperatura se corresponde con la temperatura que destruye o daña las semillas, limitando la germinación si la exposición es prolongada (González-Rabanal y Casal 1995; Herranz et al. 1998; Van Assche et al. 2003; Santana et al. 2010).

Diversos estudios de germinación han utilizado diferentes temperaturas para simular el efecto del fuego en la superficie del suelo (Herranz et al. 1998; Hanley et al. 2001; Santana et al. 2010). Santana et al. (2010) estudiaron el efecto de la temperatura del suelo después del fuego en la germinación de seis especies de la familia *Fabaceae*, cuyos resultados mostraron que las temperaturas que influyeron en la interrupción de la latencia varían entre las diferentes especies, teniendo porcentajes máximos de germinación en un rango de 90-100°C (Santana et al. 2010; Sebastian et al. 2014).

Los incendios no solo se caracterizan por las altas temperaturas alcanzadas, sino también por la producción de humo, que es un factor que ha sido ampliamente estudiado en especies australianas (e.g. Read et al. 2000), africanas (e.g. Dayamba et al. 2008; Light et al. 2009), americanas (e.g. Franzese y Ghermandi, 2014) y europeas (e.g. Moreira et al. 2010). El efecto del humo se ha cuantificado utilizando humo líquido con compuestos que actúan como potentes estimulantes de la germinación de la semilla (Merrit et al. 2007; Flematti et al. 2011). Por ejemplo, Wright's® Liquid Smoke es un humo líquido comercial que se ha utilizado en dilución para remojar semillas (Ervin et al. 2010) y ha promovido hasta un 90% la germinación (Sebastian et al. 2014).

Solo algunos autores han estudiado el efecto combinado de humo y calor sobre la germinación y han encontrado gran diversidad de respuestas frente a las señales relacionadas con el fuego (Read et al. 2000; Van Staden et al. 2000). Kenny (2000) encontró una interacción positiva y, a veces, sinérgica entre el humo y el calor. Por otro lado, otros estudios se han centrado en el efecto del fuego y el humo en las especies de la cuenca mediterránea para comprender la recuperación de la vegetación posterior a un incendio y los procesos de los sistemas mediterráneos (Debeaujon et al. 2000; Casal et al. 2001; Crosti et al. 2006; Reyes y Trabaud, 2009).

Un estudio preliminar de Badía en comunidades de *E. horridum* parece indicar que en la superficie del suelo hay temperaturas que alcanzan los 400°C durante las quemas, que disminuyen muy rápidamente en los dos primeros centímetros de los suelos (D. Badía, com. Pers.).

1.2.3. Características de la germinación de la familia *Fabaceae*

La familia de las *Fabaceae* es muy diversa incluyendo entre 727-946 géneros y 19000-24.500 especies (Graham y Vance, 2003; The Plant List, 2013). La testa, que es la capa más externa, dura e impermeable que protege a las semillas y permite formar bancos de semillas persistentes con mecanismos de latencia para optimizar el tiempo de germinación (Foley, 2001). En las *Fabaceae*, la testa se caracteriza porque en numerosas especies es muy dura y resistente, por lo que en algunos casos la dificultad de su ruptura puede llegar a complicar el proceso germinativo, aunque esto no es necesariamente algo negativo. De hecho, casi todas las *Fabaceae* (como consecuencia de la impermeabilidad al agua y al gas debido al espesor y la composición bioquímica de su testa) experimentan latencia de las semillas (López et al. 1999; Souza y Marcos-Filho, 2001; Smýkal et al. 2014). Su testa ayuda a mejorar la supervivencia en condiciones naturales, lo que permite que la germinación se produzca gradualmente y en las condiciones requeridas (Thompson, 2000). Se desconoce la abundancia y la dinámica de la mayor parte de bancos de semillas (Aparicio y Guisande, 1997) a pesar de que podría tener una gran relevancia en el proceso de germinación.

En cambio, la germinación en esta familia aumenta significativamente en experimentos de laboratorio al realizar una escarificación artificial de la testa

(Guerrero y Herrera, 1994). Se acepta que, en la naturaleza, el fuego desencadena la germinación en algunas especies (Keeley, 1995; Arianoutsou y Thanos, 1996; Van Assche et al. 2003), aunque es ineficaz en otras (Ortiz et al. 1994). Lopez et al. (1999) estudiaron la capacidad germinativa de 30 leguminosas de la Península Ibérica y los resultados mostraron que existía dormancia física de las semillas en los tratamientos control, mientras que al aplicar agentes escarificadores en condiciones de laboratorio, que aumentaron las tasas de germinación significativamente.

A pesar del interés e importancia de la especie *E. horridum* (también de la familia *Fabaceae*) en el Pirineo, donde parece producir bancos de semillas someros y temporales en los primeros 5 centímetros del suelo (Nuche et al. 2018), junto con semillas de otras especies del mismo género (*E. boisierei*) (Aparicio y Guisande, 1997) a 5-10 cm de profundidad. Sin embargo, todavía se desconocen los detalles sobre la capacidad germinativa de la especie o los factores que determinan su germinación.

1.3. Objetivos e hipótesis

El objetivo principal de este estudio es conocer los factores clave en la germinación de *Echinospartum horridum* relacionados con los procedimientos de gestión que se usan habitualmente para controlar la especie (quema en otoño o en primavera y desbroce) en condiciones controladas en invernadero. La hipótesis general es que las semillas de *Echinospartum horridum* tienen la capacidad de germinar en condiciones naturales después de la liberación de las semillas por parte de la planta madre en un corto periodo de tiempo (el suficiente para absorber agua y romper la latencia) en otoño. Pero creemos que en primavera se da una mayor tasa de germinación (después de haber absorbido suficiente agua durante el invierno). Por lo tanto, es posible que la intensidad y el momento en que se ejecute la quema aumente (en otoño) o reduzca (en primavera) las tasas de germinación de la especie en estudio debido al diferente estado de latencia en el que se encuentra la semilla en otoño (latente) o en primavera (prehidratada).

Los objetivos específicos y las hipótesis de este estudio son:

- Determinar si la intensidad de la quema (entendiendo como intensidad la combinación de la temperatura alcanzada en los primeros centímetros del suelo y el tiempo de afección de esta temperatura) durante una quema controlada afecta la tasa de germinación de *Echinochloa polystachya* (O1). Nuestra hipótesis H1.1 es que existen diferencias en la tasa de germinación en función de la temperatura alcanzada en el suelo, por lo que consideramos que las bajas temperaturas alcanzadas en los primeros centímetros del suelo tienen mejores tasas de germinación mientras que las altas temperaturas dañan las semillas y, por tanto, tienen peores tasas de germinación. Así mismo, nuestra hipótesis H1.2 es que un tiempo largo de afección por la quema tiene efectos negativos en la germinación, mientras que la exposición durante periodos de tiempo cortos puede tener efectos neutros o positivos en la germinación.
- Testar si los compuestos del humo diluidos al 10, 20 y 30% aumentan la tasa de germinación de *Echinochloa polystachya* (O2). Nuestra hipótesis H2 es que los compuestos del humo aumentan las tasas de germinación en concentraciones bajas pero podrían inhibir la germinación a medias o altas concentraciones.
- Identificar si el período óptimo para aplicar el fuego mediante quemaduras controladas en el caso que se desee gestionar pequeñas superficies dominadas por esta especie es otoño o primavera (O3). Nuestra hipótesis H3 es que el período en el que se aplica el fuego (otoño vs. primavera) tiene efectos relevantes en la germinación de la especie, y creemos que los incendios de primavera tienen tasas de germinación post-fuego más altas que las quemaduras de otoño.
- Determinar si la ausencia de luz durante la germinación reduce la tasa de germinación de *Echinochloa polystachya* (para simular el tratamiento de desbroce al dejar o no la biomasa cortada en el área despejada en un desbroce) (O4). Nuestra hipótesis H4 es que la ausencia de luz puede reducir la tasa de germinación mientras que su presencia puede aumentarla.

2. Material y Métodos

2.1. Especie en estudio: *Echinopartum horridum* (Vahl) Rothm

El *Echinopartum horridum* (Vahl) Rothm (1942) (Cas: erizón, cojín de monja, Cat: argelaga hòrrida) es un caméfito espinoso estrictamente calcícola de la familia *Fabaceae* (ver Imágenes [A1](#), [A2](#) y [A3](#) del Anexo I) (Montserrat-Martí et al. 2011). Suele vivir en suelos poco profundos y pedregosos, claros forestales, zonas abiertas y abandonadas. Su distribución altitudinal oscila entre (500) 900 - 2000 (2200) metros, en clima continental submediterráneo y montañoso del Pirineo central y occidental y Prepirineo (Gómez et al. 2005, Monserrat et al. 1984) como orófito submediterráneo (Villar et al. 1997). Así, esta especie latepirenaica se distribuye por el sur de Francia (Aveyron, Rhône) y el norte de España, en las provincias de Huesca, Lleida, Navarra y Zaragoza (Villar et al. 1997; Talavera, 1999; Gómez et al. 2005).

Las semillas utilizadas en este trabajo se recolectaron de varias poblaciones del Prepirineo y Pirineo oscense (Arguis, Belsué, Nerín y Torla) justo antes de su autodispersión en agosto y septiembre de 2015. Finalmente, se utilizaron 27600 semillas en los experimentos que se describen a continuación.

2.2. Diseño experimental

Para estudiar la respuesta germinativa de *Echinopartum horridum* a diversos factores, se expusieron las semillas a diferentes tipos de tratamientos (choque térmico a diferentes intensidades -con diferentes temperaturas y tiempos- y humo en diferentes concentraciones, luz, humedad y frío para entender y cuantificar los factores que activan o inhiben la germinación de la especie.

Para conocer la proporción final de semillas viables, se seleccionaron al azar 3 grupos de 100 semillas (300 semillas en total) a las que se aplicó el test del tetrazolio hidratando las semillas y cortándolas por la mitad para observar el color de las mismas.

Las semillas se agruparon en tratamientos y subtratamientos (ya que se les aplicaron los factores estudiados en diferentes niveles comentados en el siguiente apartado) con el objetivo de responder a las preguntas planteadas, así como para

aislar y cuantificar el efecto de cada factor. A continuación, se resumen los experimentos planteados con los tratamientos y subtratamientos realizados en la [Tabla A1](#) y posteriormente se describe cada agrupación de tratamientos y subtratamientos. Estos se han diseñado para aislar factores y niveles secuencialmente, para ir aislando la capacidad germinativa por factores y finalmente tratar de comprender de una manera global los factores que determinan la germinación.

En todos los casos se usaron placas Petri de 9 cm de diámetro en los que se dispusieron 30 semillas en cada una. La variable respuesta considerada fue el número de semillas germinadas por placa Petri.

2.2.1. Experimento de simulación de distintas condiciones de quema

El **Experimento de simulación de distintas condiciones de quema** tiene tres tratamientos, que miden el potencial de germinación a partir del análisis del número de germinaciones entre niveles de cada una de las variables implicadas. En este caso, entre las tres variables que forman parte de la simulación de los incendios (choque térmico, tiempo de exposición del choque térmico y humo), las dos condiciones ambientales (seco/húmedo y caliente/frío) y los dos momentos de aplicación del fuego (otoño o primavera).

Para la simulación del choque térmico que produce el fuego en las quemas, en los tratamientos de fuego se simuló el efecto de la **temperatura** del fuego en los primeros centímetros del suelo con un choque térmico, con temperaturas de 50, 70 o 90°C en crisoles cerámicos en una mufla, exponiendo a las semillas a dichas temperaturas durante **tiempos** diferentes, 5 o 20 minutos. Para analizar este factor se utilizaron un total de 21600 semillas, repartidas en 720 placas Petri 9 cm de diámetro (30 semillas por placa × 10 placas × 2 tiempos × 3 temperaturas × 4 concentraciones de humo/no humo × 3 momentos de aplicación del fuego (primavera, otoño, control)).

Por otro lado, las 21600 semillas repartidas en 720 placas Petri se utilizaron para la simulación del efecto de la **variable “humo”** de las quemas. Para ello se aplicó un tratamiento que consistió en una exposición de las semillas durante 24

horas a diferentes concentraciones de humo líquido Regen® diluido al 10, 20 o 30% en placas Petri (10 placas por nivel × 30 semillas × 2 tiempos × 3 temperaturas × 4 concentraciones de humo/no humo) con papel de filtro. Después del tratamiento con humo, las semillas se lavaron con agua destilada para simular las condiciones naturales de lavado y para evitar exceder la concentración de humo, que podría contener compuestos inhibidores (Daws et al. 2007) y que podrían afectar excesivamente a las semillas, a la germinación o a las plántulas.

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema - subtratamiento de quema de primavera

Al subtratamiento de **simulación de quema de primavera** se aplicó choque térmico y humo con tratamiento previo de frío y humedad. Para esto se utilizaron 7200 semillas distribuidas en 240 placas (30 semillas por placa) tal y como se detalla a continuación.

La simulación completa de **quemadas de primavera**, como se puede observar en la [Figura 1](#), consistió en poner las 7200 semillas dos meses en condiciones de frío (a 4°C en una nevera en ausencia de luz simulando el invierno). Después de este periodo se aplicó el choque térmico a las tres temperaturas (50, 70 o 90°C, por lo que 2400 semillas fueron afectadas por choque térmico a 50°C, 2400 semillas fueron sometidas a 70°C y 2400 semillas a 90°C), y en los dos tiempos de exposición seleccionados (5' o 20', de manera que a 3600 semillas fueron sometidas a un tratamiento térmico durante 5 minutos y otras 3600 fueron sometidas al mismo tratamiento durante 20 minutos), así como para las concentraciones de humo - no humo seleccionadas (10, 20, 30 o 0%, por lo que 1800 semillas fueron tratadas con cada una de estas cuatro concentraciones) (3 temperaturas × 2 tiempos × 4 concentraciones de humo/no humo × 300 semillas para cada nivel de cada una de las variables diferentes, 7200 semillas en total por subtratamiento (o combinación de factores) de simulación de choque térmico). Tras ser tratadas con los diversos factores, las semillas se llevaron al invernadero para empezar el proceso germinativo en condiciones controladas. Posteriormente, se contó el número de semillas germinadas por placa Petri.

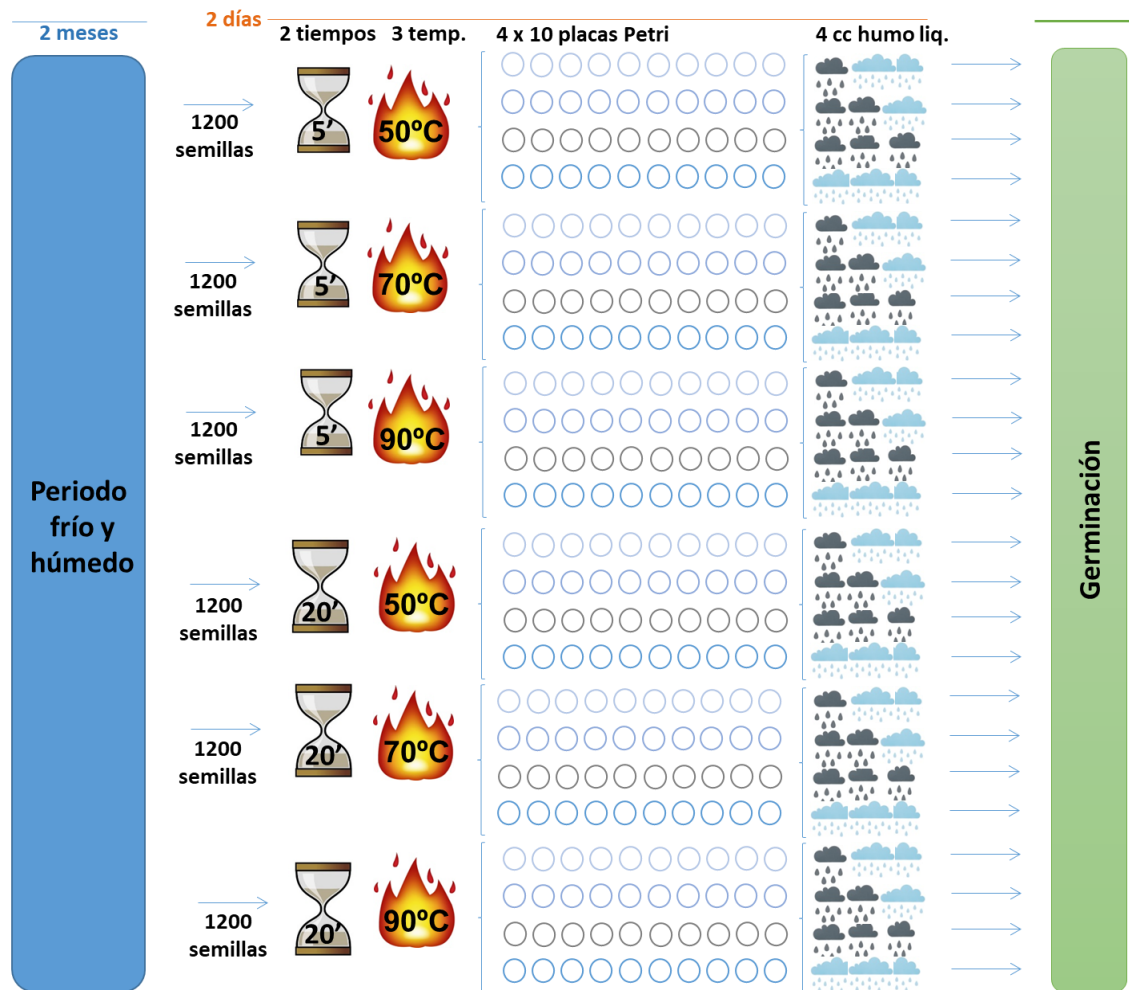


Figura 1. Esquema de los tratamientos de la simulación de la quema de primavera, que varía en el tiempo de aplicación del choque térmico, la temperatura del choque térmico, la concentración de humo.

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema - subtratamiento de quema de otoño

La simulación de las **quemadas de otoño** fue similar a las quemadas de primavera (también se usaron 7200 semillas, 240 placas Petri y los mismos factores y niveles utilizados en la simulación de la quema de primavera), pero las semillas pasaron un periodo de almacenamiento de dos meses en condiciones de humedad y frío (4°C) simulando las precipitaciones de otoño en una nevera después de los tratamientos de choque térmico y humo-no humo como se puede observar en la [Figura 2](#). Después de estos dos meses en estas condiciones, las semillas fueron transportadas al invernadero para comenzar el proceso germinativo en condiciones controladas. Posteriormente, se contó el número de semillas germinadas.

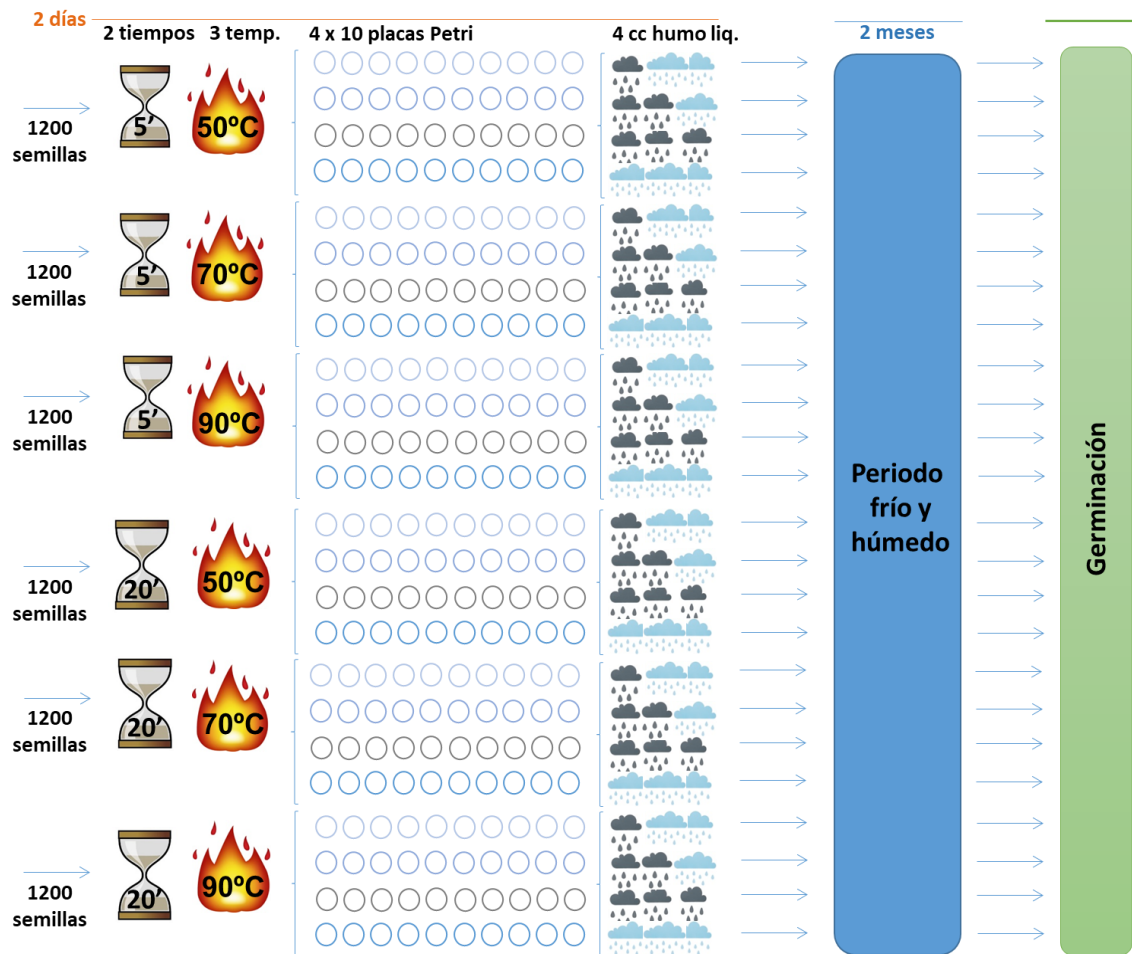


Figura 2. Esquema de los tratamientos de la simulación de la quema de otoño, que varía en el tiempo de aplicación del choque térmico, la temperatura del choque térmico, la concentración de humo.

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema - subtratamiento de control de quema en seco

En el tercer subtratamiento, el control de simulación de quema en seco, se estudió el efecto del humo sobre semillas sin efecto de humedad y en frío. Este tratamiento consistió en almacenar 7200 semillas en 240 placas Petri (30 semillas por placa) sin humedad y temperatura fría (a 4°C) durante dos meses para conocer el efecto del frío sin humedad en las semillas antes de su quema. Esta se realizó con los factores y niveles aplicados en la simulación de las quemaduras de otoño y primavera ([Figura 3](#)). Después de esto, las semillas fueron transportadas al invernadero para comenzar el proceso germinativo en condiciones controladas. Posteriormente, se contó el número de semillas germinadas.

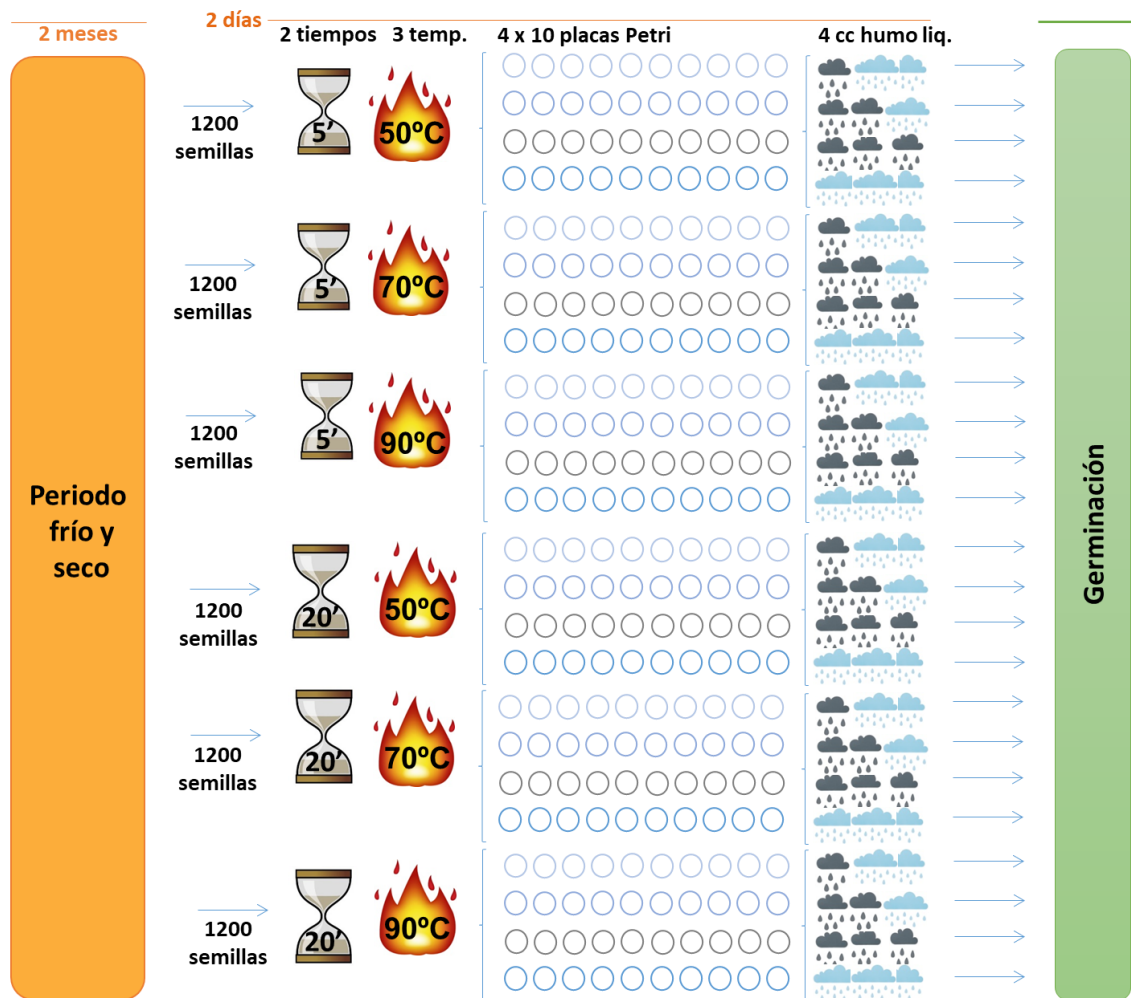


Figura 3. Esquema de los tratamientos de control de simulación de quemadura en seco, que varía en el almacenamiento de las semillas antes y después de los tiempos de aplicación del choque térmico, la temperatura del choque térmico, la concentración de humo.

2.2.2. Experimento de modificación de las condiciones de humedad

El experimento de modificación de las condiciones de humedad es un grupo de tratamientos que miden el potencial de germinación de las semillas después de estar en condiciones húmedas o condiciones secas (sin humedad) a las temperaturas de 4 o 25°C así como la respuesta tras aplicar o no aplicar las tres concentraciones de humo utilizadas (0%, 10%, 20% o 30%) como se puede observar en la [Figura 4](#). En este experimento se utilizaron 4800 semillas distribuidas en 160 placas Petri (30 semillas por placa × 10 placas × 2 humedades × 2 temperaturas de almacenamiento × 4 concentraciones de humo/no humo).

-Tratamiento de humedad fría (2a)

En el tratamiento de humedad fría se almacenaron 1200 semillas en bolsas de plástico con vermiculita humedecida durante dos meses a 4°C. Después de estos dos meses, se separaron en 4 grupos iguales de 300 semillas a cada uno de los cuales se les sometió a una de las concentraciones de compuestos químicos del humo (0%, 10%, 20% o 30%). 24 horas después, las semillas fueron trasladadas al invernadero para germinar en condiciones controladas y se determinó mediante conteo el número de semillas germinadas en cada una de las 40 placas Petri utilizadas. Véase [Figura 4](#).

-Tratamiento de humedad templada (2b)

En el tratamiento de humedad templada 1200 semillas fueron almacenadas en bolsas de plástico con vermiculita humedecida durante dos meses a 25°C. Después, en 4 grupos de 300 semillas se les aplicaron las diferentes concentraciones de compuestos químicos del humo (0%, 10%, 20% o 30%). 24h después, las semillas fueron trasladadas al invernadero para germinar en condiciones controladas y se determinó mediante conteo el número de semillas germinadas en cada una de las 40 placas Petri utilizadas. Véase [Figura 4](#).

-Tratamiento seco y frío (2c)

El tratamiento seco y frío consistió en almacenar 1200 semillas sin humedad y a 4°C durante dos meses. Después, en 4 grupos de 300 semillas se les aplicaron las diferentes concentraciones de compuestos químicos del humo (0%, 10%, 20% o 30%). 24h después, las semillas fueron trasladadas al invernadero para germinar en condiciones controladas y se determinó mediante conteo el número de semillas germinadas en cada una de las 40 placas Petri utilizadas. Véase [Figura 4](#).

-Tratamiento templado seco (2d)

El tratamiento templado seco consistió en almacenar 1200 semillas sin humedad y temperatura templada (a 25°C) durante dos meses. Después, en 4 grupos de 300 semillas se les aplicaron las diferentes concentraciones de compuestos químicos del humo (0%, 10%, 20% o 30%). 24h después, las semillas fueron trasladadas al invernadero para germinar en condiciones controladas y se

determinó mediante conteo el número de semillas germinadas en cada una de las 40 placas Petri utilizadas. Véase [Figura 4](#).

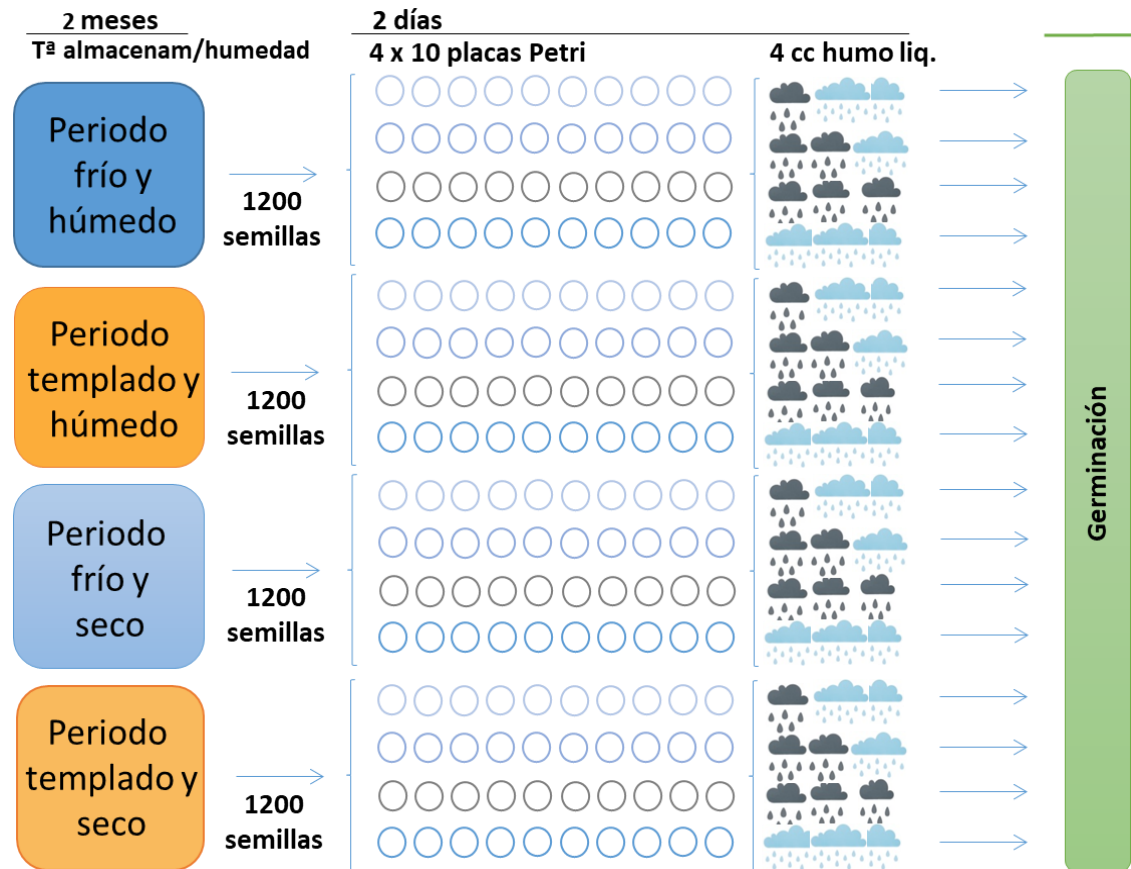


Figura 4. Esquema de los tratamientos del experimento de modificación de las condiciones de humedad, que varía en el almacenamiento seco o húmedo de las semillas y en la concentración de humo aplicada.

-Tratamiento control simple (2e)

También se realizó un control simple, sin tratamientos, en el que se realizó la germinación sin ningún tratamiento adicional, por lo que se le considera un control de germinación, diseñado para evaluar de la tasa de germinación en condiciones normales sin ninguno de los tratamientos especificados. En octubre, un mes después de su recolección, las semillas se dispusieron en las condiciones de luz, temperatura y humedad para la germinación. Se utilizaron 300 semillas distribuidas en 10 placas Petri humedecidas con agua destilada para observar la capacidad de germinación de la especie sin tratamientos ni periodos latentes.

2.2.3. Experimento de simulación del desbroce

El experimento de simulación del desbroce es un tratamiento que mide el potencial de germinación comparando la germinación de semillas en condiciones de ausencia de luz y en condiciones de germinación con luz, después de estar almacenadas en condiciones de humedad y a 4°C durante dos meses en ausencia de luz. De este modo se pretenden simular las condiciones de aquellas semillas situadas en zonas sometidas al desbroce y el posterior tratamiento de la zona desbrozada que puede implicar, o no, la retirada del material orgánico desbrozado. Así, se simuló la situación que las semillas sufrirían en una zona desbroce en el campo, tras el cual, la biomasa se puede eliminar permitiendo el paso de luz (germinación con luz) o, por el contrario mantener en el suelo (germinación sin luz). Para este tratamiento, se pusieron 600 semillas en 20 placas Petri (30 por placa) a 4°C durante dos meses y, posteriormente, para germinar, de estas semillas, 300 se pusieron en 10 placas Petri (30 por placa) en condiciones de luz y las otras 300 en otras 10 placas Petri sin luz (cubriéndolas con una bolsa de plástico negra). Finalmente, se contó el número de semillas germinadas.

2.3. Condiciones de germinación

Las semillas recolectadas y organizadas conforme a los experimentos que se han descrito en el apartado anterior sufrieron diversos tratamientos comunes o divergentes que se detallan a continuación. En octubre, un mes después de su recogida, 16200 de las semillas fueron almacenadas en una nevera a 4°C durante dos meses en bolsas de plástico con vermiculita humedecida y en ausencia de luz (7200 semillas del experimento de simulación de quema de primavera antes de realizar la quema de primavera, 7200 semillas del experimento de simulación de quema de otoño tras simular la quema de otoño, 1200 semillas del experimento de modificación de las condiciones de humedad (concretamente el tratamiento 2a, de humedad fría) y 600 semillas del experimento de simulación del desbroce). 8800 semillas fueron almacenadas sin humedad y sin luz (7200 semillas del experimento de control de quema en seco, 1200 semillas del tratamiento seco y frío (2c)). Por otro lado, 1200 semillas se almacenaron dos meses con temperatura cálida (25°C) y humedad (tratamiento 2b del experimento de modificación de las condiciones de humedad templada) y otras tantas con temperatura cálida (25°C) y sin humedad (las 1200 semillas del tratamiento templado seco (2d)). Aquellas que

fueron almacenadas en bolsas de plástico con vermiculita humedecida fueron aireadas y revisadas cada 7-10 días para detectar posibles germinaciones inesperadas. Además, 300 semillas del tratamiento 2e (control simple) se pusieron en condiciones de germinación sin ser tratadas y otras 300 semillas se utilizaron para realizar el test del tetrazolio.

Después de que se aplicaran todos los tratamientos necesarios a cada grupo de semillas, todas las germinaciones tuvieron lugar en un invernadero en condiciones controladas, en el fotoperiodo diario del mes en que se produjeron las germinaciones (abril-mayo), con 25°C (día) - 15°C (noche), y 15 h de luz, óptimas para la germinación (Ramón Reiné, com. pers.), excepto el tratamiento control simple (2e), que se realizó con 300 semillas después de la recolección de las mismas, a final de verano y principio de otoño, pero en las mismas condiciones que el resto. Para tener las mismas condiciones en cada tratamiento, se utilizaron placas Petri de 9 cm de diámetro sobre dos capas de papel de filtro que fueron humidificadas cuando era necesario con agua destilada (Hanley y Fenner, 1998; Reyes y Trabaud, 2009; Franzese y Ghermandi, 2014). Se dispusieron 10 placas Petri con 30 semillas en cada placa para reproducir las variaciones de los factores y los niveles de los factores utilizados en cada sub-tratamiento, siendo la variable respuesta considerada el número de semillas germinadas por placa Petri. Las semillas fueron humedecidas y contadas cada cuatro o cinco días durante 150 días, considerando que las semillas habían germinado cuando tenían una radícula ≥ 2 mm ([Figura 5](#)).



Figura 5. Fotografía de una semilla germinada recientemente y cuatro semillas latentes.

Los tratamientos se realizaron en laboratorio y las pruebas de germinación se realizaron en un invernadero ([Figura 6](#)) en el Instituto Pirenaico de Ecología (Avda. Montañana, 1005. 50059 Zaragoza, España).

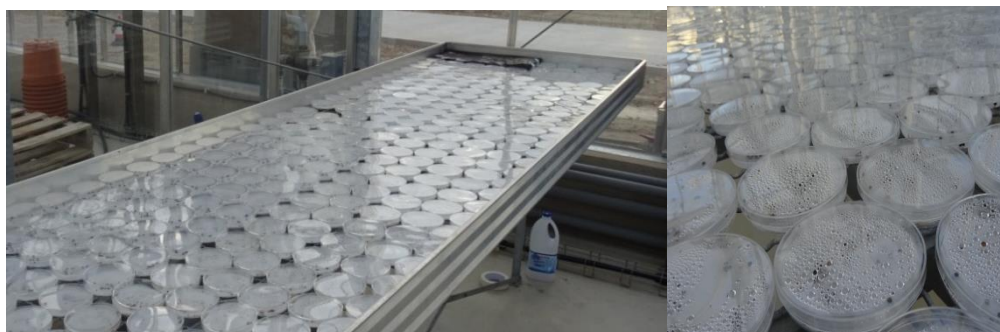


Figura 6. Imagen de algunas de las placas Petri en el invernadero.

Como algunas de las semillas que fueron tratadas con humedad sufrieron infección por microorganismos (<5%), se pidió la recomendación del experto en semillas y germinación Jesús Cosculluela, quien recomendó limpiar solo las semillas afectadas en condiciones de humedad con una dilución del 20% de concentración de NaClO para desinfectarlas, afirmando que este tratamiento no afecta a la capacidad de germinación de las semillas si éstas se lavan posteriormente con agua destilada (J. Cosculluela, pers. com). Este tratamiento de desinfección se realizó tal como se nos recomendó.

Como síntesis, en la [Tabla A1](#) se muestra un resumen de los tratamientos realizados, como se puede observar en las **Figuras 1, 2, 3 y 4**. En cada nivel por factor y subtratamiento se utilizaron 300 semillas, divididas en diez repeticiones con 30 semillas por placa Petri.

2.4. Análisis de datos

Se analizó el efecto que tuvieron en la germinación los diferentes factores estudiados (quemado: temperatura del choque térmico, tiempo o duración del choque térmico, concentración de humo) y las condiciones ambientales (luz/no-luz, humedad/seco, almacenamiento en condiciones frías/templadas) individualmente y en conjunto según los tratamientos que recibió cada experimento. Se estudió el efecto individual de cada uno de los factores en la germinación, así como su interacción mediante el empleo de Análisis de la

Varianza (ANOVA) Factorial usando la librería *agricolae* (De Mendiburu, 2017). Previamente, se realizaron test de la normalidad, empleando el test de Shapiro-Wilk (por su robustez o potencia, al ser adecuado para muestras menores de 50, con observaciones independientes y variables discretas), y de la homogeneidad de la varianza mediante el test de Levene (por su robustez frente a la desviación de la normalidad) de la librería *car* (Fox y Weisberg, 2011). Cuando el análisis sólo constaba de dos factores se utilizó un test de *student* (t-test), pero en los casos en los que no hubo normalidad ni homogeneidad de las varianzas, se ejecutaron los test equivalentes no paramétricos (Test de Welch). Finalmente, en los casos en los que hubo interacciones significativas se realizaron los análisis *post hoc* correspondientes (Tukey HSD, Waller). En todos los análisis el nivel de significación estadística fue $\alpha=0,05$. Todos los análisis estadísticos fueron ejecutados con la versión 3.5.1 del software estadístico R (R Core Team, 2018).

La variable respuesta considerada fue el número de semillas germinadas por placa Petri, por lo que para reproducir las variaciones de los factores utilizados en cada subtratamiento se realizaron 10 repeticiones. En cada placa Petri se dispusieron 30 semillas en las condiciones establecidas en el apartado anterior.

3. Resultados

El test del tetrazolio mostró que sólo 1 de las 300 semillas testadas no fue viable, por lo que se considera que la viabilidad de las semillas utilizadas resultó ser alta.

Durante los meses en los que se realizaron los tratamientos, se detectó que durante la última semana, algunas de las semillas almacenadas en vermiculita en condiciones de humedad habían germinado dentro de las bolsas de plástico, específicamente en tratamientos que combinaban el efecto de humedad en frío (choque térmico simulando la quema de otoño).

El tratamiento control inicial (al que no se aplicó ningún tratamiento ni almacenamiento) tuvo un 25.67% de germinaciones, es decir, 7.70 ± 2.16 (media \pm sd) germinaciones por placa Petri de un total de las 30 semillas por placa, habiendo dispuesto 10 repeticiones.

3.1. Experimento de simulación de distintas condiciones de quema

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema - subtratamiento de quema de primavera

En este subtratamiento todos los factores (tiempo, temperatura y humo) y sus interacciones afectaron significativamente a la germinación ($p < 0.05$) como se puede observar en la [Tabla 1](#).

Tabla 1. Resultados obtenidos en el ANOVA del subtratamiento de quema de primavera

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
tiempo	1	1680.1	1680.1	266.546	< 2e-16	***
humo	3	1003.9	334.6	53.090	< 2e-16	***
temp	2	1010.4	505.2	80.151	< 2e-16	***
tiempo:humo	3	347.8	115.9	18.392	1.16e-10	***
tiempo:temp	2	41.8	20.9	3.312	0.03829	*
humo:temp	6	187.8	31.3	4.965	8.76e-05	***
tiempo:humo:temp	6	142.7	23.8	3.773	0.00136	**
Residuals	216	1361.5	6.3			

Tiempo = factor de tiempo de quema de dos niveles (corto y largo); humo = factor de concentración de compuestos químicos del humo de cuatro niveles (cc0,cc1,c2,cc3); temp = factor de temperatura de la quema (choque térmico) de tres niveles (50, 70 y 90°C). Signific: 0'***' 0.001'***' 0.01'***' 0.05'.' 0.1' ' 1

Los resultados obtenidos confirman la hipótesis [H1.1](#), es decir, las tasas de germinación fueron afectadas por las temperaturas de los choques térmicos ($p < 0.05$) y en concreto a temperaturas baja y media tuvieron se obtuvieron mayores tasas de germinación según los test *post hoc* (test de Tukey). La mayor tasa de geminación se obtuvo aplicando temperaturas medias (70°C). Como se puede observar en los gráficos de interacción ([Figura 7](#), [A1](#) y [A2](#)), la temperatura alta afectó negativamente a la germinación, teniendo en todos los casos las tasas de germinación más bajas, considerando en todo caso que la variable respuesta considerada fue el número de semillas germinadas por placa Petri, siendo que cada una de las placas dispuso de 30 semillas en las condiciones establecidas ([Tabla A2](#)).

La concentración de humo provocó diferencias significativas en las respuesta germinativa ($p < 0.05$). Así, el factor humo mostró mejores respuestas germinativas con menores concentraciones según los análisis *post hoc*. Así mismo, destaca la respuesta de la germinación con choque térmico a 50°C con el humo, ya que en las concentraciones de humo altas la germinación ha sido muy baja y gradualmente hasta la aplicación sin humo la germinación fue mayor, mientras que a 70°C y 90°C la variabilidad ha sido menor.

El tiempo de aplicación de la temperatura también afectó significativamente a la tasa de germinación ($p < 0.05$), conforme a la hipótesis [H1.2](#), afectando negativamente los tiempos de exposición largos en comparación con los tiempos cortos según los análisis *post hoc* (test de Tukey).

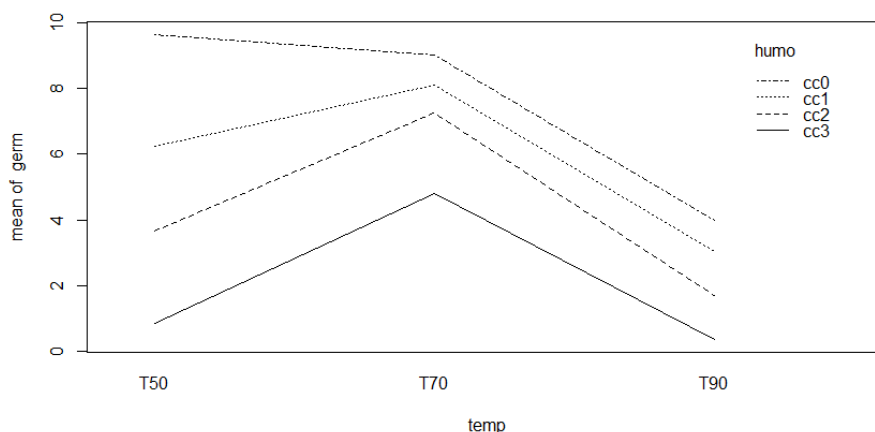


Figura 7. Gráfico de interacción en el tratamiento de simulación de quema de primavera: factores temperatura-humo.

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema - subtratamiento de quema de otoño

En este experimento todos los factores y sus interacciones, excepto la interacción entre tiempo y humo, han afectado significativamente a la germinación ($p < 0.05$), tanto en los análisis individualizados como en el análisis del conjunto de los factores y sus interacciones como se puede observar en la [Tabla 2](#).

Tabla 2. Resultados obtenidos en el ANOVA del subtratamiento de quema de otoño

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
tiempo	1	95.0	95.0	52.848	6.51E-12	***
humo	3	63.4	21.1	11.758	3.64E-07	***
temp	2	759.3	379.7	211.191	< 2e-16	***
tiempo:humo	3	13.0	4.3	2.407	0.06822	.
tiempo:temp	2	40.6	20.3	11.281	2.19E-05	***
humo:temp	6	35.5	5.9	3.294	0.00403	**
tiempo:humo:temp	6	28.4	4.7	2.634	0.01742	*
Residuals	216	388.3	1.8			

Tiempo = factor de tiempo de quema de dos niveles (corto y largo); humo = factor de concentración de compuestos químicos del humo de cuatro niveles (cc0,cc1,c2,cc3); temp = factor de temperatura de la quema (choque térmico) de tres niveles (50, 70 y 90°C). Signific: 0*** 0.001** 0.01* 0.05. 0.1. 1

En este experimento, el factor temperatura tuvo un efecto diferente al de la quema de primavera ([Figura 8](#), [A3](#) y [A4](#)) ya que la respuesta germinativa global

fue menor, y fue diferente a temperaturas diferentes ($p < 0.05$), los análisis *post hoc* (test de Tukey) mostraron que la germinación fue mayor con temperaturas bajas (50°C) que con temperaturas medias (70°C) mientras que con temperaturas altas (90°C), apenas hubo germinaciones. Se cumplieron las hipótesis [H1.1](#) (las bajas temperaturas tienen mejores tasas de germinación que las altas temperaturas) y [H1.2](#) (el tiempo largo de afección tiene efectos negativos en la germinación mientras que la exposición corta puede tener efectos neutros o positivos), ya que hubo mayores tasas de germinación cuando se aplicó el choque térmico durante un tiempo corto que durante un tiempo largo ($p < 0.05$). Combinando estos factores, se puede afirmar que las mayores tasas de germinación se alcanzaron con temperaturas bajas y con tiempos de exposición a las mismas cortos, mientras que con temperaturas altas y tiempos largos no hubo germinaciones. Las únicas germinaciones que se dieron a alta temperatura se produjeron con el tiempo corto de quema (4 de 2400 semillas quemadas en esas condiciones), considerando que la variable respuesta fue el número de semillas germinadas por placa Petri y que cada una de las placas dispuso de 30 semillas en las condiciones establecidas. Los análisis *post hoc* mostraron que las mayores diferencias entre subtratamientos se dieron al aplicar temperaturas en tiempo corto y sin humo (mayores tasas) *versus* aplicación de temperatura durante tiempo largo y con humo medio alto ([Tabla A2](#)).

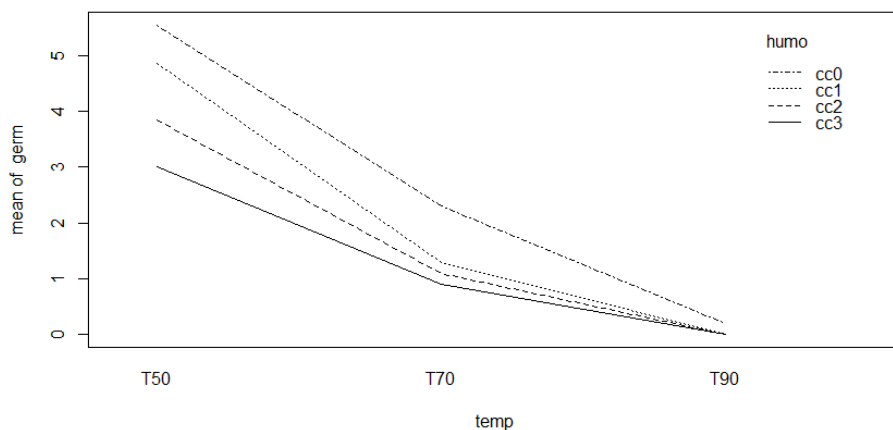


Figura 8. Gráfico de interacción en el tratamiento de simulación de quema de otoño: factores temperatura-humo.

Los resultados con respecto al humo en este experimento mostraron diferencias significativas ($p < 0.05$), pero en algún caso, como la interacción del

efecto del humo y el tiempo en la germinación no mostraron diferencias significativas ($p=0.068$) como se puede observar en la [Tabla 2](#), aunque son unos resultados que deben tenerse en cuenta. En cambio, en los análisis *post hoc* (test de Tukey) las menores concentraciones de humo obtuvieron tasas de germinación superiores.

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema - subtratamiento de control de quema en seco

En este experimento todos los factores estudiados individualmente y sus interacciones han afectado significativamente a la germinación ($p<0.05$), excepto la interacción entre los tres factores, como se puede observar en la [Tabla 3](#).

Tabla 3. Resultados obtenidos en el ANOVA subtratamiento de control de quema en seco

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
tiempo	1	513	513.3	92.117	< 2e-16	***
humo	3	673	224.3	40.253	< 2e-16	***
temp	2	3467	1733.4	311.054	< 2e-16	***
tiempo:humo	3	140	46.6	8.365	2.76E-05	***
tiempo:temp	2	130	65	11.671	1.54E-05	***
humo:temp	6	240	39.9	7.169	5.50E-07	***
tiempo:humo:temp	6	57	9.5	1.702	0.122	
Residuals	216	1204	5.6			

Tiempo = factor de tiempo de quema de dos niveles (corto y largo); humo = factor de concentración de compuestos químicos del humo de cuatro niveles (cc0,cc1,c2,cc3); temp = factor de temperatura de la quema (choque térmico) de tres niveles (50, 70 y 90°C). Signific: 0'***' 0.001'***' 0.01'***' 0.05'.' 0.1'.' 1

También se han cumplido las hipótesis [H1.1](#) y [H1.2](#), dado que según los test *post hoc* los choques térmicos a temperaturas baja y media tuvieron mayores tasas de germinación y el tiempo largo de quema afectó negativamente a la germinación al tener menores tasas de germinación según el test de Tukey ([Figura 9](#), [A5](#) y [A6](#)).

Las temperaturas afectaron de forma diferente a la germinación ($p<0.05$) como se pudo contrastar en los análisis *post hoc* con el test de Tukey. Los choques térmicos a temperaturas medias (70°C) tuvieron la mejor respuesta germinativa, y a temperaturas bajas (50°C) tuvieron mejor respuesta germinativa que a temperaturas altas (90°C), ya que con temperaturas altas apenas hubo germinaciones, siendo la variable respuesta el número de semillas germinadas de por placa Petri (poniendo 30 semillas por placa inicialmente). El tiempo de afección también afectó de forma diferente a la germinación ($p<0.05$). Los test *post hoc* (test de Tukey) mostraron que hubo mayores tasas de germinación cuando se aplicó el choque térmico durante un tiempo corto que durante un

tiempo largo. Los análisis *post hoc* (test de Tukey) muestran que las mayores tasas de germinación se alcanzaron con temperaturas bajas y con tiempos de afección cortos mientras que con temperaturas altas y tiempos largos no hubo germinaciones. Las únicas germinaciones a alta temperatura se dieron con el tiempo corto de quema ([Tabla A2](#)).

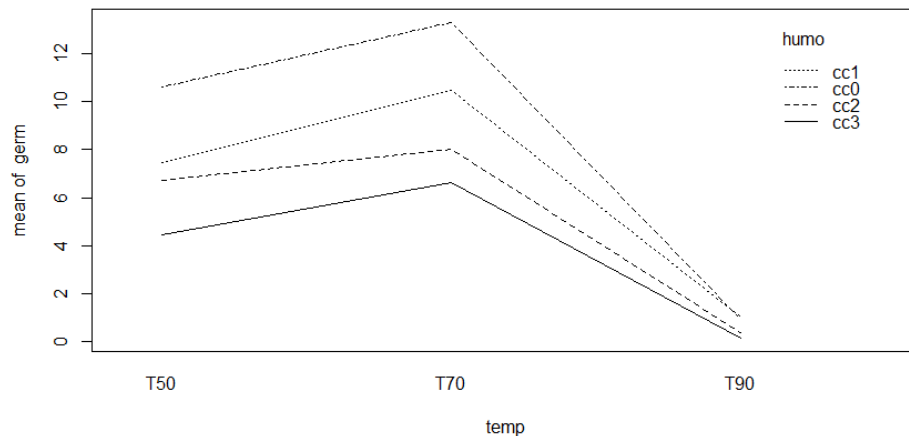


Figura 9. Gráfico de interacción en el tratamiento de control de quema en seco: factores temperatura-humo.

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema

Finalmente, se han observado los resultados del experimento en su conjunto. La germinación fue diferente ($p < 0.05$) en los subtratamientos conforme a la [H3](#). Los análisis *post hoc* (test de Tukey) mostraron que las mayores tasas de germinación se obtuvieron en el experimento de control de la quema en seco. En concreto, en este subtratamiento la mejor tasa de germinación se obtuvo al aplicar temperatura media, durante 5 minutos, sin humo líquido (porcentaje de germinación medio del 57%), mientras que las que sufrieron temperatura alta durante tiempo largo y con humo medio alto no germinaron.

En su conjunto, según los análisis *post hoc* (test de Tukey) la respuesta germinativa ha sido mayor en las semillas que no fueron sometidas al almacenamiento en condiciones frías y húmedas. Entre los tratamientos que simulaban las quemaduras de primavera y otoño, se puede observar que las tasas de germinación de la simulación de la quema de primavera fueron mayores mientras que en la simulación de la quema de otoño la germinación fue menor, como se puede observar en la [Figura 10](#).

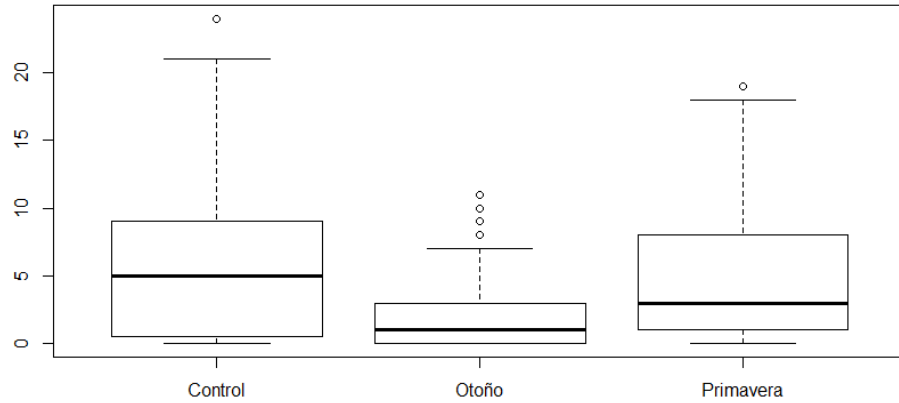


Figura 10. Respuesta germinativa del experimento de simulación de quema. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango que representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los tipos del factor de las condiciones de simulación de quema y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

Los análisis del conjunto del experimento mostraron que los factores temperatura, tiempo, e hidratación pre o post quema (el tratamiento que diferencia la quema de primavera, la de otoño y el control) influyen significativamente en la germinación. En su análisis en conjunto con todos los factores fueron significativos ($p < 0.05$) excepto la interacción entre el tiempo, el humo y la temperatura, que fue el único que no fue significativo (ver [Tabla 4](#)).

Tabla 4. Resultados obtenidos en el ANOVA del Experimento de simulación de distintas condiciones de quema

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
tiempo	1	1786	1786.1	388.350	< 2e-16	***
humo	3	1276	425.3	92.467	< 2e-16	***
temp	2	3877	1938.7	421.539	< 2e-16	***
hidratpregerm	2	2000	1000.1	217.464	< 2e-16	***
tiempo:humo	3	274	91.2	19.825	2.64E-12	***
tiempo:temp	2	244	122.2	26.574	8.09E-12	***
humo:temp	6	253	42.2	9.174	1.18E-09	***
tiempo:hidratpregerm	2	494	246.8	53.669	< 2e-16	***
humo:hidratpregerm	6	341	56.8	12.349	3.42E-13	***
temp:hidratpregerm	4	1662	415.5	90.340	< 2e-16	***
tiempo:humo:temp	6	18	3	0.657	0.685	
tiempo:humo:hidratpregerm	6	190	31.7	6.895	4.11E-07	***
tiempo:temp:hidratpregerm	4	132	32.9	7.154	1.22E-05	***
humo:temp:hidratpregerm	12	301	25.1	5.454	6.87E-09	***
tiempo:humo:temp:hidratpregerm	12	233	19.4	4.221	1.98E-06	***
Residuals	648	2980	4.6			

Tiempo = factor de tiempo de quema de dos niveles (corto y largo); humo = factor de concentración de compuestos químicos del humo de cuatro niveles (cc0,cc1,c2,cc3); temp = factor de temperatura de la quema (choque térmico) de tres niveles (50, 70 y 90°C); hidratpregerm = factor de almacenamiento pre o post quema en humedad/sin humedad y en frío. Signific: 0^{***} 0.001^{**} 0.01^{*} 0.05[.] 0.1['] 1

Los análisis *post hoc* mostraron mayores diferencias en los factores de los extremos como tiempo corto sin humo vs tiempo largo y concentración de humo alto ($p<0.05$).

Factor Temperatura en el Experimento de simulación de distintas condiciones de quema

En el experimento de quema la respuesta germinativa se vio afectada significativamente por la temperatura de la quema ($p<0.05$). La germinación fue ligeramente superior a temperatura de 70°C, aunque a 50°C obtuvo resultados muy similares. La germinación del choque térmico a 90°C fue muy bajo ([Figura 11](#)).

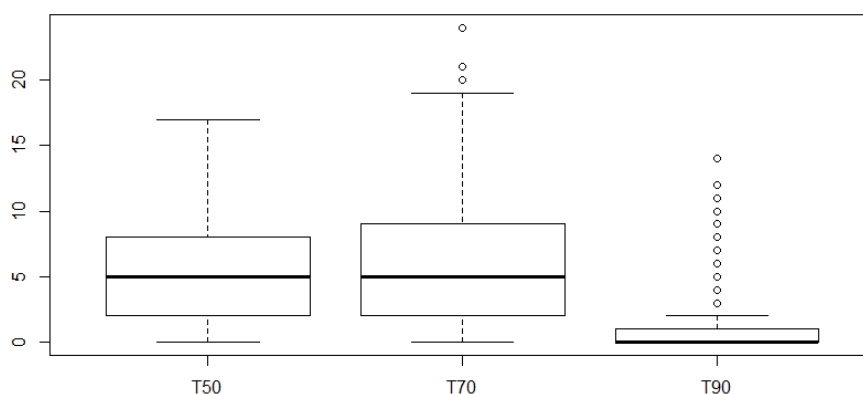


Figura 11. Respuesta germinativa del conjunto de tratamientos en los que se aplicó el factor temperatura. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango que representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los niveles del factor temperatura y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

Factor Humo en el experimento de simulación de distintas condiciones de quema

En el experimento de quema la respuesta germinativa se vio significativamente afectada por el humo ($p<0.05$). La germinación fue decreciente conforme aumentó el humo en las concentraciones seleccionadas como se puede observar en la [Figura 12](#), aunque los análisis *post hoc* no mostraron diferencias entre las concentraciones de cc0 y cc1, pero sí entre estas y con cc2 y cc3, y entre cc3 y cc2 entre sí.

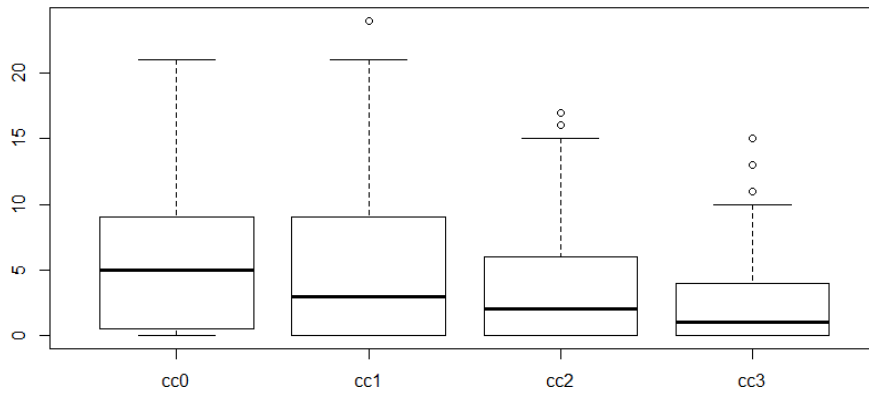


Figura 12. Respuesta germinativa del conjunto de tratamientos donde se aplicó el factor humo. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango que representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los niveles del factor humo y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

Factor Tiempo en el experimento de simulación de distintas condiciones de quema

En el experimento de quema la respuesta germinativa se vio significativamente afectada por el tiempo ($p < 0.05$). La germinación fue menor con un tiempo de choque térmico más largo (Figura 13).

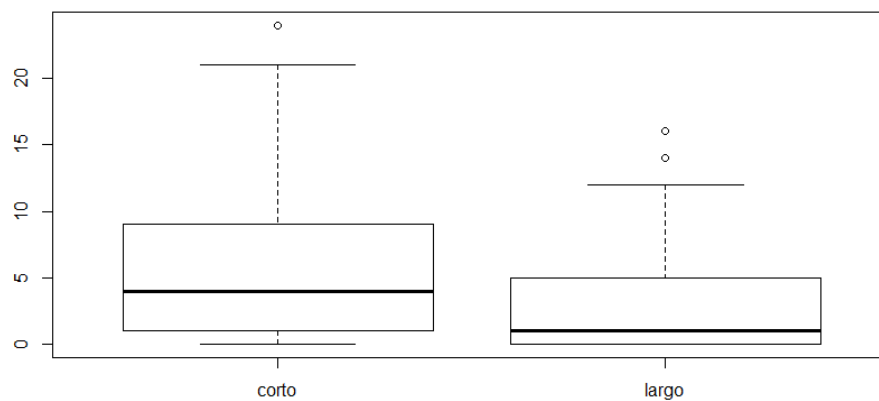


Figura 13. Respuesta germinativa conjunto de tratamientos en los que se aplicó el factor tiempo de choque térmico. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los niveles del factor tiempo de choque térmico y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

3.2. Experimento de modificación de las condiciones de humedad

Los resultados de los análisis estadísticos de este experimento muestran que los factores hidratación de las semillas durante 2 meses pre-germinación, temperatura de almacenamiento y humo sí que afectan a la germinación ($p < 0.05$). Estos factores mostraron tener diferencias significativas ([Tabla 5](#)), mientras que las interacciones entre los factores no han resultado ser significativas excepto hidratación pre-germinación y humo.

Tabla 5. Resultados obtenidos en el ANOVA experimento de modificación de las condiciones de humedad

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
almacenamientoTA	1	108.9	108.9	22.383	5.28E-06	***
humo	1	562.5	562.5	115.615	< 2e-16	***
hidratpregerm	3	167.9	56	11.500	8.37E-07	***
almacenamientoTA:humo	1	3.6	3.6	0.74	0.3911	
almacenamientoTA:hidratpregerm	3	2.4	0.8	0.168	0.9179	
hidratpregerm:humo	3	39.6	13.2	2.710	0.0474	*
almacenamientoTA:humo:hidratpregerm	3	12.4	4.1	0.853	0.4672	
Residuals	144	700.6	4.9			

Tiempo = factor de tiempo de quema de dos niveles (corto y largo); humo = factor de concentración de compuestos químicos del humo de cuatro niveles (cc0,cc1,c2,cc3); temp = factor de temperatura de la quema (choque térmico) de tres niveles (50, 70 y 90°C); hidratpregerm = factor de almacenamiento pre o post quema en humedad/sin humedad; almacenamientoTA = factor de temperatura de almacenamiento (fría o templada). *Signific: 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1*

La germinación en el subtratamiento sin hidratación previa de las semillas fue mayor que en el subtratamiento en el que se las hidrató previamente durante dos meses ($p < 0.05$). Así mismo, las semillas que pasaron por un periodo frío germinaron más que aquellas que fueron almacenadas con temperatura templada (test de Tukey). Por su parte, la respuesta al humo fue negativa, es decir, hubo más germinaciones sin humo o con concentraciones bajas ($p < 0.05$) que con concentraciones medias o altas. En todos los casos la variable respuesta fue el número de semillas germinadas por placa Petri.

Conforme a los análisis *post hoc* las mayores tasas de germinación se dieron sin hidratación previa, con almacenamiento en frío y sin humo, mientras que las menores tasas de germinación se dieron con hidratación previa, en templado y con concentración de humo medio-alta. En las [Figuras 14](#), [15](#) y [16](#) (y en las Figuras del anexo [A7](#), [A8](#), [A9](#)) se puede observar la respuesta germinativa según los diferentes factores. La germinación fue mayor sin prehidratación ($p < 0.05$) ([Figura](#)

14), con almacenamiento en frío (Figura 15), y estuvo negativamente afectada por la creciente concentración de humo (Figura 16) (Tabla A3).

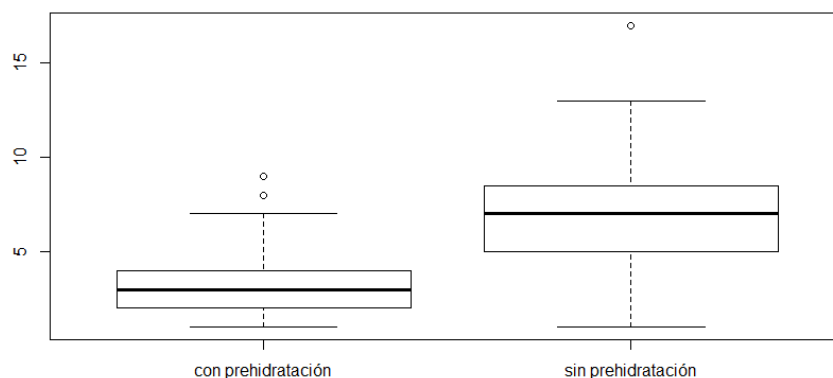


Figura 14. Respuesta germinativa del experimento de modificación de las condiciones de humedad considerando el factor hidratación pre-germinación. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los niveles del factor hidratación pre-germinación y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

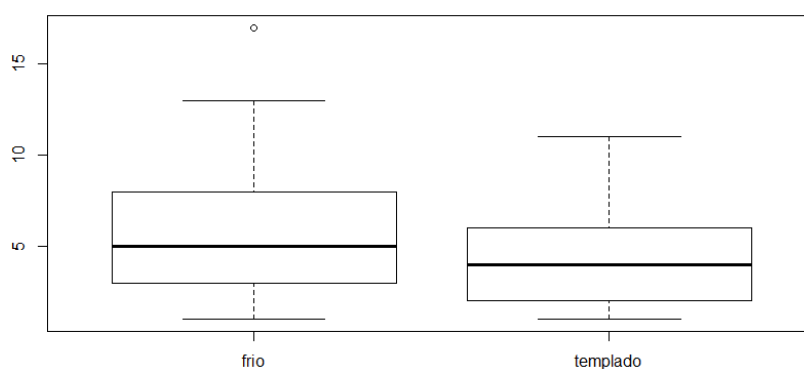


Figura 15. Respuesta germinativa del experimento de modificación de las condiciones de humedad respecto a la temperatura de almacenamiento. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los niveles del factor temperatura de almacenamiento y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

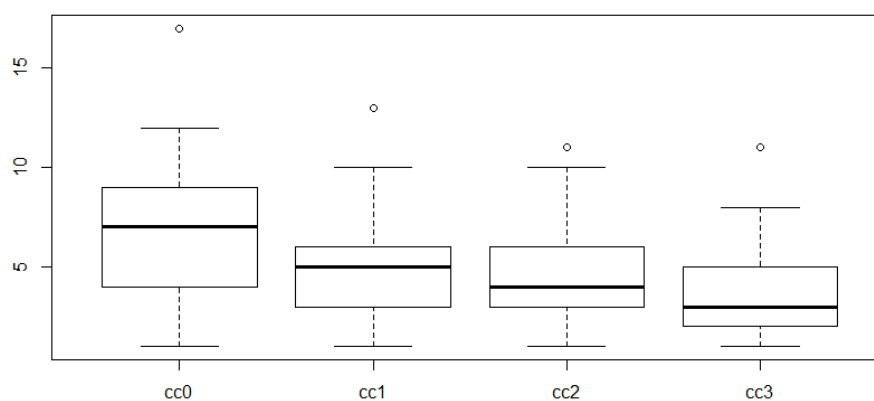


Figura 16. Respuesta germinativa del experimento de modificación de las condiciones de humedad respecto al factor humo. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los niveles del factor humo y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

Factor Humo en el conjunto de experimentos

Finalmente, tras analizar la respuesta germinativa de las semillas con el humo en los experimentos (1) de simulación de distintas condiciones de quema y (2) de modificación de las condiciones de humedad en conjunto, los resultados muestran que ha habido diferencias significativas entre las concentraciones aplicadas conforme a la hipótesis [H2](#) que dice que provoca diferencias en la respuesta germinativa ($p < 0.05$), pues en los análisis *post hoc* se puede observar que los compuestos químicos aplicados en forma de humo líquido han afectado negativamente a la germinación conforme aumenta su concentración, ya que hubo más germinaciones sin humo o con concentraciones bajas que con concentraciones medias o altas (test de Tukey), como se puede observar en la [Figura 17](#). La variable respuesta fue el número de semillas germinadas de por placa Petri, habiendo establecido inicialmente 30 semillas por placa.

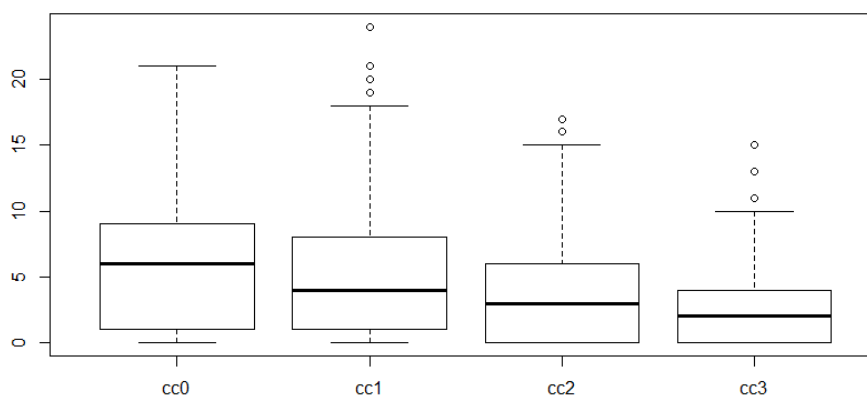


Figura 17. Respuesta germinativa conjunto de tratamientos donde se aplicó el factor humo en sus diferentes concentraciones. Nota: En el gráfico *boxplot* la línea central gruesa representa la mediana, la caja de rango que representa el 50% de los datos, las líneas externas los cuartiles del 25% y el 75%, y los círculos los *outliers*. En el eje x se muestran los niveles del factor humo y en el eje y la tasa germinativa en cada placa Petri.

3.3. Experimento de simulación del desbroce

Los resultados del análisis del test de *student* muestran diferencias significativas en la germinación de las semillas con y sin luz ($t = 12.191$; $df = 16.382$, $p = 1.235e-09$) conforme a lo esperado en la hipótesis [H4](#), puesto que germinaron más las semillas que dispusieron de luz para germinar ([Tabla A4](#)), simulando la aplicación de un desbroce en el cual se quitaría la materia vegetal desbrozada.

4. Discusión

Experimento de simulación de distintas condiciones de quema

La mayor tasa de geminación en el **subtratamiento de quema de primavera** se obtuvo aplicando temperaturas medias (70°C), cuando lo esperado podía ser que estas temperaturas llegaran a reducir la tasa de germinación en mayor medida (Fichino et al. 2016), aunque se cumplió la hipótesis [H1.1](#) en cuanto a que las quemadas a alta temperatura tuvieron las menores tasas de germinación. Esto puede relacionarse con el hecho de aplicar choques térmicos a semillas que se han prehidratado previamente. Al haber roto la latencia con su prehidratación, puede que un efecto de temperatura medio (choque térmico a 70°C), no afecte tanto como se podía esperar, mientras que los choques térmicos a altas temperaturas (90°C) dañan notablemente la capacidad germinativa (Ruprecht et al. 2016). El

hecho de que la tasa de germinación sea ligeramente superior que a temperaturas menores puede indicar que un choque térmico sí mejora la tasa de germinación como algunos autores afirman (Moreira et al. 2010), al menos en las condiciones de experimento. En cambio, a 90°C apenas hubo germinaciones. Estas diferencias se debieron a que la temperatura a 90°C claramente dañó a las semillas y apenas se dieron germinaciones. El hecho de que el resto de factores y sus interacciones muestren diferencias significativas (ver [Tabla 1](#)) indica que el efecto de uno de los factores sobre la variable dependiente no es el mismo en todos los niveles del otro factor, como sucede en este trabajo en algunos casos como la respuesta de la temperatura.

El tiempo de aplicación de la temperatura afectó a la tasa de germinación, conforme a la hipótesis de este trabajo [H1.2](#), afectando negativamente conforme aumenta la intensidad del choque térmico (Ruprecht et al. 2016; Daibes et al. 2019).

Por su parte el humo afectó a la respuesta germinativa, decreciendo a medida que aumentó la germinación, mostrando un efecto inhibitor. Afectó especialmente cuando se aplicó la quema a temperatura baja, mientras que a temperatura media la germinación fue mayor, por lo que puede ser que su efecto sea diferente en función de la temperatura aplicada. Es posible que una vez que la temperatura daña la semilla o limita su capacidad de germinación, otros factores pierdan su capacidad de afectación en la germinación.

En el **subtratamiento de quema de otoño**, conforme a lo esperado, se obtuvieron mayores tasas germinativas cuando la intensidad del choque térmico fue menor, resultado que está en consonancia con trabajos previos (Morris et al. 2000; Thomas et al. 2007; Ruprecht et al. 2016; Daibes et al. 2019). Es decir, se dieron las mayores tasas de germinación con choques térmicos a 50°C, posteriormente a 70°C y finalmente apenas hubo germinaciones a 90°C ([Tabla 2](#)). El factor tiempo obtuvo los mismos resultados con respecto a la intensidad del choque térmico. De igual manera, y conforme a la hipótesis de que las concentraciones mayores de humo pueden tener efectos negativos sobre la germinación, con concentraciones nulas o bajas de humo líquido las tasas de germinación fueron mayores que con concentraciones más altas, donde la tasa de

germinación fue menor. Las mayores tasas de germinación se dieron con los niveles inferiores de todos los factores. Es decir, tanto el humo, como la temperatura y el tiempo de exposición a la misma influyeron negativamente a la germinación.

En el **subtratamiento de quema en seco** se obtuvieron resultados similares a la simulación de la quema de primavera, es decir, todos los factores afectaron significativamente y en general se obtuvieron mayores tasas germinativas cuando la intensidad del choque térmico fue menor, pero en este caso la respuesta germinativa fue mayor con choque térmico a 70°C. La única interacción que no ha resultado ser significativa fue entre tiempo y humo aunque estos resultados deben considerarse ($p=0.098$) ([Tabla 3](#)) en futuros trabajos. Esto puede ser debido a que con tiempo largo de afección la germinación se ve reducida, y lo mismo sucede con la concentración de humo, pero es posible que llegado un determinado momento, el tiempo de afección haga que el humo deje de ser relevante.

Los análisis del conjunto del **experimento de simulación de distintas condiciones de quema** mostraron que los factores temperatura, tiempo, e hidratación pre- o post-quema (el tratamiento que diferencia la quema de primavera, la de otoño y el control) influyen significativamente en la germinación. En un análisis conjunto con todos los factores mostraron un efecto significativo (ver [Tabla 4](#)). Sin embargo, la interacción conjunta de los tres factores no mostró un efecto claro conjunto. Esto puede ser debido a que, tal y como muestran resultados previos, al incrementar el tiempo de afección, la germinación se ve afectada negativamente, y lo mismo sucede con la concentración de humo y con la temperatura de afección, pero es posible que a partir de un determinado punto, el tiempo de afección o la temperatura haga que el humo deje de ser relevante.

Dado que la respuesta germinativa fue mayor en las semillas que no fueron sometidas al almacenamiento en condiciones frías y húmedas, se puede inferir que el almacenamiento en estas condiciones puede haber afectado negativamente a la germinación de las semillas. Aunque éstas se airearon periódicamente, haber pasado tanto tiempo hidratándose puede haber reblandecido o afectado en exceso a las semillas. Simular las condiciones de humedad en laboratorio es complicado debido a la heterogeneidad a la que se ven expuestas las semillas, aunque es

evidente que las semillas necesitan hidratarse en algún momento para poder romper la latencia y germinar, suelen presentarse problemas en estos trabajos. La humedad es un factor clave para la germinación y por tanto se ha aislado en estos experimentos. Estos resultados pueden indicar que la ausencia de un periodo frío y húmedo en un contexto de cambio global como el actual podría afectar a la germinación de la especie, pero esto deberá profundizarse con estudios más concretos, ya que en este trabajo el efecto de la humedad, no ha quedado claro, y puede ser que haya afectado negativamente por las condiciones del experimento y que éste resultado no implique conclusiones de carácter ecológico.

Los resultados, en general, mostraron mayores diferencias en los factores extremos como tiempo corto, temperatura baja y sin humo *vs* tiempo largo, temperatura alta y humo alto. Estos resultados concuerdan con las hipótesis planteadas ([H1.1](#), [H1.2](#), [H2](#) y [H3](#)) en las que tanto la temperatura como el tiempo de quema y la concentración de humo, afectan a la germinación, y a mayores intensidades, reducen significativamente la germinación, resultados que concuerdan con los de otros autores (e.g. Ruprecht et al. 2016; Daibes et al. 2019). En el medio natural esto implicaría algo sencillo: que a mayor intensidad del fuego o de la quema, menos germinaciones se darían posteriormente. Esto podría indicar que el fuego, a mayor intensidad, más dañaría y más dificultaría la recuperación de la especie.

Así mismo, los tratamientos de primavera y otoño han respondido de manera ligeramente diferente cuanto al **factor temperatura**. Se ha observado que en primavera las mayores tasas de germinación se dan con temperatura baja mientras que en la quema de otoño se dieron con temperatura media. Esto puede deberse a que en otoño las semillas se encuentran en estado latente o dormidas, por lo que un golpe intermedio de calor podría incluso beneficiar la rotura de esta latencia. En cambio, en primavera, cuando buena parte de las semillas pueden encontrarse en estado prehidratado o haber roto ya esa latencia cuando reciben el choque térmico, las semillas pueden mostrarse más sensibles a los efectos de la temperatura.

El factor **tiempo** tuvo una respuesta en la que la intensidad del fuego (choque térmico largo) afectó negativamente la germinación (Daibes et al. 2019). El

tiempo intensifica los efectos del fuego al incrementar la exposición. Los resultados obtenidos muestran, por tanto, que una exposición más prolongada, conllevan daños más intensos en las semillas comprometiendo su viabilidad y, por tanto, su tasa germinativa.

Por otro lado, la respuesta germinativa con respecto al **factor humo** fue menos variable en la simulación de otoño que en la de primavera. Esto puede ser debido a que en la quema de primavera las semillas, que previamente hidratadas, al ser sometidas al efecto de las temperaturas pueden tener una mayor absorción de compuestos en comparación a semillas totalmente deshidratadas que fueron quemadas sin haberlas sometido a una prehidratación, por lo que posiblemente tengan una menor capacidad de absorción inicial, al contrario de lo que otros autores establecen (Moreira et al. 2010; Keeley et al. 2011; Moreira y Pausas, 2018).

La interacción entre los factores tiempo y temperatura respondió de manera diferente en los tratamientos de primavera y otoño, siendo sólo significativa en la de otoño. Esto puede deberse al efecto de la prehidratación previa que sufrió el grupo de quema de primavera. Al encontrarse el suelo humedecido después del invierno, podría reducirse el efecto que una quema pueda tener.

El efecto del humo en la simulación del otoño puede haberse mostrado significativa debido a que las semillas, que parten de la deshidratación y de la latencia, se vieron afectadas por un choque térmico y posteriormente por diferentes concentraciones de humo. A continuación, pasaron dos meses (la simulación del periodo invernal) antes de la germinación, y cuando finalmente germinan, la tasa de germinación es mayor en aquellas afectadas por temperaturas bajas, seguidas de las medias y finalmente las altas, aunque las diferentes concentraciones de humo no parecen tener un claro efecto. En cambio, en el experimento de primavera y el control, la respuesta es similar, es decir, hay más germinaciones con temperatura media. Esto puede ser debido a que el choque térmico aplicado, junto con la puesta en condiciones de germinación inmediatamente después, favorezca más la germinación que un almacenamiento de dos meses.

Aunque algunos autores como Céspedes et al. (2014) afirmaron que la estación no afecta a la regeneración post-fuego en los ecosistemas mediterráneos de matorral, aceptaron que estos fuegos podrían cambiar la dominancia específica de estos ecosistemas. Otros autores afirman que el reclutamiento se ve afectado por la estación de la quema, así, por ejemplo, Bond et al. (1984) afirmaron que el mejor reclutamiento es con quemas de otoño, mientras que en las quemas de invierno y primavera existen menores tasas de germinación en las especies estudiadas, lo cual confirma algunos de nuestros resultados.

Por otra parte, está aceptado que hay especies para las que los choques térmicos de las quemas mejoran la germinación (Keeley, 1987; Keeley y Keeley 1987; Keeley y Fotheringham, 2000), en algunos casos debido a que se ayuda a la ruptura de la dura testa de la semilla. Así mismo, Beyers y Wakeman (2000) afirman que en las quemas de verano-otoño las temperaturas alcanzadas son mayores, mientras que en primavera, con las condiciones de humedad previa (lo que reduce la temperatura alcanzada en el suelo) pero puede crear las condiciones ideales para romper la latencia o al menos sin llegar a dañar las semillas enterradas más profundamente (Keeley, 1984).

Beyers and Wakeman (2000), por otro lado, afirman que uno de los factores más importantes es el estado del suelo antes de la quema, que influye tanto en la intensidad de la quema como el estado previo de las semillas, lo que confirmaría nuestros resultados de la simulación de la quema, en los que ha habido diferencias entre subtratamientos, y en los que se mostró una tasa germinativa mayor en la simulación de quema de primavera, donde se produjo una hidratación de las semillas pre-quema. En cambio, en este estudio afirman que las quemas de primavera pueden reducir la germinación debido a que en primavera las semillas se embeben en agua hasta en un 20% para poder germinar, y este es un momento sensible para sufrir picos de temperatura. Al contrario de esta idea, pensamos que el estado de sequedad total puede ser limitante a la hora de que una semilla pueda germinar, mientras que al darse un fuego con el territorio húmedo, la intensidad del fuego o su capacidad de dañar a las semillas es menor.

Al contrario de nuestros resultados, hay varios estudios que afirman que se da mayor mortalidad en semillas que fueron embebidas y después sometidas a la

quema a bajas temperaturas (entre 60-80°C en los primeros centímetros del suelo) que en semillas que fueron quemadas a temperaturas superiores (entre 100 y 150°C en los primeros centímetros del suelo) (Westermeier, 1978; Parker, 1987).

Todos estos factores forman parte del complejo proceso de germinación. En lo que respecta al uso del fuego como herramienta de gestión de la especie en estudio, Komac et al. (2013) concluyeron que incluso la quema anual del 10% de los parches de *E. horridum* no conseguía controlar o mantener su expansión. Su modelo indicó que era necesario quemar entre el 20 y el 80% de la superficie cada año para controlar la expansión de la especie. Considerando una intensidad de pastoreo que destruye el 90% de las plántulas, el área que se debería quemar cada 5 años puede reducirse al 20%. Alados et al. (2018) concluyeron que las quemas y los desbroces pueden llegar a controlar la expansión de *E. horridum* y mejorar la calidad del pasto en términos de diversidad y composición de especies, pero no son suficientes para recuperar la estructura de los pastos tradicionales. Así mismo, concluyeron que el desbroce es mejor estrategia para conservar mejor el suelo en zonas de montaña y para una menor recuperación de la especie. Pittarello et al. (2016) afirmaron que es necesario el pastoreo intensivo post-fuego o post-desbroce para evitar la recolonización así como para acelerar la movilización de los ciclos de nutrientes y la producción de pasto.

Las quemas experimentales de parcelas de *E. horridum* en el Pirineo han mostrado tener picos de temperatura de hasta 438°C en la superficie, decreciendo exponencialmente esa temperatura en los primeros cm de profundidad del suelo (1-3 cm), igual que el tiempo, con picos de temperatura a los 10-15 minutos desde el inicio del fuego, afectando a las propiedades del suelo (ver Girona-García et al. 2018).

Experimento de modificación de las condiciones de humedad

Los resultados del experimento de modificación de las condiciones de humedad mostraron que la hidratación durante dos meses en este diseño experimental afectó negativamente a la germinación [H4](#). Esto no significa que la hidratación sea negativa para la germinación, pues como cabe esperar es totalmente necesaria. Esta afección negativa puede deberse a varios factores, entre los que destaca el tiempo de hidratación. Es posible que aunque se airearon las

semillas periódicamente, estas se vieran sometidas al almacenamiento en humedad demasiado tiempo. No obstante, la reproducción de condiciones de humedad en laboratorio que rompan la latencia en un periodo temporal relativamente prolongado es complicado debido a la heterogeneidad a la que se ven expuestas las semillas en el campo.

Esta afección negativa puede ser uno de los motivos por los que las interacciones entre los factores temperatura de almacenamiento y humo no hayan resultado ser significativas mientras que, individualmente, sí lo fueron. La interacción entre humo e hidratación en la pregerminación fue significativa, lo que puede deberse a que la absorción de la dilución de humo líquido está relacionada con el hecho de que la semilla esté previamente hidratada o no, es decir, a que si no hay hidratación previa, al hidratarse con humo líquido la semilla se verá más afectada al tomar más cantidad de líquido que otra semilla que estuviera previamente hidratada con agua. Es decir, una semilla previamente hidratada con agua absorbe menos compuesto químico que una no previamente hidratada, y este hecho puede ser determinante. En global se dieron mayores tasas de germinación sin hidratación previa, con almacenamiento en frío y sin humo, mientras que con mayores concentraciones de humo, hidratación previa y con almacenamiento a temperatura ambiente se afectó negativamente a la germinación.

El periodo de almacenamiento en frío o a temperatura ambiente también puede haber afectado a la germinación (Ellis et al. 1988; Mbofung et al. 2013). Es posible que el almacenamiento de las semillas en condiciones de humedad durante el tiempo que las semillas pasaron almacenadas afectara negativamente a su capacidad germinativa, bien por falta de oxígeno, por exceso de humedad, o por otros motivos que se desconocen, ya que ha sido el tratamiento control el que tuvo significativamente más germinaciones. También es posible que simplemente la humedad afecte a las semillas eliminando previamente su latencia pre-quema o al contrario, las debilite demasiado después de haber sufrido una quema, aunque en condiciones naturales este factor es variable en cada caso.

Estos resultados concuerdan con los resultados del experimento de simulación de quema, puesto que la germinación fue mayor en los tratamientos en los que no hubo prehidratación.

Además, el hecho de que con el humo no haya diferencias significativas en el experimento con las semillas prehidratadas, antes de ponerlas en las condiciones de germinación, puede deberse a que como se ha comentado anteriormente, las semillas prehidratadas no absorbieron la misma cantidad de compuesto químico porque ya partían de una prehidratación inicial.

Experimento de simulación del desbroce

Los resultados de este experimento de simulación del efecto del desbroce, como se esperaba ([H4](#)), muestran que la germinación con luz da lugar a tasas de germinación significativamente superiores que sin luz.

La luz estimula la germinación por la actividad de los fitocromos, por lo que en general, la luz favorece la germinación (Bewley, 1997; Martínez-Sánchez et al. 2006; Bae y Choi, 2008), a pesar de que existen relaciones especie-específicas (Beligni y Lamattina, 2000; Milberg et al. 2000; Van Asche et al. 2003). De hecho, López et al (1999) estudiaron la respuesta de diversas leguminosas en la Península Ibérica pero los resultados mostraron respuestas muy variables según las condiciones de luz aplicadas.

Este resultado puede aplicarse en la práctica en campo. En caso de realizarse un desbroce de la especie, dejar los restos vegetales en el terreno, además de proteger a los suelos de posible erosión, podría permitir que la tasa de germinación fuera menor en el siguiente o los siguientes años al dar sombra o reducir la luz que llega hasta el suelo. No obstante, este es probablemente el proceso más caro (Homac et al. 2013; Alados et al., 2018), por lo que debería considerarse según la necesidad de su aplicación.

Factor Humo en el conjunto de experimentos

El humo ha tenido un efecto negativo sobre la germinación, de forma que como se esperaba ([H2](#)). Otros experimentos recogidos en la literatura como Franzese y Ghermandi (2014) afirman que es posible que a en condiciones naturales las concentraciones sean menores, por lo que simulando una mayor dilución en el medio, el efecto puede ser menor o diferente, pero en placas Petri en condiciones experimentales, podrían haberse utilizado concentraciones más altas que en la naturaleza y haber causado un efecto inhibitor (Sparg et al. 2005).

Además, algunos autores de los estudios más recientes afirman que los experimentos deben realizarse sobre un amplio gradiente de concentraciones de compuestos químicos de humo, compuestos nitrogenados o compuestos de madera carbonizada, debido a que las concentraciones que aumentan la germinación suelen ser específicas para cada especie (Moreira y Pausas, 2018). Por otro lado, existen múltiples autores que ya han realizado experimentos relacionados con el factor humo a diferentes concentraciones y tipos de exposiciones, pero los resultados obtenidos son muy variables, y suelen depender de las especies y los métodos utilizados (Brown y van Staden, 1997; Morris et al. 2000; Ervin et al. 2010; Moreira y Pausas, 2018).

Como se ha podido observar en este estudio, la ecología de germinación de la especie está ligada a multitud de factores. El conocimiento de los factores relacionados con la germinación de *Echinopartum horridum* puede ayudar en la toma de decisiones, para la gestión de la especie o para la toma de cesión de no actuar si se considera más oportuno. Aunque se debe seguir estudiando, los resultados de este trabajo parecen indicar que la especie no es pirófito como se pensaba, sino que una quema que elimina competencia junto a un choque térmico a temperaturas bajas o medias puede ayudar ligeramente a que se rompa la latencia de las semillas. Como ya han indicado otros trabajos, el manejo de estos ambientes debe tomarse con cautela y con un profundo conocimiento de las implicaciones que conlleva, pues las quemaduras, aunque puedan recuperar superficies pastables, también pueden conllevar la pérdida de otros servicios ecosistémicos como una mayor complejidad estructural, suelo u otras propiedades (e.g. Alados et al. 2018; Girona-García et al. 2018; Nuche et al. 2018).

5. Conclusiones

- Las semillas de *Echinopartum horridum* tienen la capacidad de germinar en condiciones naturales después de la liberación de las semillas por parte de la planta madre y estas tasas de germinación han sido mayores sin tratamientos que tras la aplicación de tratamientos de simulación de quema.
- La intensidad de las quemaduras (considerando los factores temperatura alcanzada en los primeros centímetros del suelo, tiempo de quema y concentración de humo) ha

afectado a la germinación. Las simulaciones de quemas poco intensas obtuvieron mejores resultados germinativos que las simulaciones de quemas a intensidades altas; es decir, la germinación fue menor con mayores intensidades de simulación de la quema.

- En general, los niveles de intensidad alta de los factores temperatura alcanzada en los primeros centímetros del suelo, tiempo de quema y concentración de humo afectaron más negativamente a la germinación, mientras que los niveles inferiores de los mismos factores obtuvieron mejores respuestas germinativas.
- Hubo diferencias entre los tratamientos de simulación de las quemas. Las tasas de germinación fueron inferiores en las simulaciones de quemas de otoño, mientras que las mejores tasas se obtuvieron en la simulación de control de quema en seco.
- La ausencia de luz tuvo efectos negativos en la germinación de las semillas.
- Los resultados de este trabajo han conseguido mejorar el conocimiento de una especie importante en el ámbito pirenaico, y podrían ayudar a la toma de decisiones en algunos casos en los que la gestión de esta especie sea demandada o solicitada.

6. Agradecimientos

A Jorge, por ayudarme a desempolvar estos datos, por todo lo que he aprendido y por animarme y ayudarme a acabar este trabajo.

Agradecemos el apoyo de la Agencia Española de Economía y Competitividad y del Gobierno del CSIC por la beca "Introducción a la Investigación" (INTRO2014) que hizo que aprendiera sobre el tema y la preocupación local que existe sobre el mismo. Así mismo, al Instituto Pirenaico de Ecología por prestarme sus instalaciones para llevar a cabo el trabajo experimental de este trabajo, y a Inma, Yolanda y Paloma las ideas y las sugerencias iniciales sobre este trabajo.

7. Bibliografía

- Alados, C. L., Errea, P., Gartzia, M., Saiz, H., Escós, J. 2014. Positive and negative feedbacks and free-scale pattern distribution in rural-population dynamics. *Plos One* 9(12):e114561.
- Alados, C. L., Komac, B., Bueno, C. G., Gartzia, M., Escós, J., García, D. G., García-González, R., Fillat, F., Camarero, J.J., Herrero, J., Pueyo, Y. 2011. Modelización de la matorralización de los pastos del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido y su relación con el cambio global. *Proyectos de investigación en parques nacionales, 2007-2010*, 101-123.
- Alados, C. L., Sáiz, H., Nuche, P., Gartzia, M., Komac, B., de Frutos, Á., Pueyo, Y. 2018. Clearing vs. burning for restoring Pyrenean grasslands after shrub encroachment. *Cuadernos de Investigación Geográfica*.
- Anthelme, F., Villaret, J. C., Brun, J. J. 2007. Shrub encroachment in the Alps gives rise to the convergence of sub-alpine communities on a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 18(3):355-362.
- Aparicio, A., Guisande, R. 1997 Replenishment of the endangered *Echinospartum albigicum* (genisteae, fabaceae) from the soil seed bank. *Biological Conservation* 81: 267-273.
- Archer, S., Schimel, D. S., Holland, E. A. 1995. Mechanisms of shrubland expansion: land use, climate or CO₂?. *Climatic Change* 29(1):91-99.
- Arianoutsou, M., Thanos, C. A. 1996. Legumes in the fire-prone Mediterranean regions: an example from Greece. *International Journal of Wildland Fire* 6(2):77-82.
- Auld, T. D., O'Connell, M. A. 1991. Predicting patterns of post-fire germination in 35 eastern Australian Fabaceae. *Australian Journal of Ecology* 16(1):53-70.
- Bae, G., Choi, G. 2008. Decoding of light signals by plant phytochromes and their interacting proteins. *Annu. Rev. Plant Biology* 59:281-311.
- Bahre, C. J. 1995. Human impacts on the grasslands of southeastern Arizona. *The desert grassland* 1995:230-264.
- Bartolomé, J., Plaixats, J., Fanlo, R., Boada, M. 2005. Conservation of isolated Atlantic heathlands in the Mediterranean region: effects of land-use changes in the Montseny biosphere reserve (Spain). *Biological Conservation* 122(1):81-88.
- Baskin, C. C., Baskin, J. M. 2001. *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier.
- Batllori, E., Gutiérrez, E. 2008. Regional tree line dynamics in response to global change in the Pyrenees. *Journal of Ecology* 96(6):1275-1288.
- Beligni, M. V., Lamattina, L. 2000. Nitric oxide stimulates seed germination and de-etiolation, and inhibits hypocotyl elongation, three light-inducible responses in plants. *Planta* 210(2):215-221.
- Benayas, J. R., Martins, A., Nicolau, J. M., Schulz, J. J. 2007. Abandonment of agricultural land: an overview of drivers and consequences. *CAB reviews: perspectives in agriculture, veterinary science, nutrition and natural resources* 2(57):1-14.

- Benito Alonso, J. L. 2006. Vegetación del Parque Nacional de Ordesa y Monte Perdido (Sobrarbe, Pirineo Central Aragonés). Zaragoza: *Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón*.
- Bewley, J. D. 1997. Seed germination and dormancy. *The plant cell* 9(7):1055.
- Bewley, J. D., Bradford, K. J., Hilhorst, H. W., Nonogaki, H. 2013. Mobilization of stored reserves. *Seeds*, 183-246. Springer New York.
- Beyers, J. L., Wakeman, C. D. 2000. Season of burn effects in southern California chaparral. Second interface between ecology and land development in California. US Department of the Interior, Geological Survey, 45-55.
- Bond, W. J., Volk, J., Viviers, M. 1984. Variation in seedling recruitment of Cape Proteaceae after fire. *The Journal of Ecology* 209-221.
- Bond, W. J., Woodward, F. I., Midgley, G. F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist* 165(2):525-538.
- Bradshaw, S. D., Dixon, K. W., Hopper, S. D., Lambers, H., Turner, S. R. 2011. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in plant science* 16(2):69-76.
- Briggs, J. M., Knapp, A. K., Blair, J. M., Heisler, J. L., Hoch, G. A., Lett, M. S., Mc Carron, J. K. 2005. An ecosystem in transition: causes and consequences of the conversion of mesic grassland to shrubland. *BioScience* 55(3):243-254.
- Brown, N. A. C., Van Staden, J. 1997. Smoke as a germination cue: a review. *Plant Growth Regulation* 22(2):115-124.
- Carcaillet, C., Brun, J. J. 2000. Changes in landscape structure in the northwestern Alps over the last 7000 years: lessons from soil charcoal. *Journal of vegetation science* 11(5):705-714.
- Carrington, M. E., Keeley, J. E. 1999. Comparison of post-fire seedling establishment between scrub communities in mediterranean and non-mediterranean climate ecosystems. *Journal of Ecology* 87(6):1025-1036.
- Casal, M., Prado, S., Reyes, O., Rivas, M. 2001. Efectos del fuego sobre la germinación de varias especies leguminosas arbustivas. In *Congresos Forestales*.
- Céspedes, B., Torres, I., Pérez, B., Luna, B., Moreno, J. M. 2014. Burning season does not affect post-fire regeneration but fire alters the balance of the dominant species in a seeder-dominated Mediterranean shrubland. *Applied Vegetation Science* 17(4):711-725.
- Crosti, R., Ladd, P. G., Dixon, K. W., Piotta, B. 2006. Post-fire germination: the effect of smoke on seeds of selected species from the central Mediterranean basin. *Forest Ecology and Management* 221(1):306-312.
- Dayamba, S. D., Tigabu, M., Sawadogo, L., Oden, P. C. 2008. Seed germination of herbaceous and woody species of the Sudanian savanna-woodland in response to heat shock and smoke. *Forest Ecology and Management* 256(3):462-470.
- Daibes, L. F., Pausas, J. G., Bonani, N., Nunes, J., Silveira, F. A., Fidelis, A. 2019. Fire and legume germination in a tropical savanna: ecological and historical factors. *Annals of botany*. doi: 10.1093/aob/mcz028

- De Mendiburu, F. 2019. agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. R package version 1.3-0. <https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>
- Debeaujon, I., Léon-Kloosterziel, K. M., Koornneef, M. 2000. Influence of the testa on seed dormancy, germination, and longevity in Arabidopsis. *Plant Physiology* 122(2):403-414.
- Eldridge, J. D., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., Whitford, W.G., 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14:709-722.
- Ellis, R. H., Summerfield, R., Roberts, E. 1988. Effects of temperature, photoperiod and seed vernalization on flowering in faba bean *Vicia faba*. *Annals of Botany* 61(1):17-27.
- Ervin, S. L., Daugherty, B. M., Coutant, N. E., Coons, J. M. 2010. Influence of smoke solutions on the germination of twenty prairie plant species. *Transactions of the Illinois State Academy of Science* 103:29.
- Fernandes, P. M., Davies, G.M., Ascoli, D., Fernández, C., Moreira, F., Rigolot, E., Stoof, C. R, Vega, J.A., Molina, D. 2013. Prescribed burning in southern Europe: developing fire management in a dynamic landscape. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11(1):4-14.
- Fichino, B. S., Dombroski, J. R., Pivello, V. R., Fidelis, A. 2016. Does fire trigger seed germination in the Neotropical Savannas? Experimental tests with six Cerrado species. *Biotropica* 48(2):181-187.
- Fillat, F., Aguirre, A. J., Pauné, F., Fondevilla, C. 2012. Evaluación de los ecosistemas del milenio de España. La conservación de la montaña alpina y el bienestar humano. *Ambienta: La revista del Ministerio de Medio Ambiente* (98):116-132.
- Finch-Savage W. E., Leubner-Metzger G. 2006. Seed dormancy and the control of germination. *New Phytologist* 171 501–523
- Flematti, G. R., Merritt, D. J., Piggott, M. J., Trengove, R. D., Smith, S. M., Dixon, K. W., Ghisalberti, E. L. 2011. Burning vegetation produces cyanohydrins that liberate cyanide and stimulate seed germination. *Nature Communications* 2:360.
- Foley, M. E. 2001. Seed dormancy: an update on terminology, physiological genetics, and quantitative trait loci regulating germinability. *Weed Science* 49(3):305-317.
- Franzese, J. Ghermandi, L. 2014. Seed longevity and fire: post-germination responses of *Rumex acetosella* L. in northwest Patagonian grasslands (Argentina). *Plant Species Biology* 29:202–206.
- García-Ruiz J. M., Lasanta T., Ruiz-Flano P., Ortigosa L., White S. 1996. Land-use changes and sustainable development in mountain areas: a case study in the Spanish Pyrenees. *Landscape Ecology* 11:267–277.
- Gartzia, M., Alados, C. L., Pérez-Cabello, F. 2014. Assessment of the effects of biophysical and anthropogenic factors on woody plant encroachment in dense and sparse mountain grasslands based on remote sensing data. *Progress in Physical Geography* 34 (2):183-205.
- Gerard, F.; Petit, S.; Smith, G.; Thomson, A.; Brown, N.; Manchester, S.; Wadsworth, R.; Bugar, G.; Halada, L.; Bezak, P.; Boltiziar, M.; De badts, E.; Halabuk, A.; Mojse, M.; Petrovic, F.; Gregor, M.; Hazeu, G.; Mucher, C. A.; Wachowicz, M.; Huitu, H.; Tuominen, S.; Kohler, R.; Olschofsky, K.; Ziese, H.; Kolar, J.; Sustera, J.; Luque, S.;

- Pino, J.; Pons, X.; Roda, F.; Roscher, M.; Feranec, J. 2010. Land cover change in Europe between 1950 and 2000 determined employing aerial photography. *Progress in Physical Geography* 34 (2):183-205.
- Girona-García, A., Badía-Villas, D., Martí-Dalmau, C., Ortiz-Perpiñá, O., Mora, J. L., Armas-Herrera, C. M. 2018. Effects of prescribed fire for pasture management on soil organic matter and biological properties: A 1-year study case in the Central Pyrenees. *Science of The Total Environment* 618:1079-1087.
- Gómez García, D., Mateo, G., Mercadal, N., Montserrat, P., Sesé, J.A. 2005. *Echinopartum horridum*. In Atlas de la flora de Aragón. IPE (CSIC), Gobierno de Aragón. Disponible en: <http://proyectos.ipe.csic.es/floragon/ficha.php?genero=Echinopartumandespecie=horridumandsubspecie=andvariedad>
- González-Rabanal, F., Casal, M. 1995. Effect of high temperatures and ash on germination of ten species from gorse shrubland. *Vegetatio* 116(2):123-131.
- Graham, P. H., Vance, C. P. 2003. Legumes: importance and constraints to greater use. *Plant physiology*, 131(3):872-877.
- Guerrero, M., Herrera, J. 1994. La germinación de *Sesbania emerus* (Fabaceae): efecto de la inmersión en ácido sulfúrico. *Revista de Biología Tropical*, 42(3):461-466.
- Hanley, M. E., Fenner, M. 1998. Pre-germination temperature and the survivorship and onward growth of Mediterranean fire-following plant species. *Acta Oecologica*, 19(2):181-187.
- Hanley, M. E., Fenner, M., Ne'eman, G. 2001. Pregermination heat shock and seedling growth of fire-following Fabaceae from four Mediterranean-climate regions. *Acta Oecologica*, 22(5):315-320.
- Herranz, J. M., Ferrandis, P., Martínez-Sánchez, J. J. 1998. Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species. *Plant Ecology*, 136(1):95-103.
- IAE. 2019. Instituto Aragonés de Estadística. Datos ganaderos en Aragón. Disponible en <http://www.aragon.es/iaest>.
- Fox, J., Weisberg, S. 2011. An R Companion to Applied Regression, Second Edition. Thousand Oaks CA: Sage. Available: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>.
- Joyce, C. B. 2014. Ecological consequences and restoration potential of abandoned wet grasslands. *Ecological Engineering* 66:91-102.
- Keeley, J. E. 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecology* 434-443.
- Keeley, J. E. 1995. Seed-germination patterns in fire-prone Mediterranean-climate regions. In Ecology and biogeography of mediterranean ecosystems in Chile, California, and Australia (pp. 239-273). Springer New York.
- Keeley, J. E., Fotheringham, C. J. 1998. Smoke-induced seed germination in California chaparral. *Ecology* 79(7):2320-2336.
- Keeley, J. E., Fotheringham, C. J. 2000. Role of fire in regeneration from seed. *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* 2:311-330.

- Keeley, J. E., Keeley, S. C. 1987. Role of fire in the germination of chaparral herbs and suffrutescents. *Madroño* 240-249.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., Bradstock, R. A. 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in plant science* 16(8):406-411.
- Keeley, J.E. 1984. Factors affecting germination of chaparral seeds. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 83:113-120.
- Kenny, B. J. 2000. Influence of multiple fire-related germination cues on three Sydney *Grevillea* (Proteaceae) species. *Austral Ecology* 25(6):664-669.
- Knapp, A. K., Briggs, J. M., Collins, S. L., Archer, S. R., Bret-Harte, M. S., Ewers, B. E., Petters, D.P., Young, D.R., Shaver, G.R, Pendal, E., Cleary, M. B. 2008. Shrub encroachment in North American grasslands: shifts in growth form dominance rapidly alters control of ecosystem carbon inputs. *Global Change Biology* 14(3):615-623.
- Komac, B., Alados, C. L. 2012. Fluctuating asymmetry and *Echinopartum horridum* fitness components. *Ecological Indicators* 18:252-258.
- Komac, B., Alados, C. L., Camarero, J. J. 2011. Influence of topography on the colonization of subalpine grasslands by the thorny cushion dwarf *Echinopartum horridum*. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 43(4):601-611.
- Komac, B., Kéfi, S., Escós, J., Alados, C. L. 2013 Modeling shrub encroachment in alpine grasslands under different environmental and management scenarios. *Journal of Environmental Management* 121:160-169
- Lasanta T., Vicente-Serrano, S. M., Cuadrat-Prats, J. M. 2005. Mountain Mediterranean landscape evolution caused by the abandonment of traditional primary activities: a study of the Spanish Central Pyrenees. *Applied Geography* 25(1):47-65.
- Light, M. E., Daws, M. I., Van Staden, J. 2009. Smoke-derived butenolide: towards understanding its biological effects. *South African Journal of Botany* 75(1):1-7.
- López, J., Devesa, J. A., Ruiz T., Ortega-Olivencia, A. 1999. Seed germination in Genisteae (Fabaceae) from South-West Spain. *Phyton* 39(1):107- 129.
- Lunt, I. D., Winsemius, L. M., McDonald, S. P., Morgan, J. W., Dehaan, R. L. 2010. How widespread is woody plant encroachment in temperate Australia? Changes in woody vegetation cover in lowland woodland and coastal ecosystems in Victoria from 1989 to 2005. *Journal of Biogeography* 37(4):722-732.
- Maestre, F. T., Bowker, M. A., Puche, M. D., Hinojosa, B. M., Martínez, I., García-Palacios, P., Castillo, A.P., Soliveres, S., Luzuriaga, A.L., Sánchez, A.M., Carreira J.A., Gallardo, A., Escudero, A. 2009. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology Letters* 12(9):930-941.
- Martínez, E. 2001 Manual de quemadas controladas. El manejo del fuego en la prevención de incendios forestales. Madrid, España: Mundi Prensa
- Martínez-Sánchez, J. J., Conesa, E., Vicente, M. J., Jiménez, A., Franco, J. A. 2006. Germination responses of *Juncus acutus* (Juncaceae) and *Schoenus nigricans* (Cyperaceae) to light and temperature. *Journal of arid environments* 66(1):187-191.
- Mbofung, G. C., Goggi, A. S., Leandro, L. F., Mullen, R. E. 2013. Effects of storage temperature and relative humidity on viability and vigor of treated soybean seeds. *Crop Science* 53(3):1086-1095.

- Merritt, D. J., Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W. 2007. Karrikinolide-a phytoreactive compound derived from smoke with applications in horticulture, ecological restoration and agriculture. In *VI International Symposium on New Floricultural Crops* 813 pp. (155-170).
- Métailié, J. P. 2006. Mountain landscape, pastoral management and traditional practices in the Northern Pyrenées (France). *The conservation of Cultural Landscapes. CAB International* 108-124.
- Milberg, P., Andersson, L., Thompson, K. 2000. Large-seeded spices are less dependent on light for germination than small-seeded ones. *Seed Science Research* 10(01):99-104.
- Monserrat, P., Monserrat, J.M., Monserrat, G. (1984). Estudio de las comunidades de *Echinopartum horridum* en el Pirineo español. *Acta biológica montana* 1984 (IV):249-257.
- Montané, F., Rovira, P., Casals, P. 2007. Shrub encroachment into mesic mountain grasslands in the Iberian peninsula: effects of plant quality and temperature on soil C and N stocks. *Global biogeochemical cycles* 21(4):GB4016.
- Montserrat, P., Fillat, F. 1990. The systems of grassland management in Spain. *Managed grasslands* 17:37-70.
- Montserrat-Martí, G., Palacio, S., Milla, R., Giménez-Benavides, L. 2011. Meristem growth, phenology, and architecture in chamaephytes of the Iberian Peninsula: insights into a largely neglected life form. *Folia Geobotanica* 46(2-3):117-136.
- Moreira, B., Pausas, J. G. 2018. Shedding light through the smoke on the germination of Mediterranean Basin flora. *South African Journal of Botany* 115:244-250.
- Moreira, B., Tormo, J., Estrelles, E., Pausas, J. G. 2010. Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora. *Annals of Botany* 105(4):627-635.
- Moreira, F., Rego, F. C., Ferreira, P. G. 2001. Temporal (1958–1995) pattern of change in a cultural landscape of northwestern Portugal: implications for fire occurrence. *Landscape Ecology* 16(6):557-567.
- Morris, E. C., Tieu, A., Dixon, K. 2000. Seed coat dormancy in two species of *Grevillea* (Proteaceae). *Annals of Botany* 86(4):771-775.
- Mottet, A., Ladet, S., Coqué, N., Gibon, A. 2006. Agricultural land-use change and its drivers in mountain landscapes: A case study in the Pyrenees. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 114(2-4):296-310.
- Nelson, D. C., Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Dixon, K. W., Smith, S. M. 2012. Regulation of seed germination and seedling growth by chemical signals from burning vegetation. *Plant Biology* 63.
- Nuche, P., Komac, B., Gartzia, M., Villellas, J., Reiné, R., Alados, C. L. 2018. Assessment of prescribed fire and cutting as means of controlling the invasion of sub-alpine grasslands by *Echinopartum horridum*. *Applied vegetation science* 21(2):198-206.
- Ortiz, P. L., Arista, M., Talavera, S. 1995. Germination ecology of *Ceratonia siliqua* L.(Caesalpinaceae), a Mediterranean tree. *Flora* 190(1), 89-95.

- Parker, V. T. 1987. Effects of wet-season management burns on chaparral vegetation: implications for rare species. 231-237 in T.S. Elias (Ed). Conservation and management of rare and endangered plants. California Native Plant Society, Sacramento, CA.
- Pausas, J. G. 1999. Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: a simulation approach. *Journal of Vegetation Science* 10(5):717-722.
- Pausas, J. G., Vallejo, V. R. 1999. The role of fire in European Mediterranean ecosystems. In Remote sensing of large wildfires (3-16). Springer Berlin Heidelberg.
- Pittarello, M., Probo, M., Lonati, M., Lombardi, G. 2016. Restoration of sub- alpine shrub- encroached grasslands through pastoral practices: effects on vegetation structure and botanical composition. *Applied Vegetation Science* 19(3):381-390.
- Pons, P., Lambert, B., Rigolot, E., Prodon, R. 2003. The effects of grassland management using fire on habitat occupancy and conservation of birds in a mosaic landscape. *Biodiversity and Conservation* 12(9):1843-1860.
- Price, J., Morgan, J. 2008. Woody plant encroachment reduces species richness of herb-rich woodlands in southern Australia. *Austral Ecology* 33:278-289
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>.
- Ratajczak, Z., Nippert, J. B., Collins, S. L. 2012. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology* 93(4):697-703.
- Rau B.M., Blank R.R., Chambers J.C. Johnson, N D.W. 2007. Prescribed fire in a Great Basin sagebrush ecosystem: Dynamics of soil extractable nitrogen and phosphorus. *Journal of Arid Environments* 71:362-375.
- Read, T. R., Bellairs, S. M., Mulligan, D. R., Lamb, D. 2000. Smoke and heat effects on soil seed bank germination for the re-establishment of a native forest community in New South Wales. *Austral Ecology* 25(1):48-57.
- Reyes, O., Casal, M. 1995. Germination behaviour of 3 species of the genus *Pinus* in relation to high temperatures suffered during forest fires. In *Annales des sciences forestières* (Vol. 52, No. 4, pp. 385-392). EDP Sciences.
- Reyes, O., Trabaud, L. 2009. Germination behaviour of 14 Mediterranean species in relation to fire factors: smoke and heat. *Plant Ecology* 202:113-121
- Roques, K. G., O'connor, T. G., Watkinson, A. R. 2001. Dynamics of shrub encroachment in an African savanna: relative influences of fire, herbivory, rainfall and density dependence. *Journal of Applied Ecology* 38(2):268-280.
- Roura-Pascual, N., Pons, P., Etienne, M., Lambert, B. 2005. Transformation of a rural landscape in the eastern Pyrenees between 1953 and 2000. *Mountains Research and Development* 25:252- 261.
- Ruiz, J. M. G., Lasanta, T. 2018. El Pirineo aragonés como paisaje cultural. *Pirineos* 173:38.
- Ruprecht, E., K. Lukács, P. Domokos, T. Kuhn, Fenesi, A. 2016. Hydration status influences seed fire tolerance in temperate European herbaceous species. *Plant Biology* 18:295-300

- San Emeterio, L., Múgica, L., Gutiérrez, R., Juaristi, A., Pedro, J., Canals, R. M. 2014. Cambios en el nitrógeno edáfico tras la realización de quemas controladas para mejora de pastos pirenaicos. *Pastos* 43(2):44-53.
- Sankaran, M., Hanan, N. P., Scholes, R. J., Ratnam, J., Augustine, D. J., Cade, B. S., Gignoux, J., Higgins, S. I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor, K. K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G. H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N. 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438(7069):846-849.
- Santana, V. M., Bradstock, R. A., Ooi, M. K., Denham, A. J., Auld, T. D., Baeza, M. J. 2010. Effects of soil temperature regimes after fire on seed dormancy and germination in six Australian Fabaceae species. *Australian Journal of Botany* 58(7):539-545
- Santos, L., Capelo, J., Tavares, M. 2010. Germination patterns of soil seed banks in relation to fire in Portuguese littoral pine forest vegetation. *Fire Ecology* 6(3):1-15.
- Sebastian, J., Wong, M. K., Tang, E., Dinneny, J. R. 2014. Methods to Promote Germination of Dormant *Setaria viridis* Seeds. *Plosone* 9(4):e95109.
- Smykal, P., Vernoud, V., Blair, M. W., Soukup, A., Thompson, R. D. 2014. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. *Frontiers in plant science*, 5:351.
- Sparg, S. G., Kulkarni, M. G., Light, M. E., Van Staden, J. 2005. Improving seedling vigour of indigenous medicinal plants with smoke. *Bioresource technology* 96(12):1323-1330.
- Talavera, S. 1999. *Echinospartum* (Spach) Fourr. In Castroviejo et al. (eds.), *Flora iberica* Vol. 7 (I):119-127.
- The Plant List 2013. Version 1.1. Published on the Internet. Available in <http://www.theplantlist.org/>.
- Thomas, P. B., Morris, E. C., Auld, T. D. 2007. Response surfaces for the combined effects of heat shock and smoke on germination of 16 species forming soil seed banks in south east Australia. *Austral Ecology*, 32(6):605-616.
- Thompson, K. 2000. The functional ecology of soil seed banks. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2, 215-235.
- Tobler, M. W., Cochard, R., Edwards, P. J. 2003. The impact of cattle ranching on large-scale vegetation patterns in a coastal savanna in Tanzania. *Journal of Applied Ecology* 40(3):430-444.
- Valbuena, L., Trabaud, L. 2001. Contribution of the soil seed bank to post-fire recovery of a heathland. *Plant Ecology* 152(2):175-183.
- Van Assche, J. A., Debucquoy, K. L., Rommens, W. A. 2003. Seasonal cycles in the germination capacity of buried seeds of some Leguminosae (Fabaceae). *New Phytologist* 158(2):315-323.
- Van Auken, O. W. 2000. Shrub invasions of North American semiarid grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:197-215.

- Van Auken, O. W. 2009. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management* 90:2931-2942.
- Van Staden, J., Brown, N. A., Jäger, A.K., Johnson, T. A. 2000. Smoke as a germination cue. *Plant Species Biology* 15(2):167-178.
- Villar, L., Sesé, J. A., Ferrández, J.V. 1997. Atlas de la Flora del Pirineo Aragonés, I. Instituto de Estudios Altoaragoneses y Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón. Huesca.
- Wehn, S., Pedersen, B., Hanssen, S. K. 2011. A comparison of influences of cattle, goat, sheep and reindeer on vegetation changes in mountain cultural landscapes in Norway. *Landscape and urban planning* 102(3):177-187.
- Whelan, R. J. 1995. The ecology of fire. Cambridge University Press.
- Wiegand, K., Saltz, D., Ward, D. 2006. A patch-dynamics approach to savanna dynamics and woody plant encroachment—insights from an arid savanna. Perspectives in *Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7(4):229-242.

8. Anexos

8.1. Anexo I – Descripción completa de la especie en estudio

Echinospartum horridum (Vahl) Rothm (1942) (erizón) es un caméfito espinoso estrictamente calcícola de la familia *Fabaceae*. Actualmente tiene cinco especies aceptadas y es, principalmente, endémico de la Península Ibérica (Aparicio y Guisande, 1996; Talavera, 1999). Suele medir entre 0,25-2 metros, compacto, verde-grisáceo en la floración, con ramas opuestas o verticiladas, con 6 costillas. Con numerosas flores amarillas y relativamente grandes, (1)2 por inflorescencia terminal (Talavera, 1999). Los brotes son espinosos, fotosintéticos, y se enfrentan a las hojas deciduas trifoliadas estipuladas (Imágenes A1, A2 y A3) (Montserrat-Martí et al., 2011). Tiene una dispersión autopropulsada a través de la presión hidrostática de sus frutos capsulares y dehiscencia, un mecanismo para empujar las semillas de los frutos (Kessler et al. 2012), aunque el radio dispersivo de esta especie o la posible acción de otros factores físicos y/o biológicos en la dispersión de sus semillas no ha sido estudiado hasta el momento.

Este arbusto espinoso suele vivir en suelos poco profundos y pedregosos, crestas, laderas erosionadas y quemadas, claros forestales, zonas abiertas y abandonadas, pastos y praderas, ya que se adapta al aire seco ya una intensa radiación solar. Su rango de distribución altitudinal oscila entre (500) 900 - 2000 (2200) metros y requiere lluvias frecuentes en mayo-junio y en otoño, en un clima continental submediterráneo y montañoso del Pirineo y Prepirineo (Gómez et al. 2005, Monserrat et al. 1984; Villar et al. 1997) como orófito submediterráneo (Villar et al. 1997).

Esta especie latepirenaica se distribuye en el sur de Francia (Aveyron, Rhône) y en el norte de España, en los Pirineos centrales y occidentales y en el Prepirineo (en las provincias de Huesca, Lleida, Navarra y Zaragoza) (Gómez García et al. 2005; Monserrat et al. 1984, Talavera, 1999, Villar et al. 1997).

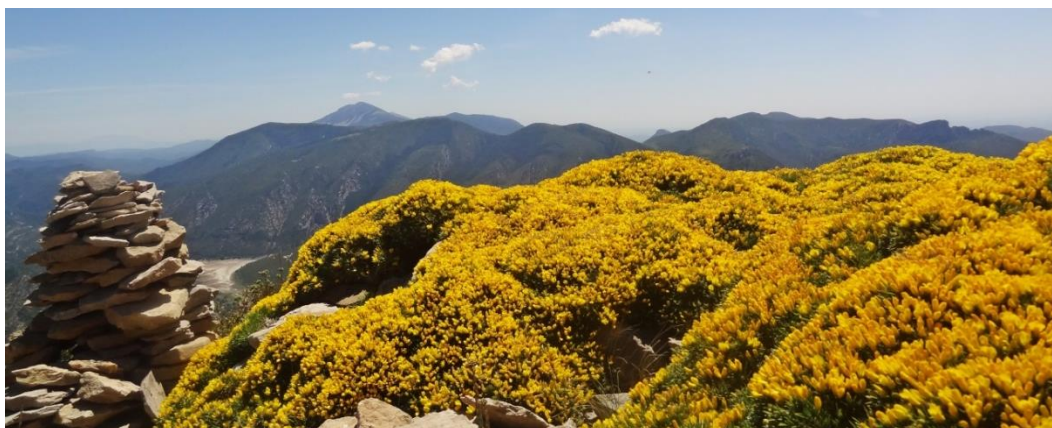


Imagen A1. Fotografía de la forma de cojín que toma este arbusto espinoso, durante la floración.



Imagen A2. Detalle de las 1 o 2 flores en las inflorescencias terminales.



Imagen A3. Detalle de las hojas, las espinas y los frutos.

Establecimiento y dinámica poblacional

En el establecimiento y la dinámica poblacional de *E. horridum* influyen diversos factores, entre los que debe destacarse su gran capacidad para competir. Komac et al. (2011) comprobaron que en fuertes pendientes, su velocidad de colonización es significativamente mayor que en zonas con suaves pendientes, ya que aunque compite bien con las gramíneas (Ball et al. 2002, Scholes y Archer, 1997), estas, en llanos, dificultan su establecimiento. Así mismo, Komac y Alados (2012) detectaron que la situación de un individuo en un parche influye en su estrategia de colonización: las plantas en el interior de los parches sufren alta competencia intraespecífica y tienen menor producción de flores que los individuos que se sitúan en la periferia de los parches. Por otro lado, parece ser que los herbívoros sólo pueden llegar a comer flores y algunos brotes tiernos, ya que si existen otras especies en el entorno y el *E. horridum* no es la especie más palatable, se considera que no causan perturbaciones relevantes a estas comunidades, (Monserrat et al. 1984) que fomenten su dispersión. Por tanto, los herbívoros sólo pueden afectar ligeramente a estas comunidades, a pequeña escala (al comer sus yemas apicales), con efectos sobre el porte de los individuos.

Su floración se da al final de primavera y principios verano (mayo) junio-julio-agosto y su fructificación y dispersión comienza en septiembre (Monserrat et al. 1984). Se reproduce sexual y asexualmente. Su reproducción sexual parece producir bancos de semillas superficiales y temporales en el suelo (Aparicio y Guisande, 1997, Nuche et al. 2018). La reproducción asexual parece ocurrir a través de la propagación clonal de ramas decumbentes, que pueden romperse y crear tallos de raíz, ayudando a aumentar la cubierta y la los parches monoespecíficos (Komac et al. 2013).

8.2. Anexo II – Figuras e imágenes complementarias

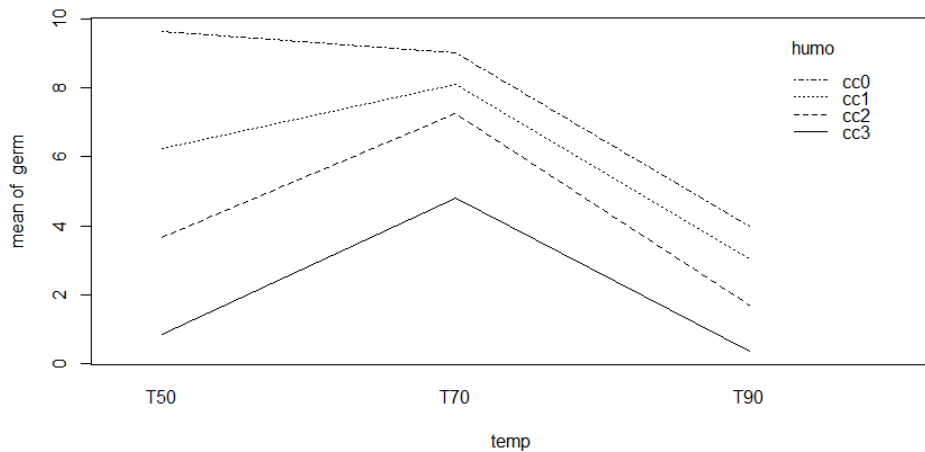


Figura A1. Gráfico de interacción en el tratamiento de simulación de quema de primavera: temperatura-humo

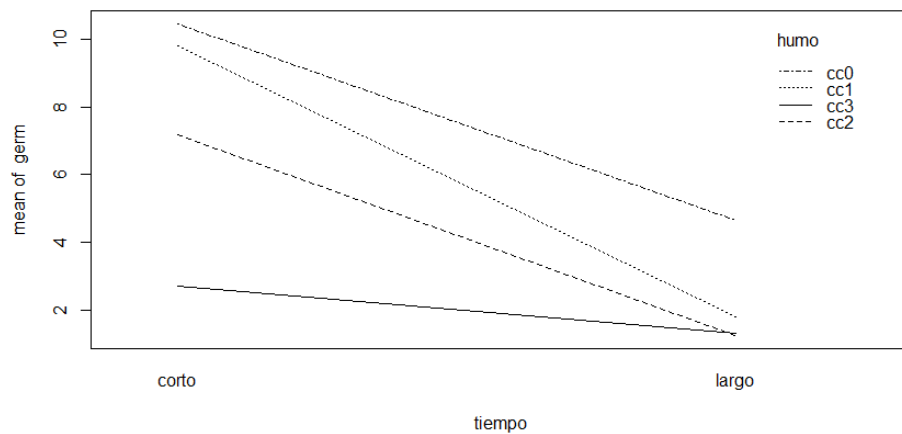


Figura A2. Gráfico de interacción en el tratamiento de simulación de quema de primavera: tiempo-humo.

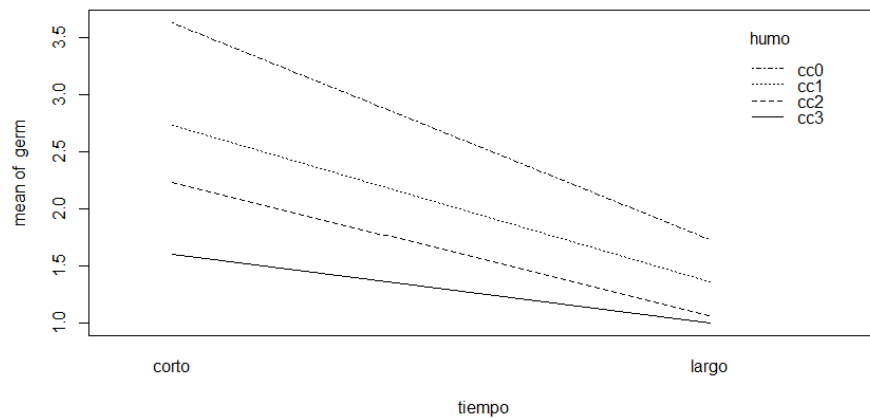


Figura A3. Gráficos de interacción en el tratamiento de otoño: Tiempo-humo.

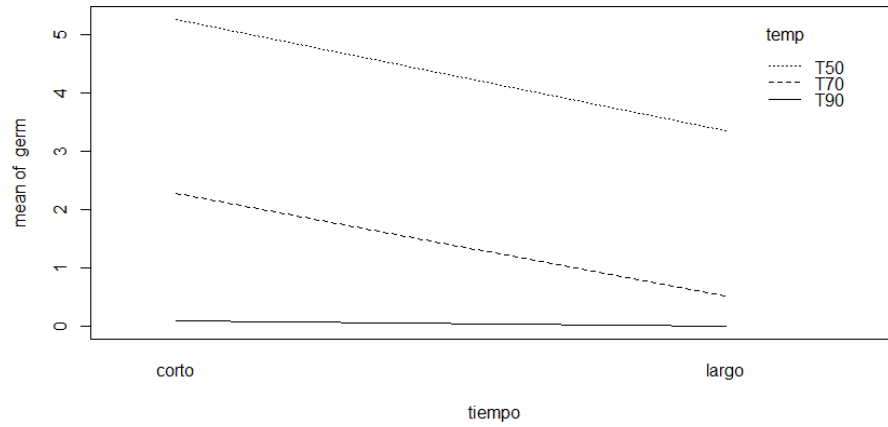


Figura A4. Gráficos de interacción en el tratamiento de otoño: Tiempo-temperatura.

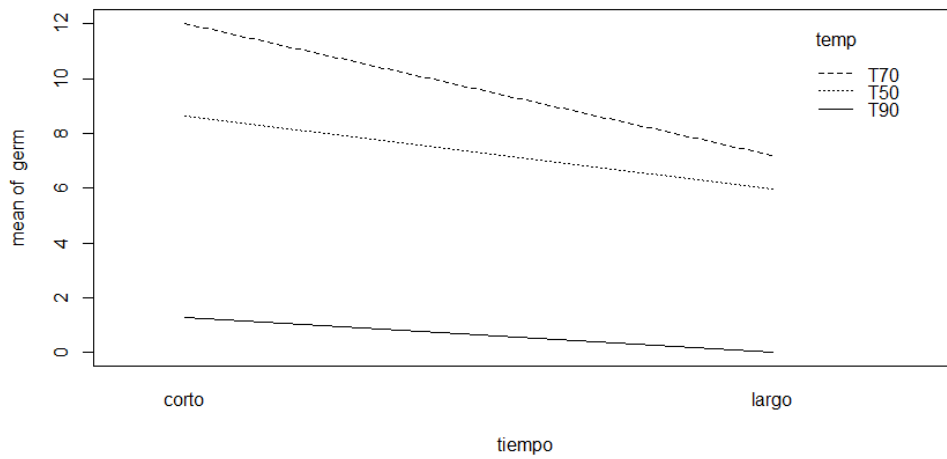


Figura A5. Gráfico de interacción en el tratamiento de control de quema en seco: Tiempo-temperatura.

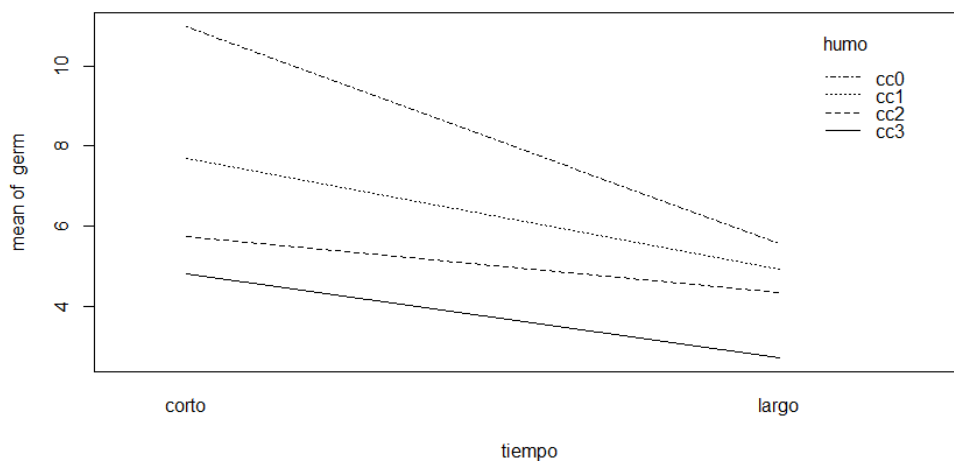


Figura A6. Gráfico de interacción en el tratamiento de control de quema en seco: Tiempo-humo.

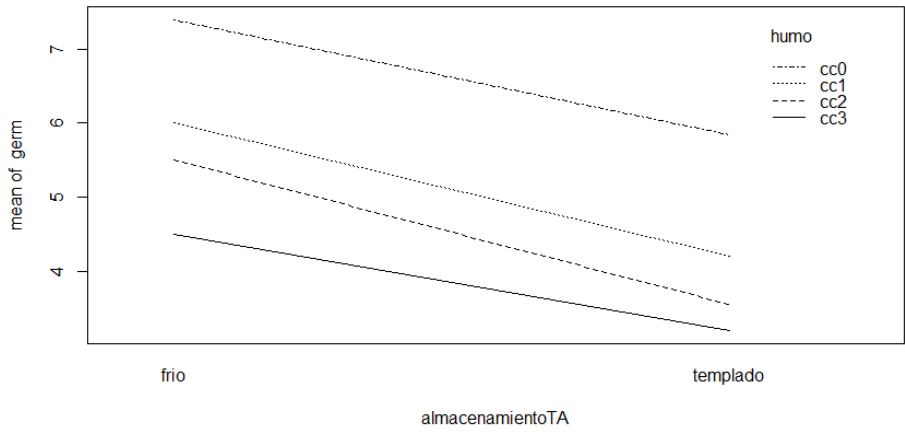


Figura A7. Gráfico de interacción en el Experimento de modificación de las condiciones de humedad: Temperatura de almacenamiento-humo.

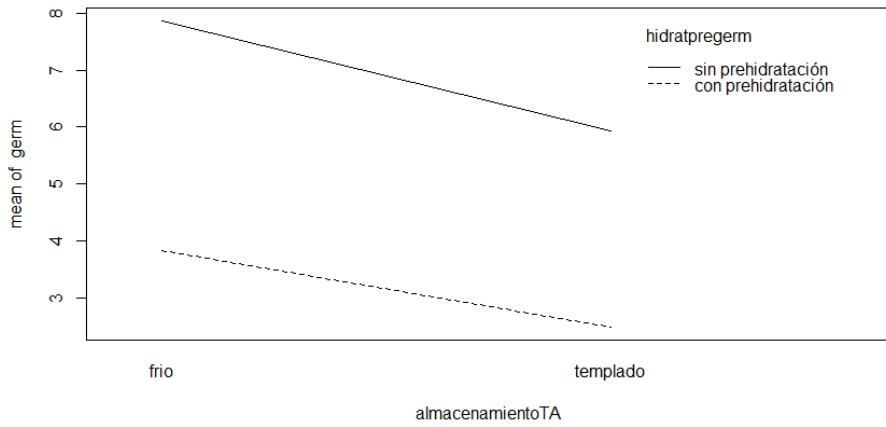


Figura A8. Gráfico de interacción en el Experimento de modificación de las condiciones de humedad: Temperatura de almacenamiento-hidratación pregerminación.

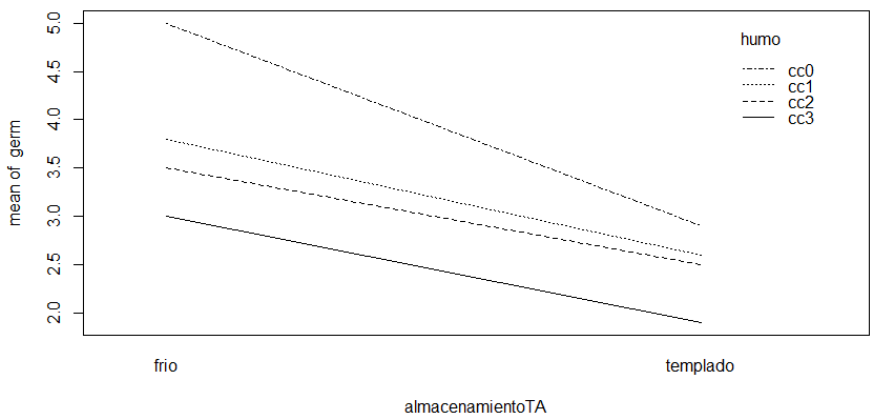


Figura A9. Gráfico de interacción en el Experimento de modificación de las condiciones de humedad: Temperatura de almacenamiento-humo.

8.3. Anexo III – Tablas complementarias

Tabla A1. Resumen de los tratamientos aplicados.

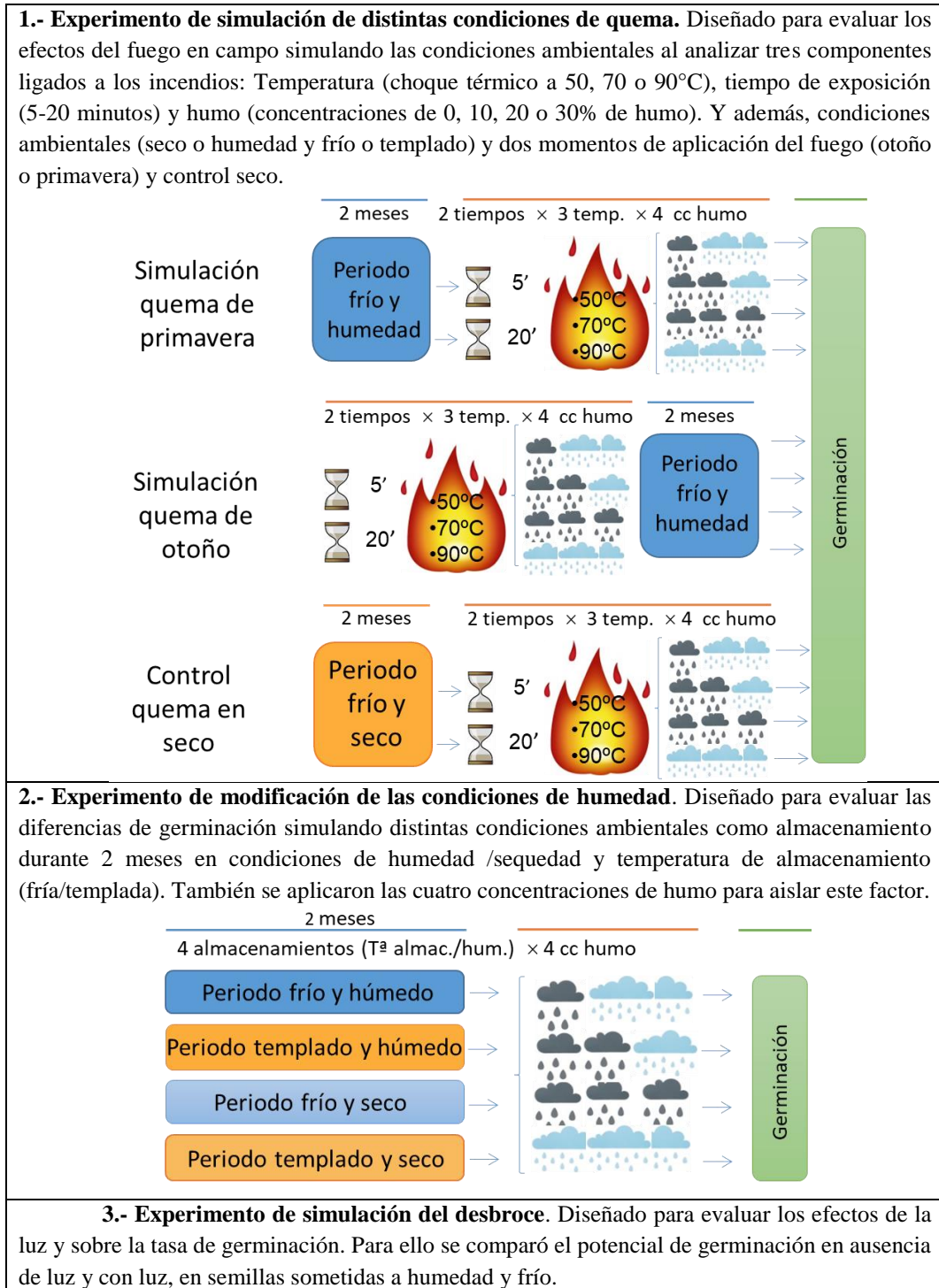


Tabla A2.- Datos de la respuesta germinativa media en el Experimento de simulación de distintas condiciones de quema respecto a los factores temperatura, tiempo y humo

Germ. Media \pm sd/ Factor	Primavera	Otoño	Control
Temperatura 50°C	5,10 \pm 5,19	4,31 \pm 2,45	7,30 \pm 3,85
Temperatura 70°C	7,29 \pm 4,25	1,40 \pm 1,54	9,60 \pm 4,66
Temperatura 90°C	2,28 \pm 3,43	0,05 \pm 0,22	0,64 \pm 0,94
Respuesta germinativa media= \sum (30 semillas / placa Petri) / 80 repeticiones			
Tiempo quema corto	9,78 \pm 4,86	3,84 \pm 2,50	11,69 \pm 4,90
Tiempo quema largo	7,17 \pm 4,65	2,08 \pm 1,76	8,82 \pm 5,13
Respuesta germinativa media= \sum (30 semillas / placa Petri) / 120 repeticiones			
Humo cc0	7,55 \pm 5,13	4,72 \pm 2,42	7,92 \pm 4,03
Humo cc1	5,80 \pm 5,24	2,55 \pm 1,77	9,83 \pm 5,14
Humo cc2	4,20 \pm 4,59	0,35 \pm 0,84	5,27 \pm 3,77
Humo cc3	2,00 \pm 2,46	0,07 \pm 0,25	0,37 \pm 0,78
Respuesta germinativa media= \sum (30 semillas / placa Petri) / 60 repeticiones			

Tabla A3.- Datos de la respuesta germinativa media en el experimento de modificación de las condiciones de humedad respecto a los factores temperatura, tiempo y humo

Media \pm sd	Con humedad pregerminación	Sin humedad pregerminación
Tª almacenamiento 4°C	3,83 \pm 1,87	7,88 \pm 3,44
Tª almacenamiento 25°C	2,48 \pm 1,47	5,93 \pm 2,93
Humo cc0	3,95 \pm 2,35	9,30 \pm 3,37
Humo cc1	3,20 \pm 1,40	7,00 \pm 2,53
Humo cc2	3,00 \pm 1,78	6,05 \pm 2,56
Humo cc3	2,45 \pm 1,28	5,25 \pm 2,63
Respuesta germinativa media= \sum (30 semillas / placa Petri) / 20 repeticiones		

Tabla A4.- Datos de la respuesta germinativa media en el experimento de simulación del desbroce respecto al factor luz/ausencia de luz

Media \pm sd	Luz	Ausencia de luz
	8,2 \pm 1,03	1,40 \pm 0,97
Respuesta germinativa media= \sum (30 semillas / placa Petri) / 10 repeticiones		