

A Piroecologia do Pinheiro Bravo

Paulo Fernandes*, Hermínio Botelho** e Francisco Rego***

*Investigador Auxiliar

**Professor Associado

Centro de Estudos em Gestão de Ecossistemas. Departamento Florestal. Universidade de Trás-os-Montes e Alto Douro. Quinta de Prados, 5000-911 VILA REAL

***Professor Associado com Agregação

Centro de Ecologia Aplicada Prof. Baeta Neves. Instituto Superior de Agronomia. Tapada da Ajuda, 1349-017 LISBOA

Sumário. O pinheiro bravo apresenta características interpretáveis como adaptações evolutivas ao fogo e que são compatíveis com as estratégias de resistência (casca espessa), que responde adequadamente à ocorrência de fogos de severidade ecológica reduzida, e de evasão (pinhas com deiscência térmica), correspondente a fogos de severidade elevada. Embora esta simultaneidade de estratégias pressuponha a capacidade de persistência face a regimes de fogo variáveis ou mistos, o grau de desenvolvimento e de coexistência das características em causa é bastante variável entre as populações ibéricas da espécie. Assim, três regimes de fogo são distinguíveis: fogo de substituição, de severidade elevada e ocorrência imprevisível; fogo de desbaste, de severidade reduzida ou moderada; e fogo de substituição, de severidade elevada.

Palavras-chave: *Pinus pinaster*; ecologia do fogo; efeitos do fogo; regime de fogo; dinâmica da vegetação

The Fire Ecology of Maritime Pine

Abstract. Maritime pine has characteristics that can be interpreted as evolutionary adaptations to fire and are consistent with the strategies of resistance (thick bark), an adequate response to low-severity fire occurrence, and evasion (cone serotiny), correspondent to high-severity fire. Such concurrent strategies should enable persistence under a variable or mixed fire regime, but the development and coexistence of the traits involved varies among Iberian populations of the species. Three distinct fire regimes can therefore be distinguished: high-severity, stand-replacement, unpredictable fire; thinning fire of low to moderate severity; and high-severity, stand-replacement fire.

Key words: *Pinus pinaster*; fire ecology; fire effects; fire regime; vegetation dynamics

L'Écologie du Feu du Pin Maritime

Résumé. Le pin maritime présente des caractéristiques qui peuvent être interprétées comme des adaptations évolutives au feu et qui sont compatibles avec les stratégies de résistance (écorce épaisse), qui répondent de façon appropriée à l'occurrence de feux de sévérité écologique réduite, et d'évasion (cônes avec déhiscence thermique), correspondant à des feux de sévérité élevée. De telles stratégies concourantes devraient permettre la persistance sous un régime de feu variable ou mixte, mais le développement et la coexistence des caractéristiques

impliquées change parmi les populations ibériennes de l'espèce. Trois régimes distincts du feu peuvent donc être distingués: feu de substitution, de sévérité élevée et d'occurrence imprévisible; feu d'éclaircie, de sévérité réduite ou modérée; et feu de substitution, de sévérité élevée.

Mots clés: *Pinus pinaster*; écologie du feu; effets du feu; régime de feu; dynamique de la végétation

Introdução

Ao problema dos incêndios florestais não é certamente alheia a importância do pinheiro bravo (*Pinus pinaster* Ait.) na ocupação florestal de Portugal. Uma análise à escala da paisagem (MOREIRA et al., 2001) mostra que o fogo "selecciona" o pinhal proporcionalmente à sua ocupação, ao mesmo tempo que tende a evitar as manchas de folhosas e floresta mista, uma vulnerabilidade que foi dramaticamente patente no Verão de 2003, durante o qual ardeu 8,8% da área de pinhal bravo no País (JRC, 2003).

As adaptações especializadas que o género *Pinus* exhibe em diversos momentos do seu ciclo de vida resultam da forte pressão selectiva exercida pelo fogo natural, já que o fogo de origem antropógena é demasiado recente para ter influenciado significativamente os atributos vitais e ciclo de vida das espécies (KEELEY e ZEDLER, 1998). O aumento da importância do pinheiro bravo na Córsega (CARCAILLET, 1997) e Espanha Oriental (CARRIÓN et al., 2000) durante o Quaternário ocorreu em sincronia com o aumento da frequência do fogo. As grandes massas de pinhal natural da Península Ibérica (CASTRO et al., 1997), incluindo as de *Pinus pinaster* (CARRIÓN et al., 2000), coincidem com as zonas montanhosas mais sujeitas a descargas eléctricas, com frequências anuais de incêndios de origem natural que atingem 3,3 fogos por cada 10.000 hectares (MARTÍN e GIL, 2000), ou seja, 27

vezes mais do que a média de Espanha (VÁZQUEZ e MORENO, 1998).

O regime de fogo indica a natureza e severidade do fogo num determinado ecossistema, sendo apenas descritível em termos gerais e aproximados, dada a variabilidade espacial e temporal do fenómeno (BROWN, 2000). A definição do regime natural de fogo na Bacia do Mediterrâneo é dificultada pela antiguidade e intensidade do uso da terra pelo homem. A associação do pinheiro bravo ao fogo é facilmente comprovável, mas em que regime de fogo terá a espécie evoluído? A resposta a esta questão é relevante para compreender o papel do fogo na dinâmica e funcionamento do pinhal bravo, justificar o uso do fogo controlado como ferramenta de gestão e, mais geralmente, formular estratégias de defesa contra incêndios, especialmente quando se constata a total ausência de abordagem do tema em obras de referência, e.g. OLIVEIRA et al. (2000). Este artigo tem como objectivo rever os atributos vitais e características adaptativas do pinheiro bravo, no sentido de inferir um regime hipotético de fogo natural para a espécie na Península Ibérica, o qual será confrontado com as escassas evidências observacionais e históricas existentes.

Estratégias do género *Pinus* face ao fogo

As plantas do género *Pinus* e o fogo estão estreitamente associados. Em muitos ecossistemas temperados, medi-

terrâneos e sub-tropicais o regime de fogo condiciona a sucessão da floresta de *Pinus* para a de folhosas (RICHARDSON e RUNDEL; 1998). O regime de fogo actua fundamentalmente através de dois dos seus componentes, cuja interacção influencia grandemente a(s) estratégia(s) de cada espécie e as correspondentes adaptações ao fogo (AGEE, 1998; KEELEY e ZEDLER, 1998):

1. Frequência, o número de fogos por unidade de tempo. É uma poderosa força selectiva quando a duração de vida das árvores excede o intervalo de retorno do fogo: as espécies incapazes de lhe sobreviver ou de se reproduzir após a sua ocorrência extinguir-se-ão.

2. Intensidade, a libertação de calor por unidade de comprimento da frente do fogo (kW m^{-1}), que determina o dano sofrido pelos tecidos das plantas. Este parâmetro é importante na evolução das estratégias de vida das plantas porque limita as opções de adaptação. Por exemplo, a posse de casca espessa é de reduzida valia se o fogo for suficientemente intenso para danificar irremediavelmente a copa da árvore.

A resposta das plantas com adaptações ao fogo é categorizável em três estratégias (AGEE, 1998): resiliência, resistência, e evasão. A primeira estratégia manifesta-se pela capacidade de "rebentação" vegetativa, estando escassamente representada no género *Pinus* comparativamente às restantes.

A resistência ao fogo dos indivíduos de uma espécie arbórea está relacionada com as suas características de maturidade e estabilidade (LANDERS, 1991). Mais especificamente, a sobrevivência individual é condicionada pelo tamanho da árvore, do qual depende o isolamento do câmbio e a quantidade de tecido fotosintético ao alcance do calor libertado; a

temperatura letal para os tecidos vegetais varia em torno de 60°C , dependendo do tempo de exposição (BYRAM, 1958).

A resistência de muitas espécies de pinheiros é conferida essencialmente pela posse de casca espessa, a qual atrasa e diminui o pico de temperatura no câmbio (HENGST e DAWSON, 1994). A resistência do câmbio do tronco de uma árvore ao dano infligido pelo fogo é directamente proporcional ao quadrado da espessura da casca (HARE, 1965). Apesar de variarem num intervalo relativamente estreito (MARTIN, 1963; HENGST e DAWSON, 1994), as propriedades térmicas da casca das coníferas induzem isolamentos diferenciados que, para uma determinada espessura de casca, se traduzem em resistências específicas diferentes (HARE, 1965).

A estratégia de evasão está associada à bradisporia ou deiscência térmica, a abertura das pinhas por acção do calor do fogo, que assim provoca a dispersão das sementes e estimula o recrutamento de indivíduos (PAUSAS, 1999a). Esta capacidade de formação de pinhas que não abrem espontaneamente após a maturação e permanecem fechadas até à ocorrência de um fogo, ditas serotinas ou seródias, permite a manutenção de um banco aéreo de sementes viáveis. A deiscência térmica é usualmente polimórfica e controlada geneticamente (KEELEY e ZEDLER, 1998), sendo favorecida selectivamente se a mortalidade das árvores for generalizada, o intervalo de retorno do fogo impeça a reprodução a partir de plantas que se estabeleçam entre fogos, e a dimensão do fogo seja tal que não haja colonização significativa por propágulos oriundos de áreas adjacentes não ardidadas (BOND e VAN WILGEN, 1996). O grau de bradisporia depende então fundamental-

mente do regime de fogo, ainda que factores diversos o possam influenciar, como a posição das pinhas na árvore (GAUTHIER *et al.*, 1993) e a idade das árvores (GAUTHIER *et al.*, 1996).

Respostas do pinheiro bravo ao fogo

Resistência

A característica mais notável de resistência ao fogo na *Pinus pinaster* é a

espessura da casca (Figura 1), principalmente porque é precoce o desenvolvimento de um ritidoma suficientemente espesso para proteger o câmbio (RYAN *et al.*, 1994). JACKSON *et al.* (1999) verificaram que nas espécies de *Pinus* e *Quercus* sujeitas a fogo frequente de baixa intensidade o investimento na formação de casca é desproporcionalmente maior em plantas jovens.

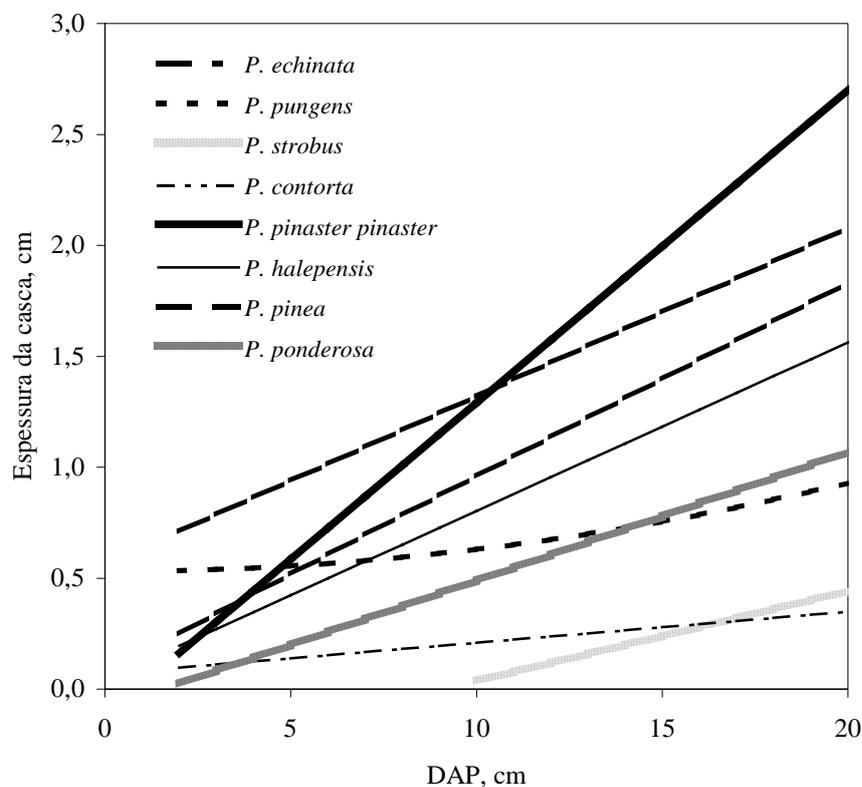


Figura 1 - Relação entre o diâmetro à altura do peito (DAP) e a espessura da casca ao nível do DAP para vários pinheiros do Mediterrâneo e América do Norte. Fontes: HARMON (1984), RYAN e REINHARDT (1988), HENGST e DAWSON (1994) e RYAN *et al.* (1994)

A espessura da casca do pinheiro bravo é contudo bastante variável, sofrendo influência da qualidade da estação e apresentando um gradiente vertical decrescente bastante pronunciado, especialmente em árvores mais jovens: aos 10 anos de idade a espessura na base do tronco é quase dupla em relação àquela medida ao nível do DAP (DE RONDE, 1982). A sub-espécie mediterrânea tende a possuir casca mais espessa (NICOLAS e GANDULLO, 1967), que pode ocupar mais de metade da secção do tronco (ALÍA *et al.*, 1996). BURROWS *et al.* (2000) indicam que na sub-espécie atlântica a espessura da casca varia de 2,5 a 5 cm em árvores de DAP > 30 cm, e de 1,5 a 4 cm quando o DAP é de 20-30 cm. Note-se que é improvável a ocorrência de dano cambial quando a espessura da casca supera 2,5 cm (RYAN, 1998).

As fissuras do ritidoma do pinheiro bravo aumentam a possibilidade de exposição do câmbio a temperaturas letais (DE RONDE, 1982). É por outro lado de admitir que o ar aí contido atenua o efeito de aquecimento (HARE, 1961; FAHNESTOCK e HARE, 1964), além de que cascas fissuradas e espessas têm usualmente menor densidade e condutividade térmica (HENGST e DAWSON, 1994).

As características morfológicas das agulhas e gomos influenciam a resposta ao aquecimento (BYRAM, 1948). As agulhas do pinheiro bravo sobrevivem a temperaturas de 55-65°C e 65-75°C durante um minuto e um segundo, respectivamente (DUHOUX, 1994; FREITAS, 1995), sendo mais tolerantes ao stress térmico que as acículas de *P. halepensis* e *P. pinea* (DUHOUX, 1994), com razões entre superfície e volume mais elevadas (HERNANDO *et al.*, 1995).

Os limiares de temperatura letal para os gomos terminais da *P. pinaster* são mais elevados do que para as suas agulhas (DUHOUX, 1994), ao ponto da árvore sobreviver a níveis muito elevados ou totais de dano foliar se aqueles sobreviverem (DE RONDE *et al.*, 1990; BOTELHO, 1996). O maior tamanho dos gomos, indutor de maior capacidade calórica (BYRAM, 1958), e a protecção adicional conferida pelas escamas e folhagem que os revestem são muito provavelmente os factores que explicam aquele diferencial. A aplicação da classificação de BYRAM (1948), com base nas dimensões medidas por BOTELHO (1996), indica que a susceptibilidade dos gomos da espécie ao calor é reduzida a moderada. RYAN *et al.* (1994) consideram que o pinheiro bravo é comparativamente menos sensível à morte da copa que outras espécies do Mediterrâneo (*P. halepensis*, *P. pinea*) e América do Norte (*Larix occidentalis*, *P. ponderosa*, *Sequoia sempervirens*, *Pseudotsuga menziesii*).

Diversos estudos têm abordado os efeitos de fogos de intensidade reduzida a moderada em árvores de *Pinus pinaster*, principalmente no âmbito da aplicabilidade do fogo controlado. Em povoamentos adultos, mantêm-se o vigor (VEGA *et al.*, 1983, 1985) e a taxa de crescimento das árvores (PEET e MCCORMICK, 1971; REGO, 1986; VEGA *et al.*, 1993a) se não ocorrer dano foliar, mas reduzem-se notoriamente quando este atinge um quarto da extensão vertical da copa (MCCORMICK, 1976) ou metade da sua biomassa (DE RONDE, 1983). Em pinheiros jovens o impacto é menos acentuado, e tende a afectar positivamente o crescimento se a desfolha não exceder o quarto inferior da copa (BOTELHO, 1996; BOTELHO *et al.*, 1998c).

Vários estudos indicam que um DAP

de 6 cm é o limiar para o qual a sobrevivência de pinheiros bravos expostos a um fogo de intensidade reduzida é muito elevada ou total (VEGA, 1978; BOTELHO, 1996; BOTELHO *et al.*, 1998a). Já a mortalidade decorrente de fogos de superfície mais intensos ($>1000 \text{ kW m}^{-1}$) é bastante dependente da estrutura do povoamento, podendo não ocorrer, ou pelo contrário vitimar a maioria dos efectivos e abranger indivíduos de DAP superior a 15 cm (FERNANDES, 2002). A probabilidade de mortalidade induzida pelo fogo, em árvores individuais (RYAN *et al.*, 1994; BOTELHO *et al.*, 1998b) ou à escala do povoamento (FERNANDES, 2002), tem sido modelada para a *P. pinaster* com base na combinação de uma variável morfológica com um descritor do dano foliar ou do comportamento do

fogo (Figura 2).

A morfologia das árvores influencia a intensidade do fogo, uma vez que o potencial de fogo de copas diminui com o incremento da distância entre a base da copa e o sub-bosque, e aumenta com a densidade foliar no andar arbóreo (VAN WAGNER, 1977). A desrama natural do pinheiro bravo é considerada de grau intermédio por KEELEY e ZEDLER (1998), e conduz nos indivíduos adultos a uma razão de 1:3 entre o comprimento da copa e a altura total da árvore (ALÍA *et al.*, 1996). De acordo com MAUGÉ (1987), povoamentos densos da sub-espécie *pinaster* favorecem a morte dos ramos inferiores da copa, mas não a desrama natural propriamente dita, e ALÍA *et al.* (1996) referem que a auto-desrama é mais perfeita na sub-espécie *hamiltonnii*.

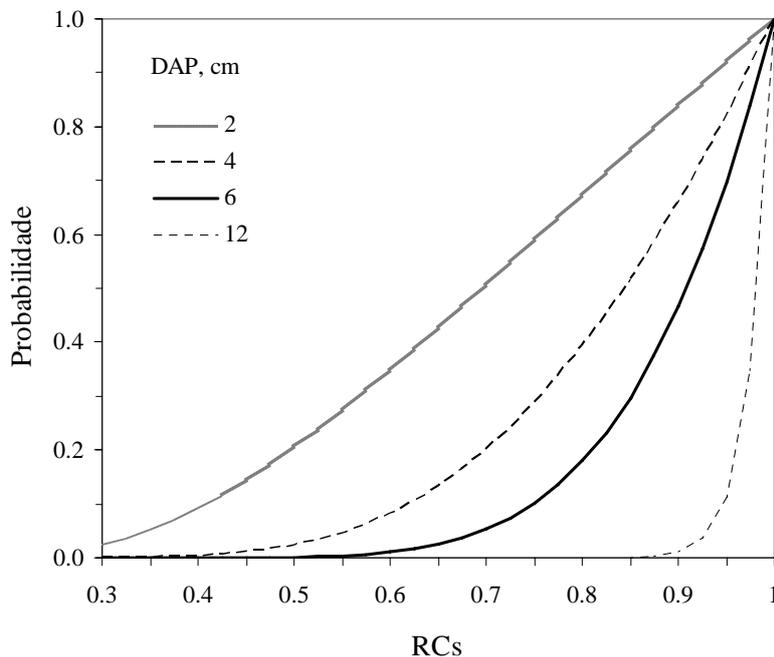


Figura 2 – Probabilidade de mortalidade de árvores em povoamentos jovens de *Pinus pinaster* após fogo controlado (BOTELHO *et al.*, 1998b), em função do DAP e da dessecação da copa proporcionalmente ao seu comprimento (RCs)

A copa do pinheiro bravo é qualificada por ALÍA *et al.* (1996) como pouco densa. RICHARDSON e RUNDEL (1998) referem que o baixo índice de área foliar (LAI) de muitos *Pinus* está associado à curta permanência das agulhas na copa. A espécie observa esta regra, com LAI=3 (BERBIGIER e BONNEFOND, 1995), ou 0,8-2,3 de acordo com OLIVEIRA *et al.*, 2000), e um tempo de persistência das agulhas de dois a três anos (MAUGÉ, 1987).

Evasão

Os indivíduos vigorosos de *Pinus pinaster* florescem aos sete ou oito anos de idade (MAUGÉ, 1987), mas a floração é mais precoce em populações sujeitas a fogos frequentes e pode surgir logo aos quatro anos de idade, com a primeira frutificação a ocorrer entre os cinco e os 12 anos de idade (MARTÍN e GIL, 2000; TAPIAS *et al.*, 2001).

A pinhas da espécie superam em dimensão as da maioria dos pinheiros (MAUGÉ, 1987) e o seu carácter serotino é evidente (LANNER, 1998), ainda que desvalorizado por certos autores (e.g. PAUSAS, 1999a). A termo-deiscência no pinheiro bravo é muito variável entre populações e indivíduos da mesma população, mas parece estar sempre presente: a percentagem de pinhas fechadas variou entre dois e 97% em 14 populações espanholas, com frequências mais elevadas de pinhas serótias nos povoamentos mais jovens da mesma população (MARTÍN e GIL, 2000).

A persistência das pinhas na copa é muito variável. As pinhas não serotinas começam a cair dois a três anos após o amadurecimento, mas há populações vincadamente serotinas que mantêm na

copa pinhas com 20 a 30 anos (MARTÍN e GIL, 2000). O banco aéreo de sementes num pinhal bravo varia extraordinariamente, dependendo da sua idade e densidade, grau de bradisporia e qualidade da estação, podendo atingir mais de quatro milhões de unidades por hectare (MARTÍN e GIL, 2000). O banco de propágulos no solo é, em contraste, diminuto (VALBUENA e CALVO, 1998) e efêmero (MARTÍNEZ-SANCHÉZ *et al.*, 1995; MARTÍN e GIL, 2000).

A abertura das pinhas serótias inicia-se quando sujeitas a temperaturas próximas dos 50°C (MARTÍN e GIL, 2000; TAPIAS *et al.*, 2001). Sementes provenientes de pinhas aquecidas a 200 e 400°C mantiveram viabilidades germinativas superiores a 95% para tempos de exposição inferiores a três minutos, mas baixaram para 10% quando a exposição aumentou para cinco minutos (FREITAS, 1995). A germinação dos propágulos não é estimulada pelo calor (MARTÍNEZ-SANCHÉZ *et al.*, 1995; REYES e CASAL, 1998; ESCUDERO *et al.*, 1999), mas a probabilidade de germinação diminui em sementes directamente sujeitas a temperaturas acima de 130°C (ESCUDERO *et al.*, 1999) ou 200°C (MARTÍNEZ-SANCHÉZ *et al.*, 1995). Assim, é natural que a regeneração pós-incêndio do pinheiro bravo seja melhor sucedida se não houver combustão da copa: MARTÍNEZ *et al.* (2002) verificaram que após um fogo de copas era menor o número de sementes dispersas, maior o seu grau de dano, e menor a sua viabilidade germinativa e taxa de emergência, em comparação com um fogo de superfície.

As sementes do *P. pinaster* têm asa pequena e são relativamente grandes, com pesos entre 0,05 e 0,07 g (MAUGÉ, 1987; REYES e CASAL, 1998; ESCUDERO *et*

al., 2000), o que desfavorece a sua disseminação anemófila mas contribui para que sejam as mais resistentes ao calor em pinheiros ibéricos, a seguir ao *P. pinea* (ESCUADERO *et al.*, 1999). Sementes mais pesadas originam plântulas de maiores dimensões (ESCUADERO *et al.*, 2000), com possibilidades acrescidas de sobrevivência nas agrestes condições mediterrâneas (SEVA *et al.*, 2000). Face à pressão selectiva do fogo, e dada a considerável variabilidade da dimensão dos propágulos, é plausível a existência de um compromisso entre a eficiência da disseminação pós-fogo e a aptidão competitiva das plântulas num cenário de emergência massiva e simultânea (ESCUADERO *et al.*, 2000).

O resultado da regeneração pós-fogo é bastante variável, e a densidade de plântulas germinadas correlaciona-se positivamente com a percentagem de coberto da manta morta residual (CASTRO *et al.*, 1990), ou seja, o restabelecimento é comparativamente menor em fogos mais severos. O facto de concentrações elevadas de cinzas reduzirem ou anularem a germinação das sementes de *P. pinaster* (REYES e CASAL, 1998b) aponta no mesmo sentido. 80 a 90% da dispersão das sementes ocorre nos dois primeiros meses após o incêndio (MARTÍNEZ *et al.*, 2002), e a sua germinação prolonga-se durante mais de dois anos (LUIS-CALABUIG *et al.*, 2002).

Finalmente, importa referir que a presença de uma determinada característica deve ser interpretada cautelosamente. O fogo pode não ser o responsável directo pelo seu desenvolvimento, antes constituir uma resposta evolutiva ao stresse em geral, abiótico ou biótico. Por exemplo, pinhas e agulhas mais pequenas (RICHARDSON e RUNDEL, 1998) e mais persistentes (LANDERS,

1991) estão em regra associadas a estações de pior qualidade, que ao limitar o desenvolvimento em altura das árvores aumenta a probabilidade de fogo de copas e, conseqüentemente, favorece a bradisporia (KEELEY e ZEDLER, 1998).

Regime de fogo do pinheiro bravo

A análise das características estruturais e funcionais de 38 espécies do género *Pinus* permitiu a KEELEY e ZEDLER (1998) e a SCHWILK e ACKERLY (2001), através de abordagens distintas, a distinção de dois grupos, respectivamente i) espécies com bradisporia, elevada capacidade de disseminação das sementes, por vezes com capacidade vegetativa, correspondendo às estratégias de evasão e resiliência; e ii) espécies de grande porte, de casca espessa, pinhas grandes, e com boa desrama natural, ou seja, resistentes. Estes agrupamentos equivalem à dicotomia de LANDERS (1991), que contrapõe pinheiros de copa densa, sementes pequenas, numerosas e dispersáveis a longas distâncias, a pinheiros de copa aberta, com propágulos grandes, estruturalmente estáveis e longevos; o primeiro grupo aposta na precocidade reprodutiva, enquanto o segundo privilegia o investimento na defesa contra perturbações. Os regimes de fogo de KEELEY e ZEDLER (1998), aos quais fazemos equivaler a classificação de AGEE (1993) em função da severidade do fogo (o seu efeito na vegetação dominante) correspondem-se da seguinte forma com as estratégias de resposta dos pinheiros ao fogo:

1. N, ausência de fogo. Espécies de ambientes extremos e improdutivos.
2. G, fogo de superfície, de severidade reduzida. Espécies da savana subtropical, com características moderadas

de resistência, frequentemente com uma fase herbácea que assegura a sobrevivência das plântulas.

3. T, fogo de desbaste, de severidade reduzida ou moderada. Espécies de crescimento lento e com características de resistência muito desenvolvidas.

4. R, fogo de substituição, de severidade elevada. Espécies com as estratégias de evasão e (ou) resiliência.

5. U, fogo de substituição, de severidade elevada mas de ocorrência infrequente e imprevisível. Espécies em ambientes produtivos, com atributos vitais similares às do regime T, relativamente tolerantes à sombra, e dotadas de um período juvenil curto e crescimento rápido.

KEELEY e ZEDLER (1998) incluem o pinheiro bravo no regime U, não o considerando possuidor de pinhas serotinas. MARTIN e GÍL (2000), pelo contrário, dão ênfase a esta característica e desvalorizam aquelas que indiciam resistência, o que resultaria na classificação no regime R, provavelmente porque no contexto ibérico o termo de comparação é o *P. canariensis*, cuja estratégia de resistência é bastante mais evidente.

A descrição das várias proveniências da *P. pinaster* em Espanha (ALÍA *et al.*, 1996), por vezes bastante pormenorizada, é esclarecedora da sua enorme variabilidade morfológica e adaptativa, alertando para a pouca relevância das generalizações que se possam efectuar a seu respeito. Ainda assim, é aceitável descrevê-la como uma espécie que concilia as estratégias defensiva e de evasão, e que manifesta os respectivos atributos em grau moderado, situando-a teoricamente numa posição intermédia entre os regimes T e R ou entre os dois

grupos de KEELEY e ZEDLER (1998) e SCHWILK e ACKERLY (2001). A informação existente (ALÍA *et al.*, 1996; CASTRO *et al.*, 1997; CARRIÓN *et al.*, 2000; MARTÍN e GIL, 2000) autoriza, contudo, um aprofundamento da análise e a individualização de três regimes de fogo:

1. Regime U. Pinhais da sub-espécie atlântica (muito raramente sujeitos a fogos naturais), com crescimentos bons ou razoáveis em estações de qualidade média ou elevada, sob a influência de precipitação anual elevada e seca estival curta. Grau de bradisporia reduzido ou moderado e casca relativamente pouco espessa ou de espessura moderada.

2. Regime T. Pinhais da sub-espécie atlântica (Sistema Central) ou mediterrânea (Sistema Ibérico) em zonas com fogos naturais relativamente frequentes, em estações de qualidade razoável, mais raramente em solos arenosos muito pobres em matéria orgânica que não permitem o desenvolvimento de um sub-coberto expressivo. A espessura da casca é moderada a elevada e a frequência de bradisporia é moderada ou reduzida. Formações abertas, disetâneas, com descontinuidade vertical bastante acentuada, ou mais densas e incluindo quercíneas.

3. Regime R. Caracteriza as formações (densas, equiétricas, sem descontinuidade vertical ou horizontal, com um estrato arbustivo muito desenvolvido) da sub-espécie mediterrânea sujeitas a seca estival prolongada em estações de baixa a média qualidade (serra de Ronda, Espadán, Meseta Castellhana, Sistema Ibérico Central). As pinhas serotinas são abundantes e a floração é bastante precoce. As árvores têm casca espessa ou muito espessa, são de porte reduzido,

frequentemente com deficiências de crescimento e forma.

De entre as espécies abordadas por KEELEY e ZEDLER (1998), são similares ao pinheiro bravo pela coexistência de características de resistência e de evasão a *P. halepensis* e a *P. brutia*, de termo-deiscência superior mas menos dotadas de características defensivas, e que são claramente englobáveis no regime R (AGEE, 1998). A *P. sylvestris*, sem pinhas serotinas, compartilha com o pinheiro bravo várias características estruturais e a variabilidade do regime de fogo, que KEELEY e ZEDLER (1998) classificam como U, e AGEE (1998) diz ser do tipo T. A estratégia mista é também evidente na *P. patula* do México, que oscila entre os regimes T e R (RODRÍGUEZ-TREJO e FULÉ, 2003), e na *P. coulteri* da Califórnia, que experimenta fogos frequentes de intensidade moderada (FISCHER et al., 1996). É possível estabelecer pontos de contacto entre a *P. pinaster* e a *P. coulteri*, como sejam a considerável variação na bradisporia, densidade da copa, desrama e estrutura do povoamento, a sobrevivência diferencial em áreas percorridas por fogo de severidade reduzida, e a persistência sob regimes de fogo distintos. Assim, e em paralelo com a *P. pinaster*, os povoamentos irregulares de *P. coulteri* mantidos por fogos de desbaste estão associados à capacidade de desrama natural, ausência de pinhas serôdias e, por vezes, à coexistência com *Quercus*, enquanto que as formações equiênias com árvores que não desramam, pinhas serotinas, e abundância de arbustos são fruto de fogos de elevada severidade.

Um pinhal bravo na serra Bermeja, Andaluzia, esteve sujeito a um regime de fogo do tipo T no período 1817-1997, com um intervalo médio de 14 anos entre

fogos consecutivos (VEGA, 2000). As árvores de maior idade sobreviveram a uma média de cinco fogos, havendo mortalidade total dos indivíduos cuja idade era inferior a 10 anos no momento do fogo. A estrutura irregular do povoamento reflecte o recrutamento após fogo superficial de intensidade reduzida a moderada, mas também a ocorrência de regeneração independente do fogo, respectivamente da responsabilidade de pinhas serotinas e não serotinas.

BROWN (2000) propõe uma nova tipologia de regimes de fogo, que tenta unificar as várias classificações existentes. A presença simultânea e relativamente equilibrada de características de resistência e evasão no pinheiro bravo é consistente com a adaptação a um regime de fogo variável, que é enquadrável no regime de severidade mista de BROWN (2000) e pode ter origens distintas: i) fogos de superfície causadores de mortalidade selectiva, que é ditada pela resistência da espécie e dimensão das árvores individuais, ii) variação entre fogo de sub-bosque e fogo de copas em fogos individuais, devido a heterogeneidade ambiental (estrutura da formação, combustível, meteorologia, topografia), e iii) alternância temporal na ocorrência de fogos de superfície e de substituição da formação.

Pinheiro bravo, *Quercus* e o regime de fogo

A paisagem florestal da Península Ibérica no Holoceno terá sido dominada por um mosaico de pinheiros e carvalhos, mais do que por bosques mistos (CASTRO et al., 1997). A plasticidade ecológica do pinheiro bravo, especialmente vincada na sub-espécie mediterrânea (ALÍA et al., 1996), quase

igual a sua distribuição bioclimática à do género *Quercus* (CARRIÓN *et al.*, 2000). Não obstante, apenas a evolução recente do conhecimento paleoecológico, em Espanha (e.g., CARRIÓN *et al.*, 2000) como em Portugal (FIGUEIRAL, 1995), veio cabalmente demonstrar a relevância do género *Pinus* em geral e da *P. pinaster* em particular como componentes da vegetação ibérica natural. Tal como sucede noutras regiões, e.g. PARK (2003), a interacção entre o regime de fogo e as características da estação controlaria o padrão espacial de ocupação e a composição relativa em *Pinus* e *Quercus*.

A existência simultânea de pinhas serôdias e não serôdias no pinheiro bravo indica que não depende do fogo para a sua perpetuação, a não ser nas poucas populações que exibem a bradisporia em grau extremo. No entanto, tudo indica que o fogo é importante para manter a espécie como um componente importante do ecossistema. Onde a ocorrência de fogos for improvável ou muito rara, a competição com os *Quercus* exercerá a pressão selectiva dominante, enquanto que na presença do fogo e em formações mistas com quercíneas, a consociação favorecerá os pinheiros de duas formas:

1. A folhada dos *Quercus* reduz a combustibilidade global, aumentando a probabilidade de sobrevivência dos pinheiros (LANDERS, 1991), e podendo também estar associada a um ambiente pós-fogo mais propício ao recrutamento de novos pinheiros (PARK, 2003).

2. Maior combustibilidade sob o copado dos pinheiros gera um padrão espacial de intensidade do fogo que limita a regeneração de *Quercus* (WILLIAMSON e BLACK, 1981; REBERTUS *et al.*, 1989a; PLATT *et al.*, 1991), segregando especialmente as duas

espécies e favorecendo a regeneração de *Pinus* (REBERTUS *et al.*, 1989b).

Estes dois efeitos estão de acordo com a hipótese de MUTCH (1970), segundo a qual a maior combustibilidade das plantas adaptadas ao fogo é responsável pela manutenção da sua posição na comunidade (MUTCH, 1970). FONDA (2001) mostrou experimentalmente que é mais intenso o comportamento do fogo associado à folhada dos pinheiros com a estratégia de resistência, comparativamente àqueles com características de evasão. Assim, o pinheiro bravo surge como uma espécie apta a explorar as suas características de facilitação do fogo e, simultaneamente, a beneficiar das propriedades de retardação do fogo exibidas pelas folhosas.

A forte competição imposta pelas quercíneas pode ser combatida por *Pinus* cujos indivíduos jovens sejam parcialmente tolerantes à sombra, cresçam rapidamente e acumulem casca precocemente (LANDERS, 1991), características que estão presentes na *P. pinaster* em maior ou menor grau. Um ciclo de fogos frequentes de intensidade reduzida a moderada mantém as espécies de pinheiros com características de resistência, mas torna o habitat mais desfavorável para as quercíneas e irá diminuindo a sua resiliência. Dependendo das características do regime de fogo, a *P. pinaster* pode também substituir a *P. nigra* (CARCAILLET *et al.*, 1997; CARRIÓN e VAN GEEL, 1999), uma espécie do tipo U, ou ser substituído pela *P. halepensis* (AGEE, 1998). Por não dispor de propriedades de resiliência, o pinheiro bravo dará progressivamente lugar a quercíneas ou matagais após uma sucessão de incêndios extensos e severos (ESCUADERO *et al.*, 1997; PAUSAS, 1999b).

Conclusão

A capacidade de persistência do pinheiro bravo na paisagem ibérica face ao fogo é bastante desigual entre populações e proveniências, exprimindo a variabilidade morfológica e de adaptações reprodutivas que a espécie exhibe. A *Pinus pinaster* tenderá a desaparecer onde a frequência de fogos de severidade elevada for incompatível com a sua reprodução, especialmente em regiões afectadas por incêndios de grande dimensão.

As limitações edáficas de uma parte substancial do território Português e as alterações climáticas que se avizinham (PEREIRA *et al.*, 2002) não são de molde a favorecer a mais óbvia solução de silvicultura preventiva de incêndios, isto é a conversão do coberto vegetal num mosaico em que a área afectada a folhosas de combustibilidade reduzida seja suficientemente expressiva. Assim, e desde que o factor fogo não seja negligenciado na instalação e condução dos povoamentos, o pinheiro bravo continuará a ser uma opção racional de arborização. As suas características intrínsecas de tolerância ao fogo de intensidade reduzida suportam claramente o uso do fogo controlado. No entanto, para que a vulnerabilidade do pinhal ao incêndio seja efectivamente reduzida não basta proceder à gestão do combustível superficial, sendo crucial a adopção de modelos de silvicultura que resultem na aquisição de uma estrutura vertical e horizontalmente descontínua que maximize a resistência individual das árvores e minimize o risco de fogo de copas.

Agradecimentos

À Fundação para a Ciência e Tecnologia, pela concessão da Bolsa SFRH/BD/3277/2000 ao primeiro autor.

Bibliografia

- AGEE, J.K., 1993. *Fire ecology of Pacific Northwest forests*. Island Press, Washington D.C.
- AGEE, J.K., 1998. Fire and pine ecosystems. In *Ecology and biogeography of Pinus* (ed. D.M. Richardson), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 193-218.
- ALÍA, R., MARTÍN, S., DE MIGUEL, J., GALERA, R., AGÚNDEZ, D., GORDO, J., SALVADOR, L., CATALÁN, G., GIL, L., 1996. *Regiones de procedencia Pinus pinaster Aiton*. Ministerio de Medio Ambiente, Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid.
- BERBIGIER, P., BONNEFOND, J.M., 1995. Measurement and modelling of radiation transmission within a stand of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait). *Ann. Sci. For.* **52** : 23-42.
- BOND, W.J., VAN WILGEN, B.W., 1996. *Fire and plants*. Population and Community Biology Series, Kluwer Academic Publishers, New York.
- BOTELHO, H.S., 1996. *Efeitos do fogo controlado em árvores de povoamentos jovens de Pinus pinaster Ait*. Dissertação de Doutoramento, UTAD, Vila Real.
- BOTELHO, H., FERNANDES, P., RUAS, L., 1998a. Modeling *Pinus pinaster* trees damage induced by up-slope wind-driven prescribed fires in Northern Portugal. In *Proc. 13th conf. on fire and forest meteorology*, IAWF, pp. 473-476.
- BOTELHO, H.S., FERNANDES, P., LOUREIRO, C., 1998c. Growth response of maritime pine (*Pinus pinaster*) trees to high-intensity prescribed fires. In *Proc. 3rd int. conf. on forest fire research & 14th fire and forest meteorology Conf.* (ed. D.X. Viegas), ADAI, Coimbra, pp. 1863-1873.

- BOTELHO, H.S., REGO, F.C., RYAN, K.C., 1998b. Tree mortality models for *Pinus pinaster* of Northern Portugal. In *Proc. 13th conf. on fire and forest meteorology*, IAWF, pp. 235-240.
- BROWN, J.K., 2000. Introduction and fire regimes. In *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on flora*. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-42-vol. 2, Rocky Mte. Res. Stn., Fort Collins, pp. 1-8.
- BURROWS, N., WARD, B., ROBINSON, A., 2000. Behaviour and some impacts of a large wildfire in the Gnaragara maritime pine (*Pinus pinaster*) plantation, Western Australia. *CALMScience* 3(2) : 251-260.
- BYRAM, G.M., 1948. Vegetation temperature and fire damage in southern pines. *Fire Control Notes* 9 : 34-36.
- BYRAM, G.M., 1958. *Some basic thermal processes controlling the effects of fire on living vegetation*. USDA For. Serv. Res. Note 114, Southeast. For. Exp. Stn., Asheville.
- CARCAILLET, C., BARAKAT, H.N., PANAIOTIS, C., LOISEL, R., 1997. Fire and late-Holocene expansion of *Quercus ilex* and *Pinus pinaster* on Corsica. *J. Veg. Sci.* 8(1) : 85-94.
- CARRIÓN, J.S., NAVARRO, C., NAVARRO, J., MUNUERA, M., 2000. The distribution of cluster pine (*Pinus pinaster*) in Spain as derived from palaeocological data: relationships with phytosociological classification. *Holocene* 10(2) : 243-252.
- CARRIÓN, J.S., VAN GEEL, B., 1999. Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion about factors of Mediterranean forest succession. *Rev. Palaeobot. Palyno.* 106 : 209-236.
- CASTRO, E.B., GONZÁLEZ, M.C., TENORIO, M.C., BOMBÍN, R.E., ANTÓN, M.G., FUSTER, M.G., MANZANEQUE, A.G., MANZANEQUE, F.G., SAIZ, J.M., JUARISTI, C.M., PAJARES, P.R., OLLERO, H.S., 1997. *Los bosques ibéricos, una interpretación geobotánica*. Editorial Planeta, S.A., Barcelona.
- CASTRO, J.F., BENTO, J., REGO, F., 1990. Regeneration of *Pinus pinaster* forests after wildfire. In *Fire in ecosystem dynamics, Proc. 3rd int. symp. fire ecology* (eds. J.G. Goldammer, M.J. Jenkins), SPB Academic Publishing, The Hague., pp. 71-75.
- DE RONDE, C., 1982. The resistance of *Pinus* species to fire damage. *S. Afr. For. J.* 122 : 22-25.
- DE RONDE, C., 1983. Controlled burning in pine stands in the Cape: the influence of crown scorch on tree growth and litterfall. *S. Afr. For. J.* 123 : 39-41.
- DE RONDE, C., GOLDAMMER, J.G., WADE, D., SOARES, R.V., 1990. Prescribed fire in industrial pine plantations. In *Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges* (ed. J. Goldammer), Springer-Verlag, Berlin, pp. 216-272.
- DUHOUX, F., 1994. *Sensibilités de plusieurs espèces arborees mediterraneennes aux stress thermiques et prediction de la mortalite apres incendie du pin d'alep et du pin pignon*. Mémoire de fin d'études, ETSIPA/INRA, Avignon.
- ESCUDERO, A., SANZ, M.V., PITA, J.M., PÉREZ-GARCÍA, F., 1999. Probability of germination after heat treatment of native Spanish pines. *Ann. For. Sci.* 56 : 511-520.
- ESCUDERO, A., BARRERO, S., PITA, J.M., 1997. Effects of high temperatures and ash on seed germination of two Iberian pines (*Pinus nigra* ssp. *salzmannii*, *P. sylvestris* var. *iberica*). *Ann. Sci. For.* 54 : 553-562.
- ESCUDERO, A., NÚÑEZ, Y., PÉREZ-GARCÍA, F., 2000. Is fire a selective force of seed size in pine species? *Acta Oecol.* 21(4-5) : 245-256.
- FAHNESTOCK, G.R., HARE, R.C., 1964. Heating of tree trunks in surface fires. *J. For.* 62 : 799-805.
- FERNANDES, P.M., 2002. *Desenvolvimento de relações preditivas para uso no planeamento de fogo controlado em povoamentos de Pinus pinaster Ait.* Dissertação de Doutoramento, UTAD, Vila Real.

- FIGUEIRAL, I., 1995. Charcoal analysis and the history of *Pinus pinaster* (cluster pine) in Portugal. *Rev. Palaeobot. Palyno.* **89** : 441-454.
- FISCHER, W.C., MILLER, M., JOHNSTON, C.M., SMITH, J.K., SIMMERMAN, D.G., BROWN, J.K., 1996. *Fire effects information system: user's guide*. USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. INT-GTR-327, Intermt. Res. Stn., Ogden.
- FONDA, R.W., 2001. Burning characteristics of needles from eight pine species. *For. Sci.* **47**(2) : 390-396.
- FREITAS, H., 1995. *Efeitos do fogo nos processos regenerativos do Pinus pinaster*. Rel. Fin. de estágio da Lic. em Eng^a Florestal, UTAD, Vila Real.
- GAUTHIER, S., BERGERON, Y., SIMON, J.P., 1993. Cone serotiny in jack pine: ontogenetic, positional, and environmental effects. *Can. J. For. Res.* **23** : 394-401.
- GAUTHIER, S., BERGERON, Y., SIMON, J.P., 1996. Effects of fire regime on the serotiny level of jack pine. *J. Ecol.* **84** : 539-548.
- HARE, R.C., 1961. *Heat effects on living plants*. USDA For. Serv. Occas. Pap. 183, South. For. Exp. Stn., Asheville.
- HARE, R.C., 1965. Contribution of bark to fire resistance of southern trees. *J. For.* **63** : 248-251.
- HARMON, M.E., 1984. Survival of trees after low-intensity surface fires in Great Smoky Mountains National Park. *Ecology* **65**(3) : 796-802.
- HENGST, G.E., DAWSON, J.O., 1994. Bark properties and fire resistance of selected tree species from the central hardwood region of North America. *Can. J. For. Res.* **24** : 688-696.
- HERNANDO, C., GUIJARRO, M., SANTOS, J.A., 1995. Determinación de la relación superficie/volumen de las acículas muertas. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* **4**(1) : 73-85.
- JACKSON, J.F., ADAMS, D.C., JACKSON, U.B., 1999. Allometry of constitutive defense: a model and a comparative test with tree bark and fire regime. *Am. Nat.* **153**(6) : 614-632.
- JRC, 2003. *Update to the report 'The European Forest Fires Information System (EFFIS) results on the 2003 fire season in Portugal' (Sept. 15, 2003)*. European Commission, Directorate General, Institute for Environment and Sustainability, Land Management Unit, Ispra.
- KEELEY, J.E., ZEDLER, P.H., 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. In *Ecology and biogeography of Pinus* (ed. D.M. Richardson), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-250.
- LANDERS, J.L., 1991. Disturbance influences on pine traits in the Southeastern United States. In *High intensity fire in wildlands: management challenges and options, Proc. 10th Tall Timbers fire ecology conf.*, Tall Timbers Res. Stn., Tallahassee, pp. 61-97.
- LANNER, R.M., 1998. Seed dispersal in *Pinus*. In *Ecology and biogeography of Pinus* (ed. D.M. Richardson), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 281-295.
- LUIS-CALABUIG, E., TORRES, O., VALBUENA, L., CALVO, L., MARCOS, E., 2002. Impact of large fires on a community of *Pinus pinaster*. In *Fire and biological processes* (eds. L. Trabaud, R. Prodon), Backhuys Publishers, Leiden, pp. 1-12.
- MARTIN, R.E., 1963. Thermal properties of bark. *Forest Products Journal* **13**(10) : 419-426.
- MARTÍN, R.T., GIL, L., 2000. Adaptación reproductiva de las especies forestales ante el fuego. In *La defensa contra incendios forestales: fundamentos y experiencias*. McGraw-Hill, Madrid, pp. 4.36-4.66.
- MARTÍNEZ, E., MADRIGAL, J., HERNANDO, C., GUIJARRO, M., VEGA, J.A., PÉREZ-GOROSTIAGA, P., FONTURBEL, M.T., CUIÑAS, P., ALONSO, M., BELOSO, M., 2002. Effect of fire intensity on seed dispersal and early regeneration in a *Pinus pinaster* forest. In *Proc. IV int. conf. forest on fire research & 2002 wildland fire safety summit* (ed. D.X. Viegas), Millpress Science Publishers, Rotherdam, CD-ROM

- MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, J.J., MARÍN, A., HERRANZ, J.M., FERRANDIS, P., HERAS, J., 1995. Effects of high temperatures on germination of *Pinus halepensis* Mill. and *P. pinaster* Aiton subsp. *pinaster* seeds in southeast Spain. *Vegetatio* **116**(1) : 69-72.
- MAUGÉ, J.P., 1987. *Le pin maritime premier résineux de France*. Centre de Productivité & d'Action Forestière d'Aquitaine, Institut pour le Développement Forestier, Paris.
- MCCORMICK, J., 1976. *Recovery of maritime pine (Pinus pinaster) after severe crown scorch*. Res. Pap. No. 20, Forests Dept. of West. Austr., Perth.
- MCRAE, D.J., TODD, B., OGILVIE, C.J., 1991. A prescribed fire ignition expert system for Canada. In *Proc. 11th conf. fire and forest meteorology* (eds., P.L. Andrews, D.F. Potts), SAF Pub. 91-04, Soc. Am. For., Bethesda, pp. 234-241.
- 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 Ecol.* **16** : 557-567.
- MUTCH, R.W., 1970. Wildland fires and ecosystems - a hypothesis. *Ecology* **51**(6) : 1046-1051.
- NICOLAS, A., GANDULLO, J.M., 1967. *Ecología de los pinares españoles. 1. Pinus pinaster Ait.* Ministerio de Agricultura, Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias, Madrid.
- OLIVEIRA, A.C., PEREIRA, J.S., CORREIA, A.V., 2000. *A silvicultura do pinheiro bravo*. Centro Pinus, Porto.
- PARK, A., 2003. Spatial segregation of pines and oaks under different fire regimes in the Sierra Madre Occidental. *Plant Ecol.* **169** : 1-20.
- PAUSAS, J.G., 1999a. Mediterranean vegetation dynamics: modelling problems and functional types. *Plant Ecol.* **140** : 27-39.
- PAUSAS, J.G. 1999b. Response of plant functional types to changes in the fire regime in Mediterranean ecosystems: a simulation approach. *J. Veg. Sci.* **10** : 717-722.
- PEET, G.B., MCCORMICK, J., 1971. *Short-term responses from controlled burning and intense fires in the forests of Western Australia*. For. Dept. West. Austr. Bull. No. 79, Perth.
- PEREIRA, J.S., CORREIA, A.V., CORREIA, A.P., BRANCO, M., BUGALHO, M., CALDEIRA, M., CRUZ, C., FREITAS, H., OLIVEIRA, A., PEREIRA, J.M., REIS, R., VASCONCELOS, M.J. 2002. Forests and biodiversity. In *Climate change in Portugal. Scenarios, impacts and adaptation measures - SIAM project* (eds. F.D. Santos, K. Forbes, R. Moita), Gradiva, Lisboa, pp. 367-417.
- PLATT, W.J., GLITZENSTEIN, J.S., STRENG, D.R., 1991. Evaluating pyrogenicity and its effects on vegetation in longleaf pine savannas. In *High intensity fire in wildlands: management challenges and options, Proc. 17th Tall Timbers fire ecology conf.*, Tall Timbers Res. Stn., Tallahassee, pp. 61-97.
- REBERTUS, A.J., WILLIAMSON, G.B., MOSER, B., 1989a. Longleaf pine pyrogenicity and turkey oak mortality in Florida xeric sandhills. *Ecology* **70**(1) : 60-70.
- REBERTUS, A.J., WILLIAMSON, G.B., MOSER, B., 1989b. Fire-induced changes in *Quercus laevis* spatial pattern in Florida sandhills. *J. Ecol.* **77** : 638-650.
- REGO, F.C., 1986. *Effects of prescribed fire on vegetation and soil properties in Pinus pinaster forests of Northern Portugal*. PhD thesis, University of Idaho, Moscow.
- REYES, O., CASAL, M., 1998a. Are the dominant species in NW Spain fire-prone? In *Fire management and landscape ecology* (ed. L. Trabaud), IAWF, pp. 177-188.
- REYES, O., CASAL, M., 1998b. Germination of *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *Eucalyptus globulus* in relation to the amount of ash produced in forest fires. *Ann. Sci. For.* **55** : 837-845.
- RICHARDSON, D.M., RUNDEL, P.W., 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. In *Ecology and biogeography of Pinus* (ed. D.M. Richardson), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-46.
- RODRÍGUEZ-TREJO, D., FULÉ, P., 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *Int. J. Wildland Fire* **12**(1) : 23-37.

- RYAN, K.C., 1998. Analysis of the relative value of morphological variables in predicting fire-caused tree mortality. In *Proc. 3rd int. conf. on forest fire research & 14th fire and forest meteorology conf.* (ed. D.X. Viegas), ADAI, Coimbra, pp. 1511-1526.
- RYAN, K.C., REINHARDT, E.D., 1988. Predicting postfire mortality of seven western conifers. *Can. J. For. Res.* **18** : 1291-1297.
- RYAN, K.C., RIGOLOT, E., BOTELHO, H., 1994. Comparative analysis of fire resistance and survival of Mediterranean and North-American conifers. In *Proc. 12th conf. fire and forest meteorology*, SAF Pub. 94-02, Soc. Am. For., Bethesda, pp. 701-708.
- SCHWILK, D.W., ACKERLY, D.D., 2001. Serotiny and flammability as strategies: correlated evolution in pines. *Oikos* **94** : 326-336.
- SEVA, J.P., A. VALDECANTOS, A., VILAGROSA, A., CORTINA, J., BELLOT, VALLEJO, V.R., 2000. Seedling morphology and survival in Mediterranean tree and shrub species. In *Proc. Mediterranean desertification research results and policy implications* (eds. P. Balabanis, D. Peter, A. Ghazi, M. Tsogas), European Commission, Directorate-General Research, pp. 397-406.
- TAPIAS, R., GIL, L., FUENTES-UTRILLA, P., PARDOS, J.A., 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn., and *P. pinea* L. *J. Ecol.* **89** : 629-638.
- VALBUENA, L., CALVO, L., 1998. Seedling establishment after a wildfire in *Pinus pinaster* Ait. and *Pinus nigra* Arn. stands. In *Proc. 3rd int. conf. forest fire research & 14th conf. fire and forest meteorology* (ed. D.X. Viegas), ADAI, pp. 1901-1911.
- VAN WAGNER, C.E., 1977. Conditions for the start and spread of crown fire. *Can. J. For. Res.* **3** : 373-378.
- VÁZQUEZ, A., MORENO, J.M., 1998. Patterns of lightning-, and people-caused fires in Peninsular Spain. *Int. J. Wildland Fire* **8**(2) : 103-115.
- VEGA, J.A., 1978. Utilización del fuego controlado en las comunidades vegetales de Galicia. *Bol. Estac. Central Ecol.* **7**(14) : 3-19.
- VEGA, J.A., 2000. Resistencia vegetativa ante el fuego a través de la historia de los incendios. In *La defensa contra incendios forestales: fundamentos y experiencias*, McGraw-Hill, Madrid, pp. 4.66-4.85.
- VEGA, J.A., BARA, S., GIL, M.C., 1983. Prescribed burning in pine stands for fire prevention in the NW of Spain: some results and effects. *Freiburger Waldschutz Abhandlungen* **4** : 49-74.
- VEGA, J.A., BARA, S., GIL, M.C., 1985. Algunos efectos a corto plazo del fuego prescrito en pinares de Galicia. In *Estudios sobre prevención y efectos ecológicos de los incendios forestales*, MAPA, ICONA, Madrid, pp. 103-145.
- VEGA, J.A., CUIÑAS, P. BARÁ, S., FONTURBEL, M.T., SANTOS, J.A., ROZADOS, M.J., ALONSO, M., BELOSO, M.C., CALVO, E., 1993. *Informe final del proyecto Forest Fire Prevention through Prescribed Burning: Experimental Study on Fire Effects on Litter and Soil*, contract no. CE/STEP-CT90-0087, CIF, Lourizán.
- WILLIAMSON, G.B., BLACK, E.M., 1981. High temperature of forest fires under pines as a selective advantage over oaks. *Nature* **293** : 643-644.

Entregue para publicação em Janeiro de 2004
 Aceite para publicação em Agosto de 2004