

Curso 2009/10
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/31
I.S.B.N.: 978-84-7756-977-0

JAVIER RAÚL MÉNDEZ HERNÁNDEZ

**Análisis del impacto del fuego
en la regeneración sexual del pino canario
a lo largo de una cronosecuencia de incendios
en la isla de La Palma (Canarias)**

Directores

**ANTONIO GALLARDO CORREA
JOSÉ MARÍA FERNÁNDEZ-PALACIOS MARTÍNEZ**



SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS
Serie Tesis Doctorales

A mi familia.

La frase más excitante que se puede oír en ciencia, la que anuncia nuevos descubrimientos, no es “¡Eureka!” (¡Lo encontré!), sino “Es extraño...”.

Isaac Asimov.

Agradecimientos

A mis directores Antonio y José María por la oportunidad que me brindaron al confiar en mí para realizar esta tesis.

Al Cabildo Insular de La Palma por la financiación de este trabajo mediante un convenio de colaboración y al Ministerio de Ciencia y Tecnología por financiar este trabajo con los Proyectos de Investigación REN 2003-08620-C0201 y CGL 2006-13665-C02-01.

Al jefe y los miembros de la Unidad Insular de Medio Ambiente del Cabildo Insular de La Palma, especialmente a Feluco, Ñemo y Julio, sin cuya ayuda todo este trabajo no hubiera sido posible, o hubiese sido muchísimo más difícil.

A Cordobés por hacernos sentir que en Los Tiles estábamos en nuestra casa.

A Rosa Elena y el resto del personal del Laboratorio de Agrobiología “Juan José Bravo” de Miraflores por permitirnos utilizar sus instalaciones siempre que lo necesitamos.

A todos aquellos que nos echaron una mano en el trabajo de campo: Zoilo, Esther, Tini, Diana, Florance, Aitana, Lissi, Lea, Tamar, Gloria, Ignacio, Marie, Óscar, Juando, Rudi, Atis, Yurena, Jessica y Celia.

Al clan gallego, Jorge, Xandra, Rocío y Roxana, que marcaron un antes y un después en este trabajo, el frío dejó de existir.

A los compañeros y amigos del Área de Ecología de la Universidad de La Laguna.

A Gustavo, compañero de penas y alegrías, bajo la lluvia, la nieve, el sol, haga frío o calor.

A los pinos por no arder mientras estábamos con ellos.

A La Palma y a los palmeros por ser tan amables y tener tan buenos restaurantes.

A mi familia, Lydia, Mamá, Papá y las niñas, por todo su apoyo incondicional a pesar de que a veces no entendieran para qué pasábamos tantas penalidades,

A Leíta, sin ella, todo sería nada.

Todos y cada uno de ellos forman parte de esta tesis.

Javier Raúl Méndez Hernández,

San Cristóbal de La Laguna, abril de 2010.

ÍNDICE

_Toc261255125

Capítulo 1. Introducción	1
El fuego como agente natural	1
Influencia del ser humano en los incendios forestales	3
Pinos y resistencia al fuego	5
El pino canario y los pinares de Canarias.....	9
El pino canario y el fuego.....	13
Objetivo y estructura de este trabajo	16
Capítulo 2. Área de estudio y diseño experimental	19
Área de estudio	19
Diseño experimental	23
Periodicidad del muestreo	27
Descripción general de las parcelas	27
Capítulo 3. Lluvia de semillas, regeneración y mortalidad en plántulas de <i>Pinus canariensis</i>	47
Introducción.....	47
Metodología.....	49
Área de estudio y diseño experimental.....	49
Toma de datos.....	49
Análisis estadístico.....	52
Resultados	52
Lluvia de semillas	53
Germinación	53
Mortalidad	56
Densidad de plántulas.....	59
Tasa de germinación	65
Depredación.....	68
Correlaciones	72
Discusión.....	73

Capítulo 4. Supervivencia de las plántulas de <i>Pinus canariensis</i>	83
Introducción.....	83
Metodología.....	85
Área de estudio y diseño experimental.....	85
Toma de datos.....	85
Análisis estadístico.....	87
Resultados	87
Discusión.....	95
Capítulo 5. Distribución espacial de las plántulas de <i>Pinus canariensis</i>	103
Introducción.....	103
Material y Métodos	105
Área de estudio y diseño experimental.....	105
Toma de datos.....	105
Análisis de datos	106
Resultados	109
Discusión.....	119
Capítulo 6. Rendimiento cuántico fotosintético de las plántulas de <i>Pinus canariensis</i>	125
Introducción.....	125
Metodología.....	127
La fluorescencia de la clorofila.....	127
Medición de la fluorescencia de la clorofila.....	128
Área de estudio y diseño experimental.....	129
Toma de datos.....	129
Análisis estadístico.....	132
Resultados	132
Discusión.....	148
Discusión final.....	155
Conclusiones	163
Referencias.....	167
Anexo.....	189

INTRODUCCIÓN



Capítulo 1. Introducción

El fuego como agente natural

La germinación y el establecimiento de nuevos individuos resultan de vital importancia para el mantenimiento de cualquier ecosistema. La regeneración o la sucesión vegetal se pueden considerar como la suma de procesos por los que un dosel individual es reemplazado por otro. En una sucesión ecológica, una comunidad cambia o se transforma en otra en la que los individuos tienden a ser de especies diferentes a las iniciales. Esto implica la inmigración y extinción de especies, junto con cambios en la abundancia relativa de las mismas. A su vez, este proceso ocurre porque para cada especie, la probabilidad de establecerse cambia con el tiempo, en la medida en que se alteran los factores abióticos (como la intensidad de luz o las condiciones del suelo) y los bióticos (como la abundancia de depredadores o la capacidad de competencia) óptimos para cada especie (Crawley, 1986).

En la regeneración de un bosque maduro, las mismas especies, al menos en promedio, están representadas en aproximadamente las mismas proporciones después de cada ciclo de regeneración (por ejemplo, después de que todos los individuos presentes en un momento dado hayan sido reemplazados). Esta regeneración depende de multitud de factores bióticos y abióticos que influyen en las diferentes fases del ciclo de vida de las especies. Entre los factores bióticos más destacados se incluyen la disponibilidad de semillas (tanto por la existencia de bancos de semillas o de individuos parentales cercanos), las interacciones de las plantas con los dispersores, la depredación sobre semillas y plántulas, la incidencia de patógenos o la competencia inter e intraespecífica. Entre los factores abióticos más destacados están la variación espacial del régimen lumínico y de las características físicas y químicas del suelo. Todos estos factores limitan la supervivencia y el establecimiento de cada una de las fases de la regeneración, el llamado “reclutamiento” de individuos, lo que determina la entrada de nuevos individuos a la población. Algunos bosques maduros poseen escasa regeneración reciente, y la estructura de edades está dominada por individuos bastante antiguos (Hutchings, 1997). Para las especies forestales que los forman la regeneración está estrechamente relacionada con la dinámica de perturbaciones, de modo que la ocurrencia de estas es fundamental para la persistencia de la especie y la comunidad (Mutch, 1970; Wimberly y Spies, 2001; Zhu *et al.*, 2003; Peters *et al.*, 2005; Mori *et al.*, 2007; Arévalo y Fernández-Palacios, 2008; Outcalt, 2008). Por lo tanto, comprender cómo actúan estos parámetros que determinan la regeneración después

de una perturbación ha sido durante mucho tiempo un objetivo esencial de investigación en ecología forestal (Clark *et al.*, 1999; Greene *et al.*, 1999).

La perturbación de un ecosistema se define como cualquier evento aislado en el tiempo que altera la estructura del ecosistema, comunidad o población y cambia la disponibilidad de recursos o las condiciones físicas del medio (White y Pickett, 1985). Las perturbaciones son ubicuas, inherentes e inevitables, y afectan a todos los ecosistemas y niveles de los mismos, a su estructura, composición de especies, tipo de sustrato o disponibilidad de recursos, siendo las principales creadoras de heterogeneidad espacial (Platt, 1975; Loucks *et al.*, 1985; Collins y Glenn, 1988; White y Jentsch, 2001). Esto las convierte en un factor crucial en la creación y mantenimiento de la biodiversidad, debido a que actúan como una fuerza evolutiva que provoca la adaptación de las especies (Darwin, 1859). Entre las perturbaciones más habituales se encuentran los incendios forestales, erupciones volcánicas, tormentas, inundaciones, plagas de insectos o patógenos, y los herbívoros, cuyos impactos dependen de su extensión, duración y frecuencia (White y Pickett, 1985). Por lo tanto, la estructura y composición de los ecosistemas están fuertemente influidas por la actuación de perturbaciones en el pasado y el presente y de los procesos que estas desencadenan.

A través de restos de carbón fosilizado de helechos Lycopsidos, Cladoxylales y de la protogimnosperma *Archaeopteris* se han encontrado evidencias de la existencia de incendios forestales naturales tan antiguos como los propios bosques, en el Devónico Medio, hace 390 millones de años, mucho antes de la aparición del ser humano (Rowe y Jones, 2000). Desde entonces, eventos naturales como los rayos asociados a las tormentas, la actividad volcánica o la caída de piedras que generan chispas entre otros factores, han estado provocando incendios forestales cíclicamente (Pyne, 1982; Naveh, 1990; Latham y Williams, 2001). Esta exposición recurrente a los incendios ha actuado como una fuerza selectiva, de manera que especies y comunidades enteras han desarrollado estrategias que no solo les permiten sobrevivir al fuego, sino que incluso algunas lo requieren para completar su ciclo vital (Mutch, 1970; Naveh, 1990).

La recurrencia de estos incendios forestales varía entre ecosistemas, siendo la región del cinturón tropical donde se concentra la mayoría de los incendios en el mundo, seguida por las zonas de clima mediterráneo y las regiones boreales (Dwyer *et al.*, 2000; Bond *et al.*, 2005). En estas regiones se encuentran los ecosistemas en los que el fuego juega un papel crucial para su mantenimiento como las praderas y sabanas, zonas de matorrales y bosques mediterráneos, bosques de coníferas y comunidades de eucaliptos en Australia (Naveh, 1990; Moreno y Oechel, 1994; Begon *et al.*, 1996). En estos ecosistemas aparecen especies con estrategias que no solo les permiten superar incendios periódicos, sino que incluso les favorecen, como por

ejemplo la abundancia de aceites inflamables en la composición de la hojarasca de algunas especies de eucaliptos, que provocan que la frecuencia de incendios en estos ecosistemas sea mayor que en otros ecosistemas sin especies que estén adaptadas a los incendios (Mutch, 1970).

Estas estrategias se pueden dividir en dos tipos, las que permiten a los individuos sobrevivir al incendio o en las que los individuos no sobreviven pero se mantiene la población de la especie (Vines, 1968; Harmon, 1984; Ryan y Reinhardt, 1988; Lamont, 1991; Keeley y Fotheringham, 2000; Whelan, 2002). En estas estrategias se incluyen características tanto morfológicas como fisiológicas con las que, por un lado, se protegen los tejidos de la planta de los daños producidos por el fuego para así aumentar la supervivencia durante el incendio, como una corteza gruesa u órganos de almacenamiento subterráneos como los lignotubérculos. Por otro lado, existen respuestas de aumento de la vitalidad tras un incendio, como la estimulación de la floración o el rebrote, la tolerancia a la sequía, tasas de crecimiento elevado y hojas con corto periodo de vida. Por último, algunas estrategias consisten en posponer el establecimiento de las plántulas hasta la aparición de un entorno adecuado tras el incendio, como es la serotinia y la germinación estimulada por el humo o el calor liberados en el incendio. Algunos ejemplos destacables de especies bien adaptadas son el árbol banga (*Xanthorrhoea preissii*) en Australia, una especie que rebrota de manera vigorosa tras un incendio y que además posee conos serótinicos y floración estimulada por el fuego (Bell, 1994), o el pino canario (*Pinus canariensis*), endémico de las Islas Canarias, que está triplemente protegido mediante conos serótinicos, capacidad de rebrote tras un incendio y una gruesa corteza (Climent *et al.*, 2004).

Influencia del ser humano en los incendios forestales

Con la expansión de *Homo erectus*, por África y Eurasia, hace aproximadamente unos 800.000 años, pero sobre todo tras la expansión de los humanos modernos (*H. sapiens sapiens*), desde hace aproximadamente 100.000 años, el fuego comenzó a ser utilizado de forma intencionada para facilitar nuestra forma de vida. En espacios continentales, el uso del fuego estaría localizado principalmente en los terrenos cercanos a los asentamientos y se utilizaría para acondicionarlos para el desarrollo de una pequeña actividad ganadera y agrícola (Ryan, 2000). La extensión e intensidad de estos incendios estaría limitada únicamente por la cantidad y continuidad del combustible vegetal en las zonas adyacentes a los asentamientos. En islas oceánicas, aunque no existen muchos estudios al respecto, este impacto sería más importante al ser menor la extensión de los ecosistemas afectados y puesto que

estos evolucionaron en ausencia de la presencia humana (Cuddihy y Stone, 1990; Bergenson, 1991; Smith y Tunison, 1992; Stephens y Libby, 2006; de Nascimento *et al.*, 2009). Aunque en la cuenca mediterránea existen evidencias del uso del fuego por humanos desde hace al menos medio millón de años (Dietrich, 1928; Pfeiffer, 1969; Naveh, 1975; Ikeya y Poulianos, 1979; Wright y Bailey, 1982), es en los últimos 4.000 años cuando se altera sustancialmente el régimen natural de incendios. El desarrollo de las culturas actuó conjuntamente con los cambios climáticos registrados desde el comienzo del Holoceno para modificar los regímenes de incendios anteriores y transformar radicalmente el paisaje (Naveh, 1990; Carcaillet, 1998; Carrión *et al.*, 2010).

El panorama forestal actual ha sido determinado por los acontecimientos históricos, las fluctuaciones en el tamaño de las poblaciones humanas y los sistemas de explotación característicos de cada época, de manera que se puede trazar un patrón común entre los principales núcleos de civilización de Europa, América y Asia. En las primeras civilizaciones, se produce una explotación intensa de los bosques, aunque principalmente en la vecindad de los grandes asentamientos humanos, quedando relativamente a salvo las extensiones de terreno más alejadas (Le Maitre, 1998). Es a partir del siglo XIV, pero sobre todo durante la revolución industrial, con el nuevo aumento de la población, la consiguiente roturación de nuevas tierras, y la demanda de madera para la construcción y consumo humano, cuando se produce la destrucción a gran escala de los bosques presentes hasta ese momento (Dietrich, 1928; Le Maitre, 1998; Blanco *et al.*, 2005).

En el siglo XX se produce un nuevo cambio socioeconómico en los países de la Europa mediterránea. El aumento de los sectores dedicados a la industria, construcción y servicios y el consiguiente traslado del peso poblacional a las ciudades, conllevaron la despoblación de zonas rurales, la disminución del uso del monte y del pastoreo y el abandono de grandes superficies de cultivo. Consecuentemente, aunque ha habido una recuperación parcial de los bosques, gran parte del paisaje actual de la Europa mediterránea está compuesto de comunidades vegetales de etapas de sucesión tempranas, con una gran cantidad y continuidad de combustible. Esto permite que un pequeño incendio se pueda extender fácilmente en miles de hectáreas a través de campos abandonados y bosques adyacentes (Pausas, 2004; Duguay y Vallejo, 2008). Como resultado, en el área mediterránea se han alcanzado unas 600.000 hectáreas (ha) de media anual de superficie quemada (Alexandrian *et al.*, 1999), siendo 2007 el año con mayor extensión quemada de los últimos 28 años (Camia *et al.*, 2008).

A pesar de la importancia de la regeneración para el mantenimiento de los ecosistemas, tanto en los sometidos a perturbaciones como en los que no, y de las consecuencias que sobre ella tienen los incendios forestales, los estudios de

regeneración tras un incendio suelen abarcar pocos años, siendo escasos los estudios que alcanzan más de 20 años de seguimiento (Trabaud *et al.*, 1985; Halpern, 1989; Thanos y Marcou, 1991; Thanos *et al.*, 1996; Arianoutsou y Ne'eman 2000; Arévalo *et al.*, 2001; Calvo *et al.*, 2003). A más largo plazo son poco conocidos los procesos de reclutamiento de las últimas fases del ciclo vital, así como los procesos de recuperación del suelo, los cambios en la composición de nutrientes o la recuperación de la cobertura arbórea y cómo dichos procesos afectan a la regeneración (González-Pérez *et al.*, 2004; Certini, 2005; Durán *et al.*, 2008).

En la medida que el fuego existe y existirá siempre, los incendios forestales deben ser asumidos como elementos asociados al ecosistema. Para el mantenimiento de los espacios naturales y su biodiversidad es de vital importancia conocer si las especies que han convivido con el fuego pero con un régimen de incendios diferente, se ven afectadas por los regímenes de fuegos creados por la acción humana, o por el contrario, si las adaptaciones que han adquirido durante su evolución les permiten sobrevivir y mantenerse en esta configuración del espacio natural creada por el ser humano. El desafío es manejar tanto los incendios naturales como culturales, en los paisajes dominados por bosques, para compaginarlos con las necesidades de la sociedad.

Pinos y resistencia al fuego

Pinus es el género de coníferas con mayor número de especies en el mundo, más de 100, de las cuales 12 se encuentran de manera natural en Europa. Es el género de árboles más extendido en el hemisferio norte (Price *et al.*, 1998), existiendo tan sólo una especie autóctona en el hemisferio sur (*P. merkusii* en el sudeste asiático y Sumatra). Este género tiene gran importancia económica puesto que es una fuente substancial de madera, pasta para papel, resinas y en muchas zonas se utilizan sus semillas (piñones) como alimento. Los bosques de pinos crecen en áreas con condiciones climáticas y edáficas muy variadas, afectando a los procesos biogeoquímicos, hidrológicos y a los regímenes de incendios (Richardson y Rundell, 1998). Los bosques boreales, donde los pinos son un componente elemental, desempeñan un papel significativo en el control del clima global, reduciendo el efecto albedo de la nieve y produciendo inviernos más cálidos de lo que serían sin la presencia de árboles (Bonan *et al.*, 1992). Todo esto convierte a *Pinus* en el género de árboles ecológica y económicamente más importante del mundo (Richardson y Rundel, 1998).

Los primeros fósiles del género (*Pinus belgica*) aparecen aproximadamente durante el Cretácico temprano, hace unos 130 millones de años, en latitudes intermedias del paleocontinente Laurasia, en lo que actualmente es el noreste de Estados Unidos y

oeste de Europa. Es al final del Eoceno, hace unos 34 millones de años, cuando quedan definidas las líneas evolutivas que originarían la mayoría de especies actuales, entre ellas las que darán lugar a los pinos mediterráneos, incluyendo al pino canario, en la rívera de lo que era el Mar de Tethys (Millar, 1993). Actualmente, en la región de la cuenca mediterránea existen diez especies de pinos, *P. brutia*, *P. canariensis*, *P. halepensis*, *P. heldreichii*, *P. mugo*, *P. nigra*, *P. pinaster*, *P. pinea*, *P. sylvestris*, y *P. uncinata*, que en conjunto cubren una superficie aproximada de 13 millones de hectáreas (casi el 25% de la superficie forestal de la región) (Barbéro *et al.*, 1998).

Para estas especies de pinos mediterráneos, el fuego ha sido una de las perturbaciones más frecuentes (Agee, 1998), influyendo decisivamente en su evolución y radiación (Keeley y Zedler, 1998), dotándolas de adaptaciones especializadas en un amplio abanico de condiciones ambientales e influyendo en su distribución a lo largo del hemisferio norte. Esto ha llevado a los pinares a ser uno de los ecosistemas más adaptados a los incendios forestales, cuyas especies presentan diversas estrategias vegetativas y sexuales en respuesta a la intensidad y frecuencia de los incendios forestales en su hábitat (Keeley y Zedler, 1998). Agee (1998) clasificó las adaptaciones del género *Pinus* al fuego en función del régimen de incendios, su intensidad y su extensión, aunque una misma especie puede estar presente en zonas con regímenes diferentes. Este autor diferencia entre:

- Pinos de régimen de incendios de baja intensidad: son pinos típicamente resistentes al fuego. Poseen aislamiento de los tejidos internos mediante una corteza gruesa en el tronco y ramas, así como acículas relativamente gruesas, lo que permite a los individuos sobrevivir al fuego. Su estructura de copa y la presencia de fenómenos de autoaclareo evitan que el fuego pueda alcanzar la copa. Especies con estas características serían *P. nigra* y *P. uncinata*.
- Pinos de régimen de incendios de elevada intensidad: en estos fuegos se produce una mortalidad generalizada. Los pinos bajo estos regímenes de incendios se clasifican o bien como “evasores” (*evaders*), que poseen un banco de semillas aéreo dentro de piñas serótinas que se abren tras el incendio resultando en un desarrollo masivo de plántulas, o pinos “tolerantes” (*endurers*) que se regeneran vegetativamente tras el incendio. Pinos típicos de estos regímenes son *P. pinaster* y *P. halepensis*.
- Pinos con régimen de incendios moderado o intermedio: en estos regímenes de incendios aparecen combinaciones de las diferentes estrategias. Entre las especies adaptadas a este régimen de incendios están *P. sylvestris* y *P. contorta*.

Las estrategias de regeneración tras un incendio basadas en la reproducción sexual y la promoción de semillas consisten en el almacenamiento de semillas en conos cerrados mantenidos en la bóveda (serotinia) (ver revisiones en Naveh, 1990; Tapias *et al.*, 2004). Estos conos permanecen cerrados hasta que son expuestos a elevadas temperaturas que provocan su apertura y la liberación de las semillas contenidas en ellos. Las semillas así liberadas tras un fuego encuentran unas condiciones más favorables para su germinación y establecimiento (p.ej. cuando la competencia por la luz, humedad y nutrientes es menor).

P. brutia y *P. halepensis* son dos especies muy cercanas genéticamente (Wang, 1999), que se distribuyen en bosques secos, de tipo mediterráneo, de Europa, Asia occidental y del norte de África. Ambas especies presentan una elevada tasa de mortalidad en adultos tras un incendio, y su regeneración tras el fuego es exclusivamente a través de semillas almacenadas en piñas serótinas. En el pino carrasco o pino de Alepo (*P. halepensis*), la liberación de semillas se produce únicamente tras un incendio, mientras que el pino de Creta (*P. brutia*) posee un porcentaje de piñas no serótinas que liberan semillas durante el final del verano y el otoño (Arianoutsou y Ne'eman, 2000; Thanos y Doussi, 2000). En los bosques de *P. halepensis* se alcanza la máxima densidad de plántulas al final del primer año tras el incendio, mientras que no aparecen nuevas plántulas a partir del segundo año. En esos primeros años tras el incendio es cuando se produce también mayor mortalidad de los individuos germinados debido al estrés, mientras que a partir del segundo y tercer año esta mortalidad se estabiliza en una tasa mucho más baja que la inicial debido a fenómenos de competencia intra e inter específica, así como a ataques de patógenos (Thanos y Doussi, 2000). En *P. brutia*, la regeneración tras un incendio sigue un patrón parecido de dispersión inicial masiva de semillas seguida de una mortalidad elevada de esa cohorte, aunque menor que la observada para el pino de Alepo o pino carrasco, debido a la mayor tolerancia a la sequía de sus plántulas (Thanos y Marco, 1993). Además, *P. brutia* también se regenera vigorosamente de manera natural en ausencia de incendios forestales (Boydak, 2004; Fyllas *et al.*, 2008). A pesar de estar bien adaptado a los incendios forestales, *P. halepensis* presenta problemas de regeneración cuando la frecuencia de incendios es elevada (Eugenio *et al.*, 2006).

P. heldreichii se distribuye por la península de Los Balcanes y el sur de Italia. Aunque no existen estudios suficientes parece que el fuego favorece su recuperación, aunque la regeneración se produce también en ausencia de incendios (Borghetti *et al.*, 1989; Meštrović, 2007).

P. mugo y *P. uncinata*, son dos especies estrechamente relacionadas, hasta el punto de que la segunda se considera una subespecie de la primera (*P. mugo* ssp. *uncinata*) (Christensen, 1987). El primero crece generalmente por encima de los 1.500 m hasta

los 2.500 m de altitud, desde los Alpes orientales hasta los Balcanes, mientras que el segundo aparece también en zonas de alta montaña de los Alpes, los Vosgos y los Pirineos. Aunque para estas especies no hay muchos datos del desarrollo de la regeneración tras un incendio forestal, parece que la extensión actual de *P. mugo* está influida por el régimen de incendios sufrido desde el Holoceno (Stähli *et al.*, 2006).

P. nigra, conocido como pino negral, pino salgareño o pino laricio, se encuentra distribuido por toda la cuenca mediterránea. Con un régimen de incendios de baja intensidad, la supervivencia de adultos de esta especie puede llegar al 80%, pero baja dramáticamente si el incendio es de elevada intensidad (Retana *et al.*, 2002; Fernandes *et al.*, 2008). Aunque sus semillas germinan en una elevada proporción a cualquier temperatura y condición de luz (Escudero *et al.*, 2002), esta especie no posee piñas serótinas, por lo que la regeneración tras un incendio en un área, depende del aporte de semillas de individuos supervivientes o circundantes que sean capaces de producir semillas (Retana *et al.*, 2002). En ausencia de incendios también presenta dificultades en la regeneración debido a la baja tolerancia al estrés hídrico de sus plántulas (Fyllas *et al.*, 2008).

P. pinaster conocido comúnmente como pino rodeno, pino resinero, pino marítimo o pino negral (no confundir con *P. nigra*), está ampliamente distribuido por la cuenca mediterránea occidental, ocupando más de cuatro millones de hectáreas. Esta especie se considera tradicionalmente como germinadora obligada, aunque presenta una elevada variabilidad en las características relacionadas con los incendios forestales, como una proporción muy variable de piñas serótinas o diferencias en el grosor de la corteza entre poblaciones, que posibilitan la supervivencia de adultos a incendios de baja intensidad (Tapias *et al.*, 2004). En estas circunstancias, la regeneración tras un incendio es muy variable entre poblaciones, y puede provenir tanto de semillas de piñas no serótinas como de piñas serótinas (Fernandes y Rigolot, 2007).

P. pinea, comúnmente llamado pino piñonero, se encuentra ampliamente distribuido por la cuenca mediterránea. Al igual que *P. nigra* no posee piñas serótinas, y su regeneración tras un incendio está supeditada a los individuos supervivientes o cercanos a la zona afectada. En este sentido, los adultos de *P. pinea* presentan una elevada tasa de supervivencia tras incendios de intensidad baja, mientras que en incendios de elevada intensidad presenta una supervivencia mayor que otros pinos germinadores obligados (Fernandes *et al.*, 2008). Aun así, la carencia de piñas serótinas y el poco poder de dispersión de sus semillas hace que la regeneración tras un incendio sea deficiente, poniendo en riesgo la continuidad de sus poblaciones (Rodrigo *et al.*, 2007).

P. sylvestris conocido como pino silvestre, pino royo, pino de Valsaín, pino rojo o pino albar, es muy común en el Hemisferio Norte, desde Escocia y España por el oeste hasta Siberia y las montañas del Cáucaso por el este, y desde Laponia por el norte hasta Sierra Nevada (España) por el sur. Esta especie carece de piñas serótinas, por lo que su regeneración tras un incendio está también limitada a la llegada de semillas provenientes de los márgenes no incendiados, que usualmente no tienen una dispersión elevada (Retana *et al.*, 2002).

A la vista de estos datos, es evidente la importancia de conocer en profundidad las diferentes adaptaciones al fuego desarrolladas por las especies y sus aplicaciones prácticas para poder realizar un manejo adecuado de los ecosistemas.

El pino canario y los pinares de Canarias

El pino canario, *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC., es una especie endémica de las Islas Canarias (España), siendo la única especie de pino nativa de las Islas. Los individuos adultos pueden medir 30 m de altura, aunque algunos pueden superar los 50 m, y su edad puede alcanzar los 400 o incluso los 800 años (Génova *et al.*, 1999; Génova y Santana, 2006) (Foto 1.1). Sus acículas se presentan unidas por la base en grupos de tres, y persisten sobre el árbol de dos a tres años, alcanzando los 30 cm de longitud y 1 mm de grosor. Es una especie monoica, con las flores masculinas y las femeninas situadas en el mismo ejemplar. En cuanto a la fenología, la floración del pino canario tiene lugar desde finales del mes de febrero a finales de marzo, según las condiciones climáticas particulares de la zona. Los estróbilos femeninos son de maduración bianual, como ocurre en la mayoría de los pinos de la Península Ibérica; la diseminación se retrasa generalmente hasta el tercer verano tras la floración (Klaus, 1988). Cuando se completa su desarrollo, las piñas se abren y dejan libres los piñones (semillas) cada uno de los cuales está provisto de un apéndice alar que le permite ser transportado a grandes distancias por el viento. En estudios realizados en pinares de repoblación de Tenerife se han detectado dos picos de germinación principales; el más importante se alcanza durante los meses de abril y mayo, coincidiendo con el período de dispersión en zonas templadas, y el segundo tiene lugar en noviembre, lo que también coincide con el momento de diseminación registrado para zonas más cálidas (Hernández *et al.* 2002).

Foto 1.1. Ejemplar de pino canario.



Hasta hace poco se suponía que esta especie estaba estrechamente emparentada con el pino chir (*P. roxburghii*), que se distribuye por las regiones occidentales del Himalaya, debido a su parecido morfológico (Klaus, 1988). Sin embargo, en estudios recientes se ha demostrado que el pino canario se encuentra más emparentado con el resto de pinos mediterráneos, siendo *P. pinea* la especie más afín (González-Andrés *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 1999). Los primeros fósiles de un antecesor de esta especie aparecen durante el Mioceno, extendiéndose por toda la ribera del mar de Tethys, desde España hasta Turquía (Kasapligil, 1976; Millar, 1993; Morla *et al.*, 2002), y estando su distribución en la actualidad restringida a las Islas Canarias. En este archipiélago, el fósil más antiguo se ha encontrado en la isla de Gran Canaria, con una antigüedad de 13 millones de años (García-Talavera *et al.*, 1995). Se podría considerar por tanto, que el pino canario es un paleoendemismo cuya distribución fue más amplia en el pasado y que actualmente se encuentra confinado en las Islas Canarias. En el pasado hubo pinares en todas las islas altas del Archipiélago (Bontier y Le Verrier, 1980). Hoy en día pueden encontrarse

excelentes pinares en Gran Canaria, Tenerife, La Palma y El Hierro, constituyendo la especie forestal predominante en el Archipiélago, ocupando casi el 60% de toda la superficie forestal, siendo los pinares de La Palma (Foto 1.2) los que se encuentran en mejor estado de conservación y con menor grado de perturbación, con 23.600 ha de un total de 34.200 ha arboladas en la Isla (Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 2002).

Foto 1.2. Pinar natural de la isla de La Palma.



Aunque los procesos biogeográficos que conforman la biodiversidad en las islas poseen particularidades que los diferencian de los ocurridos en los continentes, el panorama natural actual de las Islas Canarias ha seguido un desarrollo histórico parecido al descrito para el resto de Europa, en el que los cambios de los modelos sociales y económicos han repercutido en la utilización y explotación de los recursos forestales. Con la llegada de los primeros humanos al Archipiélago, en algún momento del primer milenio antes de Cristo (del Arco *et al.*, 1997; Rando *et al.*, 1999; Cabrera, 2001), la naturaleza canaria comienza a sufrir el impacto de la utilización del fuego incrementando el régimen de incendios (de Nascimento *et al.*, 2009).

La colonización europea casi dos milenios más tarde supone la introducción de un nuevo modelo de desarrollo basado principalmente en la agricultura. La necesidad de disponer de las tierras adecuadas para ser cultivadas conllevó a una deforestación masiva mediante la tala y quema de las tierras ocupadas por los bosques termófilos y por el monteverde que dieron paso a cultivos destinados tanto a la exportación como para abastecer el mercado interior, y a la explotación de los bosques de pinares para

el abastecimiento madera y productos derivados como pez y carbón (Parsons, 1981; Sánchez-Pinto, 2007).

Tras la guerra civil, el aislamiento internacional al que se vio sometido el país conlleva a adoptar políticas autárquicas con las que suministrarse de materias primas. Se inicia así la repoblación de los montes de las Islas con especies de interés maderero, siendo las coníferas las especies más utilizadas, con lo que el pinar se convierte en el ecosistema forestal más beneficiado (Pérez de Paz *et al.*, 1994a). Las islas donde estas repoblaciones fueron más importantes son Tenerife y Gran Canaria, en las que las repoblaciones suponen casi la mitad de la superficie ocupada actualmente por los pinares (del Arco *et al.*, 1992; Pérez de Paz *et al.*, 1994b). En este contexto, la isla de La Palma es con diferencia la isla que cuenta con mejores manifestaciones de pinar natural, donde las repoblaciones apenas han influido en la extensión actual de los bosques de pinos (Pérez de Paz *et al.*, 1994a).

En estas repoblaciones no se respetaron, sin embargo, los límites de la distribución potencial de los pinares, y la mayoría de ellas no fueron sometidas a tratamientos posteriores de aclarado que llevaran paulatinamente las densidades iniciales de dichas masas (aproximadamente 2.000 pies/ha) a las mucho más bajas de las formaciones naturales (del orden de 200 pies/ha) (Blanco *et al.*, 1989; del Arco *et al.*, 1992). Estas densas masas de repoblación son más propensas a sufrir grandes incendios debido a que en ellas se acumula una gran cantidad de necromasa y, además, la proximidad de los individuos produce un solapamiento de sus copas, resultando su bóveda mucho más densa y continua que en los pinares naturales, lo que crea las condiciones adecuadas para que los incendios, independientemente de su origen, sean capaces de propagarse con facilidad. Asimismo, tras el abandono de la agricultura, a partir de la década de los setenta del siglo pasado, debido al cambio de modelo económico producido, muchas de estas masas quedan rodeadas de tierras de cultivo abandonadas en las que, al igual que ocurre en el continente, aparecen matorrales de sustitución con gran cantidad y continuidad de combustible que igualmente crean las condiciones propicias para que cualquier conato pueda convertirse en un incendio de gran extensión.

El resultado es que la frecuencia natural de los incendios en los montes canarios ha sido claramente superada en la actualidad, alcanzado los valores más altos en las últimas décadas (Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 2002; de Nascimento *et al.*, 2009). Desde el año 1983 se han registrado al menos 526 incendios forestales de extensión variable en las Islas Canarias, siendo la isla de La Palma la que más incendios registra, con aproximadamente 21.180 hectáreas de superficie quemadas desde 1983. La causa de estos incendios es en la mayoría de los casos la acción humana de manera directa o indirecta. De hecho, la mayoría de los

pinares en las Islas se han quemado en los últimos 25-30 años, mientras que son numerosas las manchas que en ese plazo de tiempo ya lo han hecho dos o tres veces.

La regeneración natural de las plantaciones de coníferas suele presentar problemas en muchas partes del mundo, debido probablemente a la gran cantidad de biomasa acumulada y a los componentes orgánicos relacionados que se acumulan en el suelo, así como a problemas con el papel de los organismos descomponedores del suelo (Ponge *et al.*, 1998). En el caso de los pinares de repoblación canarios, los pocos estudios referentes a la regeneración de esta especie han prestado especial atención a la influencia de los incendios forestales en la liberación de semillas y a su efecto a corto plazo en los pinares de repoblación, sin que se haya estudiado la dinámica de la regeneración, tanto en ausencia de incendios forestales como a más largo plazo (Arévalo *et al.*, 2001; Arévalo y Fernández-Palacios, 2005, 2008). Tampoco se ha estudiado el funcionamiento de la regeneración a largo plazo en bosques naturales de pino canario (Otto *et al.*, 2009).

Los pinares de Canarias sufren por tanto una doble problemática. Por un lado, gran parte de los pinares de las Islas mayores son pinares de repoblación en los que no se han aplicado los tratamientos necesarios para su naturalización, lo que hace que su estructura y densidad sean más propicias para padecer incendios forestales, cuya frecuencia ha aumentado en las últimas décadas. Además, ni en estas masas de repoblación ni en las masas naturales se conocen con profundidad los procesos de regeneración y sus posibles problemas.

El pino canario y el fuego

El pino canario está especialmente adaptado a los incendios forestales, aunque su comportamiento tras los incendios ha sido poco estudiado (Climent *et al.*, 2007), sobre todo en comparación con otras especies de pino mediterráneas resistentes al fuego como *P. halepensis*, *P. brutia* o *P. pinaster* (para revisiones de estas especies ver Ne'eman y Trabaud, 2000 y Fernandes y Rigolot, 2007). Las adaptaciones al fuego en el pino canario son una combinación de estrategias que aseguran tanto la supervivencia de los individuos adultos como la resiliencia de la población (Climent *et al.*, 2004). La resistencia al fuego de los adultos de pino canario se debe principalmente a la presencia de una gruesa corteza y a su capacidad de rebrotar tras un incendio (Foto 1.3), capacidad única entre los pinos europeos aunque compartida con unas pocas especies de pino, como *Pinus leiophylla*, *P. echinata*, *P. merkusii* o *P. rigida* (Climent *et al.*, 2007). Además de estas características, los adultos de pino canario poseen acículas gruesas y largas, elevada longevidad y crecimiento en altura que aleja la copa del suelo, y una profunda raíz pivotante, características que le

permiten sobrevivir a las elevadas temperaturas de los incendios, así como evitar que el fuego se propague por la copa.

Foto 1.3. Adaptaciones al fuego del pino canario: corteza, rebrote y piñas serótinas.



Con estas cualidades, el pino canario se podría clasificar como especie característicamente tolerante al fuego según la clasificación de Agee (1998), es decir, una especie en la que el adulto sobrevive a los incendios. Las especies incluidas en este tipo, como *P. sylvestris*, no suelen poseer un banco aéreo de semillas que se libere masivamente tras un incendio, y en las que sí lo presentan, como *P. contorta*, los adultos son poco tolerantes a incendios de elevada severidad (Agee, 1998; Keeley y Zedler, 1998). Sin embargo, el pino canario sí presenta una proporción de piñas serótinas (Foto 1.3) que aseguran un banco aéreo de semillas que se libera tras un incendio (Climent *et al.*, 2004). Una posible razón para la coexistencia de estas dos estrategias es aumentar las posibilidades de regeneración no solo tras un incendio sino también en claros, producidos por la caída de individuos viejos o muertos o por el efecto de tormentas (Climent *et al.*, 2004).

En los estudios sobre los pinares de Canarias, y puesto que se trata de un ambiente propenso a los incendios forestales, se ha prestado atención a los efectos a corto y medio plazo de los incendios en la germinación (Höllermann, 1995, 2000; Arévalo *et al.*, 2001; Climent *et al.*, 1996; Peters *et al.*, 2001, Escudero *et al.*, 2002). En

particular, los estudios de Höllerman (2000), se han llevado a cabo en masas reforestadas. Los resultados muestran que tras un fuego superficial se dispara la germinación, mientras que en ausencia de incendios se mantiene una germinación muy baja. Tampoco se ha abordado la importancia de la lluvia de semillas en *P. canariensis*, desconociéndose su magnitud en ausencia de incendios o con ellos. En otras especies de pino con piñas serótinas, como *P. halepensis*, en periodos secos y cálidos en ausencia de incendios puede liberarse hasta el 60% de la producción anual de semillas (Nathan *et al.*, 1999). Para *P. canariensis*, Climent *et al.* (2004) encuentran que las piñas serótinas tienen carácter xeriscente antes que piriscente, lo que indica que esta especie no solo está adaptada a los incendios forestales, sino también a condiciones ambientales de estrés hídrico. Sin embargo, en estos estudios no se ha profundizado en la evolución y dinámica de la regeneración en ausencia de incendios o su evolución a largo plazo tras estos.

En estudios previos realizados en la isla de La Palma se ha detectado que las plántulas de pino no promocionan a tamaños superiores a los brinzales (Fernández-Palacios *et al.*, 2007), de manera que puedan dotar al pinar de una pirámide de edades con una estructura estable, en la que el número de pinos de tamaños pequeños e intermedios supere el número de pinos adultos. Dicho de otra forma, la regeneración detectada se está caracterizando por no ser funcional, o lo que es lo mismo, las plántulas crecen, si no mueren previamente por estrés climático, hasta agotar las reservas de los piñones, momento a partir del cual no parecen estar en condiciones de alimentarse por sí mismas, de forma que tarde o temprano acaban sucumbiendo al estrés antes de alcanzar tamaños que les permitan ser consideradas como futuros integrantes de la bóveda del bosque.

Las causas que dan lugar a esta situación de regeneración no funcional son desconocidas y, probablemente, complejas. Entre ellas cabría incluir alguna de las siguientes: i) estrés lumínico, porque la bóveda estaría demasiado cerrada para que las plántulas reciban la irradiación que requieren para crecer, ii) estrés hídrico, porque las raíces de los individuos adultos compiten ventajosamente con las pequeñas radículas de las plántulas por el agua, iii) estrés nutritivo, por las mismas causas, a las que podrá contribuir de forma importante una baja disponibilidad natural de algunos nutrientes limitantes (fosfatos, nitratos), iv) estrés térmico, debido al frío y a las heladas invernales, frecuentes a partir de los 1.500 m de altitud, v) intensa herbivoría, protagonizada principalmente por conejos, que impediría reiteradamente el crecimiento de las plántulas, que finalmente terminarían muriendo, vi) fenómenos alelopáticos, encontrados en otras especies de pino resistentes al fuego o vi) la combinación de varias o de todas estas razones simultáneamente.

Se pone de manifiesto, por tanto, el vacío en el conocimiento de los procesos de regeneración de esta especie, y la necesidad de estudiar la dinámica de la

regeneración de *P. canariensis* en poblaciones naturales y con especial atención al desarrollo de la regeneración a largo plazo tras un incendio forestal. Es necesario obtener información de poblaciones naturales que pueda utilizarse como base en la gestión y conservación del pinar canario. La isla de La Palma se perfila como el mejor lugar para estudiar el funcionamiento de los ecosistemas de pinar natural debido al buen estado de conservación y extensión de los mismos, así como la incidencia que sobre estos pinares tienen los incendios forestales.

Objetivo y estructura de este trabajo

El objetivo principal de este trabajo es completar la escasa información existente sobre los procesos implicados en la regeneración natural del pino canario, una especie de indudable interés biológico. Para ello se estudiará la evolución de la regeneración natural de esta especie mediante la construcción de una cronosecuencia de incendios.

Para responder a este objetivo, se ha estructurado el trabajo en seis capítulos más una discusión final y las conclusiones.

Los dos primeros capítulos se corresponden con una introducción general y la descripción del área de estudio y el diseño experimental.

El tercer capítulo analiza la evolución a largo plazo de la regeneración tras un incendio forestal, estudiando las tasas de germinación, establecimiento, supervivencia y mortalidad de *P. canariensis*.

En el cuarto capítulo se analiza la evolución a largo plazo de la supervivencia de las cohortes tras un incendio forestal.

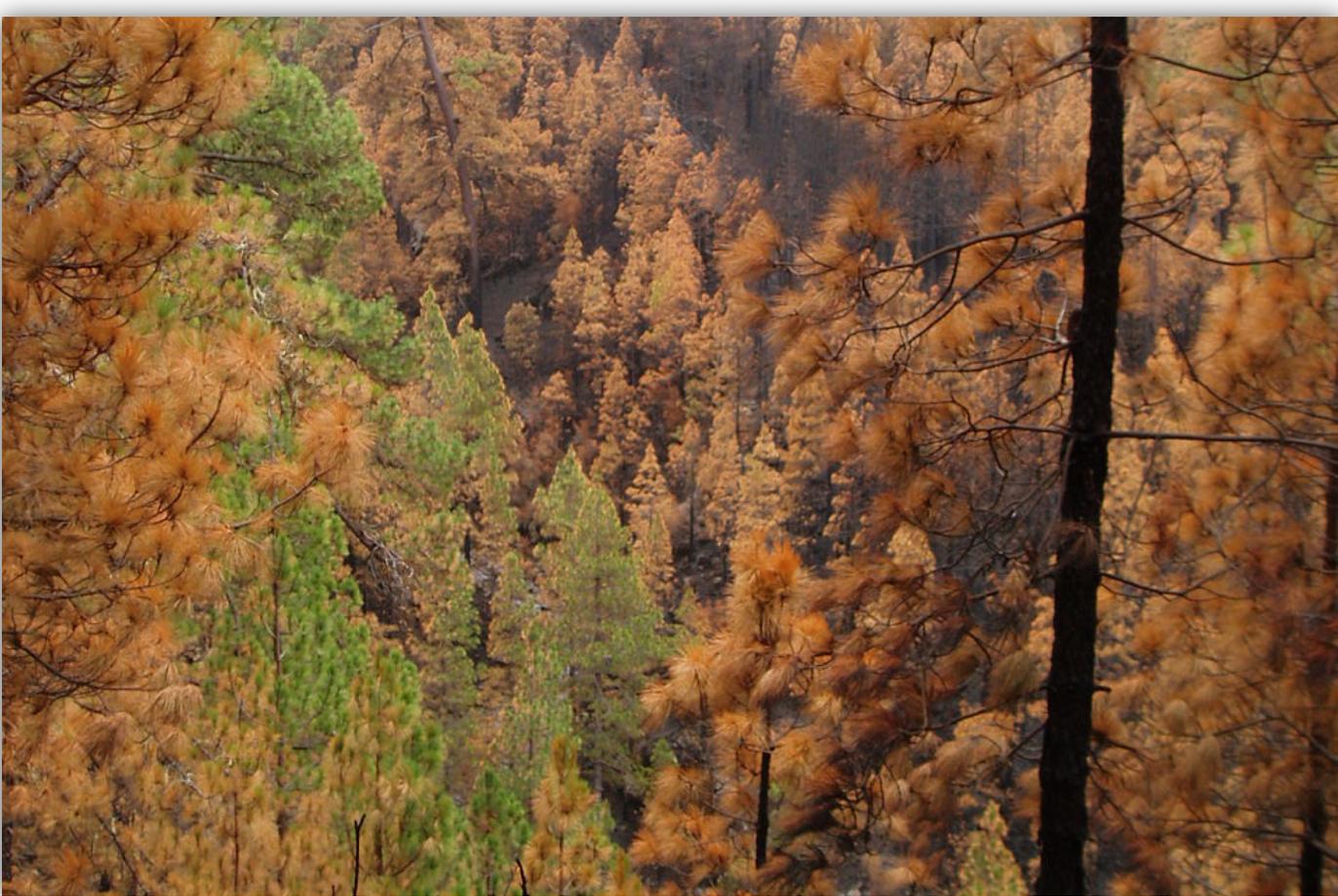
En el quinto capítulo se analiza la distribución espacial de las plántulas de *P. canariensis* y las posibles interacciones entre ellas.

En el sexto capítulo se estudiará en qué medida los cambios provocados por el fuego en las condiciones ambientales afectan a la eficacia fotosintética de los individuos de *P. canariensis* en una cronosecuencia de incendios.

Por último se presenta la discusión final y conclusiones derivadas de este estudio.

A pesar de la importancia de la regeneración de las especies en los espacios naturales para el mantenimiento del ecosistema, son pocos los estudios realizados a este respecto para el pino canario. Los resultados obtenidos en este trabajo pueden proveer información muy útil para el desarrollo de planes de restauración y recomendaciones para futuras plantaciones.

ÁREA DE ESTUDIO Y DISEÑO EXPERIMENTAL



Capítulo 2. Área de estudio y diseño experimental

Área de estudio

El área de estudio está localizada en la isla de La Palma (Islas Canarias, España). La superficie insular es de 708 km² y su altitud máxima es de 2.423 m (Roque de Los Muchachos). El pinar es la formación vegetal mejor representada en la Isla con 23.600 ha (69% de la superficie arbolada de la Isla). Son en su gran mayoría, pinares naturales, constituyendo el 40% del total de pinares naturales del Archipiélago (Pérez de Paz *et al.*, 1994a; Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 2002), de los cuales 14.296 ha se encuentran incluidas dentro de Espacios Naturales Protegidos (del Arco, 2006). Se trata también de la Isla más afectada por los incendios forestales, con 13.644 ha incendiadas de un total de 25.946 ha en todo el Archipiélago (Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 2002) desde el año 1983 hasta 2007. En estas formaciones la especie dominante es *Pinus canariensis* con más del 80% de cobertura, mientras que en el sotobosque aparecen irregularmente ejemplares de *Adenocarpus viscosus*, *Cistus symphytifolius*, *Erica arborea* o *Bystropogon canariensis*.

Climent *et al.* (2004) distinguen dos zonas climáticas en el área de distribución de *P. canariensis*, la septentrional, con una temperatura media de 12,5°C, donde se encuentran la mayoría de las parcelas experimentales excepto las parcelas de los incendios 1990 y 1998, situadas al sur de la Isla, donde la temperatura media es de 16°C. Los suelos son de origen volcánico y predominan los leptosoles, vertisoles y andisoles (IUSS Working Group, 2006).

Los datos de precipitación y temperatura para cada parcela se obtuvieron de las estaciones meteorológicas de la Agencia Estatal de Meteorología (AEMET) situadas cerca de las zonas de estudio. No se dispuso de datos de temperatura para todas las estaciones, por lo que no se muestran las medias. La precipitación media anual para cada parcela se muestra en la Tabla 2.1. Aunque el estudio comenzó en abril de 2004, se reconstruyó para cada edad de la cronosecuencia, a partir de los datos proporcionados por la AEMET, el régimen de precipitaciones del periodo comprendido desde junio de 2003 hasta marzo de 2008, fecha en la que finalizó el trabajo (Figura 2.1 y Tabla 2.1).

Figura 2.1. Precipitación expresada en milímetros para cada una de las edades de la cronosecuencia desde junio de 2003 hasta febrero de 2008.

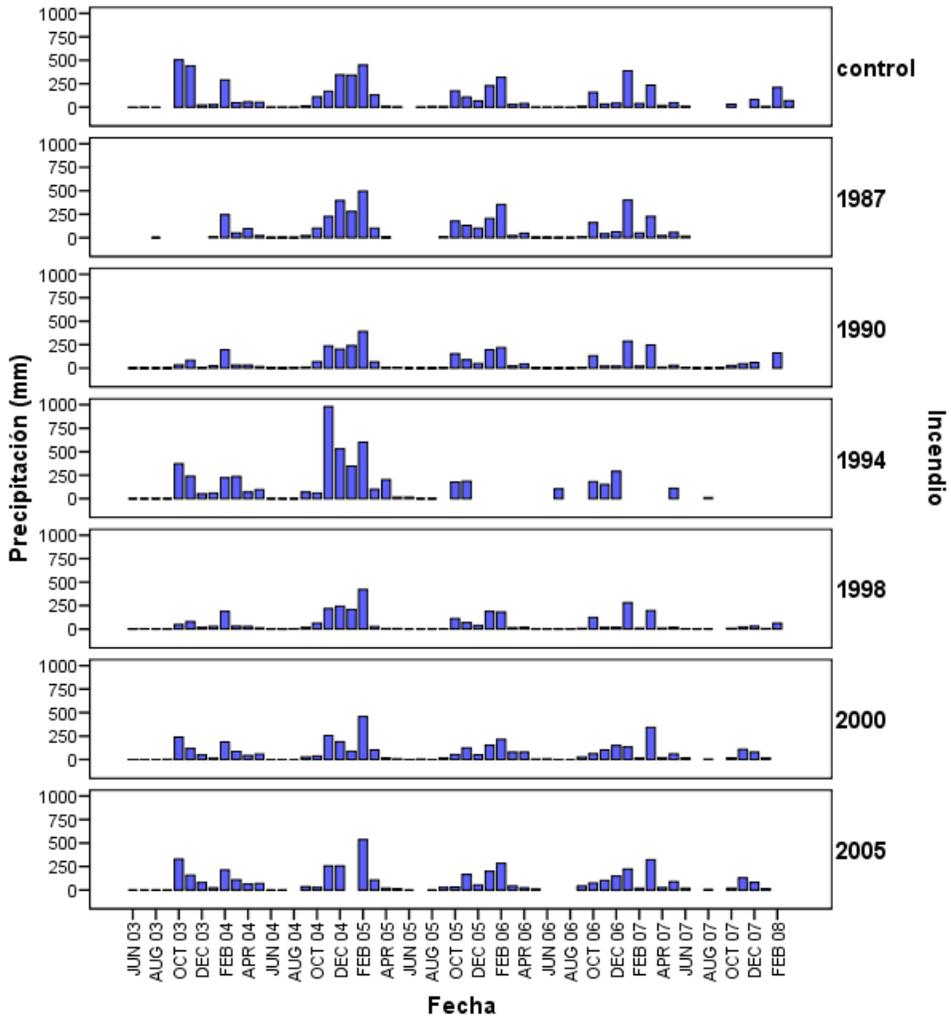


Tabla 2.1. Características generales de las parcelas utilizadas en el experimento. Los datos de precipitación se obtuvieron por promedio de los datos de las estaciones meteorológicas más cercanas a las parcelas durante el periodo de estudio. Se muestran los promedios de cada parámetro.

Parcela	Coordenadas UTM (28R)		Alt. (m)	Edad sust. (miles años)	Or.	Exp.	Incl. (°)	Precip. (mm)	Dens. (Ind/ha)	Alt. bót. (m)	DBH medio ± error std. (cm)	Área basal (m ² /ha)	Cob. bót. (%)	Cob. mant. *
	X	Y												
Control A	0221924	3170465	1.132	0,5-20	N	sv	6	1050	384	14,70	30,72 ± 3,41	36,52	63	9
Control B	0221965	3169908	1.238	0,5-20	NO	sv	30	1050	496	9,10	21,89 ± 2,33	25,04	52	9
Control C	0221962	3170254	1.153	0,5-20	SO	sv	7	1050	320	16,50	33,54 ± 4,19	36,63	65	9
Control D	0222144	3169800	1.282	0,5-20	SO	sv	21	1050	448	12,40	22,48 ± 2,12	22,06	43	8
1987 A	0221517	3167587	1.522	< 20	S	sv	21	930	368	18,80	43,74 ± 3,09	61,38	74	9
1987 B	0221941	3166975	1.684	< 20	SO	sv	21	930	1.264	15,30	25,01 ± 1,13	71,93	75	9
1990 A	0220522	3164017	1.274	0,5-20	SE	sv	5	720	560	19,80	31,62 ± 1,45	47,13	69	9
1990 B	0221115	3159652	1.257	0,5-20	N	sv	24	670	112	21,60	48,11 ± 4,98	21,67	61	9
1990 C	0221681	3157903	1.062	0,5-20	SO	sv	5	420	208	20,20	40,19 ± 4,36	30,11	69	8
1990 D	0220941	3163285	1.275	0,5-20	O	sv	17	720	784	14,00	21,84 ± 1,21	33,73	52	9
1994 A	0224397	3182641	1.852	400-800	NE	bv	9	1380	80	21,20	56,90 ± 3,89	20,72	45	9
1994 B	0224420	3180460	1.874	400-800	N	bv	15	1380	144	17,10	49,13 ± 3,05	28,14	44	9
1994 C	0224357	3181828	1.898	400-800	SE	bv	8	1380	192	19,40	47,83 ± 3,35	36,37	64	9
1994 D	0224324	3181754	1.909	400-800	SE	bv	20	1380	272	22,20	43,72 ± 2,68	43,30	69	9
1998 A	0223256	3160190	1.214	20-125	SE	bv	15	730	224	15,50	39,28 ± 4,72	32,23	70	9
1998 B	0223848	3161753	1.219	20-125	E	bv	22	510	128	16,90	37,10 ± 9,45	20,12	64	9
1998 C	0221903	3166932	1.659	20-125	SO	sv	13	630	1008	15,80	25,09 ± 1,46	60,24	68	9
2000 A	0213887	3187821	1.208	400-800	NO	bv	9	660	272	18,70	37,34 ± 2,63	32,15	53	9
2000 B	0213936	3187756	1.224	400-800	NE	bv	21	660	160	20,30	44,93 ± 3,36	26,64	56	9
2000 C	0213851	3187723	1.226	400-800	NO	bv	4	660	640	9,40	15,04 ± 2,86	27,36	39	9
2000 D	0213962	3187660	1.204	400-800	SO	bv	18	660	144	19,50	47,61 ± 3,19	26,56	55	9

Parcela	Coordenadas UTM (28R)		Alt. (m)	Edad sust. (miles años)	Or.	Exp.	Incl. (°)	Precip. (mm)	Dens. (Ind/ha)	Alt. bív. (m)	DBH medio ± error std. (cm)	Área basal (m ² /ha)	Cob. bív. (%)	Cob. mant. *
	X	Y												
2005 A	0215340	3187045	1.509	400-800	NO	bv	30	800	576	5,62	9,04 ± 2,22	12,27	31	2
2005 B	0215381	3186949	1.535	400-800	NO	bv	21	800	112	16,19	45,46 ± 5,29	19,65	29	4
2005 C	0215084	3187178	1.457	400-800	NO	bv	23	800	512	12,48	21,96 ± 2,02	24,46	15	9

Alt.=altitud, Edad sust.=edad del sustrato, Or.=orientación, Exp.=exposición (sv=sotavento, bv=barlovento), Incl.=inclinación media, Precip.=precipitación media anual, Dens.=densidad, Alt. bív.=altura de la bóveda, DBH=diámetro a la altura del pecho (de las siglas inglesas *Diameter Breast Height*), Cob. bív.=cobertura de la bóveda, Cob. mant.=cobertura del mantillo. *Clases de cobertura: 1: trazas, 2: 0-1%, 3: 1-2%, 4: 2-5%, 5: 5-10%, 6: 10-25%, 7: 25-50%, 8: 50-75%, 9: >75.

Diseño experimental

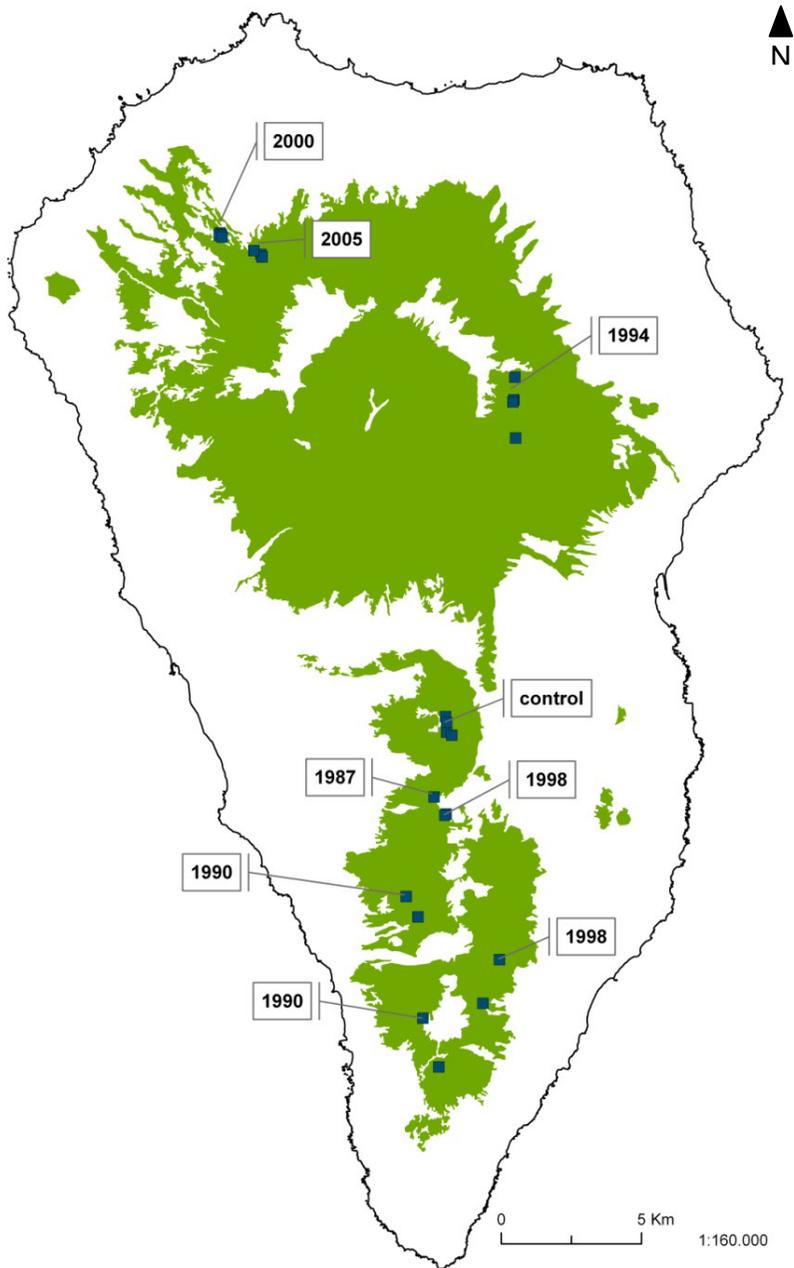
El punto de partida para este trabajo ha sido la construcción de una cronosecuencia de incendios con diferentes antigüedades. Aunque el uso de cronosecuencias como método de estudio (Pickett, 1989) posee algunas desventajas, como pueden ser las posibles diferencias entre las parcelas de estudio con respecto al uso histórico, las condiciones microclimáticas o edáficas, o la disponibilidad de propágulos, (Pickett, 1989; Bakker *et al.*, 1996), las cronosecuencias han demostrado ser un método adecuado en el estudio de sucesiones ecológicas (Debussche *et al.*, 1996; Foster y Tilman, 2000; Palik *et al.*, 2001; Bermúdez *et al.*, 2007). A pesar de las posibles desventajas, se justifica el uso de una cronosecuencia en este trabajo puesto que es el mejor método para estudiar la evolución de la regeneración de *Pinus canariensis* a largo plazo.

Para la confección de la cronosecuencia se recopiló toda la información bibliográfica que fue posible acerca de la incidencia de los incendios forestales en la isla de La Palma, con la que se ha obtenido una relación de los incendios mayores de 20 ha ocurridos desde 1980. Las fuentes de información consultadas han sido:

- Listado de incendios de la isla de La Palma, proporcionado por el Ministerio de Medio Ambiente y el Gobierno de Canarias. Esta lista ha sido elaborada en Madrid a partir de los partes de incendio remitidos desde la Isla (<http://www.gobcan.es/cmayerot/medioambiente/medionatural/forestal/estadisticas/IslandeLaPalma.html>).
- Consulta en la hemeroteca de la Universidad de La Laguna de las colecciones de los periódicos regionales “Diario de Avisos” y “El Día”, en los que aparecen numerosas referencias de los distintos incendios.
- Los partes de incendios procedentes de los archivos de las distintas oficinas comarcales de la Isla.
- Estudios científicos precedentes sobre los efectos del fuego en los pinares palmeros (Anónimo, 1993; ASETECNA S.L., 1993).
- Otros trabajos científicos de carácter más general (Pérez de Paz *et al.*, 1994a; Höllermann, 2000).

A partir de esta información se estableció una cronosecuencia de incendios distribuidos por toda la Isla, así como un control que no se ha quemado en, al menos, los últimos 50 años. Se eligieron incendios de los años 1987, 1990, 1994, 1998, 2000 y 2005 (Figura 2.2). Ninguna de las zonas ha sido afectada por incendios posteriores ni sometidas a tratamientos silvícolas (Pérez de Paz *et al.*, 1994a) y la influencia humana ha sido mínima.

Figura 2.2. Localización de las parcelas integrantes de la cronosecuencia establecida en la isla de La Palma. En verde aparecen las manchas de pinar representadas en la Isla.



La selección de parcelas totalmente al azar se vio limitada por una serie de restricciones. Dentro de las zonas escogidas, las parcelas se ubicaron en puntos que cumplieren los siguientes requisitos: 1) que la información existente respecto a la historia de sus fuegos fuera precisa y fiable, 2) deberían estar lo más alejadas posible de factores de perturbación antrópica, 3) que fueran accesibles y su topografía no debe comprometer en exceso la posibilidad de trabajar en ellas, 4) deberían recoger la mayor variabilidad ambiental posible.

Para el presente trabajo no se dispuso de información sobre la intensidad de los incendios estudiados, por lo que no se ha considerado dicha característica como factor determinante. En todo caso, los estudios sobre los efectos de la intensidad de los incendios sobre la densidad de plántulas en otras especies de pinos no resultan concluyentes. Mientras algunos señalan influencia de la intensidad del incendio en la germinación debido a una mayor deposición de cenizas en suelos intensamente quemados (Johnstone y Chapin III, 2006; Vega *et al.*, 2008), otros estudios no encuentran ningún efecto sobre la regeneración (Pausas *et al.*, 2003; Borchert *et al.*, 2003; Broncano y Retana, 2004). Para *P. canariensis*, Otto *et al.* (2009) encuentran que la mayor germinación aparece en zonas con intensidades de fuego intermedias, mientras que Arévalo *et al.* (2001) encuentran una alta germinación en zonas intensamente quemadas tres años después del incendio, aunque también en zonas no quemadas sometidas a aclareos (Arévalo y Fernández-Palacios, 2005, 2008). Tanto los efectos del fuego sobre el contenido de nutrientes en el suelo como sobre la cobertura de la bóveda se reducen notablemente pasados cinco años tras el incendio, por lo que a más largo plazo la influencia de la intensidad del incendio no debe ser tan relevante (Arévalo y Fernández-Palacios, 2008; Durán, 2008).

En cada zona incendiada se establecieron cuatro parcelas de 25 x 25 metros (m) (Foto 2.1). Por problemas de extensión de los incendios, en el incendio de 1987 se establecieron solo dos, y en el incendio de 2005 se establecieron tres parcelas. En el incendio de 1998 se establecieron cuatro parcelas, pero en septiembre de 2006 el Cabildo Insular de La Palma realizó tareas de aclareo en una de las parcelas, por lo que fue eliminada. En cada parcela se midió la orientación, altitud, inclinación y la cobertura de la bóveda utilizando un densiómetro esférico (Lemon, 1957). Se contabilizó el número de pinos vivos y a cada uno se le midió el diámetro a la altura del pecho (DBH) y también la altura de aquellos cinco árboles con mayor DBH. Se realizó también una estimación visual de la cobertura de mantillo. Dentro de cada parcela se colocaron al azar tres subparcelas cuadradas de cinco m de lado donde se realizó el seguimiento de la regeneración (plántulas y brinzales) (Foto 2.2).

Foto 2.1. Imagen de la parcela 2005 A.



Foto 2.2. Montaje de una subparcela de seguimiento de la regeneración dentro de la parcela 1994 A1. Las etiquetas amarillas indican la localización de las plántulas dentro de la subparcela.



En el muestreo inicial se localizaron todos los individuos presentes en cada subparcela. Cada uno de los individuos vivos fue marcado mediante etiquetas anilladas y cartografiado mediante coordenadas cartesianas (x, y). En los muestreos posteriores se contabilizaron los individuos antiguos que permanecían vivos, así como las muertes y las nuevas germinaciones.

Periodicidad del muestreo

Para el seguimiento de las plántulas, las parcelas control y las de los incendios 1987 hasta 2000 se muestrearon desde abril de 2004 hasta febrero de 2007. El incendio de 2005, al producirse cuando el estudio ya había comenzado, se comenzó a muestrear en septiembre de 2005 y se dejó de muestrear en agosto de 2007. Para el seguimiento de la lluvia de semillas, se muestrearon todas las parcelas desde septiembre de 2005 hasta agosto de 2007, excepto para las parcelas correspondientes al incendio del 2005 donde se terminó de muestrear en agosto de 2008 puesto que se quería seguir la recuperación de la disponibilidad de semillas justo tras el incendio. En todas las parcelas se muestreó cada tres meses. En total se hizo un seguimiento de tres años para todas las parcelas excepto para el incendio del 2005 donde el seguimiento fue de dos años.

Descripción general de las parcelas

A continuación se describe brevemente la fisionomía de las parcelas, así como las especies vegetales acompañantes. La información sobre los datos bióticos y abióticos de las parcelas se resume en la Tabla 2.1. Para cada incendio se hizo una representación gráfica de la cartografía de las parcelas donde se refleja la disposición de los individuos adultos (aquellos con DBH > 2,5 cm) en función de sus coordenadas cartesianas. Los individuos adultos se representaron de forma que el tamaño del punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro de cada pie de pino (Figura 2.4, Figura 2.6, Figura 2.8, Figura 2.10, Figura 2.12, Figura 2.14, Figura 2.16).

Parcelas Control

Como zona control se seleccionó una de las escasas zonas de la Isla en las que no se recuerda incidencia de fuegos durante las últimas décadas (hasta donde alcanza la memoria de los Agentes de Medio Ambiente consultados al respecto). Se trata del área comprendida entre la Montaña Quemada y la Montaña Enrique, cerca de la zona recreativa de El Pilar (término municipal de El Paso) (Figura 2.3). Alrededor

de la zona existen malpaíses de coladas poco evolucionadas que han actuado a modo de cortafuegos naturales.

Figura 2.3. Localización de las parcelas Control.



A la hora de ubicar definitivamente estas parcelas se evitaron las zonas cercanas de la Pared Vieja (Breña Alta) ocupadas por pinar de repoblación (*P. canariensis*, y *P. radiata*), así como aquellos llanos más frecuentados o demasiado próximos a las pistas. Asimismo, se desecharon las partes donde la colada (procedente de la erupción del volcán Montaña Quemada, datada aproximadamente entre 1470 y 1492) se halla aún pobremente colonizada, y no posee suelo diferenciado.

Parcela Control A

En toda la zona existen, acompañando a los pinos, ejemplares bien desarrollados de brezo (*Erica arborea*). Colonizando las grietas de los afloramientos basálticos aparece el helecho *Cheilanthes marantae*. También existen ejemplares de arbustos *Adenocarpus foliolosus*, *Cistus symphytifolius*, leguminosas herbáceas como *Vicia disperma*, gramíneas como *Aira caryophyllea* y el helecho *Anogramma leptophylla*. La necromasa dentro de la parcela forma un manto homogéneo, que no permite ver porciones de suelo libre.

Parcela Control B

Esta parcela se sitúa en las faldas de la Montaña Quemada, en la ladera que mira a barlovento. El mantillo, a causa de la pendiente, se acumula preferentemente en la parte baja de la parcela, mientras que en el extremo superior se aprecian manchas de suelo, en este caso formado principalmente por arena volcánica de cierto grosor, que ocupan aproximadamente el 2% de la superficie de la parcela. A diferencia de la parcela A, en este caso no aparecen afloramientos rocosos, ni fragmentos basálticos de mediano o gran tamaño. Como especies acompañantes aparece el ya citado brezo, y la arbustiva *Cistus symphytifolius*.

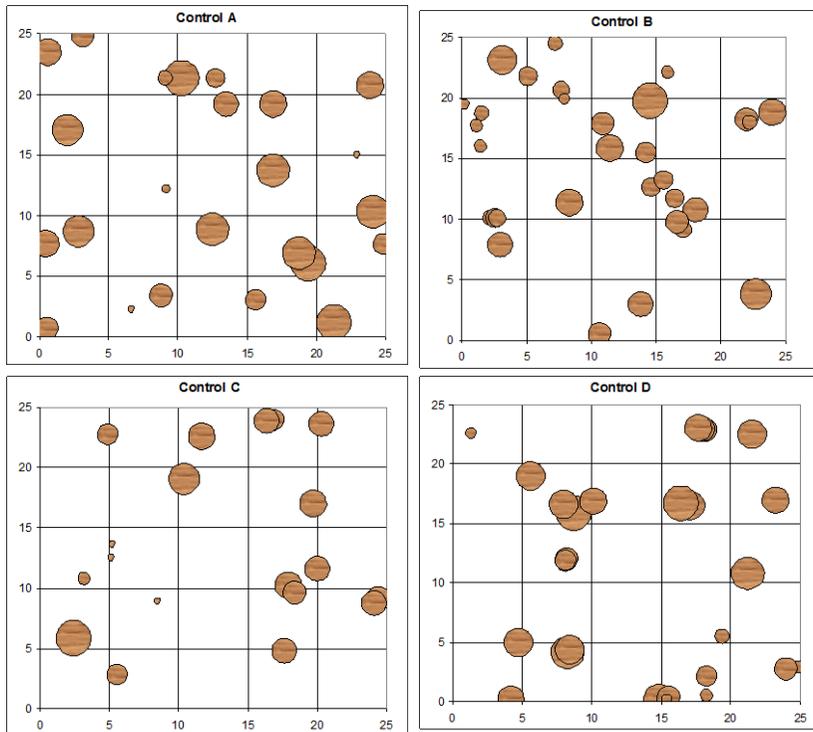
Parcela Control C

Se encuentra localizada en un pequeño llano situado entre las parcelas A y B, a una distancia similar de ambas (unos 300 m). La superficie del terreno es irregular, a causa de numerosos afloramientos rocosos; en este caso, a diferencia de lo comentado para Control A, estos se encuentran más suavizados por la erosión, y en algunos casos los pinos jóvenes han encontrado sustrato suficiente para asentarse en su superficie. También aparecen numerosos fragmentos basálticos de tamaño variado. El mantillo forma una capa más o menos gruesa y continua, sin dejar zonas desnudas. Como especies acompañantes aparece en primer lugar la arbustiva *Cistus symphytifolius*, la herbácea *Tuberaria guttata* y la gramínea *Aira caryophyllea*.

Parcela Control D

Es la más cercana a la entrada de la pista, ocupando la ladera que mira a sotavento de la Montaña Quemada. El suelo tiene un alto componente de arena volcánica, y queda al descubierto en amplias zonas en las que el mantillo ha resbalado a causa de la pendiente. No aparecen, en general, fragmentos de piedra de mediano o gran tamaño. Como especies acompañantes destacan *Erica arborea*, *Cistus symphytifolius* y la herbácea *Tuberaria guttata*.

Figura 2.4. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes a la zona control. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DBH sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.



Parcelas 1987 (Montaña de La Barquita)

Esta área fue afectada tanto por el incendio ocurrido en 1987 como por el de 1998 en el municipio de El Paso. En esta segunda ocasión, una de las laderas adyacentes a la pista de la Barquita fue respetada por el fuego (Figura 2.5). De esta manera, a causa de las características de esta pequeña zona, y a modo de excepción, solo es posible colocar dos parcelas como representativas del incendio de 1987. Son parcelas con pendiente y tendentes a sotavento; pareció oportuno establecerlas por conocer con certeza los límites entre las superficies quemadas en cada caso, lo que permite efectuar la comparación entre ambos escalones de la cronosecuencia sabiendo que las condiciones climáticas o edafológicas de los dos bloques de parcelas son prácticamente idénticas.

Figura 2.5. Localización de las parcelas del incendio de 1987.



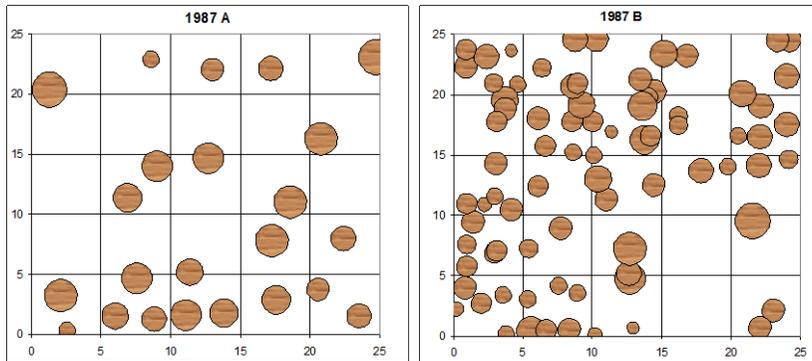
Parcela 1987 A

Se accede a ella desde la pista de La Barquita, tomando el primer desvío a la derecha. Ocupa la parte inferior de la ladera tendente a barlovento. Como especie arbustiva acompañante aparecen algunos ejemplares de *Cistus symphytifolius*, concentrados en la parte más baja de la parcela.

Parcela 1987 B

Se encuentra siguiendo la pista de La Barquita hasta las cercanías de su conclusión, ocupando la ladera que cae sobre esta con orientación tendente a sotavento. Esta parcela es pobre en especies acompañantes, solo aparece algún ejemplar aislado y pequeño de *Cistus symphytifolius*.

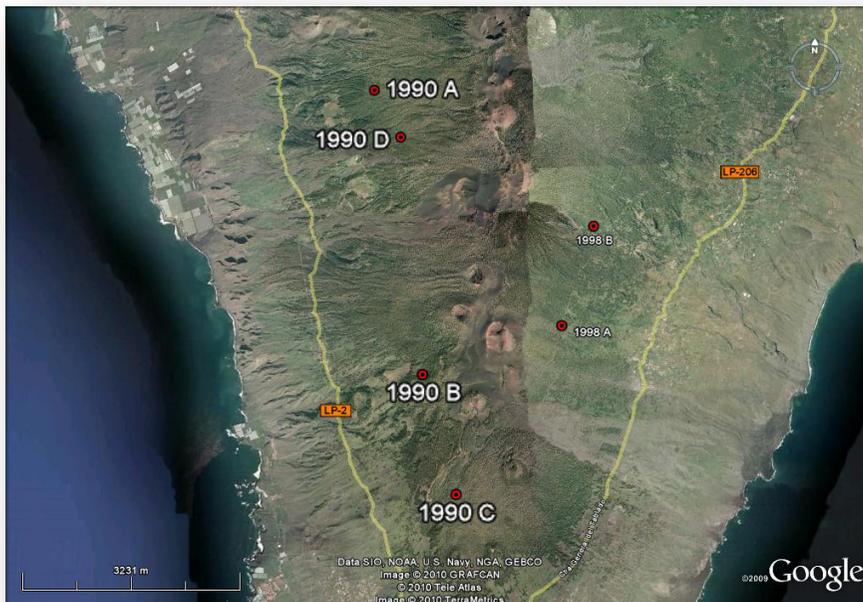
Figura 2.6. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1987. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DBH sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.



Parcelas 1990 (Los Campanarios / Montaña de los Faros)

Las parcelas pertenecientes al incendio de 1990 se encuentran adyacentes a la pista forestal que conduce desde El Paso hasta Fuencaliente, pasando por el paraje conocido como Los Campanarios (El Paso) hasta el Llano de los Cestos (Fuencaliente) (Figura 2.7).

Figura 2.7. Localización de las parcelas del incendio de 1990.



Parcela 1990 A

Se sitúa sobre el llano conocido como Llano de los Ejes. Hacia el suroeste se encuentra flanqueada por una pequeña loma, que se eleva suavemente de cara a la parcela para caer bruscamente hacia el otro lado. Como especies acompañantes aparecen algunas herbáceas de pequeño porte, como *Trifolium campestre* o *Vicia disperma*, además del arbusto *Cistus symphytifolius*, el endemismo palmero *Lotus hillebrandii* o el helecho *Pteridium aquilinum*.

Parcela 1990 B

Esta parcela se encuentra en los alrededores del caserío de Mendo, y desde esta zona se divisan los roques conocidos como Los Campanarios. La pedregosidad es moderada, y en algunas zonas el manto de pinocha deja al descubierto manchas de suelo libre. A pesar del tiempo transcurrido desde el incendio, aún son visibles las marcas del fuego sobre la corteza de los árboles, aunque no se observan heridas o lesiones que afecten a su vitalidad. Como especies acompañantes destacan en el estrato arbustivo la presencia de las arbustivas *Adenocarpus foliolosus*, *Chamaecytisus proliferus*, *Scrophularia glabrata* y *Micromeria herpyllomorpha*, además aparecen herbáceas como *Cardamine hirsuta*, *Geranium molle*, *Geranium purpureum* o *Tuberaria guttata*.

Parcela 1990 C

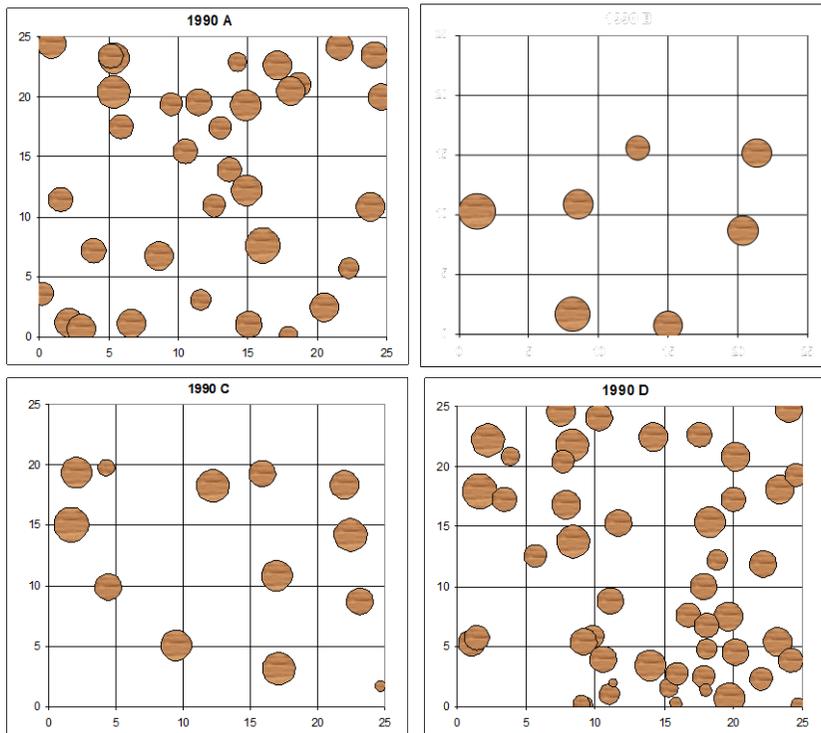
Esta parcela se sitúa en el paraje conocido como Llano de los Cestos. La pedregosidad es muy escasa y el espesor de la capa de pinocha es leve, dejando al descubierto grandes zonas de suelo expuesto que superan el 25% de la superficie de la parcela. Probablemente esto sea debido a la labor de los pinocheros, que frecuentan principalmente las laderas de la parte más baja de esta pista, pero en ocasiones pueden extender su actividad hasta esta zona. No aparecen en esta parcela especies que pudieran formar un estrato arbustivo, salvo alguna plántula de *Chamaecytisus proliferus* escasamente desarrollada. También aparecen algunas herbáceas como *Wahlenbergia lobelioides*, *Polycarpaea divaricata* y *Polycarpaea smithii*.

Parcela 1990 D

Accedemos a ella siguiendo la misma pista a cuyos márgenes aparecen el resto de las parcelas de estudio del incendio de 1990. La fisonomía de esta parcela está completamente marcada por la presencia de un tapiz espeso formado por la leguminosa endémica *Lotus hillebrandii*. No existen en esta zona grandes

afloramientos de roca que supongan una discontinuidad notable del terreno, que consiste en algunos fragmentos basálticos distribuidos irregularmente.

Figura 2.8. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1990. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DBH sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.



Parcelas 1994 (Refugio de Puntallana / Pico de Las Nieves)

Para llegar a estas parcelas hay que tomar la carretera que lleva desde Santa Cruz al Roque de los Muchachos (LP-4) hasta sobrepasar el parque recreativo Fuente de Olén. Las parcelas A y B se encuentran en una pista forestal que conduce al Refugio de Puntallana (municipio de Puntallana), mientras que las parcelas C y D se encuentran en la pista que conduce hasta el Pico de Las Nieves (municipio de Santa Cruz) (Figura 2.9). Se trata de un terreno accesible y practicable.

Figura 2.9. Localización de las parcelas del incendio de 1994.



Parcela 1994 A

Para llegar tanto a esta parcela como a la B hay que tomar un desvío hacia la derecha que corresponde a la pista que lleva al Refugio de Puntallana desde la carretera que va desde Santa Cruz al Roque de los Muchachos (LP-4). La parcela A ocupa un pequeño llano situado a la izquierda de la pista forestal. En toda la zona se observa la colocación, en lo alto de los taludes que miran hacia la pista, de barreras confeccionadas con ramas secas de codeso, con el fin de evitar el desprendimiento de los taludes. La pedregosidad consiste en su mayoría en pequeños fragmentos acompañados de algunas bombas volcánicas de mayores proporciones. Como especies acompañantes aparecen algunos ejemplares de escaso desarrollo de las arbustivas *Adenocarpus viscosus* y *Cistus symphytifolius*.

Parcela 1994 B

Se encuentra en las cercanías de la parcela A, ocupando parte de la ladera que sube desde una curva anterior a la zona donde se ubica la parcela ya descrita. La pedregosidad es abundante y los fragmentos volcánicos que la conforman llegan a alcanzar un tamaño considerable. La capa de pinocha se acumula en estas irregularidades; también aparecen numerosos fragmentos de ramas en el suelo. El

estrato inferior es muy pobre, apenas aparecen algunos ejemplares secos y alguna pequeña plántula pertenecientes a la especie *Adenocarpus viscosus*.

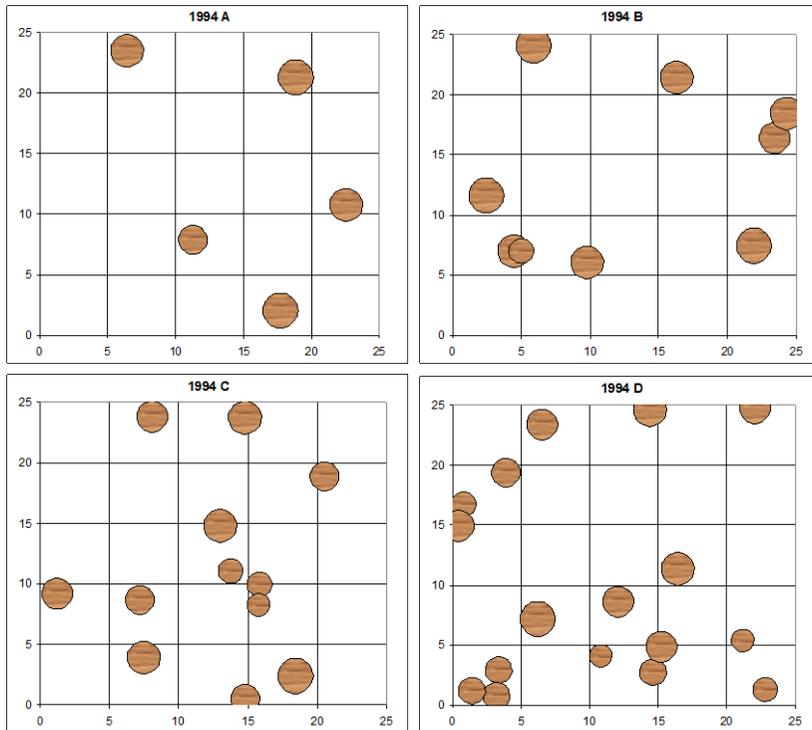
Parcela 1994 C

Para llegar tanto a esta parcela como a la D hay que tomar el desvío hacia el Pico de la Nieve, que se encuentra a la izquierda en dirección al Roque de los Muchachos. Esta parcela se encuentra a algunos minutos de camino hacia la derecha de la pista, cruzando el cauce de un pequeño barranquillo. La pedregosidad es moderada y la capa de necromasa que cubre el suelo es espesa, con algunas ramas de mediano tamaño. Se han encontrado en zonas adyacentes signos de actividad de pinocheros (sacos abandonados), pero los posibles efectos de esta actividad no se aprecian en el interior de la parcela. La presencia de especies acompañantes se reduce a algunos ejemplares poco desarrollados del arbusto *Adenocarpus viscosus*.

Parcela 1994 D

Se accede a ella siguiendo la misma pista descrita para 1994 C. Cerca del extremo oriental, la parcela es atravesada de norte a sur por un barranquillo estrecho y de cierta profundidad, los bordes de dicho cauce parecen fácilmente erosionables, al estar formados por terrones de escasa cohesión. Muchos de estos fragmentos se han desprendido y mezclado con piedras de tamaño variado, anegando parcialmente algunas partes del cauce. Hacia el final de la parcela, donde la pendiente es algo más suave, el barranquillo se abre y pierde profundidad. Algunos metros por detrás de este margen meridional, la pendiente cae bruscamente formando una ladera escarpada. La capa de pinocha no es muy espesa, dejando ver en algunas zonas algo de suelo al descubierto. También aparecen numerosas ramas desprendidas, que en la mayoría de las ocasiones conservan penachos de acículas secas. Como especie acompañante aparece el arbusto *Adenocarpus viscosus*, representado por algunos ejemplares de mediano tamaño, dispersos a lo largo de la parcela, mientras que otros, alcanzan una altura considerable, cuya ubicación coincide con los márgenes del barranquillo y que llegan a formar un grupo en su parte final.

Figura 2.10. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1994. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DBH sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.



Parcelas 1998 (Pista de El Cabrito)

Para las parcelas A y B de este incendio se ha escogido la zona adyacente a la pista conocida como “El Cabrito”, en el término municipal de Mazo. En esta zona se producen reiteradamente conatos y pequeños incendios accidentales debidos a la caída a tierra de alguno de los típicos globos encendidos lanzados durante de las fiestas tradicionales del pueblo de Mazo. Para la parcela C, como ya se mencionó, se ha optado por los alrededores de la Montaña de la Barquita y la Montaña del Gallo, en el municipio de El Paso (Figura 2.11).

Figura 2.11. Localización de las parcelas del incendio de 1998.



Parcela 1998 A

Esta parcela se encuentra en la pista, iniciando el recorrido desde el Pino de la Virgen (Fuencaliente), y siguiendo el camino indicado, primero hacia la zona recreativa Fuente de los Roques, y posteriormente tomando el desvío a la derecha hacia el Malpaís de Martín, sobrepasándolo en dirección a El Paso. El mantillo se acumula de forma irregular, en forma de capa gruesa en las oquedades del terreno, y de manera más dispersa en otras partes de la parcela, en las que deja ver resquicios de suelo libre. La pedregosidad es moderada, formada en general por fragmentos de pequeño tamaño, aunque en los alrededores de la parcela aparecen algunas bombas volcánicas de dimensiones considerables. Como arbustos acompañantes destacan *Cistus symphytifolius* y *Adenocarpus viscosus*. Están presentes además otras especies herbáceas como *Ornithopus compressus*, *Tuberaria guttata* o *Wahlenbergia lobelioides*.

Parcela 1998 B

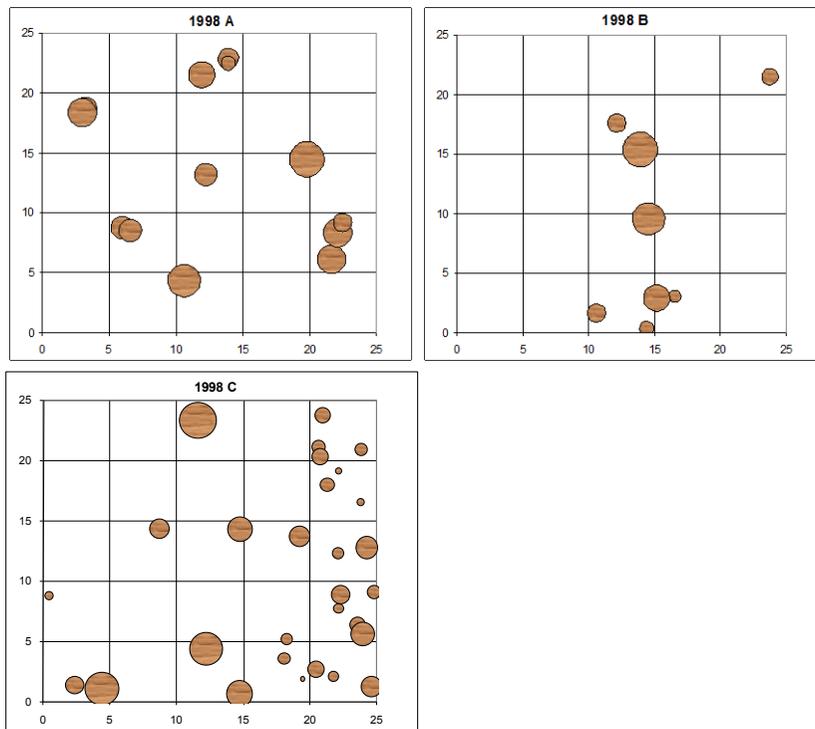
Se encuentra ubicada en la pista ya descrita, y para llegar a ella es necesario ascender por un amplio terraplén, que se encuentra flanqueado por un barranquillo de pocos metros de anchura y profundidad, y que sirve de límite oriental a la parcela. La acumulación de pinocha es considerable, formando en este caso un manto espeso que recubre toda la parcela. Las especies acompañantes,

principalmente herbáceas, abundan fundamentalmente en las cercanías del curso temporal de agua, como por ejemplo, *Polycarpaea divaricata*, *Ornithopus compressus*, *Silene gallica*, *Trifolium arvense*, *Trifolium campestre*, *Vicia disperma*, *Tuberaria guttata* o *Wahlenbergia lobelioides*, además de algunos ejemplares de arbustivas *Adenocarpus viscosus* y *Cistus symphytifolius*.

Parcela 1998 C

Como ya se ha comentado, se encuentra en la misma zona donde se establecieron las parcelas correspondientes al incendio de 1987, concretamente frente a la parcela 1987 B, de la cual se encuentra separada por una distancia de unos 300 m por la pista donde se detuvieron las llamas en 1998. El mantillo se acumula en una capa más o menos densa que no deja huecos por donde sea visible el suelo. La pedregosidad está formada en su mayoría por fragmentos de pequeño tamaño. Como especie arbustiva destaca *Cistus symphytifolius*, así como la presencia de *Bystropogon organifolius*, además de la leguminosa *Vicia disperma* y la gramínea *Aira caryophyllea*.

Figura 2.12. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1998. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DBH sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.



Parcelas 2000 (Lomo de La Ciudad)

Las parcelas de estudio correspondientes al incendio del año 2000 se sitúan sobre el Lomo de La Ciudad, en el municipio de Garafía. Concretamente, se accede a ellas a través de la pista que parte del edificio que alberga los garajes del Cabildo situados en esta zona, al borde de la carretera LP-1 (Figura 2.13). Tras los tres años transcurridos desde el incendio hasta el periodo de muestreo, los signos del fuego son aún evidentes en troncos ennegrecidos y, principalmente en el caso de los individuos de menor diámetro, se observan muchas ramas aún secas, así como ejemplares que han perdido la parte superior de la copa.

Figura 2.13. Localización de las parcelas del incendio de 2000.



Parcela 2000 A

La parcela 2000 A es la primera que aparece al acceder por la pista descrita, situándose a la izquierda de la misma. El mantillo recubre el suelo formando una capa uniforme, acompañada de múltiples fragmentos de ramas de distintos tamaños. Como especies acompañantes aparecen *Adenocarpus viscosus* y *Cistus symphytifolius* respecto al estrato arbustivo, así como el helecho *Pteridium aquilinum*, además aparecen las herbáceas *Asphodelus ramosus* y *Vicia spp.*

Parcela 2000 B

La parcela 2000 B se sitúa en la ladera que desciende a la derecha hacia la carretera general que lleva hacia Santo Domingo. El mantillo se acumula formando una capa no muy gruesa pero uniforme. Como especies acompañantes podemos citar el arbusto *Adenocarpus viscosus*, el helecho *Pteridium aquilinum*, así como numerosas especies herbáceas, como *Asphodelus ramosus*, *Campanula erinus*, *Geranium purpureum* o *Vicia spp.*

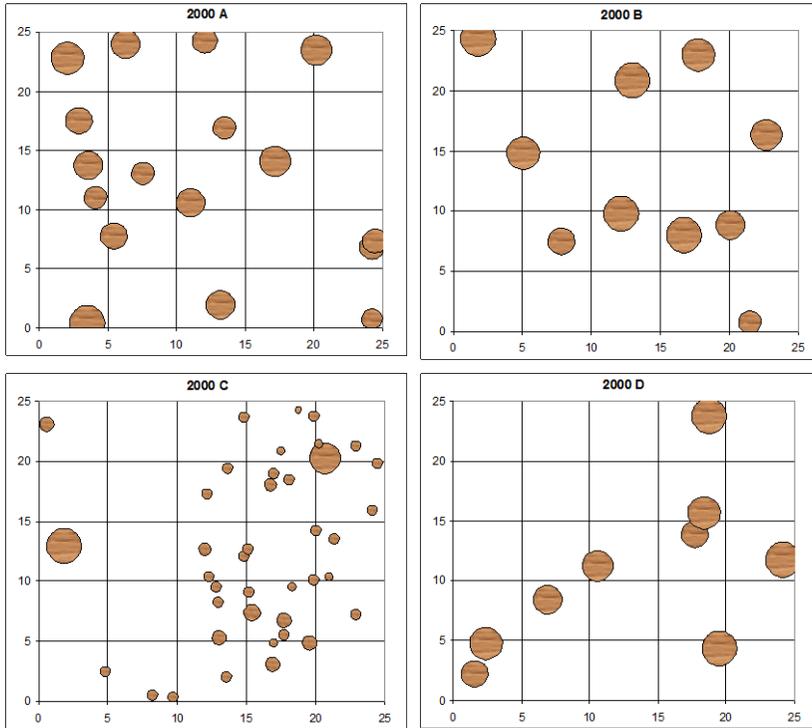
Parcela 2000 C

Es en esta parcela en la que se hacen más evidentes los signos del fuego. Al igual que en 2000 A, se encuentra ocupando la parte superior y más desprotegida de la loma. La capa de pinocha es homogénea, sin que queden al descubierto porciones de suelo libre. Además de *Pinus canariensis*, aparecen en esta parcela algunos ejemplares bien desarrollados de *Adenocarpus viscosus*. Otras especies presentes son *Andryala webbi*, *Asphodelus ramosus*, *Cistus symphytifolius*, *Micromeria herpyllomorpha*, *Sonchus oleraceus*, *Trifolium campestre* o *Vicia spp.*

Parcela 2000 D

Se sitúa en la ladera orientada a sotavento, a la derecha de la pista de acceso al Lomo de la Ciudad; tras el final de la parcela, la pendiente se hace extremadamente abrupta hasta caer hacia uno de los grandes barrancos del norte, el Barranco de Izcagua. El mantillo forma una capa de poco espesor, dejando ver el suelo en algunas zonas. Como especies acompañantes aparecen *Adenocarpus viscosus*, *Andryala webbi*, *Asphodelus ramosus*, *Geranium purpureum*, *Sonchus oleraceus*, *Trifolium campestre* y *Vicia spp.*

Figura 2.14. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 2000. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DBH sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.



Parcelas 2005 (Lomo del Lance)

Las parcelas de estudio del incendio de septiembre de 2005 se encuentran en la zona norte de la Isla (municipio de Garafía). Dada la escarpada orografía del terreno, se han situado cerca de la carretera que lleva hasta el Roque de los Muchachos (LP-113) desde la carretera general del norte (LP-1). Todas se encuentran en el margen izquierdo de la carretera en sentido ascendente, a unos 50 m de la misma (Figura 2.15).

Figura 2.15. Localización de las parcelas del incendio de 2005.



Parcela 2005 A

La parcela 2005 A se encuentra aproximadamente a la altura del kilómetro cinco, y es la segunda parcela que aparece en la carretera subiendo hacia el Roque de Los Muchachos. La cobertura de pinocha es nula en el momento del establecimiento de la parcela, quedando el suelo completamente descubierto. Se apreciaron restos quemados de troncos de *Adenocarpus viscosus*, apareciendo las primeras plántulas de esta especie al año de seguimiento.

Parcela 2005 B

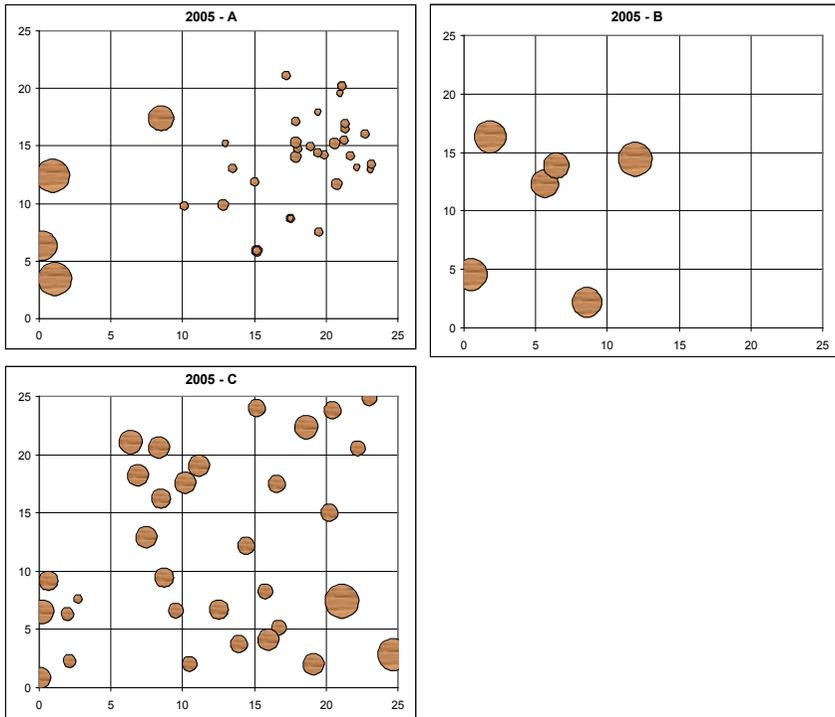
La parcela 2005 B se encuentra aproximadamente a la altura del kilómetro cinco de la mencionada carretera LP-113, a unos 20 m por carretera de la parcela anterior en sentido ascendente. En el momento de establecerse esta parcela la mayor parte del suelo está al descubierto por efecto del incendio. En esta parcela aparecen también restos quemados de *Adenocarpus viscosus*.

Parcela 2005 C

La parcela 2005 C se encuentra aproximadamente en el kilómetro cuatro de la misma carretera, antes de las dos parcelas anteriores. En esta parcela, la cobertura de mantillo en el momento del inicio del muestreo era de casi el 80%, debido a la caída

de hojarasca deshidratada por el incendio, que todavía permanecía en el árbol y que estaba empezando a caer.

Figura 2.16. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 2005. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DBH sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.



LLUVIA DE SEMILLAS,
REGENERACIÓN Y
MORTALIDAD EN
PLÁNTULAS DE *PINUS*
CANARIENSIS



Capítulo 3. Lluvia de semillas, regeneración y mortalidad en plántulas de *Pinus canariensis*

Introducción

La germinación y el establecimiento de nuevos individuos resultan de vital importancia para el mantenimiento del ecosistema. Multitud de factores bióticos y abióticos influyen y limitan el establecimiento y la supervivencia de cada una de las fases de la regeneración (el llamado “reclutamiento” de individuos). Para algunas especies forestales, la regeneración está estrechamente relacionada con la dinámica de perturbaciones de modo que su ocurrencia es fundamental para la persistencia de la especie y la comunidad (Mutch, 1970; Wimberly y Spies, 2001; Zhu *et al.*, 2003; Peters *et al.*, 2005; Mori *et al.*, 2007; Arévalo y Fernández-Palacios, 2008; Outcalt, 2008), debido a que generan heterogeneidad ambiental y abundancia de recursos (Grubb, 1977; Kutiel y Shaviv, 1992; Carlton y Bazzaz, 1998). Comprender cómo actúan estos parámetros que determinan la regeneración después de una perturbación ha sido durante mucho tiempo un objetivo importante de investigación en ecología forestal (Clark *et al.*, 1999; Greene *et al.*, 1999).

El fuego es uno de los factores de perturbación más frecuentes en el área mediterránea, donde se ha alcanzado como media anual de superficie quemada unas 600.000 ha (Alexandrian *et al.*, 1999), siendo 2007 el año con mayor extensión quemada de los últimos 28 años (Camia *et al.*, 2008). En estas regiones de clima mediterráneo, numerosos ecosistemas dependen de la recurrencia periódica de incendios para su supervivencia (Naveh, 1990; Moreno y Oechel, 1994; Begon *et al.*, 1996). Entre estos ecosistemas, los pinares son uno de los más importantes por su extensión e importancia económica, cuyas especies presentan diversas estrategias en respuesta a la intensidad y frecuencia de los incendios forestales en su hábitat (Keeley y Zedler, 1998), siendo *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC., una de las especies más resistentes (Climent *et al.*, 2004; Fernandes *et al.*, 2008). Sin embargo, los estudios de regeneración tras un incendio suelen abarcar pocos años, siendo escasos los que alcanzan más de 20 años tras el incendio (Trabaud *et al.* 1985; Halpern, 1989; Thanos y Marcou, 1991; Thanos *et al.*, 1996; Arianoutsou y Ne’eman 2000; Arévalo *et al.*, 2001; Calvo *et al.*, 2003), de manera que a más largo plazo son poco conocidos los procesos de recuperación del suelo, los cambios en la composición de nutrientes o la recuperación de cobertura arbórea y cómo dichos

procesos afectan a la regeneración, entendiendo esta como los procesos de liberación de semillas, germinación, establecimiento y mortalidad de las generaciones siguientes a la producida inmediatamente después del incendio.

El pino canario, *P. canariensis*, estuvo distribuido en el pasado por la cuenca del mar de Tethys (Kasapligil, 1976; Millar, 1993; Morla *et al.*, 2002) aunque actualmente se encuentra restringido a las Islas Canarias. Se trata de la única especie de pino nativa del archipiélago cuyo registro fósil más antiguo en las Islas es de hace 13 millones de años (García-Talavera *et al.*, 1995). Constituye la especie forestal predominante, ocupando casi el 60% de toda la superficie forestal del archipiélago. La isla de La Palma es la que presenta mejores formaciones naturales de esta especie, además de la más afectada por los incendios forestales, con 13.644 ha incendiadas, desde 1983 hasta 2007, de un total de 25.946 ha en todo el archipiélago (Consejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, recurso web). *P. canariensis* es una especie adaptada a las perturbaciones producidas por incendios forestales, aunque su comportamiento tras los incendios ha sido poco estudiado (Höllerman 1993, 2000; Climent *et al.*, 1996, 2004; Arévalo, 2001; Šrúteck *et al.*, 2002; Fernandes *et al.*, 2008).

Para esta especie no ha sido estudiada con precisión la evolución de la regeneración tras el incendio, sino únicamente la regeneración temprana tras el fuego. Se sabe que *P. canariensis* presenta una baja germinación y supervivencia de plántulas en ausencia de incendios, mientras que en presencia de estos existe una alta germinación (Höllerman, 1995, 2000; Arévalo *et al.*, 2001; Climent *et al.*, 1996; Peters *et al.*, 2001, Escudero *et al.*, 2002). Sin embargo, en estos trabajos no se ha estudiado la lluvia de semillas, por lo que se desconoce su magnitud, tanto en ausencia de incendios como con ellos, y su importancia para la posterior regeneración. En otras especies de pino con piñas serótinas, como *P. halepensis*, en periodos secos y cálidos en ausencia de incendios puede liberarse hasta el 60% de la producción anual de semillas (Nathan *et al.*, 1999). Para *P. canariensis*, Climent *et al.* (2004) encuentran que las piñas serótinas tienen carácter xeriscente antes que piriscente, lo que indica una adaptación a condiciones ambientales de estrés hídrico además de a los incendios. Para otras especies de pinos, bien adaptadas a los incendios, se han encontrado problemas en la regeneración debidos a alteraciones en la frecuencia natural de los regímenes de incendios (Keeley *et al.*, 1999; Retana *et al.*, 2002; Mária *et al.*, 2006).

Aunque *P. canariensis* es una especie resistente a los incendios forestales, el registro fósil indica que la frecuencia de los mismos ha aumentado desde la colonización de las Islas por el ser humano (de Nascimento *et al.*, 2009). En un contexto de cambio global donde la frecuencia de incendios forestales es cada vez mayor, conocer los procesos de recuperación de esta especie tras los incendios es una pieza clave para el

correcto manejo de los bosques. El objetivo de este trabajo es conocer la evolución de la regeneración natural de esta especie pirófito y resistente al fuego, durante 20 años, tras incendios forestales, a través de la construcción de una cronosecuencia de incendios. La hipótesis de partida es que la liberación de semillas será mayor en las parcelas quemadas recientemente debido a la presencia de piñas serótinas que liberarán el banco aéreo de semillas, y que dicha liberación disminuirá con la antigüedad del incendio. Además, la densidad de plántulas será mayor cuanto más reciente sea el incendio, debido a que las condiciones ambientales, como la disponibilidad de luz o nutrientes, mejoraran tras el incendio, y que esta densidad irá disminuyendo conforme aumente la antigüedad de dicho incendio hasta llegar a los niveles de zonas no quemadas. Los resultados obtenidos en este trabajo pueden proporcionar información muy útil para el desarrollo de planes de restauración y recomendaciones para futuras plantaciones, así como posibles recomendaciones en la gestión de futuros incendios forestales.

Metodología

Área de estudio y diseño experimental

Las características del área de estudio y el diseño de la cronosecuencia están descritas en el capítulo general de área de estudio y diseño experimental.

Toma de datos

Dentro de cada parcela se colocaron al azar tres subparcelas cuadradas de 5 m de lado donde se realizó el seguimiento de la regeneración (Foto 3.1). Para el recuento de la lluvia de semillas se instalaron al azar dentro de cada parcela cinco cestas circulares para recogida del desfronde de 0,20 m² de superficie (diámetro 0,51 m) cada una (Foto 3.2). El material caído se recogió trimestralmente desde septiembre de 2005 hasta febrero de 2008, excepto para las parcelas correspondientes al incendio del 2005, donde se terminó el seguimiento en agosto de 2008. De la materia recogida en cada cesta se contó el número de semillas caídas. En la Figura 3.1 se muestra un esquema de la disposición de todos los elementos de muestreo. Para el seguimiento de la regeneración, se consideraron plántulas y brinzales todos los individuos que no hubieran desarrollado las acículas propias de los individuos adultos. El seguimiento de la regeneración de las parcelas control y de los incendios 1987 hasta 2000 se realizó desde abril de 2004 hasta febrero de 2007, mientras que en las parcelas del incendio de 2005 se inició el seguimiento en septiembre de 2005

y se terminó en agosto de 2007. La periodicidad del seguimiento de la regeneración fue de tres meses. Se contabilizaron además las plántulas depredadas por conejos (*Oryctolagus cuniculus*).

Foto 3.1. Subparcela de seguimiento de la regeneración.

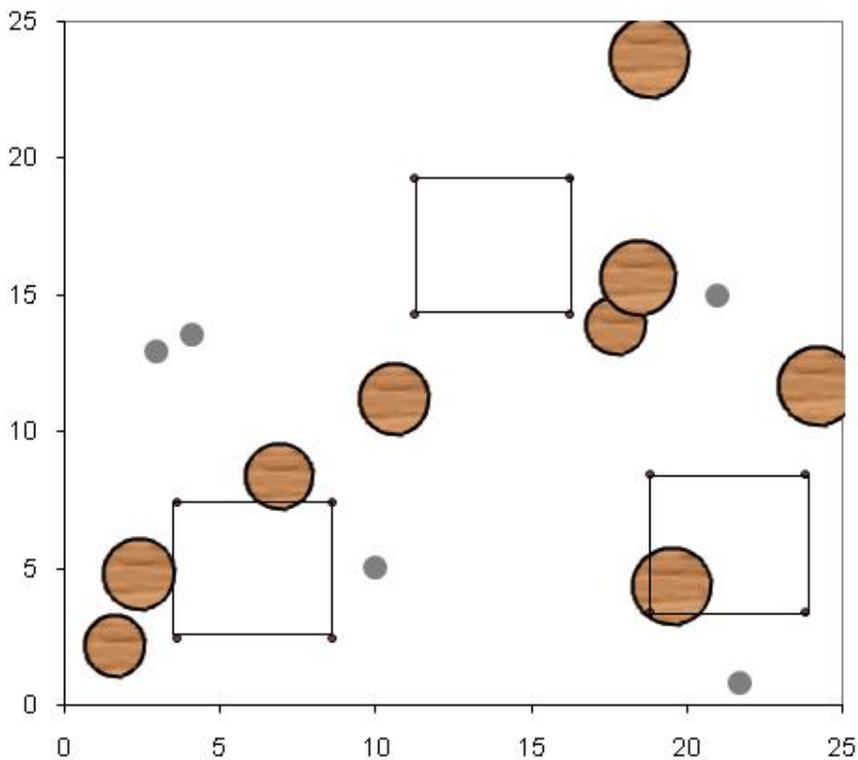


Foto 3.2. Cesta de recogida de lluvia de semillas. En el fondo de la red se colocó un peso para evitar el vuelco del contenido por acción del viento.



En el muestreo inicial se localizaron todas las plántulas presentes en cada subparcela, cada una fue marcada con etiquetas numeradas y cartografiada mediante coordenadas cartesianas. En los muestreos posteriores se contabilizaron las plántulas antiguas que permanecían vivas, las muertas, las causas de esta cuando fuese posible determinarla y las nuevas germinaciones.

Figura 3.1. Esquema de la disposición de todos los elementos dentro de la parcela de 25 x 25 m. Los círculos de color marrón simbolizan el tronco de los adultos y están representados a escala no proporcional al DBH. Los círculos grises simbolizan la disposición de las cestas de recogida de lluvia de semillas, y los cuadrados representan la disposición de las subparcelas de 5 x 5 m utilizadas para el seguimiento de la regeneración.



En el presente trabajo, cada seguimiento recoge la acumulación de acontecimientos ocurridos los tres meses anteriores. En ese lapso de tiempo entre muestreos algunas plántulas pueden germinar, establecerse y morir sin que lleguen a ser registradas (*criptoturnover*), por lo que se puede producir una subestimación del recuento. Sin embargo, los restos de plántulas muertas son lo suficientemente conspicuos para ser detectados en su mayoría, por lo que la magnitud de este recambio no detectado no es suficiente para modificar sensiblemente los recuentos.

Para calcular la tasa de recambio se tomó el número de plántulas germinadas en cada muestreo y se le restó las muertas en ese mismo seguimiento, independientemente de que las plántulas muertas hubiesen nacido en dicho seguimiento o en otros anteriores, puesto que se está calculando la tasa de recambio de la parcela, y no la tasa de supervivencia de cada cohorte. Se utilizó el periodo abril de 2004-octubre de 2006 con el fin de recoger el ciclo completo de recambio durante dos años. No se ha tomado el año 2007 puesto que solo existe un muestreo para ese año.

La tasa de germinación se calculó de dos maneras diferentes. Se llamó tasa natural de germinación al promedio de las plántulas germinadas en cada incendio con respecto a la cantidad de semillas caídas en dicho incendio. Se llamó tasa de germinación con desplazamiento al número de plántulas germinadas contabilizadas en un muestreo dividido entre el número de semillas caídas en el muestreo anterior, puesto que se consideró que la germinación de las semillas caídas en un muestreo no se detectaría hasta el muestreo siguiente.

Análisis estadístico

Para cada muestreo trimestral se calculó el tamaño del banco de plántulas en cada incendio (calculado como la media del tamaño del banco de plántulas de cada parcela), la germinación y mortalidad por incendio (calculado de la misma manera) y la lluvia de semillas. Los datos fueron testados para la normalidad usando el test de Kolmogorov-Smirnov. Al no estar distribuidos normalmente en su mayoría, se optó por una comparación de medias no paramétrica con el test de Kruskal-Wallis. En esta prueba se utilizó una estimación no sesgada del nivel de significación utilizando el método de Monte Carlo que permite estimar la significación exacta sin tener que confiar en los supuestos requeridos por las pruebas paramétricas. Cuando este test resultó significativo se realizaron comparaciones por parejas utilizando el test a posteriori de Tukey no paramétrico (Zar, 1984). El coeficiente de correlación de Spearman se utilizó para examinar la asociación entre las características bióticas y abióticas de las parcelas y los parámetros de regeneración, corregido con el método de Holm para comparaciones múltiples (Aikin, 1996). Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS 15.0 (Visauta, 2007).

Resultados

A lo largo de todo el periodo de estudio se marcaron y siguieron un total de 6.726 plántulas. Todos los incendios de la cronosecuencia presentaron regeneración aunque en densidades muy variables a lo largo de dicha cronosecuencia. Solamente en la parcela 1990 A no se encontró regeneración alguna durante el seguimiento.

Lluvia de semillas

El total de semillas recogidas fue de 1.231, con un promedio de 6,7 ($\pm 1,2$ error std.) semillas caídas por metro cuadrado y año (Tabla 3.1). Considerando cada muestreo por separado, dentro de cada parcela el número de semillas recogidas en cada cesta no presentó diferencias significativas. Sin embargo, entre las edades de la cronosecuencia, las diferencias en número de semillas caídas por metro cuadrado sí fueron significativas ($n=798$; $\chi^2=160,5$; g.l.=6; $p<0,01$). El incendio con más semillas recogidas fue 1994, y el que menos 1990. Los incendios de 2000 y 2005 y las parcelas control presentan un número de semillas caídas medio-bajo, mientras que el resto de incendios tienen valores intermedios. El año con mayor lluvia de semillas fue el 2005 y el de menor el 2006. En 2008 solo se obtuvieron datos del incendio de 2005, por lo que el valor obtenido no se puede considerar representativo para ese año. Los valores mínimos de semillas recogidas se dieron en los meses de primavera e invierno, mientras que los máximos aparecen en los meses de verano (Figura 3.2). A lo largo de todo el año se produce lluvia de semillas en la mayoría de los incendios aunque nuevamente con grandes variaciones entre las edades. Esta lluvia de semillas es mayor en los meses de verano.

Tabla 3.1. Lluvia media de semillas (semillas recogidas/m² \pm error std.) en cada incendio. Las letras junto a la media anual indican las agrupaciones según el test de Tukey no paramétrico ($p<0,01$).

Incendio	Lluvia de semillas				Media interanual	Grupos
	año de seguimiento					
	2005	2006	2007	2008		
Control	4,6 \pm 2,6	2,5 \pm 0,9	8,6 \pm 3,5	-	5,2 \pm 2,3	bc
1987	6,6 \pm 4,6	12,0 \pm 4,4	12,2 \pm 4,0	-	10,3 \pm 4,3	b
1990	0,8 \pm 0,4	3,07 \pm 1,4	1,4 \pm 0,7	-	1,8 \pm 0,8	c
1994	33,9 \pm 6,4	23,2 \pm 3,2	12,9 \pm 1,8	-	23,3 \pm 3,8	a
1998	13,9 \pm 6,1	2,4 \pm 0,7	7,5 \pm 2,0	-	8,0 \pm 2,9	bc
2000	1,3 \pm 0,6	1,0 \pm 0,4	8,47 \pm 2,2	-	3,5 \pm 1,1	bc
2005	-	3,5 \pm 1,5	2,1 \pm 0,5	0,3 \pm 0,3	2,0 \pm 0,8	bc
Total	10,6 \pm 2,0	5,7 \pm 0,7	7,2 \pm 0,8	3,6 \pm 1,2	6,7 \pm 1,2	-

Germinación

El total de plántulas germinadas detectadas fue de 5.193, con una densidad media de 0,3 ($\pm 0,0$ error std.) plántulas m⁻² año⁻¹ (Tabla 3.2). Entre las diferentes edades de incendios aparecen tasas de germinación significativamente diferentes ($n=693$; $\chi^2=40,2$; g.l.=6; $p<0,01$). El incendio de 1987 es el que presentó mayor germinación

mientras que la menor apareció en el incendio de 2005. El control presentó germinación medio-baja. Los incendios intermedios presentaron germinaciones medias excepto el incendio de 1990, que presentó germinación baja. Anualmente, el año en el que hubo menos germinación fue 2005 y el que tuvo más germinación fue 2007, aunque de este año solo se obtuvieron datos del primer trimestre del año para todos los incendios excepto para 2005, por lo que para este incendio no se ha recogido la variación interanual completa y la germinación media está sobreestimada. La germinación mínima se produjo en septiembre de 2005 y la máxima germinación se encontró en febrero de 2007. La germinación de plántulas aparece casi exclusivamente en los meses de invierno en todas las edades de la cronosecuencia, aunque nuevamente en magnitud variable entre edades (Figura 3.3). En los meses de verano la germinación que se produjo fue muy baja, de solo 19 plántulas frente a las 3.355 germinadas en los meses invernales.

Tabla 3.2. Germinación media por año (plántulas/m² ± error std.) y media interanual en cada edad de la cronosecuencia. Las letras junto a la media anual indican las agrupaciones según el test de Tukey no paramétrico ($p < 0,01$).

Incendio	Germinación				Media	Grupos
	2004	2005	2006	2007	interanual	
control	0,15 ± 0,03	0,01 ± 0,01	0,11 ± 0,05	1,38 ± 0,41	0,41 ± 0,13	bc
1987	0,68 ± 0,19	0,04 ± 0,01	1,14 ± 0,40	1,67 ± 0,45	0,88 ± 0,26	a
1990	0,12 ± 0,04	0,02 ± 0,01	0,13 ± 0,05	1,15 ± 0,64	0,35 ± 0,18	c
1994	0,21 ± 0,07	0,15 ± 0,07	0,57 ± 0,16	1,05 ± 0,23	0,50 ± 0,13	ab
1998	0,33 ± 0,07	0,02 ± 0,01	0,46 ± 0,15	0,47 ± 0,11	0,32 ± 0,09	ac
2000	0,12 ± 0,02	0,04 ± 0,01	0,19 ± 0,05	0,19 ± 0,04	0,14 ± 0,03	ac
2005	-	0,0 ± 0,0	0,07 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0,04 ± 0,02	bc
Total	0,23 ± 0,03	0,05 ± 0,01	0,37 ± 0,05	0,60 ± 0,10	0,31 ± 0,05	-

Figura 3.2. Evolución estacional por incendios de la lluvia de semillas/m². Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. No se muestran los valores atípicos ni extremos.

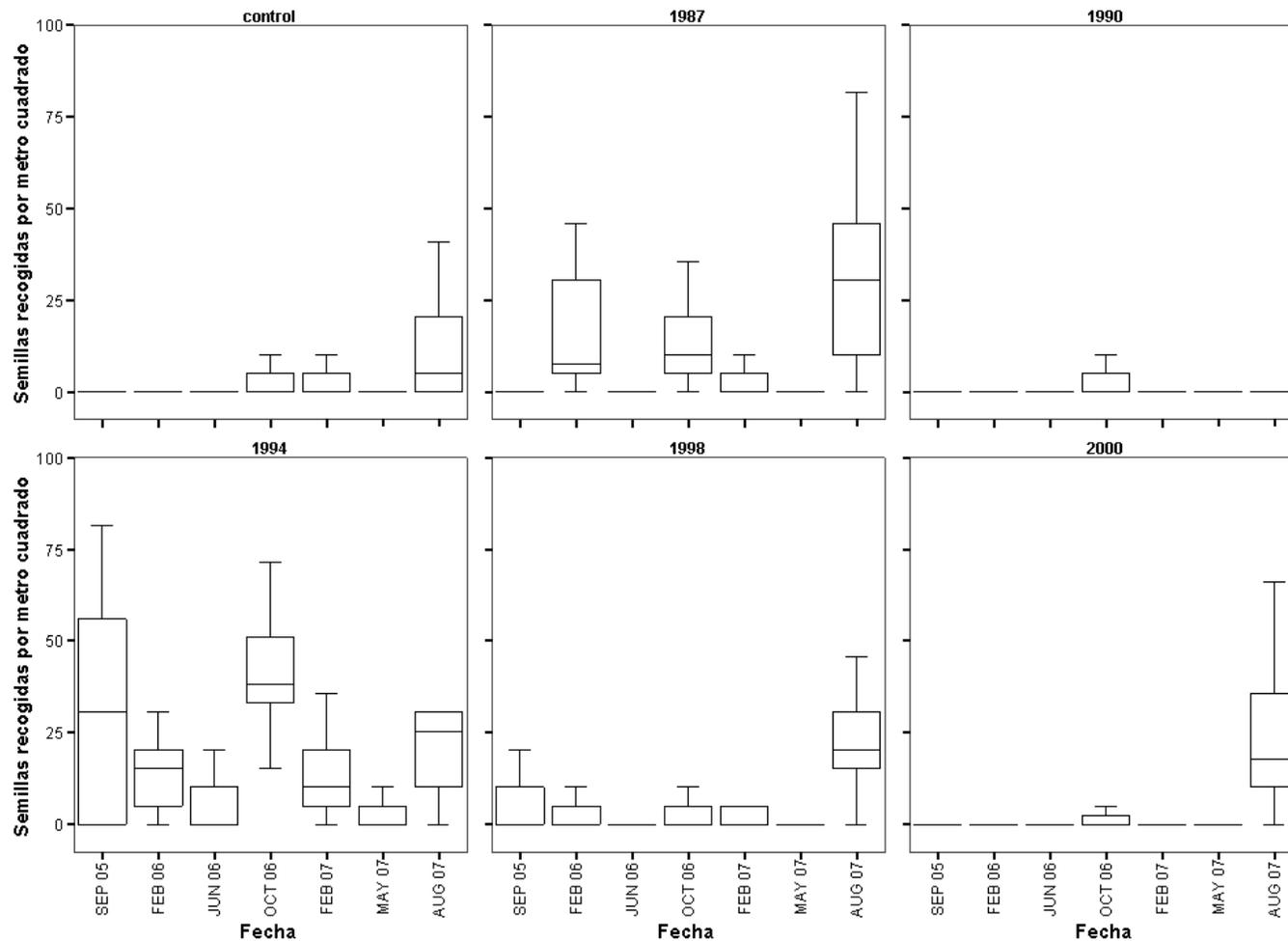
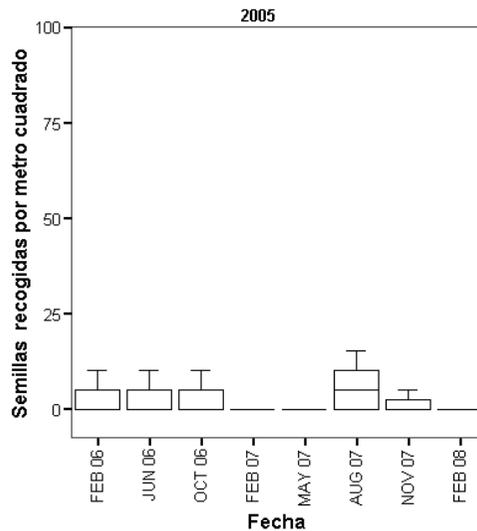


Figura 3.2 (continuación)



Mortalidad

A lo largo del estudio se contabilizó la muerte de un total de 3.146 plántulas, es decir, $0,2 (\pm 0,0 \text{ error std.})$ plántulas por $\text{m}^2 \text{ año}^{-1}$ (Tabla 3.3). Las diferencias entre edades fueron significativas ($n=693$; $\chi^2=137,3$; g.l.=6; $p<0,01$). El incendio de 1987 es el que mayor mortalidad presentó, mientras que el más reciente fue el de menor mortalidad. Los incendios de 1987, 1994 y 1998 presentaron una mortalidad alta, y las edades intermedias presentaron una mortalidad intermedia. El año de seguimiento con menor mortalidad fue 2007, y el de mayor mortalidad fue 2006. Nuevamente solo el incendio de 2005 cuenta con un seguimiento completo del año 2007, por lo que en los demás incendios no se ha recogido la variación interanual. La mortalidad mínima se registró en febrero de 2007, mientras que la máxima se registró en junio de 2006 (Figura 3.4). En la mortalidad apareció un marcado incremento en los meses de verano, presentando menor intensidad el resto del año.

Tabla 3.3. Mortalidad media por año (plántulas/m² ± error std.) y media interanual de plántulas muertas en cada edad de la cronosecuencia. Las letras junto a la media anual indican las agrupaciones según el test de Tukey no paramétrico $p < 0,01$.

Incendio	Mortalidad				Media	Grupos
	2004	2005	2006	2007	interanual	
control	0,08 ± 0,02	0,07 ± 0,01	0,08 ± 0,02	0,01 ± 0,0	0,06 ± 0,01	bc
1987	0,37 ± 0,09	0,30 ± 0,05	1,01 ± 0,24	0,11 ± 0,08	0,45 ± 0,12	a
1990	0,04 ± 0,01	0,11 ± 0,02	0,07 ± 0,02	0,00 ± 0,00	0,05 ± 0,01	bc
1994	0,19 ± 0,06	0,52 ± 0,16	0,57 ± 0,13	0,12 ± 0,07	0,35 ± 0,10	a
1998	0,19 ± 0,04	0,29 ± 0,05	0,29 ± 0,08	0,00 ± 0,00	0,19 ± 0,04	a
2000	0,04 ± 0,01	0,10 ± 0,02	0,10 ± 0,02	0,02 ± 0,01	0,06 ± 0,01	b
2005		0,0 ± 0,0	0,04 ± 0,01	0,02 ± 0,01	0,02 ± 0,01	c
Total	0,13 ± 0,02	0,20 ± 0,03	0,28 ± 0,03	0,07 ± 0,01	0,17 ± 0,02	

Figura 3.3. Evolución estacional de la germinación (plántulas/m² ± error std.) por incendios. Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. No se muestran los valores atípicos ni extremos. Las letras sobre las cajas indican las agrupaciones según el test no paramétrico de Tukey para $p < 0,01$.

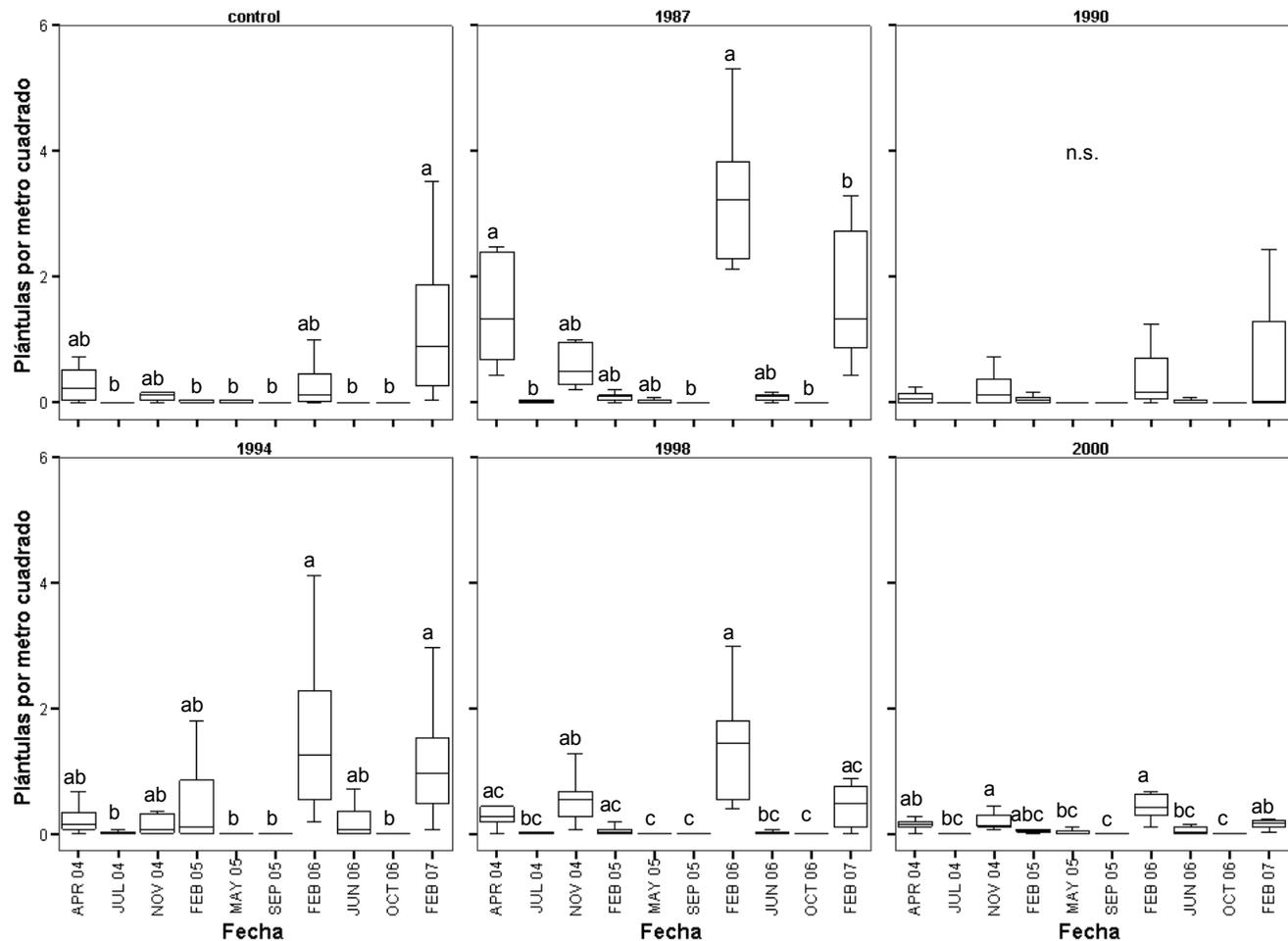
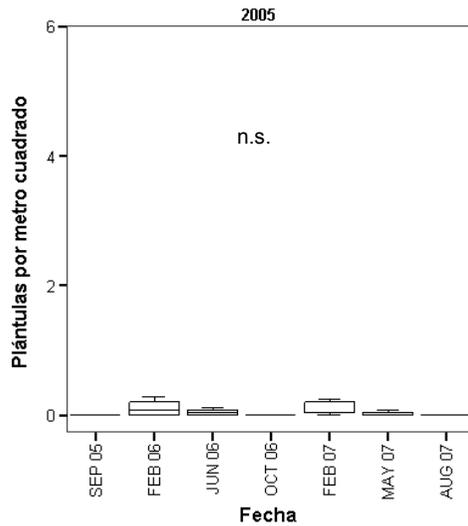


Figura 3.3 (continuación)



Densidad de plántulas

La densidad media total de plántulas a lo largo del estudio ha sido de $1,0 (\pm 0,1$ error std.) plántulas por m^2 año⁻¹ (Tabla 3.4). Entre las diferentes edades de incendios se encontraron diferencias significativas ($n=693$; $\chi^2=219,2$; g.l.=6; $p<0,01$), agrupándose en cuatro grupos de densidades: baja, media-baja, media-alta y alta. La zona control se encuentra en el grupo intermedio-bajo, mientras que los incendios intermedios presentaron densidades mayores que los extremos. Los incendios intermedios no presentaron diferencias entre ellos salvo 1994, que tuvo mayor densidad, y 1990 que tuvo menor densidad. En el incendio más reciente apareció la densidad más baja de plántulas y la mayor en el incendio de 1994 en el que se encuentran el 46,8% del total de plántulas contabilizadas en este trabajo. La densidad media de plántulas presentó fluctuaciones a lo largo del año pero mantuvo un número medio estable, excepto para el incendio de 2005, que aumentó lentamente desde el momento del incendio en el que no existía ningún individuo (Figura 3.5). En los meses invernales y primaverales aparecen los picos de máxima densidad de plántulas mientras que en los estivales aparecen los mínimos poblacionales.

Figura 3.4. Evolución estacional de la mortalidad (plántulas/m² ± error std.) por incendios. Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. No se muestran los valores atípicos ni extremos. Las letras sobre las cajas indican las agrupaciones según el test no paramétrico de Tukey para $p < 0,01$.

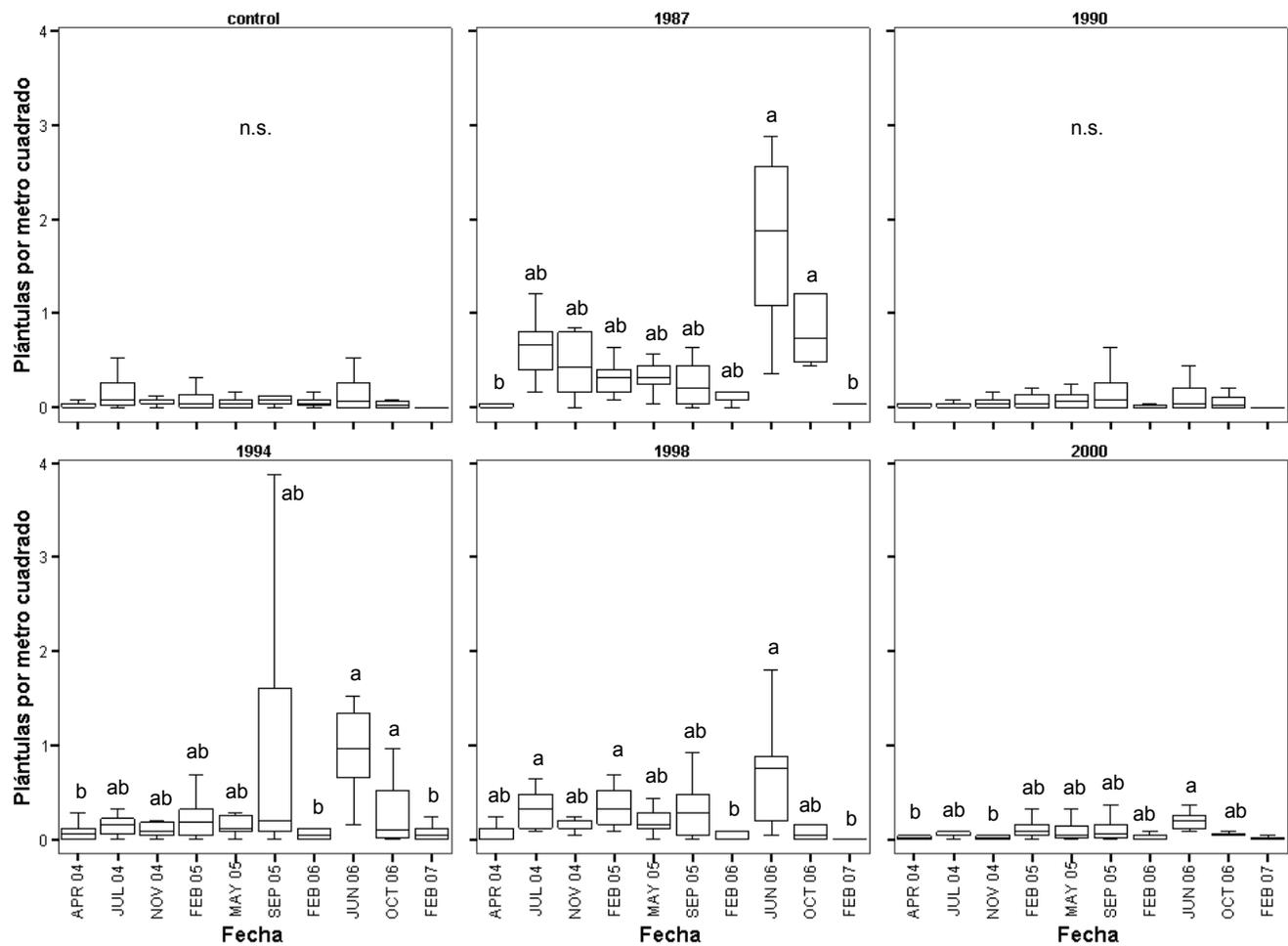


Figura 3.4 (continuación).

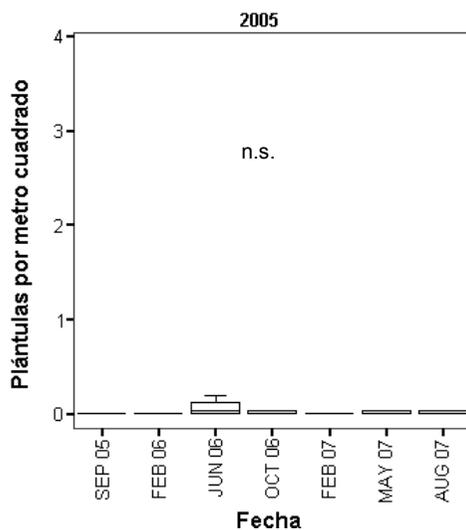


Tabla 3.4. Densidad media (plántulas/m² ± error std.) por año y media interanual en cada edad de la cronosecuencia. Las letras junto a la media anual indican las agrupaciones según el test de Tukey no paramétrico $p < 0,01$.

Incendio	Densidad				Media	Grupos
	2004	2005	2006	2007	interanual	
control	0,46 ± 0,05	0,36 ± 0,04	0,44 ± 0,06	1,75 ± 0,42	0,75 ± 0,14	c
1987	1,10 ± 0,18	0,46 ± 0,10	1,85 ± 0,36	2,09 ± 0,47	1,38 ± 0,28	ab
1990	0,20 ± 0,05	0,20 ± 0,04	0,31 ± 0,07	1,38 ± 0,71	0,52 ± 0,22	d
1994	2,97 ± 0,57	2,58 ± 0,53	2,51 ± 0,44	2,81 ± 0,77	2,72 ± 0,58	a
1998	0,98 ± 0,12	0,58 ± 0,08	1,14 ± 0,14	1,29 ± 0,20	1,00 ± 0,14	ab
2000	0,65 ± 0,09	0,64 ± 0,09	0,92 ± 0,13	1,02 ± 0,26	0,81 ± 0,14	bc
2005	-	0,00 ± 0,00	0,12 ± 0,03	0,23 ± 0,05	0,12 ± 0,03	d
Total	1,06 ± 0,13	0,79 ± 0,11	1,08 ± 0,09	1,35 ± 0,14	1,07 ± 0,12	

Figura 3.5. Evolución estacional de la densidad (plántulas/m² ± error std.) por incendios. Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. No se muestran los valores atípicos ni extremos. Las letras sobre las cajas indican las agrupaciones según el test no paramétrico de Tukey para $p < 0,01$.

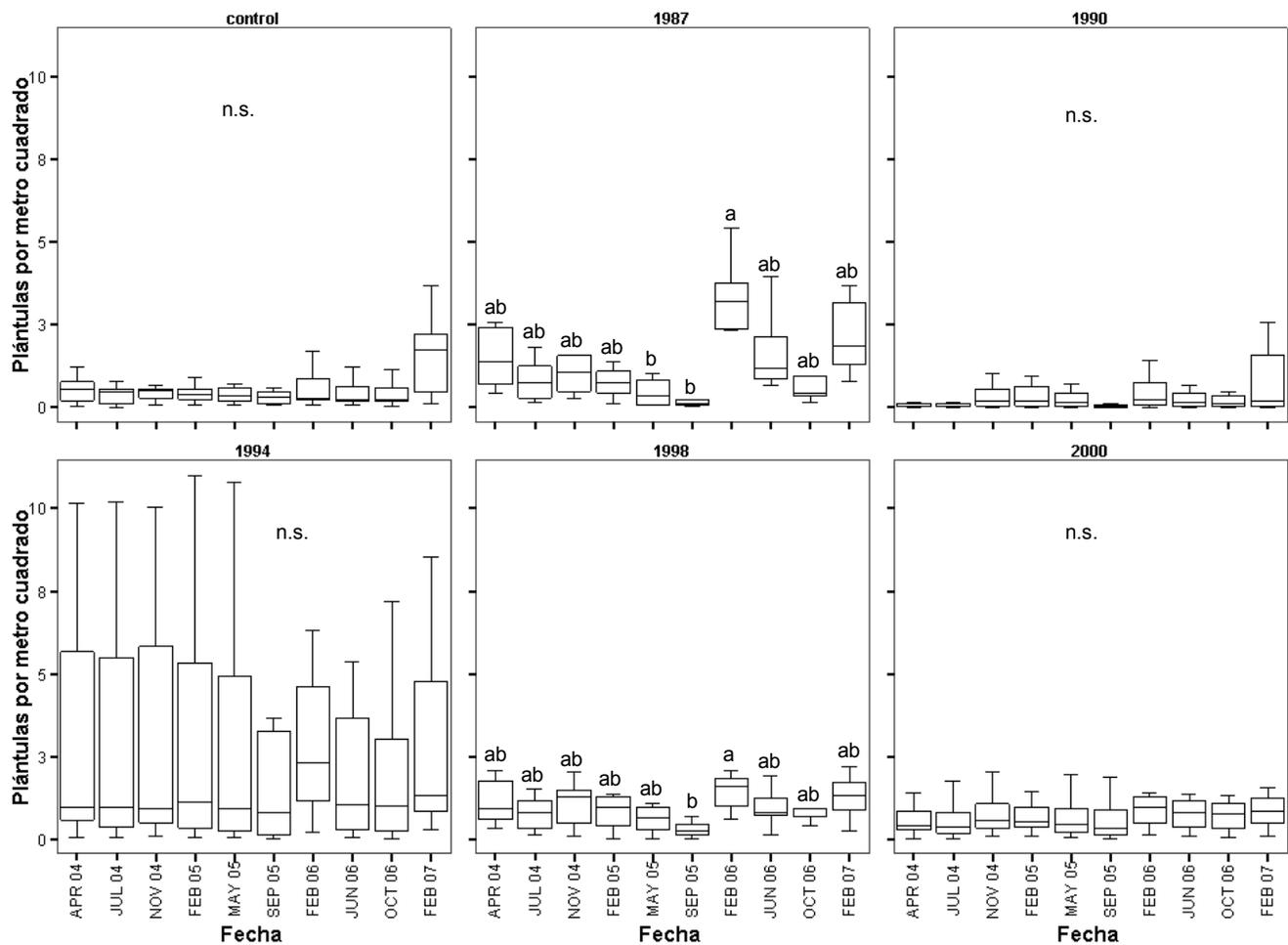
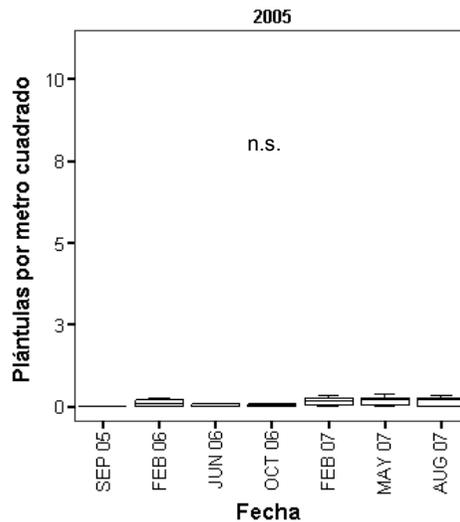


Figura 3.5 (continuación)



En la tasa de recambio, el test de Kruskal-Wallis indicó que no que existían diferencias significativas en el balance entre los incendios ($n=603$; $\chi^2= 25,1$; g.l.=6; $p=0,41$) (Tabla 3.5, Figura 3.6), aunque el incendio de 1994 presentó una tasa de recambio negativa. Estacionalmente, la tasa de recambio oscila en un sentido u otro pero cada desviación es compensada en los meses sucesivos, de manera que se mantiene siempre en torno a cero (Figura 3.7).

Tabla 3.5. Recambio medio por incendio (\pm error std.), n representa el número de datos de recambio para cada incendio. Las letras junto a la media anual indican las agrupaciones según el test de Tukey no paramétrico $p<0,01$.

Incendio	n	Media \pm error std.	Grupos
control	108	0,01 \pm 0,02	-
1987	54	0,06 \pm 0,21	-
1990	108	0,02 \pm 0,02	-
1994	108	-0,12 \pm 0,09	-
1998	81	0,01 \pm 0,07	-
2000	108	0,04 \pm 0,02	-
2005	36	0,03 \pm 0,02	-
Total	603	0,00 \pm 0,01	-

Figura 3.6. Tasa de recambio (germinación menos mortalidad) de plántulas/m² para cada incendio. Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. Los círculos indican valores atípicos (casos cuyos valores están situados a una distancia entre 1,5 y 3 veces la longitud de la caja desde cualquiera de sus extremos), y los asteriscos valores extremos (casos cuyos valores superan en tres veces la longitud de la caja desde cualquiera de sus extremos).

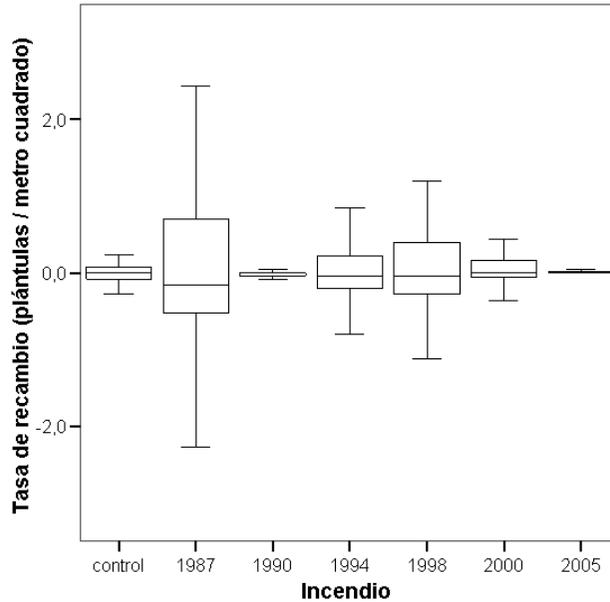
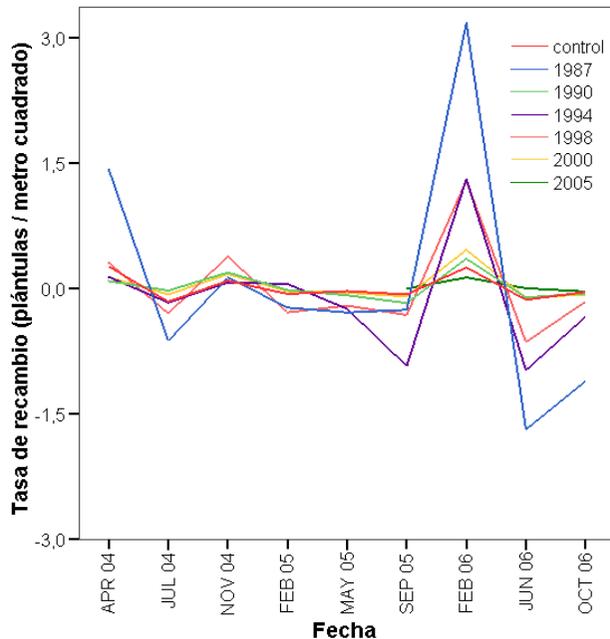


Figura 3.7. Balance estacional del recambio (germinación menos mortalidad) de plántulas/m² en cada incendio.



Tasa de germinación

La tasa de germinación natural media fue del 7,6% del número de semillas disponibles, no existiendo diferencias significativas entre los incendios ($n=23$; $\chi^2=14,1$; g.l.=6; $p=0,10$) y en ningún caso la media superó el 20% (Tabla 3.6). En el control se alcanzaron los valores más altos en esta proporción, y van decreciendo hasta alcanzar su valor más bajo en el incendio más reciente. La tasa de germinación con desplazamiento media fue del 11,8% del número de semillas disponibles, no existiendo diferencias significativas entre los incendios ($n=81$; $\chi^2=7,0$; g.l.=6; $p=0,32$). En el control se alcanzaron los valores más altos en esta proporción, mientras que los valores más bajos se alcanzaron en el incendio más reciente (2005) y en el de 1994.

Tabla 3.6. Tasa de germinación natural en los diferentes incendios y tasa de germinación con desplazamiento en los diferentes incendios y en general (media \pm error std.).

Incendio	Tasa de germinación	
	natural (%)	con desplazamiento (%)
control	18,0 \pm 12,3	30,4 \pm 17,2
1987	11,6 \pm 6,8	12,9 \pm 5,9
1990	10,8 \pm 3,3	12,9 \pm 6,4
1994	1,9 \pm 0,8	2,2 \pm 0,7
1998	5,2 \pm 0,9	15,6 \pm 9,5
2000	3,8 \pm 1,3	19,1 \pm 6,8
2005	3,1 \pm 2,0	4,3 \pm 2,4
Total	7,6 \pm 2,3	11,8 \pm 2,8

En la Figura 3.8, se compara simultáneamente la evolución durante el periodo de estudio de todos los parámetros de la regeneración estudiados para cada incendio. Se aprecia cómo todos los incendios siguieron un patrón similar. La lluvia de semillas se produjo durante todo el año, aunque es en los meses de verano cuando alcanzó sus máximos. A estos máximos estivales le siguen en los meses invernales aumentos en la germinación. Las semillas que no caen en los meses de verano no producen aumentos importantes en la germinación. Estos aumentos en la germinación son seguidos de máximos en la mortalidad en los meses finales de la primavera y principios del verano, aunque el resto del año también hay mortalidad. La densidad de plántulas resultante fluctúa estacionalmente como consecuencia de estos balances entre germinación y mortalidad. Salvo para el incendio de 1990 y los primeros meses tras el incendio de 2005, en ningún momento la densidad de plántulas llegó a ser nula.

Figura 3.8. Representación simultánea de la evolución de los cuatro parámetros analizados de la regeneración en cada incendio y globalmente.

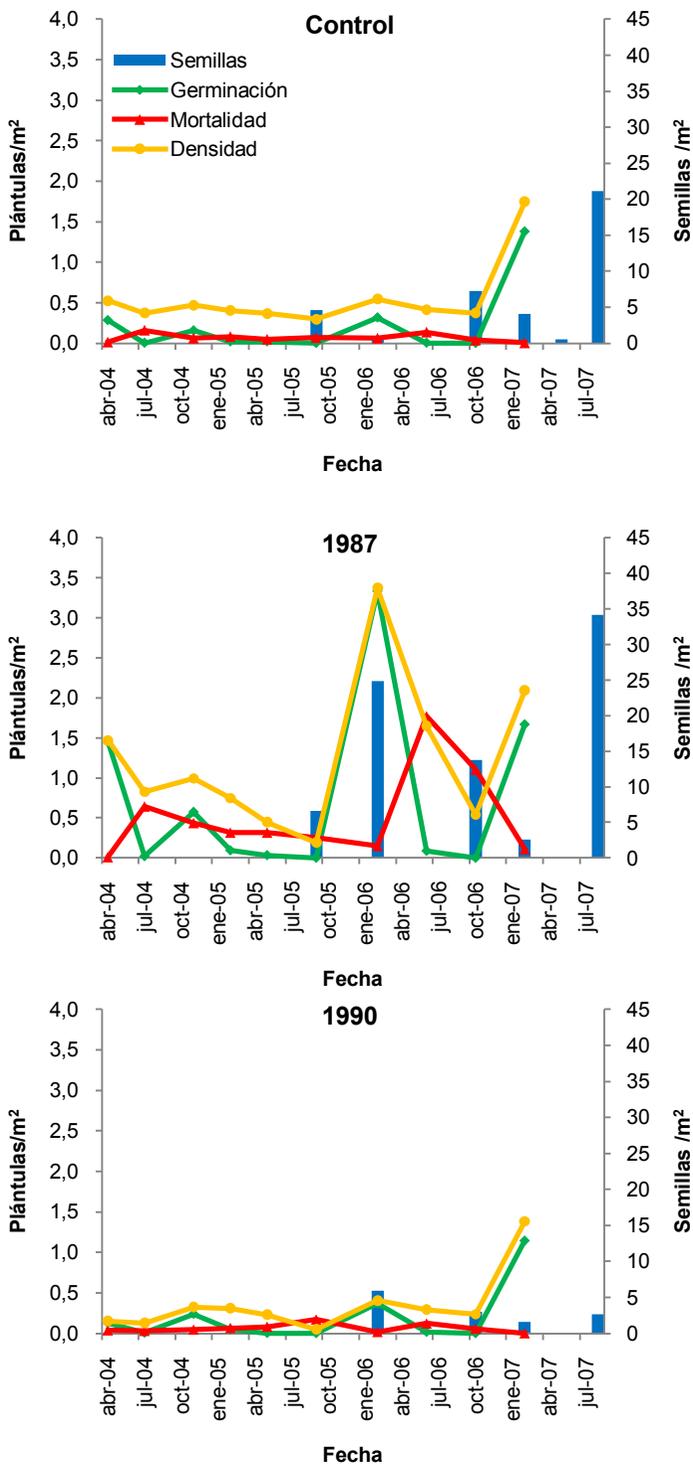


Figura 3.8 (continuación)

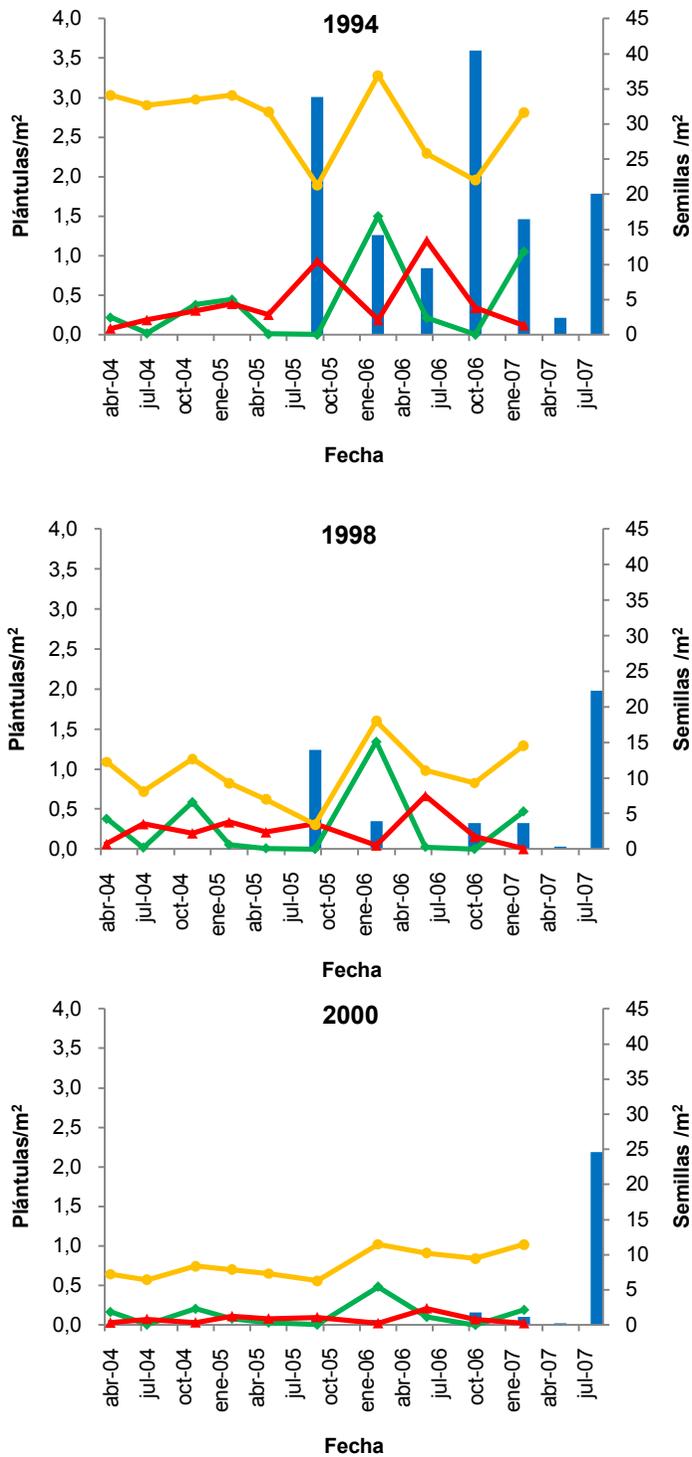
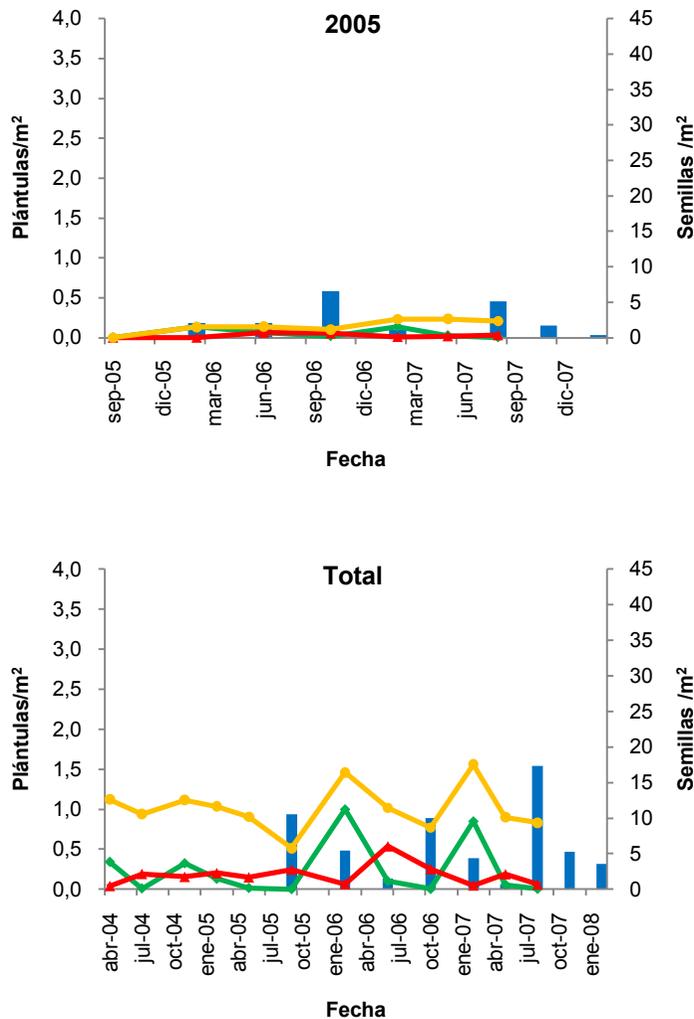


Figura 3.8 (continuación)



Depredación

Se pudieron identificar 463 plántulas depredadas por conejos, afectando de media solo al 1% del total de plántulas presentes (Tabla 3.7). Existen diferencias significativas entre incendios ($n=625$; $\chi^2=123,2$; g.l.=6; $p<0,01$). El incendio de 1994 se vio afectado más veces y presentó una tasa de depredación mayor, mientras que en el incendio de 1987 no se detectó depredación alguna. Para el resto de incendios, la depredación media fue menor al 1%. Entre muestreos, la depredación no presentó

diferencias significativas, siendo afectadas menos del 3% del total de plántulas presentes ($n=252$; $\chi^2=14,2$; g.l.=11; $p=0,22$). Por muestreos, en algunas parcelas la depredación pudo afectar hasta al 13% de las plántulas.

Tabla 3.7. Tasa de depredación de plántulas por conejos (%), en los diferentes incendios por fecha de muestreo. Se muestran las medias de los porcentajes de plántulas depredados respecto al total de plántulas presentes. El incendio de 2005 se empezó a muestrear en septiembre de 2005, por lo que no existen datos anteriores y se siguió hasta agosto de 2007 para completar dos años de seguimiento. El resto de parcelas se terminó de muestrear en febrero de 2007.

Incendio	Fecha												Total
	abr 04	jul 04	nov 04	feb 05	may 05	sep 05	feb 06	jun 06	oct 06	feb 07	may 07	ago 07	
Control	0,7	0,0	0,7	1,0	0,0	1,2	0,0	0,0	2,5	0,3	-	-	0,6
1987	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-	-	0,0
1990	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-	-	0,0
1994	3,3	2,0	5,4	0,9	3,5	12,9	0,3	2,7	6,2	1,4	-	-	3,8
1998	0,6	1,4	1,1	0,0	0,0	1,1	0,4	1,4	0,0	0,0	-	-	0,6
2000	4,8	0,8	0,2	0,0	0,0	0,7	0,4	0,2	0,2	0,2	-	-	0,7
2005	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0	2,8	0,0	0,0	0,0	0,4
Total	1,7	0,7	1,4	0,4	0,7	2,4	0,1	0,6	1,8	0,4	0,1	0,0	1,0

Del total de plántulas depredadas, alrededor del 53% no sobrevivieron al ataque. Aunque esta proporción no fue similar en todos los incendios, no existen diferencias significativas en la tasa de mortalidad por depredación ($\chi^2=53$; $\chi^2=4,7$; g.l.=6; $p=0,47$) (Tabla 3.8). De las zonas donde hubo depredación, el incendio con mayor proporción de plántulas muertas por esta causa fue 1990 (100%), aunque para este incendio solo se detectó depredación en una ocasión. El incendio en el que las plántulas depredadas presentaron mayor supervivencia fue 2005, aunque este incendio también tuvo un único episodio de depredación. Las parcelas del incendio de 1994 fueron las únicas en las que se detectó depredación en todos los años de seguimiento, siendo el promedio de mortalidad de las depredadas del 62,4%.

Tabla 3.8. Porcentaje de plántulas muertas, del total de las depredadas por conejos, en los diferentes incendios por fecha de muestreo. Se muestran únicamente los valores donde se produjo depredación.

Incendio	Fecha												promedio total
	abr-04	jul-04	nov-04	feb-05	may-05	sep-05	feb-06	jun-06	oct-06	feb-07	may-07	ago-07	
control	0,0	-	100,0	0,0	-	100,0	-		100,0	0,0	-	-	50,0
1987	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1990	-	-	-	100,0	-	-	-	-	-	-	-	-	100,0
1994	34,9	52,8	73,0	84,4	96,3	90,4	85,7	82,5	18,1	0,0	-	-	62,4
1998	100,0	0,0	0,0	-	-	100,0	0,0	100,0	-	-	-	-	37,5
2000	50,0	33,3	100,0	-	-	100,0	0,0	100,0	0,0	0,0	-	-	48,5
2005	-	-	-	-	-	-	-	-	0,0	-	-	-	0,0
promedio total	45,0	31,9	59,8	67,2	96,3	95,2	28,6	91,2	39,3	0	-	-	53,4

Tabla 3.9 Tasa de mortalidad por depredación por conejos (%), respecto a la mortalidad total en los diferentes incendios por fecha de muestreo (porcentaje de plántulas muertas por depredación respecto al total de muertas en cada fecha) y por incendio (porcentaje de plántulas muertas por depredación respecto al total de plántulas muertas para cada incendio).

Incendio	Fecha												promedio total
	abr-04	jul-04	nov-04	feb-05	may-05	sep-05	feb-06	jun-06	oct-06	feb-07	may-07	ago-07	
control	0,0	0,0	4,2	0,0	0,0	5,0	0,0	0,0	25,0	0,0	-	-	3,3
1987	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-	-	0,0
1990	0,0	0,0	0,0	5,6	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	-	-	0,4
1994	59,3	6,3	34,4	6,1	20,0	19,4	3,1	2,8	8,2	0,0	-	-	14,8
1998	6,1	0,0	0,0	0,0	0,0	2,6	0,0	4,0	0,0	0,0	-	-	1,4
2000	37,5	2,5	16,7	0,0	0,0	5,8	0,0	1,2	0,0	0,0	-	-	6,1
2005	-	-	-	-	-	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
promedio total	21,6	1,8	10,7	1,9	3,8	6,1	0,7	1,3	5,4	0,0	0,0	0,0	5,1

De las 3.146 muertes de plántulas detectadas, 231 fueron debidas a la depredación (5,1%) (Tabla 3.9), existiendo diferencias significativas entre incendios ($n=191$; $\chi^2=47,6$; g.l.=6; $p<0,01$). En el incendio de 1994, esta mortalidad por depredación llegó a constituir el 14,8% de todas las muertes de plántulas. Para el resto de parcelas, la depredación mantiene valores por debajo del 4%. Estacionalmente, no existen diferencias significativas en la mortalidad por depredación en los distintos años de seguimiento de cada incendio ni en su conjunto ($n=191$; $\chi^2=14,2$; g.l.=11; $p=0,21$).

Correlaciones

Todos los parámetros de regeneración presentaron correlaciones entre sí (Tabla 3.10). La lluvia de semillas está correlacionada positivamente con la germinación, mortalidad y densidad de plántulas, y negativamente con la tasa de germinación. La germinación, además de con la lluvia de semillas, está correlacionada positivamente con la mortalidad y con la densidad de plántulas, mientras que la mortalidad, está correlacionada a su vez con la densidad de plántulas y las variables ya mencionadas. La densidad de plántulas está correlacionada con todos los parámetros medidos. La tasa natural de germinación está correlacionada únicamente con la lluvia de semillas, siendo esta correlación negativa (Tabla 3.10).

Tabla 3.10. Coeficientes de la correlación de Spearman entre los parámetros de regeneración. *=correlaciones significativas en un 95%; **=correlaciones significativas en un 99%. Solo se muestran los valores significativos, tras aplicar la corrección de Holm.

	Lluvia de semillas	Germinación	Mortalidad	Densidad plántulas	Tasa de germinación
Lluvia de semillas	-				
Germinación	0,682(**)	-			
Mortalidad	0,690(**)	0,882(**)	-		
Densidad plántulas	0,614(**)	0,879(**)	0,860(**)	-	
Tasa de germinación	-0,536(**)	-	-	-	-

Los parámetros de regeneración también presentan algunas correlaciones con los parámetros ambientales (Tabla 3.11). La cantidad de semillas caídas presentó una correlación positiva significativa con la altitud de las parcelas, el DBH de los adultos y con la profundidad del mantillo. El número de plántulas germinadas por metro cuadrado está positivamente correlacionado con la cobertura de la bóveda. La mortalidad mostró correlación positiva con la cobertura de la bóveda y el DBH de los adultos y negativa con la densidad de los mismos. La densidad total de plántulas

está positivamente correlacionada con la cobertura del mantillo presente en el suelo. La tasa natural de germinación mostró correlación positiva con la antigüedad del incendio y negativa con la antigüedad geológica del sustrato.

Tabla 3.11. Coeficientes de la correlación de Spearman entre los parámetros de regeneración y los parámetros ambientales. *=correlaciones significativas en un 95%; **=correlaciones significativas en un 99%, tras aplicar la corrección de Holm. Solo se muestran los valores significativos.

	Lluvia de semillas	Germinación	Mortalidad	Densidad	Tasa de germinación
Edad geológica	-	-	-	-	-0,606(**)
Antigüedad incendio	-	-	-	-	0,419(**)
Altitud	0,428 (**)	-	-	-	-
Inclinación	-	-	-	-	-
Cobertura bóveda	-	0,412(**)	0,267 (*)	-	-
Adultos/ hectárea	-	-	-0,277 (*)	-0,326 (*)	-
DBH adultos	0,398 (*)	-	0,305 (*)	0,274 (*)	-
Profundidad mantillo	0,461 (**)	-	-	-	-

Discusión

La falta de datos sobre la intensidad de los incendios escogidos para este trabajo, no ha permitido considerarla como factor determinante. En cualquier caso, los estudios sobre los efectos de la intensidad de los incendios sobre la densidad de plántulas en otras especies de pinos no resultan concluyentes. Mientras algunos señalan la influencia de la intensidad del incendio en la germinación debido a una mayor deposición de cenizas en suelos intensamente quemados (Johnstone y Chapin III, 2006; Vega *et al.*, 2008), otros estudios no encuentran ningún efecto sobre la regeneración (Pausas *et al.*, 2003; Borchert *et al.*, 2003; Broncano y Retana, 2004). Para *P. canariensis* se ha detectado mayor germinación en zonas intensamente quemadas tres años después del incendio (Arévalo *et al.*, 2001), aunque también aumenta en zonas no quemadas sometidas a aclareos (Arévalo y Fernández-Palacios, 2005, 2008). Otto *et al.* (2009) encuentran que una intensidad de fuego intermedia implica la liberación completa del banco aéreo de semillas, mientras que incendios muy intensos pueden suponer la desaparición completa del dicho banco. Tanto los efectos del fuego sobre el contenido de nutrientes en el suelo como sobre la cobertura de la bóveda se reducen notablemente pasados cinco años tras el incendio, por lo que a más largo plazo la influencia de la intensidad del incendio en la regeneración no debe ser tan relevante (Arévalo y Fernández-Palacios, 2008; Durán

et al., 2008). En todo caso, son necesarios más estudios para determinar el efecto de la intensidad del incendio sobre la regeneración del pino canario.

La mayoría de los estudios existentes sobre regeneración en pinares de *P. canariensis* se sitúan en las islas de Tenerife y Gran Canaria, sobre masas de pinares de repoblación afectadas por incendios o sometidas a tratamientos silvícolas (Arévalo *et al.*, 2001, 2005; Arévalo y Fernández-Palacios, 2005; 2008; Otto, *et al.*, 2009), siendo el trabajo de Šrůtek *et al.* (2002) el único realizado sobre masas naturales de esta especie. En la densidad media de plántulas encontradas existen diferencias notables entre este estudio y los anteriores. En la mayoría de los trabajos hechos en masas repobladas o tratadas, el número de plántulas germinadas es cercano a los valores más bajos del presente estudio (0,1 plántulas/m²), y hasta diez veces menor que los resultados obtenidos para el incendio de 1994 (2,7 plántulas/m²). Este hecho podría deberse a que en la mayoría de estos trabajos se ha medido la germinación en un único muestreo, con lo que sus resultados pueden ser menos precisos al no recoger las variaciones estacionales del número de plántulas. En las parcelas del presente trabajo se ha encontrado que, aunque el tamaño medio del banco de plántulas es constante a lo largo del año, las variaciones estacionales pueden multiplicar hasta cinco veces el tamaño medio del banco de plántulas en una misma parcela de estudio, con valores máximos en los meses invernales y mínimos en los estivales. Estas variaciones se han encontrado también para otras especies de pinos como *P. halepensis* (Daskalaku y Thanos 2004). Por otro lado, Arévalo y Fernández-Palacios (2008), aunque realizaran más de un seguimiento del banco de plántulas, han trabajado en pinares de repoblación con densidades de adultos muy elevadas, que pueden haber influido en sus bajos valores de germinación, al disminuir la intensidad de luz y provocar fenómenos de competencia (Climent *et al.*, 2006; Arévalo y Fernández-Palacios 2008). Los valores de regeneración más elevados encontrados en el presente estudio pueden deberse a que se llevó a cabo en bosques naturales donde los procesos de competencia y falta de luz son menos importantes puesto que las densidades de árboles adultos son menores a las encontradas en los pinares de repoblación (Arévalo y Fernández-Palacios, 2008). La recogida de datos durante varios años implica que los valores medios de todas las variables medidas incluyan las variaciones naturales interanuales debidas a los cambios ambientales (Castro *et al.*, 2005). Sin embargo, Otto *et al.* (2009) encuentran densidades de plántulas, en el primer año tras el incendio, muy superiores a las encontradas en el incendio más reciente del presente estudio. Dichas densidades aparecen en zonas de intensidad de incendio intermedias, mientras que en zonas de alta y baja intensidad las densidades encontradas son más bajas. Esta diferencia de densidades entre ambos estudios puede deberse a que en el incendio más reciente de la cronosecuencia, se alcanzara una intensidad elevada que

perjudicase el banco aéreo, quemando las piñas serótinas y las semillas almacenadas en ellas y provocando finalmente una germinación inferior.

Para otras especies de pinos mediterráneos, la máxima densidad de plántulas tras un incendio forestal, se alcanza en el primer año presentando todas estas especies densidades mayores que en el incendio más reciente del presente estudio (0,1 plántulas/m²) (Trabaud *et al.*, 1985; Thanos *et al.*, 1989, 1996; Tsitoni, 1997; Martínez-Sánchez *et al.*, 1999; Ne'eman *et al.*, 1999; Borchert, *et al.*, 2003; Calvo *et al.*, 2008). Estos trabajos encuentran además que, en zonas no quemadas y en zonas donde han transcurrido más de diez años tras un incendio, las densidades de plántulas son menores a las encontradas en zonas equivalentes del presente estudio (parcelas control y parcelas donde han transcurrido más de 10 años tras el incendio). Los valores de densidad media que se encuentran transcurridos más de 10 años de un incendio o en ausencia de incendios para algunas especies, son de 0,1 plántulas/m² para *P. halepensis* (Thanos y Marcou, 1993; Retana *et al.*, 2002), 0,2 para *P. nigra* (Retana *et al.*, 2002), y entre 0,6 y 2 para *P. brutia* (Spanos *et al.*, 2000). A pesar de las diferencias en la magnitud del número de plántulas entre estos pinos y *P. canariensis*, la variación de la densidad a lo largo de la cronosecuencia es consistente con la encontrada por Trabaud *et al.* (1985) en una cronosecuencia de incendios para *P. halepensis*. En esta especie la densidad de plántulas aumenta progresivamente transcurrido un año después del incendio, alcanzando el máximo en los primeros 13 años, para luego disminuir progresivamente hasta los niveles de las zonas no quemadas. Este fenómeno se debe a un aumento en la tasa de mortalidad de las plántulas pasado dicho periodo, probablemente debido a la competencia entre individuos y al cierre de la bóveda. En el presente estudio, no solo la mortalidad, sino también la lluvia de semillas y la germinación presentan esta tendencia a lo largo de la cronosecuencia, por lo que la densidad de plántulas no responde únicamente a cambios en la tasa de mortalidad sino que debe estar determinada por otros factores adicionales.

Todos los parámetros de regeneración analizados presentan fluctuaciones estacionales y espaciales. En todas las edades de la cronosecuencia se encontró lluvia de semillas, aunque en proporciones muy diferentes. Aunque su pico de dispersión se produce durante los meses de verano, se puede observar que durante todo el año se liberan pequeñas cantidades de semillas, lo que demuestra que durante todo el año existen en el suelo semillas capaces de germinar. Esta característica se ha encontrado también en *P. nigra*, especie de pino adaptada a incendios de baja intensidad y frecuencia (Kerr *et al.*, 2008), así como en *P. halepensis* (Nathan *et al.*, 1999). La producción de semillas no parece estar influida por el tiempo transcurrido tras el incendio, sino por las características del bosque como la densidad de adultos o la cobertura de la bóveda, como ocurre en otras especies arbóreas donde también

se ha encontrado correlación positiva con el diámetro de los adultos y negativa con la densidad de adultos por hectárea (Greene y Johnson, 1994; Borchert *et al.*, 2003).

La magnitud de la germinación varía entre incendios, aunque no presenta relación con la antigüedad del mismo, sino con parámetros estructurales como la cobertura de la bóveda y parámetros bióticos como la disponibilidad de semillas. En este trabajo, la germinación de *P. canariensis* está correlacionada positivamente con la cobertura de la bóveda, lo que contradice los datos encontrados en laboratorio, que señalan un aumento de la germinación en condiciones altas de luz y a temperaturas moderadas (entre 15 y 20°C) (Escudero *et al.*, 2002). En dicho estudio, la mayor germinación se detecta en los meses invernales, y en las parcelas con menor cobertura arbórea. Este patrón de germinación no coincide con el de especies de pino mediterráneas evasoras como *P. halepensis* o *P. pinaster*, aunque estas especies presentan respuestas muy variables (Escudero *et al.*, 2002; Skordilis y Thanos, 1995). Mientras que en especies con adultos resistentes al fuego como *P. nigra*, *P. sylvestris*, y *P. uncinata*, la germinación se produce en un amplio rango de condiciones de luz y temperatura (Escudero *et al.*, 2002; Castro *et al.*, 2005).

La mortalidad de plántulas presenta diferencias entre los incendios, pero es independiente del tiempo transcurrido desde cada incendio. Aunque se detecta mortalidad durante todo el año, es en los meses de verano cuando se produce la mayor tasa de mortalidad, probablemente debido al estrés hídrico (Luis *et al.*, 2001), a pesar de la resistencia mostrada a este estrés por las plántulas de *P. canariensis* (Peters *et al.*, 2003). La mortalidad de las plántulas, medida en el laboratorio, aumenta en condiciones de baja iluminación y aporte hídrico (Climent *et al.*, 2006; Peters *et al.*, 2001), lo que concuerda con los datos del presente trabajo en los que la mortalidad está relacionada con la cobertura de la bóveda. En el campo, la mayor mortalidad aparece tras los picos en las tasas de germinación. Estas variaciones estacionales en la germinación y mortalidad se reflejan en el tamaño de la población de plántulas, aunque el balance entre germinación y mortalidad es sorprendentemente similar en todas las parcelas con independencia de la edad del incendio. Este balance en torno a cero implica que el tamaño de las poblaciones de plántulas se mantiene estable en el tiempo. En las parcelas del incendio de 1994, este balance es negativo, (la mortalidad es mayor que la germinación) indicando un posible declive de la población de plántulas. En este caso, la dinámica de la regeneración puede estar siendo afectada por la depredación de plántulas por conejos (*Oryctolagus cuniculus*), una especie introducida, que en verano puede afectar al 13% de las plántulas presentes. De estas plántulas depredadas, más del 75% puede sobrevivir, aunque en estas parcelas en concreto, la supervivencia baja hasta un 60%, lo que representa el 15% de la mortalidad total registrada. En otras especies arbóreas se ha demostrado que la herbívora por conejos puede impedir el

establecimiento de plántulas y el crecimiento de las poblaciones (Crawley y Long, 1995; Becerra y Bustamante, 2009). En la zona del incendio de 1994, la depredación por conejos podría comprometer la regeneración de *P. canariensis*.

La tasa de germinación natural de *P. canariensis*, con o sin desplazamiento, muestra valores muy por debajo de los encontrados para esta especie en laboratorio, que alcanzan hasta el 80% sin aplicar ningún tratamiento (Escudero *et al.*, 1999). Multitud de factores ambientales pueden disminuir la tasa de germinación de especies de *Pinus* en el medio, como la falta de micrositios con las condiciones de luz, disponibilidad hídrica, pH o nutrientes adecuados (Battaglia *et al.*, 2000; Henig-Sever, *et al.*, 2000); la variabilidad en la viabilidad de las semillas caídas debidas a factores genéticos (Castro, 1999); la existencia de problemas en la fertilización, que pueden disminuir la viabilidad de las semillas almacenadas por debajo del 70% (Owens *et al.*, 2008); un tiempo de almacenamiento excesivo en las piñas serótinas (Daskalakou y Thanos, 1996); o la depredación sobre los piñones por parte de aves, insectos o roedores, que pueden afectar hasta el 40% de la producción anual de semillas una vez han sido liberadas (Castro *et al.*, 1999; Dormont y Roques, 1999; Anderton y Jenkins, 2001). En *P. canariensis* la viabilidad de las semillas disminuye rápidamente tras ser liberadas (Escudero *et al.*, 1999). En la isla de La Palma no se conoce la importancia de estos aspectos, por lo que es posible que uno o varios de los mismos se produzcan simultáneamente en las parcelas de estudio, provocando las diferencias observadas entre la germinación en campo y en laboratorio. Considerando que *P. canariensis* no forma un banco de semillas en el suelo, la depredación temprana de dichas semillas por roedores puede tener una implicación en la demografía de las plántulas (Hulme, 1998).

El ligero aumento de la tasa natural de germinación con la cronosecuencia puede deberse a la mejora en las condiciones del suelo debido a los procesos físicos y químicos tras el incendio, que incrementan la heterogeneidad ambiental y producen más micrositios aptos para la germinación y establecimiento de las semillas caídas (Battaglia *et al.*, 2000; Henig-Sever, *et al.*, 2000). En esta misma cronosecuencia, Durán *et al.*, (2008) estudiaron el contenido de fósforo disponible en el suelo y encontraron que este tenía sus valores más bajos el primer año tras el incendio e iban aumentando con el tiempo tras el incendio. Aunque para algunas especies como *P. brutia* el fósforo no es un factor limitante en el crecimiento de las plántulas (Handley y Fenner, 1997), en otras especies se ha detectado que el fósforo favorece el crecimiento y la absorción del nitrógeno (Driessche *et al.*, 2003; Graciano *et al.*, 2006). El fósforo podría ser un factor limitante en la capacidad de implantación de las plántulas a partir de las semillas caídas de *P. canariensis*. Sería necesario realizar un experimento de privación de nutrientes para confirmar esta hipótesis. Si el contenido en fósforo fuese el principal factor que determinase la implantación de

plántulas, cabría esperar que la mortalidad en relación con el número de semillas decrezca con el tiempo tras el incendio, sin embargo, esta tendencia no se aprecia en este trabajo. Por tanto, otros factores pueden estar afectando la mortalidad a pesar del contenido en fósforo disponible, como la competencia con otros individuos o el estrés hídrico. *P. sylvestris* manifiesta un aumento en la producción de semillas en tratamientos de fertilización con fósforo, aunque este aumento no va acompañado de un aumento de la viabilidad de las semillas (para una revisión ver Karlsson y Örlander, 2002). Sería necesario realizar estudios de fertilización para probar esta teoría con *P. canariensis*. En caso de probarse cierta, podríamos encontrar que si la frecuencia actual de incendios es tal que no permitiese la recuperación del contenido en fósforo disponible en el suelo, la producción de semillas y el establecimiento y viabilidad de nuevas plántulas y, consecuentemente, la regeneración del bosque, podrían verse comprometidos.

Pocos estudios sobre regeneración consideran simultáneamente los cuatro parámetros analizados en el presente trabajo (ver una revisión completa en Clark *et al.*, 1999). Concretamente para *P. canariensis*, este es el primer trabajo donde se estudia simultáneamente la magnitud de la lluvia de semillas, la germinación, la mortalidad y la densidad de plántulas. Aunque existen variaciones entre los incendios considerados, es posible establecer un patrón general para la especie. Como ya se ha dicho, la liberación de semillas se produce durante todo el año, aunque principalmente en los meses de mayores temperaturas. Esta liberación de semillas va seguida de picos en la germinación solamente si son liberadas en esos meses estivales, produciéndose dicha germinación en los meses invernales. Los incrementos en la germinación son seguidos de repuntes en la mortalidad, que si bien existe durante todo el año, es tras la mayor germinación cuando alcanza sus valores máximos anuales, que podrían ser debidos a procesos de competencia intraespecífica.

Sin embargo, si las semillas son liberadas en otras estaciones, por ejemplo en invierno, no van seguidas de picos en la germinación, aunque esta puede ocurrir pero en menor medida. Por tanto, las semillas de esta especie forman un banco de semillas denominado transitorio, en el que pierden su viabilidad rápidamente tras ser liberadas (Thompson y Grime, 1979). Esta observación coincide con los resultados obtenidos en laboratorio, donde la viabilidad de las semillas de *P. canariensis* disminuye rápidamente, por lo que solo disponen de un breve periodo de tiempo para germinar si encuentran las condiciones adecuadas (Escudero *et al.*, 1999). En otras especies de pinos mediterráneos, la viabilidad de las semillas encerradas en las piñas puede llegar a los 10 años, pero cuando son liberadas, su viabilidad también se reduce drásticamente, sin llegar a superar el primer periodo de lluvias tras su liberación (Daskalaku y Thanos, 1996; Escudero *et al.*, 1999; Izhaki *et al.*, 2000).

A pesar de que en anteriores trabajos sobre la regeneración de *P. canariensis* no se había prestado atención a la dinámica de la misma en ausencia de incendios, se ha demostrado que los procesos en ausencia de estos son muy importantes (Arévalo *et al.*, 2001, 2005; Arévalo y Fernández-Palacios, 2005, 2008; Otto *et al.*, 2009). Este comportamiento en ausencia de incendios sigue patrones parecidos a los que presentan las especies de pino mediterráneas resistentes al fuego y que no son semilleras obligatorias como *P. pinea*, *P. nigra* y *P. sylvestris*. En *P. canariensis* la densidad final de plántulas parece estar determinada por la lluvia de semillas, la germinación y la mortalidad. Tradicionalmente se ha indicado que la baja germinación detectada en *P. canariensis* en zonas con elevada densidad de individuos adultos era debida a la cobertura de la bóveda o a fenómenos de competencia con los adultos (Climent *et al.*, 2007; Höllermann, 1995). En estos estudios no se caracterizó la disponibilidad de semillas, que determina la magnitud de la regeneración y que sí está influida por la densidad de individuos adultos. Se podría, por tanto, estar atribuyendo la escasez de la regeneración a problemas post germinación cuando en realidad se debe tener en cuenta la producción de semillas. El balance entre germinación y mortalidad, aunque fluctúa estacionalmente, se mantiene constante y próximo a cero.

Se demuestra en este estudio que la especie mantiene un banco de plántulas de tamaño estable, en el que el número de plántulas que mueren es equivalente al que germina. El escaso reclutamiento y corta vida media de las cohortes de plántulas hacen que el banco de plántulas esté formado por cohortes de diferentes años que van sustituyendo a las más antiguas, con escasa o nula promoción a etapas superiores del ciclo vital (Fernández-Palacios *et al.*, 2007). Se mantiene de esta manera un banco permanente de plántulas alimentado por un aporte casi continuo de semillas, que junto a la presencia de piñas serótinas permite a la especie aprovechar todas las oportunidades para establecerse, que pueden aparecer tras un incendio o tras otras perturbaciones como huecos producidos por la caída o muerte de árboles adultos. Esta capacidad es especialmente útil en un entorno volcánico como las Islas Canarias, permitiéndole colonizar rápidamente los nuevos terrenos producidos por las coladas volcánicas.

La realización de este estudio en pinares naturales con escaso manejo humano, conlleva que los resultados obtenidos aporten información novedosa sobre las condiciones de referencia del pinar, útiles para los gestores en el manejo y la restauración de zonas reforestadas de pinares en Canarias.

SUPERVIVENCIA DE LAS PLÁNTULAS DE *PINUS* *CANARIENSIS*



Capítulo 4. Supervivencia de las plántulas de *Pinus canariensis*

Introducción

La regeneración natural es un proceso a menudo lento, impredecible y extremadamente complejo, ya que en ella están involucrados muchos factores bióticos y abióticos que influyen y limitan el establecimiento y la supervivencia de cada una de las fases de la regeneración (el llamado “reclutamiento” de individuos) (Clark, 1999; Pardos *et al.*, 2005). El lugar donde puede caer una semilla está compuesto por una serie de microambientes que pueden ser muy heterogéneos y que determinarán el número y la distribución de las plántulas que serán reclutadas desde el *pool* de semillas disponibles hasta una población de plántulas (Harper, 1977). Los cambios en las condiciones del entorno producidos por las perturbaciones pueden alterar la frecuencia de estos sitios adecuados y con ello la probabilidad de que una semilla germine y que la plántula resultante logre sobrevivir. Este paso de semillas a plántulas es la etapa más crítica que se produce en el ciclo de vida de los árboles (Harcombe, 1987), y su éxito depende de su capacidad de proporcionar suficientes semillas o propágulos que sobrevivan y sean capaces de germinar, así como de la supervivencia y crecimiento de las plántulas producidas, que posteriormente pueden explicar muchos aspectos de la población adulta (Harper, 1977; Silvertown y Doust, 1993; Shibata y Nakashizuka, 1995; Li y Ma, 2003). Para algunas especies forestales, estos procesos dependen de la dinámica de las perturbaciones, de modo que estas son fundamentales para la persistencia de la especie y la comunidad (Mutch, 1970; Wimberly y Spies, 2001; Zhu *et al.*, 2003; Peters *et al.*, 2005; Mori *et al.*, 2007; Arévalo y Fernández-Palacios, 2008; Outcalt 2008).

Los incendios forestales producen alteraciones drásticas sobre multitud de factores ambientales como la disponibilidad y distribución de luz y de nutrientes (Platt, 1975; Collins y Glenn, 1988; Loucks *et al.*, 1985; Naveh, 1990; White y Jentsch, 2001; Durán *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2009). Estas alteraciones tienen importantes implicaciones en los procesos ecológicos y en la dinámica de la regeneración (Reich *et al.*, 2001; Gilbert *et al.*, 2003). Para algunas especies consideradas semilleras obligadas, los procesos de reclutamiento de las primeras cohortes tras un incendio determinarán la futura estructura y composición del ecosistema, por lo que es fundamental profundizar en su conocimiento para su correcto manejo y conservación (Thanos *et al.*, 1989; Thanos y Marcou, 1991; Greene *et al.*, 1999; Borchert *et al.*, 2003). Después de estas cohortes que germinan justo tras el

incendio, las siguientes generaciones encuentran unas condiciones diferentes que se traducen en cambios en las tasas de mortalidad y reclutamiento (Gutsell y Johnson, 2007). Estos cambios están determinados, entre otros factores, por cambios en la disponibilidad y distribución de nutrientes, la acumulación de mantillo, el crecimiento de la vegetación bajo la bóveda o el cierre de la bóveda. En cualquier caso, no se conoce con claridad si estos individuos nacidos varios años tras un incendio difieren en la tasa de mortalidad y reclutamiento respecto a aquellos aparecidos justo tras el incendio.

El pino canario, *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC., está adaptado a las perturbaciones producidas por incendios forestales, aunque su comportamiento tras los incendios ha sido poco estudiado (Höllerman, 1993, 2000; Climent *et al.*, 1996, 2004; Arévalo, *et al.*, 2001; Šrůteck *et al.*, 2002; Fernandes *et al.*, 2008, Otto *et al.*, 2009). Para esta especie, los estudios se han centrado en la regeneración tras un incendio, sin ocuparse del posterior reclutamiento a más largo plazo (Höllermann, 1995, 2000; Climent *et al.* 1996; Arévalo *et al.*, 2001; Escudero *et al.*, 2002; Otto *et al.*, 2009), mientras que otros autores han estudiado su regeneración en ausencia de incendios forestales, aunque no su supervivencia a largo plazo (Šrůtek *et al.*, 2002). Otros estudios sobre la supervivencia de las plántulas se han centrado en los factores que afectan a su fisiología bajo condiciones de laboratorio o en pinares de repoblación, aunque solamente durante un año de seguimiento (Peters *et al.*, 2001; Luis *et al.*, 2001; Climent *et al.*, 2004, 2006; López *et al.*, 2007). Para otras especies de pinos bien adaptadas a los incendios se han encontrado problemas en la regeneración debidos a alteraciones en la frecuencia natural de los regímenes de incendios (Keeley *et al.*, 1999; Retana *et al.*, 2002; Eugenio *et al.*, 2006).

El objetivo de este capítulo es estudiar la supervivencia de las plántulas de *P. canariensis* germinadas en condiciones naturales durante 20 años tras incendios forestales mediante la construcción de una cronosecuencia de incendios. La hipótesis de partida es que los incendios más recientes tendrán una tasa de supervivencia superior a la de los más antiguos debido a la mayor heterogeneidad ambiental que se crea tras el incendio y la mayor presencia de micrositos con condiciones más adecuadas para el crecimiento de las plántulas, como una mayor disponibilidad de luz y nutrientes. Esta supervivencia irá disminuyendo conforme aumente la antigüedad de los incendios hasta alcanzar el mínimo en las parcelas control debido a procesos como el cierre de la bóveda y la pérdida de nutrientes del suelo.

Metodología

Área de estudio y diseño experimental

Las características del área de estudio y el diseño de la cronosecuencia están descritas en el capítulo general de área de estudio y diseño experimental.

Toma de datos

En cada parcela se colocaron al azar tres subparcelas cuadradas de 5 m de lado en donde se realizó el seguimiento de la regeneración (Foto 4.1). El análisis se ha realizado contabilizando únicamente las plántulas cuya germinación se produjo durante el transcurso del trabajo (análisis demográfico longitudinal). En el muestreo inicial se localizaron todas las plántulas presentes en cada subparcela y cada una fue marcada con una etiqueta numerada (Foto 4.2) y cartografiada mediante coordenadas cartesianas. En los muestreos posteriores se contabilizaron las plántulas antiguas que permanecían vivas, las muertes y las nuevas germinaciones.

En cada seguimiento se recogió la acumulación de acontecimientos ocurridos los tres meses anteriores. Se ha denominado cada cohorte en función del momento de su germinación y no en el de toma de datos. Así, la cohorte denominada primavera corresponde a aquellas plántulas germinadas en los meses de primavera, independientemente del momento en que se realizó el censo.

Las parcelas control y de los incendios 1987 hasta 2000 se muestrearon desde abril de 2004 hasta febrero de 2007, mientras que los muestreos de las parcelas del incendio de 2005 se iniciaron en septiembre de 2005 y finalizaron en agosto de 2007. En todas ellas la periodicidad del seguimiento fue cada tres meses. En total se realizó un seguimiento de tres años excepto para el incendio de 2005 donde el seguimiento fue de dos años.

Foto 4.1. Localización de plántulas en la subparcela para el seguimiento de la regeneración.



Foto 4.2. Plántula de pino canario etiquetada.



Análisis estadístico

Para el análisis de supervivencia acumulada a lo largo del tiempo se utilizó el método no paramétrico de Kaplan-Meier. Este método requiere que los datos cumplan dos condiciones: la primera es que todos los abandonos durante un intervalo dado ocurran aleatoriamente durante dicho intervalo. La segunda premisa es que, aunque la supervivencia en un tiempo dado dependa de la supervivencia en todos los períodos previos, la probabilidad de la misma en un período de tiempo sea independiente de la probabilidad de supervivencia en los demás períodos. De esta forma, en este método se divide el tiempo en intervalos y se calcula la supervivencia en cada uno de esos intervalos.

Para comprobar la existencia de diferencias significativas en las distribuciones de supervivencia de los incendios se utilizó el estadístico Log Rank. Con este método se detectan diferencias en el comportamiento de las curvas de supervivencia en todos los momentos en que se realizó el seguimiento.

El coeficiente de correlación de correlación no paramétrico de Spearman se utilizó para examinar la asociación entre el tiempo medio de supervivencia y las variables bióticas y abióticas de las parcelas.

Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS 15.0 (Visauta, 2007).

Resultados

A lo largo de todo el periodo de seguimiento se detectó la germinación de 5.193 plántulas en el conjunto de parcelas de estudio dedicadas al análisis de supervivencia. Todos los incendios de la cronosecuencia presentaron regeneración aunque en densidades muy variables. Únicamente en la parcela 1990 A no se encontró regeneración alguna durante el seguimiento. Se encontraron diferencias significativas en todas las variables estudiadas, aunque no mostraron una tendencia clara en relación a la antigüedad del incendio.

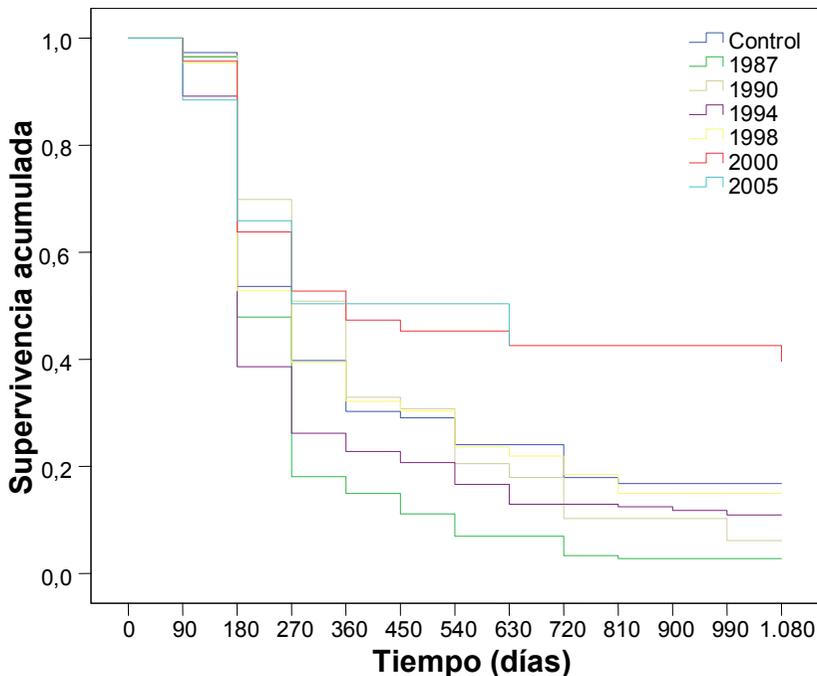
Entre los incendios se detectaron diferencias significativas en la tasa de supervivencia de las plántulas (Log Rank $\chi^2 = 175,3$; g.l.=6; $p < 0,01$). El incendio de 2000 presentó la mayor supervivencia media de plántulas, mientras que el de 1987 tuvo la menor supervivencia media (Tabla 4.1). En todos los incendios el 50% de las plántulas han muerto antes del primer año de vida (Figura 4.1); y excepto en el incendio del 2000, en todos los incendios menos del 25% de las plántulas han sobrevivido tres años. En los incendios más recientes (2000 y 2005), la proporción de plántulas que llegó al final del periodo de estudio fue del 40%. En la gráfica de

supervivencia (Figura 4.1), la supervivencia inicial no vale uno debido a que muchas plántulas recién germinadas ya se encontraban muertas en el momento de ser detectadas. Al final del seguimiento, exceptuando la zona control, la supervivencia de todos los incendios se pudo ordenar de manera decreciente, siendo los incendios más recientes los que presentan mayor supervivencia y los más antiguos los que menos, mientras que la supervivencia de la zona control fue similar a estos últimos (Figura 4.1). En todos los incendios, la mayor tasa de mortalidad apareció el primer año tras la germinación, estabilizándose después.

Tabla 4.1. Tiempo medio de supervivencia de cada incendio (días de supervivencia \pm error std.).

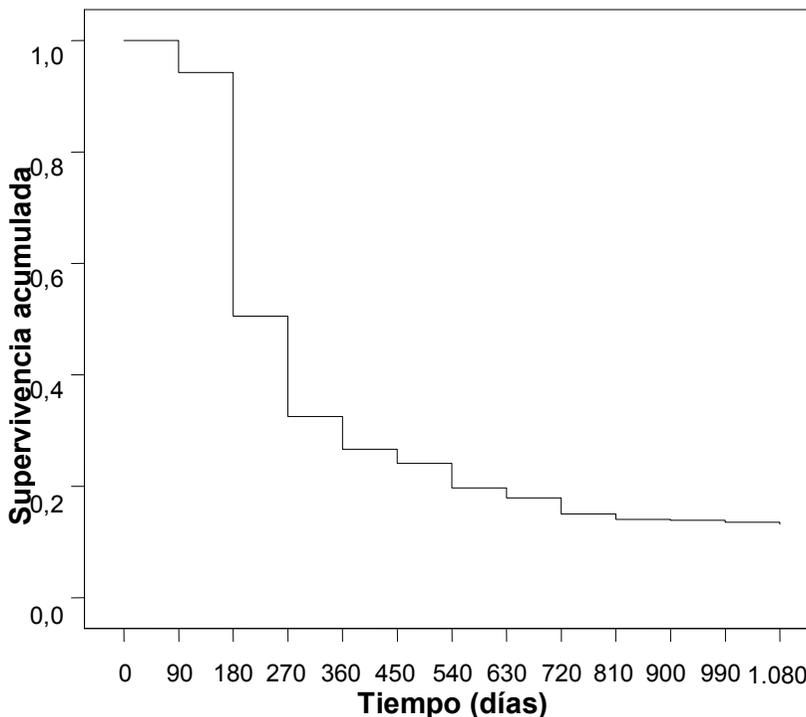
Incendio	Media \pm error std.
Control	359,0 \pm 24,6
1987	222,7 \pm 7,3
1990	343,6 \pm 24,7
1994	281,3 \pm 12,3
1998	344,9 \pm 18,0
2000	549,4 \pm 25,5
2005	329,4 \pm 25,4
Total	319,27 \pm 6,7

Figura 4.1. Gráfica de la función de supervivencia de cada incendio. Las líneas escalonadas representan la curva de Kaplan-Meier e indican la probabilidad de supervivencia en cada momento desde la germinación. El seguimiento del incendio de 2005 solo abarcó dos años, por lo que el análisis de su supervivencia llega hasta 540 días.



Considerando todas las parcelas en conjunto, de las 5.193 plántulas que se contabilizaron para el análisis de supervivencia, tan solo 73 sobrevivieron al menos tres años (1.080 días), siendo la vida media de las plántulas de *P. canariensis* de 319,27 días \pm 6,7 error std. (Tabla 4.1). La tasa de mortalidad no fue constante a lo largo de todo el periodo de seguimiento (Figura 4.2). A los 180 y 270 días de la germinación es cuando aparecieron las mayores tasas de mortalidad, alcanzando mortalidades del 46% y 36% del total de plántulas presentes, respectivamente. Durante el siguiente año y medio la tasa fluctuó entre el 7% y 18%. Tras 720 días de la germinación (aproximadamente dos años), la tasa de mortalidad descendió al 3%, pero para ese entonces solo sobrevive el 13% del total inicial.

Figura 4.2. Gráfica de la función de supervivencia de plántulas de todas las parcelas de estudio. La línea continua representa la curva de Kaplan-Meier e indica la probabilidad de supervivencia en cada momento desde la germinación.



La mayor parte de la germinación en el presente estudio tuvo lugar en los meses de invierno, aunque también se produjo durante el resto del año. Todos los incendios mostraron diferencias significativas en la tasa de supervivencia en función de la estación de germinación (Tabla 4.2). Aunque el número de germinaciones en verano es muy bajo en comparación al resto de estaciones, los individuos germinados en esta estación presentaron mayores tasas de supervivencia en la mayoría de los incendios. En el incendio de 2000 solo hubo una germinación veraniega (julio de

2004) que además sobrevivió hasta el final del estudio (febrero de 2007), mientras que el incendio de 2005 solo tuvo una germinación en verano que no sobrevivió al siguiente muestreo. Solamente en la zona control y el incendio de 1987 las plántulas germinadas en verano tuvieron un tiempo de supervivencia menor que las germinadas en otras estaciones. En la zona control, la mayor supervivencia se dio en las plántulas germinadas en invierno, mientras que en el incendio de 1987 se dio en las germinadas en primavera. Las plántulas germinadas en primavera e invierno siguen unos patrones de supervivencia muy parecidos (Figura 4.3). En todos los incendios, las plántulas germinadas en otoño son las que presentaron menor supervivencia. Independientemente de la estación de germinación, la mayor mortalidad se produce durante los primeros seis meses desde la germinación, para ser progresivamente menor (Figura 4.3), siendo las plántulas germinadas en otoño las que tuvieron las mayores pérdidas iniciales, alcanzando hasta el 50% del total.

Tabla 4.2. Tiempo de supervivencia estacional medio (días \pm error std.) de cada incendio y prueba de Log Rank para el contraste de diferencias estacionales de la supervivencia en cada incendio. *=solo había un individuo, por lo que no se calculó la media.

Incendio	Estación	Media \pm error típico	Chi-cuadrado	g.l.	Significación
Control	Primavera	335,3 \pm 35,1	23,661	3	0,000
	Verano	123,0 \pm 0,0			
	Otoño	194,0 \pm 25,5			
	Invierno	393,2 \pm 29,5			
1987	Primavera	266,4 \pm 15,7	33,281	3	0,000
	Verano	183,3 \pm 60,3			
	Otoño	160,1 \pm 9,4			
	Invierno	185,5 \pm 4,0			
1990	Primavera	277,7 \pm 40,0	25,957	3	0,000
	Verano	534,0 \pm 290,6			
	Otoño	243,9 \pm 14,3			
	Invierno	258,7 \pm 10,2			
1994	Primavera	371,3 \pm 37,8	24,908	3	0,000
	Verano	540,0 \pm 126,9			
	Otoño	205,3 \pm 16,9			
	Invierno	246,3 \pm 9,9			
1998	Primavera	341,3 \pm 36,3	58,813	3	0,000
	Verano	472,7 \pm 180,2			
	Otoño	198,6 \pm 14,3			
	Invierno	234,6 \pm 6,5			
2000	Primavera	284,3 \pm 35,9	33,857	3	0,000
	Verano*	-			
	Otoño	0,0 \pm 0,0			
	Invierno	341,2 \pm 30,7			
2005	Primavera	185,9 \pm 18,6	67,977	3	0,000
	Verano*	-			
	Otoño	0,0 \pm 0,0			
	Invierno	286,7 \pm 8,3			

Figura 4.3. Gráfica de la función de supervivencia estacional de cada incendio. Cada línea representa la curva de Kaplan-Meier e indica la probabilidad de supervivencia en cada momento desde la germinación.

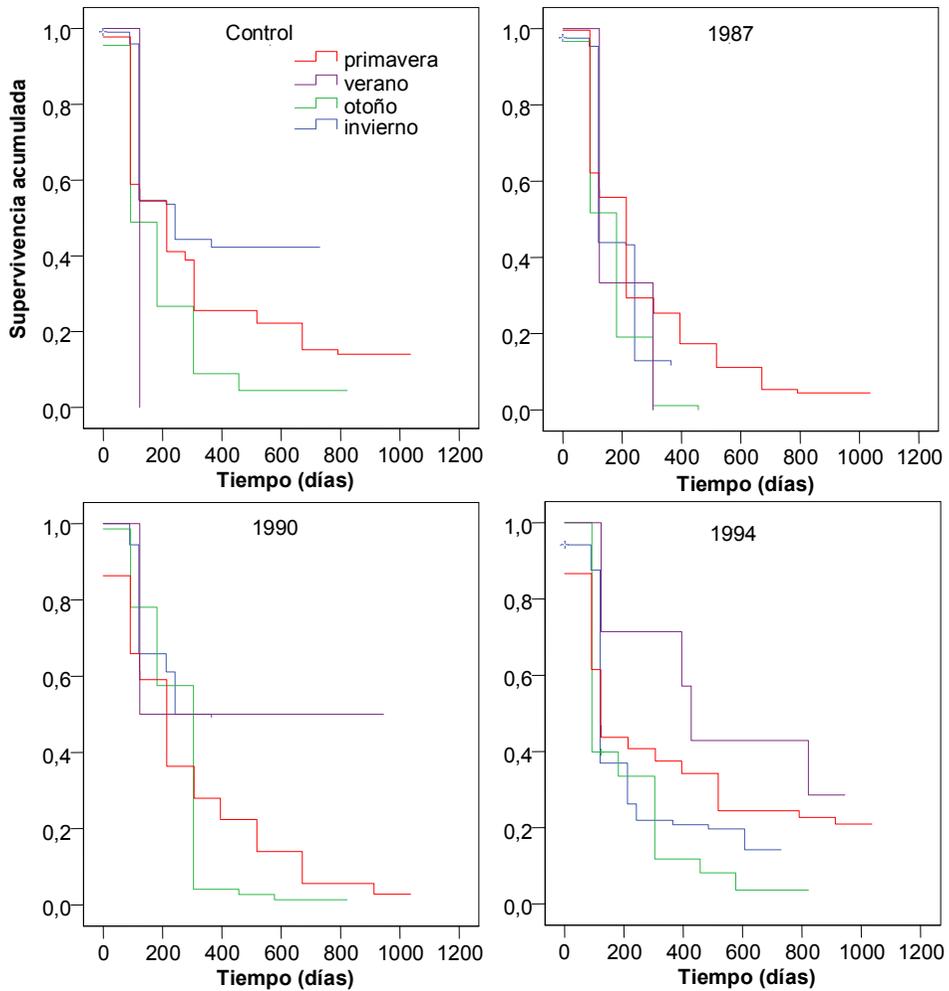
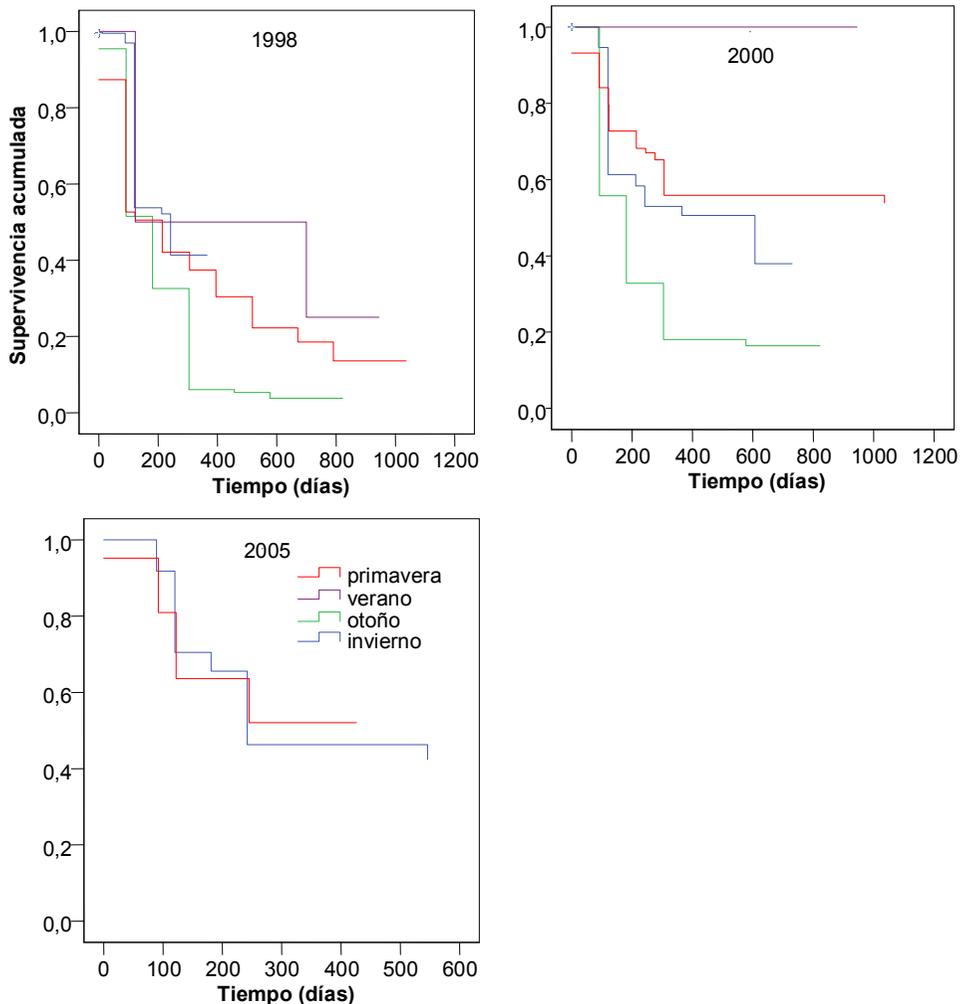


Figura 4.3 (continuación)



Considerando todas las parcelas en conjunto, el momento de la germinación produjo diferencias significativas en la tasa de supervivencia (Log Rank $\chi^2=113,938$; g.l.=3; $p<0,01$). Las plántulas con mayor tasa de supervivencia fueron también las germinadas en verano, mientras que la menor fue en otoño (Figura 4.4). La vida media de las plántulas germinadas en verano fue de $464,3 \text{ días} \pm 84,3 \text{ error std.}$, continuando con vida al final del seguimiento un 28% (Tabla 4.3). Para las plántulas germinadas en otoño la supervivencia fue de $206,4 \text{ días} \pm 7,5 \text{ error std.}$, con una supervivencia al final del estudio de un 4% del total germinado. En las plántulas germinadas en primavera y en verano, la tasa de mortalidad alcanzó su máximo a los 90 días de la germinación, mientras que para las germinadas en invierno, los

máximos de mortalidad aparecieron a los 90 y 180 días y para las germinadas en otoño a los 270 días.

Figura 4.4. Gráfica de la función de supervivencia de cada estación para el conjunto de plántulas de todas las parcelas. Cada línea continua representa la curva de Kaplan-Meier e indica la probabilidad de supervivencia en cada momento desde la germinación. La diferencia en las longitudes de las líneas se debe a que al iniciarse el seguimiento en primavera, las germinadas en esta estación tuvieron tres meses más de seguimiento que las nacidas en el verano, seis más que las de otoño y nueve más que las de invierno.

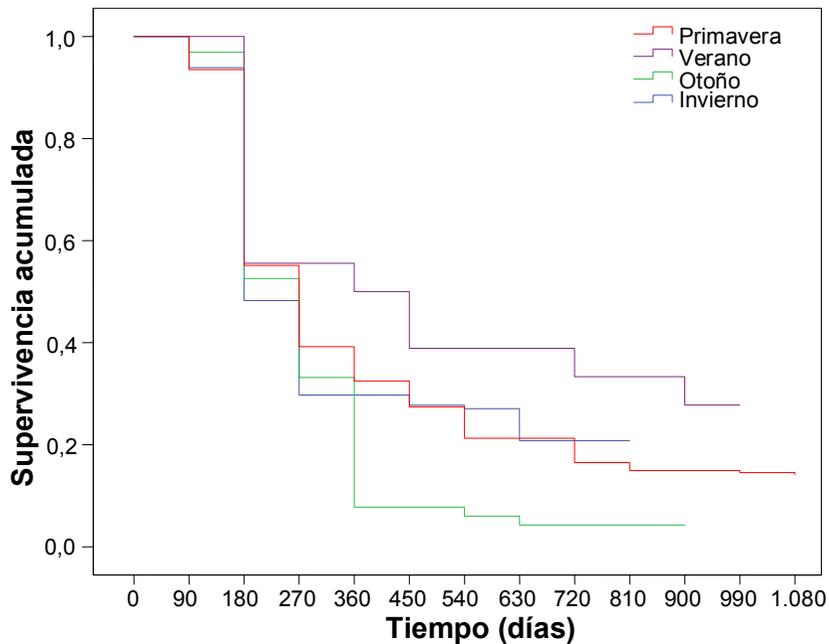


Tabla 4.3. Tiempo de supervivencia medio por estación para el conjunto de las parcelas (días \pm error std.).

Estación de germinación	Media
Primavera	349,3 \pm 13,5
Verano	464,3 \pm 84,3
Otoño	206,4 \pm 7,5
Invierno	300,5 \pm 6,7

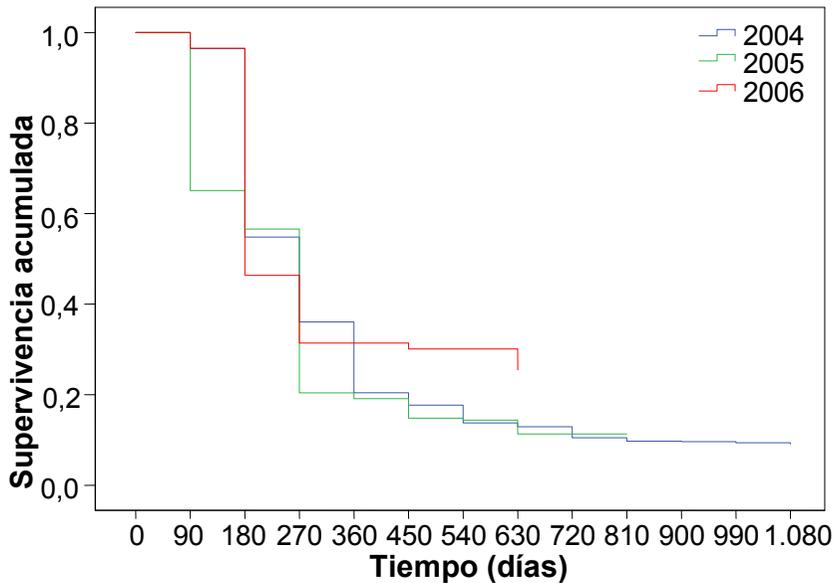
Las diferencias de supervivencia de las plántulas en función del año de germinación (excluyendo los datos del año 2007 de las parcelas de 2005) fueron significativas (Log Rank $\chi^2= 121,1$; g.l.=2; $p<0,01$). 2004 fue el año de seguimiento en el que las plántulas tuvieron mayor vida media, mientras que en el año 2005 la vida media fue la menor de todo el seguimiento (Tabla 4.4). En todos los años, en los tres primeros meses desaparecieron más del 40% de los individuos (Figura 4.5). En los años de

germinación en los que el seguimiento duró más de dos años, la proporción de plántulas que sobrevivió ese periodo fue del 10%. La tasa de mortalidad no siguió un patrón similar en todos los años, aunque para todos ellos los valores más altos de la tasa de mortalidad se concentraron en el primer año tras la germinación, en adelante, sigue produciéndose mortalidad aunque en menor proporción.

Tabla 4.4. Tiempo de supervivencia medio por año de germinación para el conjunto de la especie (días \pm error std.).

Año de germinación	Media
2004	281,3 \pm 8,81
2005	239,7 \pm 13,44
2006	268,5 \pm 4,61

Figura 4.5. Gráfica de la función de supervivencia en cada año para el conjunto de las parcelas. Cada línea continua representa la curva de Kaplan-Meier e indica la probabilidad de supervivencia en cada momento desde la germinación. La diferencia en las longitudes de las líneas se debe a que al iniciarse el seguimiento en 2004, las plántulas germinadas ese año han tenido un año más de seguimiento que las germinadas en 2005 y dos más que las germinadas en 2006.



El análisis de correlaciones muestra que el tiempo medio de supervivencia de las plántulas está correlacionado negativamente con la altitud de las parcelas ($r=-0,459$; $p<0,05$; $n=24$) y con la cobertura de la bóveda ($r= -0,665$; $p<0,01$; $n=24$) (Tabla 4.5). El resto de parámetros medidos no mostraron correlaciones significativas.

Tabla 4.5. Coeficientes de la correlación de Spearman entre el tiempo de supervivencia media y los parámetros bióticos y abióticos de las parcelas. Para mayor claridad solo se muestran las correlaciones significativas. Las relaciones marcadas con un asterisco son significativas en un 95%, mientras que las marcadas con dos asteriscos lo son en un 99%, tras aplicar la corrección de Holm.

	Tiempo de supervivencia
Antigüedad del incendio	-
Altitud	-0,459(*)
Precipitación	-
Cobertura bóveda	-0,665(**)
Altura bóveda	-
Cobertura mantillo	-
Profundidad de mantillo	-
Densidad adultos	-
DBH adultos	-
Densidad plántulas	-

Discusión

En este trabajo, la trimestralidad de los muestreos podría subestimar la magnitud del *turnover* en los resultados observados, de manera que es posible que entre dos muestreos se produzca la germinación y muerte de algunos individuos sin que llegue a detectarse. Sin embargo, los restos de plántulas muertas son lo suficientemente conspicuos para ser detectados en su mayoría (Foto 4.3), por lo que la magnitud de este recambio no detectado (*criptoturnover*) no debe ser suficiente como para modificar sensiblemente los recuentos.

En las zonas donde han transcurrido siete años desde el incendio, la supervivencia de las cohortes de *P. canariensis* después de la germinación puede mantenerse por encima del 40% durante dos años. Pasados nueve años del incendio esta supervivencia durante dos años baja hasta casi el 20%, para terminar con valores en torno al 5% a los veinte años tras el incendio. Sin embargo, la zona control mantiene una supervivencia intermedia, similar a la de las parcelas de incendios más antiguos. En todos los incendios la mortalidad se estabilizó en valores casi nulos a los tres años de la germinación. Además de la influencia sobre la supervivencia que tiene la heterogeneidad de microhábitats creada por los incendios (Beckage y Clark, 2003; Ordóñez, 2004), la supervivencia parece estar influida por parámetros de mayor escala como la altitud y la cobertura. La influencia que tiene la cobertura de la

bóveda sobre la supervivencia podría explicarse porque al abrirse la bóveda del pinar las condiciones de luz mejoran y favorecen la supervivencia. La cobertura de la bóveda de las parcelas estudiadas aumenta a su vez con la antigüedad del incendio, sin embargo, las parcelas de la zona control presentan coberturas menores que las de los incendios más antiguos, lo que puede explicar que su tasa de supervivencia sea mayor que en los incendios más antiguos. La influencia negativa que tiene la altitud de las parcelas sobre la supervivencia se puede traducir como un aumento del estrés hídrico y una bajada de las temperaturas, condiciones que varían con la altitud.

Foto 4.3. Plántula de pino canario muerta.



En especies de pino resistentes al fuego consideradas semilleras obligadas (Keeley y Zedler, 1998), como *P. halepensis* o *P. brutia*, en la que los adultos mueren en el incendio, la regeneración por semillas se produce exclusivamente tras un incendio, y de su reclutamiento se formará la futura bóveda. Estas cohortes presentan una elevada mortalidad los dos primeros años, que alcanzan hasta la mitad de los efectivos originales, sin que se detecten cohortes posteriores (Thanos y Marcou, 1993; Arianoutsou y Ne'eman, 2000). Tras estos dos primeros años, la mortalidad se estabiliza en valores prácticamente nulos, y los individuos supervivientes comienzan a reproducirse a los 8-10 años de edad. Las cohortes encuentran tras el incendio las condiciones ambientales para su reclutamiento, como es abundancia de espacio, luz, nutrientes y una competencia reducida (Arianoutsou y Ne'eman, 2000; Ne'eman *et al.*, 2004; Gutsell y Johnson, 2007), y por tanto estas especies no suelen presentar un

banco de plántulas permanente (Ne'eman *et al.*, 2004). Otras especies de pinos no semilleras como *P. nigra* y *P. sylvestris*, que no poseen piñas serótinas, presentan regeneración en ausencia de incendios (Castro *et al.*, 2004; Kerr *et al.*, 2008). Sus cohortes, denominadas de sotobosque (*understorey cohorts*), presentan una supervivencia de hasta el 50% en sus distribuciones más septentrionales (Ohlson y Zackrisson, 1992), mientras que en su distribución más meridional pueden tener una mortalidad de hasta el 98% debido a la sequía estival (Castro *et al.*, 2004; Tíscar, 2007). En estas especies, la cobertura, tanto de la bóveda como de arbustos bajos, favorece su supervivencia, tanto por mejorar las condiciones de humedad como por atenuar la incidencia de luz. En *P. canariensis* sin embargo, no parece que la cobertura de la bóveda aumente la supervivencia de sus plántulas, y tampoco se conoce cómo influye la vegetación arbustiva del sotobosque en la regeneración. Lo que sí se puede afirmar es que el reclutamiento de plántulas de *P. canariensis* presenta una combinación de caracteres de especies semilleras y no semilleras. Las plántulas de *P. canariensis* que consiguen superar estos primeros años pueden sobrevivir más de cinco años en estado de plántula sin promocionar a fenofases superiores, pasando a formar parte de un banco de plántulas permanente (Foto 4.4). Este fenómeno es conocido como “síndrome Oskar”, que es la habilidad de las plántulas de árboles de sobrevivir como plántulas bajo la oscuridad de la bóveda (Silvertown, 1982), creciendo rápidamente si se produce una apertura de la bóveda (Hibbs y Fischer, 1979). En una especie como *P. canariensis*, en la que los adultos son capaces de sobrevivir a los incendios forestales, esta capacidad de las plántulas le permite hacer frente a perturbaciones diferentes a los incendios, como la creación de gaps por caída de adultos o la colonización de nuevos territorios. Esto explicaría la falta de una pirámide de edades completa observada en poblaciones naturales de pinar (Fernández-Palacios *et al.*, 2007), e implicaría que los adultos de pino presentes en las parcelas se establecieron y crecieron tras una perturbación diferente a un incendio que abrió la bóveda por completo.

Foto 4.4. Banco de plántulas permanente de *P. canariensis*.

La vida media general de las plántulas *P. canariensis* es de entre uno y dos años, siendo la supervivencia media general baja y sin apenas reclutamiento. En general, hasta el 50% de las cohortes desaparecen pasados tres meses desde la germinación, quedando apenas un 13% del total a los dos años. La baja supervivencia encontrada es compensada con el aporte estacional de nuevas cohortes en cada estación de germinación que van reemplazando a las cohortes precedentes, de manera que en un instante dado se pueden encontrar plántulas germinadas en las cuatro estaciones del año, cuyas supervivencias difieren porque, según el momento de germinación, las plántulas hacen frente a diferentes tipos de estrés ambiental que provocan su muerte, como son las bajas temperaturas invernales y el estrés hídrico en verano (Luis, 2000, 2001). Para *P. sylvestris* también se ha descrito una regeneración estacional que coexiste con cohortes anteriores y en *P. nigra*, la regeneración se presenta en los años de vecería (Castro *et al.*, 2005; Tíscar, 2007). En estas dos especies, la supervivencia de las cohortes en ausencia de perturbaciones abarca también entre uno y dos años. En *P. brutia*, *P. halepensis* y *P. pinaster* el banco de plántulas pertenece exclusivamente a la cohorte producida en la primera estación lluviosa tras el incendio, y su mortalidad se estabiliza también (Thanos *et al.*, 1996; Herranz *et al.*, 1997; Spanos *et al.*, 2000; Daskalidou y Thanos, 2004; Calvo *et al.*, 2008). En

P. canariensis esta coexistencia de cohortes nacidas y adaptadas a diferentes condiciones ambientales podría asegurar un banco de plántulas permanente con un aporte continuo de efectivos durante todo el año.

El reclutamiento de plántulas de *P. canariensis* presenta una combinación de caracteres de especies de pinos mediterráneos, cuya regeneración se produce exclusivamente en presencia de incendios *P. brutia*, *P. halepensis* y *P. pinaster*, con otras cuya regeneración no depende de los incendios como *P. pinea*, *P. nigra* y *P. sylvestris*. El escaso reclutamiento y corta vida media de las cohortes de plántulas hacen que el banco de plántulas esté formado por una sucesión de cohortes estacionales que van sustituyendo a las más antiguas, con escasa o nula promoción a etapas superiores del ciclo vital. Se mantiene de esta manera un banco permanente de plántulas alimentado por un aporte casi continuo de semillas, que junto a la presencia de piñas serótinas, permite a la especie aprovechar todas las oportunidades de establecimiento que pueden aparecer tras un incendio u otras perturbaciones como huecos producidos por la muerte y/o caída de árboles adultos. Esta capacidad es especialmente útil en un entorno volcánico como las Islas Canarias, permitiéndole colonizar rápidamente los nuevos terrenos producidos por las coladas volcánicas. Sin embargo, sería necesario seguir a los supervivientes de cada cohorte durante toda su existencia para poder completar el ciclo de vida de esta especie y entender completamente el papel del reclutamiento en la dinámica del ecosistema.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LAS PLÁNTULAS DE *PINUS* *CANARIENSIS*



Capítulo 5. Distribución espacial de las plántulas de *Pinus canariensis*

Introducción

La dinámica de la regeneración en bosques depende de los patrones espaciales de la producción de semillas y el reclutamiento resultante. Estos patrones resultan de la relación de diferentes procesos, como la llegada de semillas, su germinación, y el establecimiento y crecimiento de plántulas (Schupp y Fuentes, 1995). Mientras que la llegada de semillas y su patrón espacial están determinados por los mecanismos de dispersión de las mismas y por la localización de los árboles parentales entre otros (Nathan y Muller-Landau, 2000), aquellos patrones relacionados con el reclutamiento dependen de la interacción de múltiples factores bióticos y abióticos (Clark *et al.*, 1999). La heterogeneidad de dichos factores ejerce una notable influencia sobre el crecimiento vegetal y las interacciones competitivas (Einsmann *et al.*, 1999; Fransen *et al.*, 2001), sobre la coexistencia de especies y la diversidad biológica (Levin, 1974; Grime, 1979; Jeltsch, *et al.*, 1998; Bell, *et al.*, 2000), y sobre los patrones espaciales de distribución de las especies (Snaydon 1962; Nicotra *et al.*, 1999). Es por ello que el análisis del patrón espacial de los individuos se ha utilizado en ecología en multitud de trabajos para poner de manifiesto la existencia de interacciones subyacentes en poblaciones y comunidades que expliquen su estructura y funcionamiento (Fortin *et al.*, 2002; Perry *et al.*, 2002; Wiegand *et al.*, 2003; de la Cruz Rot, 2006).

Entre los factores abióticos determinantes que controlan la germinación y supervivencia de plántulas destacan la abundancia de sitios aptos para el establecimiento de las mismas (Harper, 1977; Duncan 1991; Lamont *et al.*, 1993; Battaglia *et al.*, 2000). La existencia de estos micrositios está supeditada a la heterogeneidad presente a una escala mayor, como la apertura de claros en la bóveda por caída de adultos u otras perturbaciones como los incendios (Clark *et al.*, 1998; Beckage y Clark, 2003). Los incendios forestales son uno de los factores de perturbación más frecuentes en los ecosistemas mediterráneos (Alexandrian *et al.* 1999; Camia *et al.* 2008). Entre los efectos de los mismos están la eliminación de la cobertura vegetal o la apertura de la bóveda, con el aumento de iluminación consecuente, y la modificación de la distribución de recursos como los nutrientes. En suelos de pinar de pino canario afectados por incendios forestales se ha encontrado que los niveles de los nutrientes fundamentales varían tras un incendio y que su distribución es más heterogénea que en zonas no quemadas (Durán *et al.*, 2008;

Rodríguez *et al.*, 2009). Dicha disponibilidad de nutrientes influye en la regeneración de algunas especies de coníferas aumentando su crecimiento (Catovsky y Bazzaz, 2002; Solla-Gullón, 2008). Para *Pinus halepensis*, se ha encontrado una limitación de la germinación de las semillas tras un incendio debido, entre otros factores, a la distribución de las cenizas que pueden inhibir o estimular dicha germinación en función de su pH (Eshel *et al.*, 2000). Por otro lado, en bosques tropicales se ha encontrado una relación entre la disponibilidad de luz y la densidad de plántulas, aunque la abundancia de estas estaba determinada por otros factores ambientales e históricos (Nicotra *et al.*, 1999). Por tanto, la distribución de los nuevos individuos será un reflejo de la distribución de todos los factores mencionados (luz, nutrientes o pH).

Entre los factores bióticos, las interacciones entre individuos de la misma especie o de especies diferentes pueden alterar el ambiente de sus vecinos y modificar sus tasas de crecimiento y supervivencia. Dichos cambios debidos a la proximidad entre individuos se denominan “interferencias”, un término que no define cuál es la naturaleza de dicha interacción y que se refiere a procesos por competencia de recursos, por la producción de alelopátias o por cambios en las condiciones ambientales como protección del viento o influencia en el comportamiento de los depredadores (Harper, 1977). Estas interferencias entre individuos, en combinación con los factores abióticos a los que se ven sometidos a lo largo de su desarrollo y a otros factores bióticos como la disposición de sus progenitores y la distribución de la lluvia de semillas resultante, se reflejan en las diferentes estructuras que podemos identificar en las poblaciones (Hutchings, 1997). Las plántulas de *P. canariensis* requieren alta incidencia de luz para su supervivencia (Peters *et al.*, 2001; Escudero *et al.*, 2002), por lo que podrían aparecer fenómenos de competencia entre plántulas y entre estas y los adultos, que se verían reflejados en patrones de repulsión entre individuos. Además, para otras especies de pino mediterráneas se han encontrado fenómenos de autotoxicidad que podrían afectar al establecimiento de las plántulas cerca de sus progenitores (Fernandez *et al.*, 2008). Debido a que la competencia es un proceso que ocurre principalmente entre individuos vecinos, la localización espacial de dichos individuos proporciona información para inferir procesos competitivos en el campo.

El pino canario es una especie que se ha considerado de temperamento frugal, con requerimientos edáficos poco exigentes, amplia tolerancia a diferentes altitudes y distintas orientaciones, regímenes hídricos, y pedregosidades, siendo capaz de asentarse en coladas volcánicas recientes de suelo muy poco diferenciado (Blanco *et al.*, 1989; Climent *et al.* 1996). Existen pocos estudios sobre la estructura espacial de la regeneración de *P. canariensis*. Mientras que en poblaciones naturales de la especie se ha encontrado que existe competencia intra-específica entre adultos

(Šrútek *et al.*, 2002), en repoblaciones se ha encontrado que la distribución de las plántulas es inicialmente agregada, para irse distribuyendo al azar conforme las plántulas se desarrollan (Arévalo *et al.*, 2005). Sin embargo, al trabajar con pinares de repoblación, la variabilidad natural, en parámetros determinantes en la distribución espacial de las plántulas, como la distribución de la luz, el mantillo, o factores bióticos como la distancia entre adultos, que pueden determinar la producción y dispersión de semillas; se vería anulada o muy reducida. El presente trabajo, por tanto, es de gran interés por tratar específicamente el comportamiento espacial de las primeras etapas de la regeneración en pinares naturales, estudiando además el impacto que el fuego puede tener en dicho comportamiento.

La hipótesis de trabajo es que la germinación de plántulas de *P. canariensis* se produce de manera aleatoria, y que su supervivencia va a estar ligada a la distribución espacial de los recursos. En los incendios recientes, al haber mayor dispersión de semillas por apertura de las piñas serótinas, y mayor disponibilidad y heterogeneidad de recursos (nutrientes y luz), la distribución de plántulas supervivientes será agregada, mientras que en los incendios antiguos y en la zona control, donde los recursos están menos localizados, tenderá a ser al azar o regular. Sin embargo, si existiese competencia entre los individuos por los recursos, a medida que pase el tiempo desde la germinación, la distribución de los supervivientes tenderá a pasar de contagiosa al azar o regular.

Material y Métodos

Área de estudio y diseño experimental

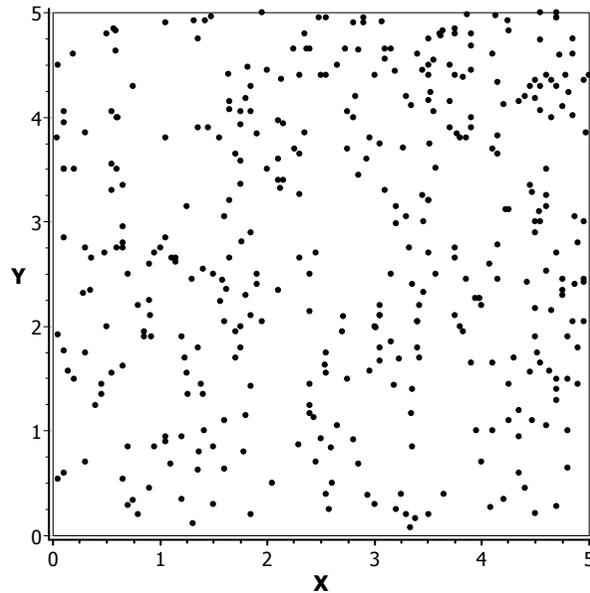
Las características del área de estudio y el diseño de la cronosecuencia están descritas en el capítulo general de área de estudio y diseño experimental.

Toma de datos

Dentro de cada parcela se colocaron al azar tres subparcelas cuadradas de 5 m de lado donde se realizó el seguimiento de la regeneración. En el muestreo inicial se localizaron todas las plántulas presentes en cada subparcela y cada una fue marcada con etiquetas numeradas y cartografiada mediante coordenadas cartesianas (Figura 5.1). Posteriormente se realizaron muestreos cada tres meses en los que se contabilizaron los individuos antiguos que permanecían vivos, así como las muertes y las germinaciones. Las parcelas del control y de los incendios 1987 hasta 2000 se muestrearon desde abril de 2004 hasta febrero de 2007, mientras que las parcelas del

incendio de 2005 se empezaron a muestrear en septiembre de 2005 y se dejaron de muestrear en agosto de 2007. En total se hizo un seguimiento de tres años excepto para el incendio del 2005 donde el seguimiento fue de dos años.

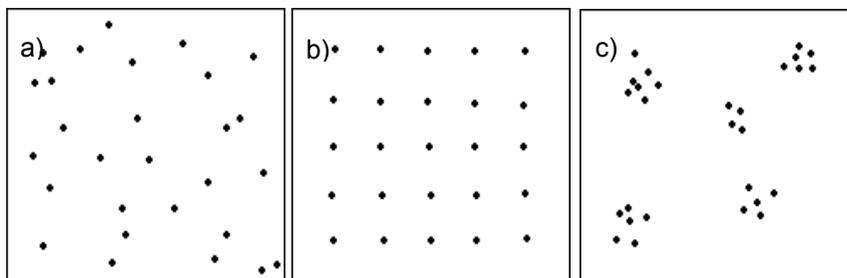
Figura 5.1. Cartografía de las plántulas presentes en la subparcela 1994 A2.



Análisis de datos

En este estudio se ha utilizado el método de Ripley (Ripley, 1976, 1977) para determinar qué tipo de distribución presentan las plántulas de *P. canariensis* en cada incendio. Este método es uno de los estadísticos de segundo orden (estadísticos basados en la co-ocurrencia de pares de puntos) más populares en el análisis de patrones espaciales. Esta función describe las características del patrón de puntos a lo largo de un intervalo de escalas de distancias, y, por lo tanto, puede detectar patrones de distribución aleatorios, regulares, agrupados o mixtos (por ejemplo, dispersión en las distancias más pequeñas y agregación a grandes distancias) (Figura 5.2). Esta propiedad es importante, porque virtualmente todos los procesos ecológicos dependen de la escala y sus características pueden cambiar entre escalas (Levin 1992; Fortin y Dale 2005).

Figura 5.2. Modelos de distribución: a) aleatoria: no se reconocen interacciones entre los individuos, que se distribuyen al azar en la superficie de estudio; b) regular: los individuos se sitúan a distancias más o menos constantes; c) contagiosa: los individuos aparecen formando agregados separados por espacios libres.



La función K es una medida del promedio de puntos que se encuentran dentro de un círculo con un radio determinado d centrado en cada uno de los puntos del patrón, dividido por la intensidad media del patrón (en realidad se trata de sucesivos círculos concéntricos, para evaluar diferentes distancias). La intensidad media llamada λ es simplemente el número de puntos n en un área A ($\lambda=n/A$). La aproximación está fundada en el concepto de que si los puntos están distribuidos al azar en el área de estudio, el número esperado de puntos dentro del círculo de radio d debe ser $\lambda K(d)$. El cálculo del estadístico $K(d)$ consiste en contar todos los pares de puntos separados por una distancia menor que d mediante la fórmula:

$$\hat{K}(d) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1, j \neq i}^n w_{ij} k_{ij}$$

Donde A es el área de la parcela, n es el número de puntos dentro de dicha parcela, w_{ij} es una medida de corrección del efecto de borde, y k es una función indicadora que toma el valor uno si la distancia entre el punto i y j es menor que el radio d , y cero en caso contrario. Si el círculo centrado en el punto i con radio d está completamente dentro de la parcela de estudio, w_{ij} vale uno, de otra manera toma un valor proporcional a la porción de circunferencia dentro de la parcela (Haase 1995).

Si la distribución de los puntos sigue una aleatoriedad espacial absoluta (CSR, del inglés *Complete Spatial Randomness*) (Diggle, 1983), el número de puntos en cada círculo sigue una distribución de Poisson, y el número esperado de eventos en un círculo de radio d es igual a $\lambda \pi d^2$. Si el número de individuos dentro de un círculo de radio d es mayor que el esperado en una distribución aleatoria de Poisson significa que están agrupados; si es menor, indica una distribución regular. Sin embargo, la función más utilizada para analizar la distribución es una transformación más sencilla de la función $K(d)$ llamada $L(d)$ (Haase, 1995):

$$L(d) = d - \sqrt{K(d)/\pi}$$

Esta función L tiene un valor esperado de cero si los puntos están distribuidos al azar, menores que cero si los puntos están agrupados, y valores superiores a cero si la distribución es regular (Fortin y Dale 2005).

La significación de los resultados de los análisis puede ser evaluada utilizando los intervalos de confianza apropiados. Uno de los métodos más recomendados son las técnicas de remuestreo de Monte Carlo (Fortin y Dale 2005) para evaluar la importancia de los resultados, evitando así los problemas de la teoría de la distribución (Haase, 1995). Este método consiste en la construcción de un nuevo patrón de puntos dentro de los márgenes de la parcela de estudio, con el mismo número de puntos que las coordenadas originales pero con localizaciones completamente aleatorias. El intervalo de confianza para las hipótesis nulas es definido por el número de simulaciones (n) y es igual a $n/(n+1) \times 100\%$ (Leemans, 1991). Las distancias en las que los valores observados de L se encuentren fuera del intervalo de confianza son distancias (o escalas) para las que puede haber agrupamiento o regularidad significativa del patrón de puntos.

Las fórmulas mostradas arriba pueden ser modificadas para llevar a cabo análisis bivariantes en los que se analiza la relación espacial entre dos tipos de eventos diferentes, como individuos masculinos y femeninos, plantas vegetativas o reproductoras, etc. En este caso se estudia a qué escala está agregado o segregado cada tipo de evento respecto al otro. Para ello se calcula:

$$\hat{K}_{1,2}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} w_{ij} k_{ij}$$

y

$$\hat{K}_{2,1}(d) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} w_{ji} k_{ij}$$

Donde la primera fórmula describe los casos en los que el círculo está centrado en puntos con una característica uno y se cuentan los puntos con una característica dos, mientras la segunda fórmula describe los casos en los que el círculo está centrado en casos con característica dos y se cuentan los puntos con característica uno (Fortin y Dale 2005). Las definiciones son las mismas que las descritas anteriormente excepto que n_1 y n_2 son los casos de característica uno y dos respectivamente. Ambos estimadores se combinan para comparar los valores observados con los esperados mediante la ecuación:

$$\hat{L}_{12}(d) = d - \sqrt{\frac{n_2 \hat{K}_{1,2}(d) + n_1 \hat{K}_{2,1}(d)}{\pi(n_1 + n_2)}}$$

Nuevamente, esta función L tiene un valor esperado de cero si los puntos están distribuidos al azar, y valores menores a cero si están agrupados, mientras que valores superiores a cero indican una distribución regular (Fortin y Dale 2005).

Se realizó el análisis de la distribución espacial de las plántulas de *P. canariensis* en cada una de las subparcelas de 5 x 5 m cartografiadas, siempre que el número de individuos fuera mayor de diez. La escala de estudio fue de 1,25 metros, y el incremento de radio de 0,05 metros. El número de simulaciones realizadas fue de 1.000 para obtener así un porcentaje de fiabilidad del 99%. Con los datos disponibles se realizaron análisis univariantes para la germinación, la supervivencia y la mortalidad por separado, y un análisis bivalente para la interacción entre la supervivencia y la mortalidad en aquellas subparcelas con un mínimo de 10 datos.

Para el análisis del patrón de distribución de la germinación y de la mortalidad en cada subparcela se utilizaron las coordenadas de todas las plántulas germinadas y muertas respectivamente a lo largo de todo el estudio. Para la distribución de la supervivencia se utilizaron las coordenadas de todas las plántulas que permanecieron vivas más de un año, al final del estudio.

No se ha tenido en cuenta de manera explícita la distribución temporal de los eventos. Se asumió que un único muestreo temporal no recogería la acumulación de acontecimientos (germinación, supervivencia y mortalidad). Bajo la suposición de aleatoriedad espacial, en todos los puntos existe la misma probabilidad de que un acontecimiento ocurra y, por tanto, los patrones espaciales de los eventos medidos deberían difuminarse con el tiempo. Por el contrario, si en muestreos sucesivos se recoge la tendencia de los acontecimientos a aparecer en determinadas zonas indicaría la existencia de micrositios con condiciones favorables para cada tipo de acontecimiento.

Los análisis de la K de Ripley (univariante y bivalente) han sido realizados con la versión Beta del programa PASSaGE (Rosenberg y Devin, 2009).

Resultados

De las 72 subparcelas disponibles, solo 59 presentaban más de 10 datos para realizar los análisis, de las cuales solo 33 presentaban individuos vivos en número suficiente para analizar la distribución de la supervivencia y la asociación de esta con la mortalidad. En total se analizaron las coordenadas de 6.729 individuos. En el análisis se encontró que la distribución de las plántulas de una misma subparcela

podía combinar varias de las tres categorías de distribución principales descritas para el método de la K de Ripley, que se clasificaron como se describe en la Tabla 5.1 (Figura 5.3).

Tabla 5.1. Tipos de distribución encontrados en plántulas, su definición y frecuencia de aparición (porcentaje de subparcelas respecto al total).

Tipo de distribución	Definición	Frecuencia de aparición (% del total)	Ejemplo
Azar en toda la escala	La distribución es al azar en todas las distancias	47,0	Parcela 1994 B3
Azar en la mayoría de la escala	Existe agrupación en distancias puntuales	15,3	Parcela 2000 D2
Agrupación en toda la escala	Existe agrupación en todas la distancias	10,4	Parcela 1994 D1
Agrupación a corta distancia	Existe agrupación a distancias cercanas, el resto se distribuye al azar	5,5	Parcela 1994 A1
Agrupación a media distancia	Existe agrupación a distancias intermedias, el resto se distribuye al azar	6,0	Parcela Control A1
Agrupación a larga distancia	Existe agrupación a distancias lejanas, el resto se distribuye al azar	10,9	Parcela 1990 C1
Regular a media distancia	La distribución es regular en distancias intermedias, el resto se distribuye al azar	0,5	Parcela 2000 D2
Regular a larga distancia	La distribución es regular a distancias lejanas, el resto se distribuye al azar	1,1	Parcela 1998 B1
Patrones mixtos	Existe agrupación en diferentes distancias, alternadas con distribuciones al azar	3,3	Parcela 1994 A1

Figura 5.3. Ejemplos de patrones de distribución de plántulas, encontrados mediante el análisis de la función K expresada como L en diferentes subparcelas del estudio: a) patrón de distribución aleatorio en toda la escala; b) patrón de distribución aleatorio en la mayoría de la escala; c) agrupados en la totalidad de la escala; d) agrupados a corta distancia; e) agrupado a media distancia; f) agrupado a larga distancia; g) regulares a media distancia; h) regulares a larga distancia; i) patrones en los que existen agrupaciones en diferentes escalas. El eje vertical $L\hat{H}at$ señala los valores de la función L . El eje horizontal señala la escala en metros desde el centro del círculo. La línea sólida indica los valores de L observados en el campo en las diferentes escalas, las líneas de puntos inferior y superior indican los límites del intervalo de confianza del 95% obtenido mediante 1.000 aleatorizaciones. Cuando los valores de L superan el límite superior del intervalo de confianza, la distribución es regular y cuando están por debajo del límite inferior, la distribución es agregada.

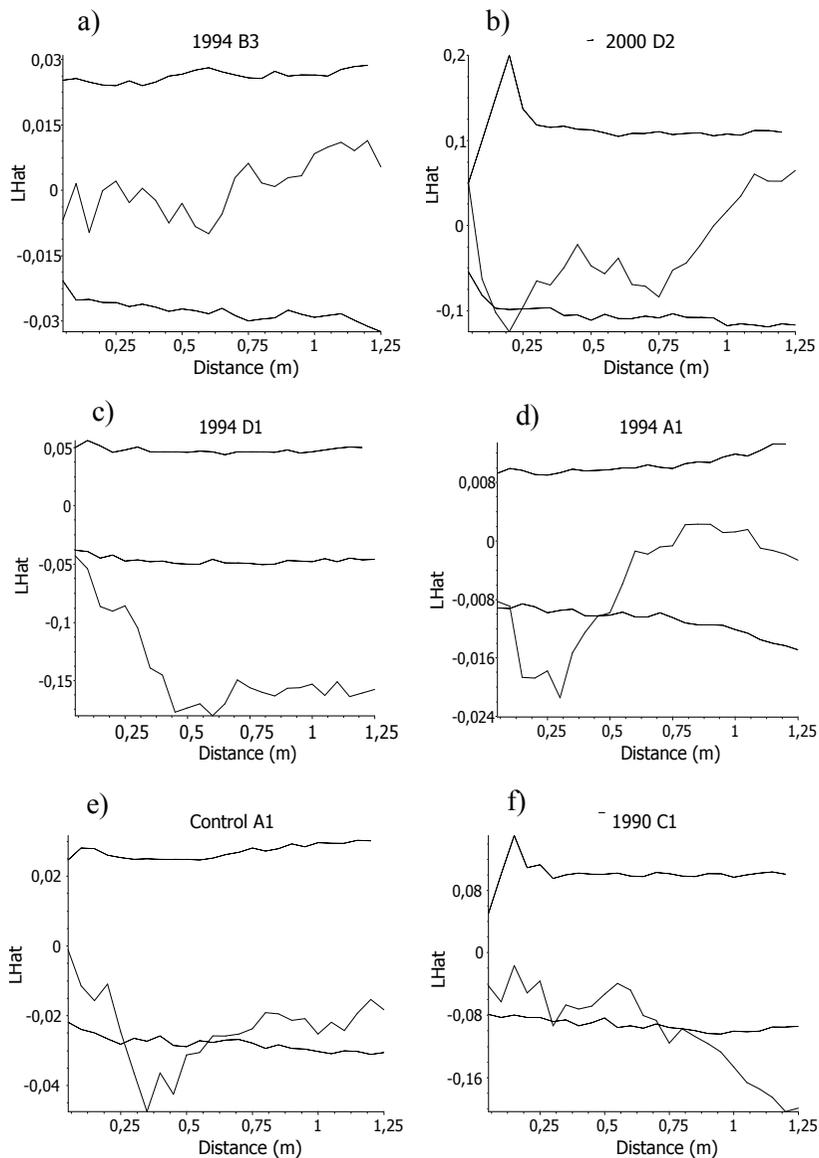
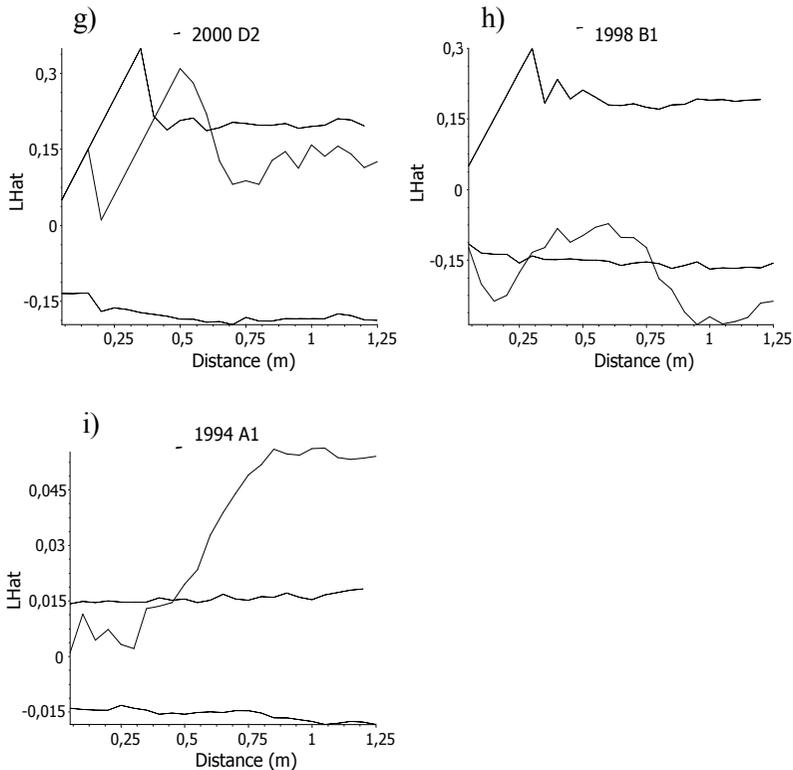


Figura 5.3 (continuación)



La distribución espacial de la germinación presentó tanto patrones al azar completo o mayoritario (45% de las 59 subparcelas analizadas), como con algún tipo de agrupación (45% de las 59 subparcelas analizadas), aunque no parece que exista relación con el tiempo transcurrido tras el incendio (ver Anexo). De hecho, subparcelas de la misma antigüedad presentaron patrones diferentes. En ninguna subparcela aparecieron patrones regulares. En el incendio de 1987, la germinación siempre apareció agrupada, mientras que en el control y los incendios de 1990 y 2000 fue principalmente al azar, y en los incendios de 1994 y 1998 predominaron las distribuciones agrupadas en toda la escala o en parte de ella (Tabla 5.2). En el incendio de 2005 predominaba la distribución al azar de la germinación, aunque el número de germinaciones fue muy bajo (ver Capítulo 3) y solo se pudieron analizar tres subparcelas. En las subparcelas con mayor germinación tienden a aparecer patrones agregados, mientras que en las de menor germinación predominan los patrones al azar para ambos parámetros.

Tabla 5.2. Patrones de distribución observados en la distribución espacial de la germinación, supervivencia, mortalidad y la relación espacial entre la supervivencia y la mortalidad de plántulas en cada uno de los incendios de estudio. Se muestra el resultado de cada subparcela de 5 x 5 m con más de 10 plántulas. Las celdas sin número indican que no se realizaron los análisis por tener menos de 10 plántulas. Subp.=subparcelas. n=número de plántulas.

Incendio	Subp.	n	Distribución observada					Supervivencia vs. Mortalidad
			Germinación	n	Supervivencia	n	Mortalidad	
Control	A1	156	Agrupado a media distancia	10	Azar	146	Azar mayoritariamente	Azar
Control	A2	106	Agrupado	4	-	102	Azar	-
Control	A3	62	Azar	14	Agrupado a media distancia	48	Azar	Azar
Control	B1	79	Azar	27	Azar	52	Agrupado a larga distancia	Azar mayoritariamente
Control	B2	73	Azar mayoritariamente	15	Azar	58	Azar	Azar
Control	B3	62	Azar mayoritariamente	15	Azar	47	Azar mayoritariamente	Azar
Control	C1	71	Agrupado a media distancia	5	-	66	Azar	-
Control	C2	59	Azar	5	-	54	Agrupado a corta distancia	-
Control	C3	8	-	-	-	-	-	-
Control	D1	25	Azar	6	-	19	Azar	-
Control	D2	5	-	-	-	-	-	-
Control	D3	26	Azar	5	-	21	Azar	-
1987	A1	308	Agrupado	19	Agrupado a larga distancia	289	Agrupado	Agrupado a media distancia
1987	A2	176	Agrupado	21	Azar	155	Agrupado a larga distancia	Azar
1987	A3	208	Agrupado	11	Agrupado a corta distancia	197	Agrupado	Agrupado a larga distancia
1987	B1	121	Agrupado	10	Azar	111	Agrupado	Azar

Incendio	Subp.	n	Distribución observada					Supervivencia vs. Mortalidad
			Germinación	n	Supervivencia	n	Mortalidad	
1987	B2	151	Agrupado	4	-	147	Agrupado	-
1987	B3	136	Agrupado a corta distancia	9	-	127	Agrupado a corta distancia	-
1990	A1	2	-		-		-	-
1990	A2	0	-		-		-	-
1990	A3	1	-		-		-	-
1990	B1	129	Azar	2	-	127	Azar	-
1990	B2	75	Azar	3	-	72	Azar	-
1990	B3	233	Azar	30	Agrupado a larga distancia	203	Azar	Agrupado a larga distancia
1990	C1	58	Azar	12	Azar	46	Agrupado a larga distancia	Regular a larga distancia
1990	C2	54	Agrupado a media distancia	11	Azar	43	Azar mayoritariamente	Agrupado a media distancia
1990	C3	38	Azar	3	-	35	Azar	-
1990	D1	6	-		-		-	-
1990	D2	3	-		-		-	-
1990	D3	11	Azar	6	-	5	-	-
1994	A1	422	Agrupado a media distancia	179	Agrupado	343	Agrupado	Regular a larga distancia
1994	A2	385	Agrupado a larga distancia	111	Azar	274	Agrupado	Azar
1994	A3	492	Agrupado a media distancia	65	Azar mayoritariamente	427	Azar mayoritariamente	Azar
1994	B1	144	Agrupado	84	Agrupado	60	Azar mayoritariamente	Azar
1994	B2	78	Agrupado	28	Agrupado a larga distancia	50	Agrupado	Azar
1994	B3	157	Azar	58	Azar	99	Azar	Azar

Incendio	Subp.	n	Germinación	n	Distribución observada		Supervivencia vs. Mortalidad	
					Supervivencia	n		Mortalidad
1994	C1	93	Agrupado	22	Agrupado a larga distancia	71	Agrupado	Azar
1994	C2	79	Agrupado a larga distancia	18	Azar	61	Azar mayoritariamente	Azar
1994	C3	54	Agrupado a larga distancia	0	-	54	Agrupado a larga distancia	-
1994	D1	86	Agrupado	8	-	78	Agrupado	-
1994	D2	15	Agrupado a larga distancia	1	-	14	Agrupado a corta distancia	-
1994	D3	48	Agrupado	3	-	45	Agrupado	-
1998	A1	48	Azar	3	-	45	Azar	-
1998	A2	59	Agrupado a corta distancia	20	Azar mayoritariamente	39	Agrupado a corta distancia	Azar
1998	A3	135	Agrupado a larga distancia	1	-	134	Agrupado a larga distancia	-
1998	B1	82	Agrupado	23	Mixto	59	Azar mayoritariamente	Azar
1998	B2	44	Azar	10	Azar	34	Azar	Azar
1998	B3	115	Agrupado a larga distancia	16	Agrupado a larga distancia	99	Azar mayoritariamente	Agrupado a larga distancia
1998	C1	163	Agrupado	23	Azar mayoritariamente	140	Agrupado	Agrupado
1998	C2	82	Agrupado	2	-	80	Agrupado a larga distancia	-
1998	C3	86	Azar mayoritariamente	9	-	75	Azar mayoritariamente	-
2000	A1	31	Azar	8	-	23	Azar	-
2000	A2	39	Azar	19	Azar	20	Azar	Azar
2000	A3	51	Azar	17	Azar	34	Azar	Azar

Incendio	Subp.	Distribución observada						Supervivencia vs. Mortalidad
		n	Germinación	n	Supervivencia	n	Mortalidad	
2000	B1	35	Agrupado a media distancia	4	-	31	Agrupado a media distancia	-
2000	B2	10	Agrupado a corta distancia	0	-	10	Agrupado a corta distancia	
2000	B3	15	Azar	4	-	11	Azar	-
2000	C1	47	Azar	26	Azar	21	Azar mayoritariamente	Azar
2000	C2	134	Azar mayoritariamente	70	Agrupado a larga distancia	64	Agrupado a corta distancia	Azar
2000	C3	59	Azar	32	Azar	27	Azar	Azar
2000	D1	44	Azar	6	-	38	Azar	
2000	D2	37	Azar mayoritariamente	15	Agrupado a media distancia	22	Regular a media distancia	Azar
2000	D3	39	Agrupado a larga distancia	23	Azar	16	Azar	Agrupado a larga distancia
2005	A1	2	-	-	-	-	-	-
2005	A2	0	-	-	-	-	-	-
2005	A3	0	-	-	-	-	-	-
2005	B1	8	-	-	-	-	-	-
2005	B2	9	-	-	-	-	-	-
2005	B3	32	Azar	18	Azar	14	Azar	Azar
2005	C1	6	-	-	-	-	-	-
2005	C2	17	Azar	6	-	11	Azar	-
2005	C3	12	Agrupado a media distancia	0	-	12	Agrupado a media distancia	-

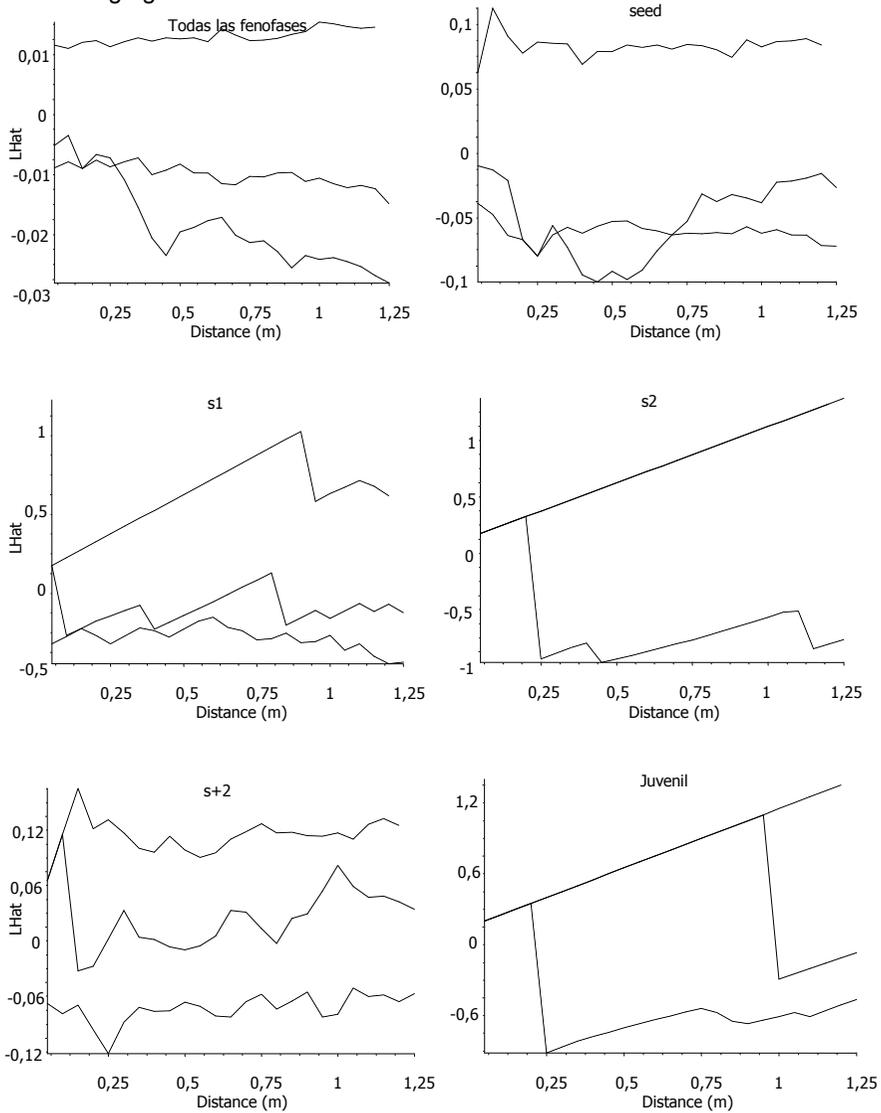
El patrón de distribución de la supervivencia fue al azar en el 63,6% de las 33 subparcelas analizadas y con una distribución agrupada de alguna manera en el 36,4% de los casos (Tabla 5.2). En todos los incendios se encontraron patrones tanto al azar como agregados excepto en el control y en el incendio de 2005, donde sólo aparecieron distribuciones al azar. Predominó la distribución al azar de la supervivencia en todos los incendios excepto en 1987 y 1994, donde aparecieron ambas distribuciones por igual. No se encontraron patrones de distribución regular.

Por su parte, la mortalidad de plántulas se distribuyó al azar en un 55,2% de las 59 subparcelas analizadas, con algún tipo de agregación en un 43,1%, y regular en un 1,7% de los casos (Tabla 5.2). No parece existir una tendencia en los patrones de distribución con respecto a la antigüedad de los incendios. Se encontraron patrones de distribución tanto al azar como agregados en todos los incendios, excepto en 1987, donde solo se encontraron distribuciones agregadas de la mortalidad. Además, una de las subparcelas del incendio de 2000 presentó distribución regular. En el control y los incendios de 1990, 1998 y 2000, predominaron las distribuciones al azar, mientras que en el incendio de 1994 predominaron las distribuciones agrupadas en toda la escala o en parte de ella. En el incendio de 2005 predominaron las distribuciones al azar.

La relación espacial entre las plántulas que sobrevivieron y las que murieron fue al azar en un 75,8% de las 33 subparcelas analizadas, agregada en un 18,2% y regular en un 6,1% (Tabla 5.2). No se encontró ninguna tendencia entre los patrones de distribución y la antigüedad de los incendios. En todos los incendios aparecieron varios tipos de distribución, excepto en el control y en el incendio de 2005, donde solo aparecieron distribuciones al azar.

En las subparcelas con mayor germinación tienden a aparecer patrones agregados, tanto para la germinación como para la mortalidad. La mayoría de estas subparcelas con alta densidad de individuos, se pasa de germinaciones agregadas a una supervivencia al azar (Figura 5.4). En las subparcelas con menor germinación predominan los patrones al azar para ambos parámetros (Tabla 5.2).

Figura 5.4. Evolución en los patrones de distribución de plántulas conforme se van desarrollando. Se utiliza para el ejemplo la subparcela 1994 A2. El eje horizontal señala la escala en metros desde el centro del círculo. La línea sólida indica los valores de L observados en el campo en las diferentes escalas, las líneas de puntos inferior y superior indican los límites del intervalo de confianza del 95% obtenido mediante 1.000 aleatorizaciones. Cuando los valores de L superan el límite superior del intervalo de confianza, la distribución es regular y cuando están por debajo del límite inferior, la distribución es agregada.



Discusión

Para los tres parámetros estudiados, germinación, supervivencia y mortalidad se han encontrado patrones de distribución intermedios entre los tres tipos principales descritos (agregado, azar y regular). Estos patrones se ponen de manifiesto en las parcelas con mayor número de eventos (germinación y mortalidad, principalmente), independientemente de la antigüedad del incendio, de hecho, subparcelas de incendios de la misma antigüedad pueden presentar patrones diferentes. Esto indicaría que la distribución no responde a procesos desencadenados por los incendios forestales, sino más bien a factores locales que generarían una gran microheterogeneidad del hábitat, como la cobertura de mantillo, cobertura de la bóveda o pedregosidad, que favorecen el establecimiento y crecimiento de las plántulas en unos lugares determinados en detrimento de otros (Manabe y Yamamoto 1997; Arévalo y Fernández-Palacios 2003; Arévalo *et al.*, 2005).

En la distribución espacial de la germinación, salvo en el incendio de 1987, aparecen tanto patrones al azar como con algún tipo de agrupación, aunque no parece que exista relación con el tiempo transcurrido tras el incendio. Sin embargo, la distribución de los individuos parece guardar relación con la densidad de germinación. En las subparcelas con mayor germinación tienden a aparecer patrones agregados, mientras que en las de menor germinación predominan los patrones al azar. En un área dada existen un número finito de micrositios aptos (Harper, 1977) que cubren por completo las condiciones requeridas para la germinación de cualquier especie (abundante agua y oxígeno, condiciones adecuadas de luz y temperatura, etc.). Cuando la abundancia de sitios adecuados limita la germinación de esta manera, la distribución de las plántulas simplemente refleja la distribución de esos micrositios adecuados (Hutchings, 1997). Multitud de factores ambientales pueden influir en la tasa de germinación de especies de *Pinus* en el medio, como no encontrar un micrositio con las condiciones de luz, disponibilidad hídrica, pH, o nutrientes adecuados (Battaglia *et al.*, 2000; Eshel *et al.*, 2000). En *P. canariensis*, la germinación está favorecida por temperaturas relativamente bajas y condiciones de cierta iluminación (Escudero *et al.*, 2002). En un pinar natural, estas condiciones no se distribuyen de manera homogénea a nivel del suelo, sino que están determinadas por la estructura del dosel. La germinación aparecería agrupada dentro de esos micrositios con condiciones de luz y de nutrientes favorables.

Además de los factores ya mencionados, la distribución espacial de la lluvia de semillas también puede influir en los resultados observados. Aunque en las parcelas

de este estudio la lluvia de semillas es homogénea (ver Capítulo 1), en pinares de Tenerife, García-del-Rey *et al.* (en revisión) encuentran que la lluvia de semillas puede ser muy heterogénea a pequeña escala, de manera que en las zonas donde caen más semillas se produciría una concentración de la germinación. Este factor actuaría en combinación con la distribución de los recursos condicionando la distribución de la germinación.

La mortalidad aparece agrupada en las subparcelas donde la germinación fue también agrupada. En *P. canariensis*, al igual que ocurre con la germinación, las condiciones de elevada iluminación, aumentan la supervivencia y disminuyen la mortalidad de las plántulas (Peters *et al.*, 2001), por lo tanto, deben ser otros factores los que determinen ese agrupamiento de la mortalidad, como la existencia de competencia entre las plántulas cuando la densidad es elevada (Harper, 1977). Esta distribución no aleatoria de la mortalidad ha sido descrita para otros ecosistemas forestales en los que se sugiere que la mortalidad dependiente de la densidad es un mecanismo predominante en comunidades forestales debido la existencia de competencia intra-específica (Duncan, 1991; Szwagrzyk y Czerwczak, 1993; He *et al.*, 1997). Si la supervivencia está favorecida por condiciones de luz, los individuos deberían aparecer agrupados en las mismas zonas donde se favorece la germinación, sin embargo, la supervivencia se reparte al azar o agrupada a larga distancia. En otros estudios también se ha encontrado que la distribución de las plántulas de *P. canariensis* tiene tendencia a presentar agregación en los primeros estadios del desarrollo de sus plántulas, para posteriormente ir disminuyendo y acabar presentando una distribución al azar en estados más avanzados del crecimiento (Arévalo *et al.* 2005). El paso de distribuciones agregadas a distribuciones al azar o regulares es indicativo de procesos competitivos intra-específicos (Kikuzawa, 1988; Duncan, 1991; Szwagrzyk y Czerwczak, 1993; Gray y He, 2009). Esto puede significar que entre las plántulas de *P. canariensis* se producen procesos de repulsión o de competencia en dichas subparcelas con germinación elevada, competencia que podría ser por la luz, recursos hídricos o nutrientes. Para esta especie, este patrón de alejamiento progresivo entre individuos se continuaría en los adultos, tal como describe Šrůtek *et al.* (2002), en poblaciones naturales de esta especie en Tenerife. Se mantendría así un banco de plántulas limitado no solo por la cantidad de micrositios, sino por procesos competitivos entre estas que limitan su tamaño, así como competencia con los individuos adultos, cuyo sistema radical puede extenderse unos cinco metros alrededor del individuo y alcanzar cuatro metros de profundidad (Ceballos y Ortuño, 1976; Climent *et al.*, 2007).

Los fenómenos de competencia intra-específica aparecen cuando uno o varios de los recursos requeridos por una población caen por debajo de un umbral crítico (Ford y Diggle, 1981). Los individuos establecidos compiten por esos recursos impidiendo

el establecimiento de otras plántulas en su vecindad inmediata mediante la creación de sombra, competición intensa por el agua y los nutrientes en las capas superficiales del suelo, y produciendo sustancias inhibitorias. En esos casos la probabilidad de una plántula para establecerse, es mucho menor en la vecindad de un ejemplar de la misma especie comparado con otros lugares (Hutchings, 1997). Para *P. halepensis* se han descrito fenómenos alelopáticos que afectan a la regeneración de la propia especie (Fernandez *et al.*, 2008). Comprobar exactamente cómo actúan los mecanismos de competencia entre plántulas de *P. canariensis* puede ser de gran interés para realizar un correcto mantenimiento de las masas de repoblación, de manera que se puedan obtener masas con un banco de plántulas estable que asegure la existencia y la regeneración natural de los bosques.

En el análisis espacial bivariante no se detectó una tendencia clara de repulsión o agregación entre la supervivencia y la mortalidad, que serían detectados por la aparición de distribuciones regulares entre las plántulas vivas y las muertas. Solamente en dos subparcelas se detectan dichos patrones regulares, una subparcela con densidad baja en los incendios de 1990 y otra de elevada densidad en el incendio de 1994. La falta de indicios claros de repulsión entre los procesos puede ser debida a que estos análisis espaciales bivariantes pueden no ser suficientes si los procesos de competencia no son muy marcados, cuando, por ejemplo, se produce simultáneamente un estrés muy importante en algún factor ambiental como la luz o el agua, o si actúan factores exógenos de perturbación que predominen sobre los procesos de competencia (Kenkel, 1988; Rozas y Fernández Prieto, 2000; Getzin *et al.*, 2006; Gray y He, 2009).

Se puede destacar que la distribución espacial del banco de plántulas de *P. canariensis* no está determinada únicamente por la disposición de los factores abióticos como la disponibilidad de luz, sino también por la existencia de fenómenos de competencia intra-específica dependientes de la densidad de individuos. Así, la germinación de las semillas se producirá de manera preferente en aquellas zonas con los requerimientos de luz adecuados. A su vez, en esas zonas aptas, si la densidad de plántulas es alta, aparecen fenómenos de competencia intra-específica, que producirán que la supervivencia de plántulas no aparezca de manera agregada en los sitios aptos, sino con una distribución al azar. Esto determinaría que en el ciclo vital de la especie, los individuos competirían cada vez por más espacio, determinando que los adultos tiendan a distribuirse de manera regular o al azar.

RENDIMIENTO CUÁNTICO FOTOSINTÉTICO DE LAS PLÁNTULAS DE *PINUS* *CANARIENSIS*



Capítulo 6. Rendimiento cuántico fotosintético de las plántulas de *Pinus canariensis*

Introducción

La medición *in vivo* de la fluorescencia de la clorofila es un método sensible y no destructivo que, de una manera rápida, proporciona información sobre el proceso fotosintético (Bolhàr-Nordenkampf *et al.*, 1989). Las primeras observaciones sobre el cambio en la fluorescencia de la clorofila fueron realizadas en los años sesenta por Kautsky *et al.* (1960), y ha sido ampliamente usada como una prueba del proceso de la fotosíntesis y como método para valorar el rendimiento cuántico fotosintético de la planta y su capacidad de tolerancia al estrés ambiental (Bolhàr-Nordenkampf *et al.*, 1989, Maxwell y Johnson, 2000), puesto que el estrés altera el proceso fotosintético, produciendo cambios en las características de la fluorescencia de la clorofila en células y tejidos (Schreiber *et al.*, 1994; Dell *et al.*, 1995, 1998; Maxwell y Johnson, 2000). La fluorescencia de la clorofila proporciona información fiable de la intensidad con la que el estrés ambiental daña el sistema fotosintético y tiene gran aplicación en estudios de ecología forestal (Ball *et al.*, 1994; Mohammed *et al.*, 1995; Maxwell y Johnson, 2000). La técnica se basa en que la energía lumínica absorbida por las moléculas de clorofila de una hoja seguirá uno de estos tres posibles destinos: una parte es utilizada para impulsar la fotosíntesis (fotoquímica), mientras que el resto de energía puede ser disipado como calor o puede ser reemitido como luz de mayor longitud de onda, lo que se conoce como fluorescencia de la clorofila. Estos tres procesos ocurren en competición, de manera que cuanto más eficaces sean los dos primeros, menor será la emisión de fluorescencia. Por tanto, midiendo la intensidad de la fluorescencia de la clorofila se puede obtener información sobre cambios en la eficacia de la conversión de energía en el fotosistema II (fotoquímica) y la disipación de calor (Maxwell y Johnson, 2000).

Los procesos fisiológicos de los vegetales están controlados por las condiciones climáticas, factores edáficos y las condiciones bióticas de su entorno. Los incendios forestales producen alteraciones drásticas sobre multitud de factores como la disponibilidad y distribución de luz y nutrientes (Platt, 1975; Collins y Glenn, 1988; Loucks *et al.*, 1985; Naveh, 1990; White y Jentsch, 2001; Durán *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2009), que se ven reflejadas en la fisiología de las especies (Reich

et al., 1990; Carreira y Niel, 1992). En las especies forestales, estas alteraciones en la fisiología tienen importantes implicaciones en los procesos ecológicos y de dinámica de la regeneración (Reich *et al.*, 2001; Gilbert *et al.*, 2003).

En coníferas como *Pinus leucodermis*, *Abies alba*, *Picea abies* y *Pinus mugo* se ha comprobado la utilidad de la técnica de la fluorescencia de la clorofila para estudiar la influencia de la temperatura en la fotosíntesis de adultos y plántulas (Colom *et al.*, 2003; Robakowski, 2005). *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC es una especie adaptada a los incendios forestales (Blanco *et al.*, 1989; Climent, 2004). Algunos estudios han utilizado esta técnica para detectar en esta especie el estrés y los daños producidos en la eficiencia del fotosistema II por efecto de la temperatura, la disponibilidad de agua o el contenido de nutrientes del suelo (Tausz *et al.*, 1998; Peters, 2001; López *et al.*, 2009). Estos trabajos muestran que adultos y plántulas de esta especie poseen valores diferentes de rendimiento cuántico fotosintético (estimado mediante el parámetro F_v/F_m), pero en ninguno de ellos se ha realizado un estudio comparativo de este parámetro entre las diferentes fenofases de la especie.

El objetivo de este capítulo es estudiar en qué medida los cambios que provoca el fuego en las condiciones ambientales, como pueden ser el aumento en la disponibilidad de luz, agua y nutrientes, afectan al rendimiento cuántico fotosintético de los adultos y plántulas en diferentes fases de desarrollo de *P. canariensis*, a través del análisis de la variación de la fluorescencia de la clorofila (especialmente gracias a la relación entre fluorescencia variable y máxima; parámetro F_v/F_m). La hipótesis de trabajo plantea que las plántulas establecidas justo tras el incendio van a estar más estresadas y, por lo tanto, mostrarán valores más bajos de eficiencia cuántica fotosintética. Conforme avance el tiempo tras el incendio, tanto adultos como plántulas tendrán un rendimiento fotosintético progresivamente mayor, para disminuir de nuevo en los incendios más antiguos. Esto sería debido a que, una vez pasados los primeros años, en los incendios más recientes existe una mayor disponibilidad de recursos, un mayor contenido de nutrientes en el suelo y la disponibilidad de luz es también mayor, por lo que los individuos tendrán mejores condiciones para su desarrollo y mostrarán mayor rendimiento cuántico. También se propone que existirán diferencias en el rendimiento cuántico fotosintético entre las diferentes fenofases de *P. canariensis* debido a que los individuos más jóvenes, al tener un sistema radicular menos desarrollado y tener menos acceso a la luz, soportarán peor las condiciones de estrés ambiental que los individuos de fenofases superiores, aumentando el rendimiento con la maduración del individuo. Otra hipótesis es que existirán diferencias en el rendimiento cuántico fotosintético en las diferentes estaciones del año, ya que en cada estación las plantas están sometidas a tipos de estrés diferentes, y que la

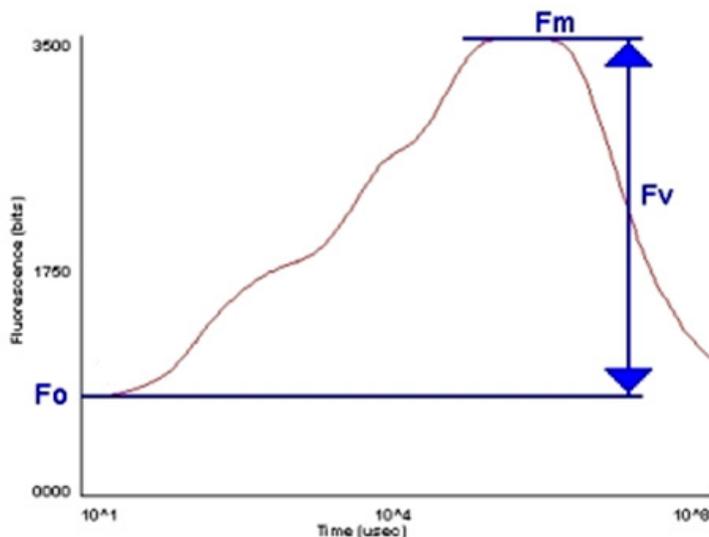
carencia de agua en verano o las bajas temperaturas en invierno podrían determinar un rendimiento fotosintético bajo.

Metodología

La fluorescencia de la clorofila

Cuando se transfiere material fotosintético desde la oscuridad a la luz, la fluorescencia pasa de un nivel bajo llamado F_0 , hasta un pico máximo (Figura 6.1). Este aumento se explica como consecuencia de una progresiva reducción de aceptores de electrones en la ruta fotosintética, en el fotosistema II (PSII), hasta que todos los aceptores quedan reducidos, momento en el que se dice que el centro de reacción está “cerrado”. Si la luz utilizada es de intensidad saturante (capaz de reducir todos los centros de reacción), a ese máximo se le denomina fluorescencia máxima (F_m).

Figura 6.1. Curva de fluorescencia de la clorofila bajo luz saturante (tomado de www.hansatech.com). F_m =nivel máximo de la fluorescencia; F_0 =nivel base de la fluorescencia; F_v =componente variable de la fluorescencia (F_m/F_0).



Con estos parámetros se puede calcular la eficacia fotoquímica máxima del PSII (definida como la capacidad fotosintética a una cierta cantidad de fotones absorbidos por los pigmentos) (Saroussi y Beer, 2007), si todos los centros de reacción del PSII estuviesen abiertos. Para ello se utiliza el llamado componente variable de la fluorescencia F_v obtenido de la diferencia entre el nivel máximo F_m y el nivel base

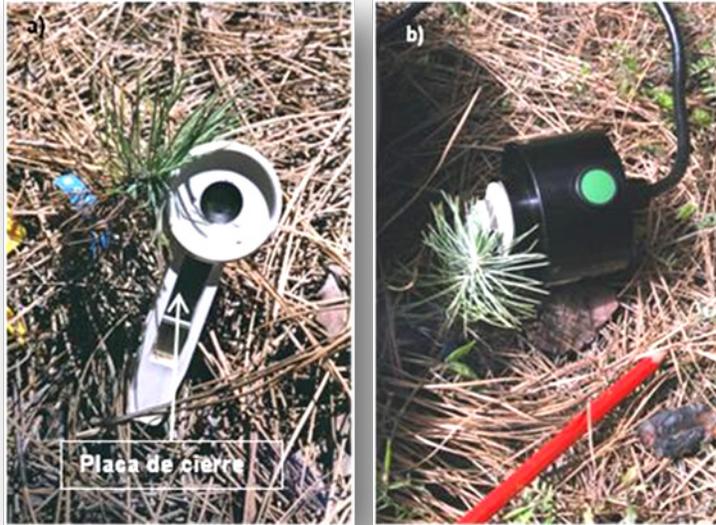
F_0 . Utilizando estos valores extremos se obtiene el parámetro F_v/F_m , llamado “rendimiento máximo de la fotoquímica primaria”, cuyo rango normal se encuentra entre 0,75 y 0,85, y cuyo valor óptimo es de alrededor de 0,83 en la mayoría de las especies (Björkman y Demmig, 1987). Un cambio en dicha proporción se puede utilizar como un indicador del rendimiento fotosintético de la planta (Björkman y Demmig, 1987; Johnson *et al.*, 1993). Los valores de esta proporción (F_v/F_m) por debajo del óptimo se observan cuando la planta ha sido sometida a estrés. Por tanto, la relación F_v/F_m puede proporcionar información sobre los procesos subyacentes que alteran la eficiencia del proceso fotosintético; como la luz, la temperatura y otros posibles factores ambientales que pueden modificar el funcionamiento de los mecanismos fotosintéticos, concretamente la integridad estructural o funcional del PSII (Bilger *et al.*, 1995).

Medición de la fluorescencia de la clorofila

Para la medición de la fluorescencia en las acículas se utilizó un analizador de la eficiencia vegetal (Plant Efficiency Analyzer en inglés, PEA) de la empresa Hansatech Ltd. UK. El proceso de medida comienza con la colocación de unas pinzas especiales en las acículas seleccionadas. Estas pinzas poseen una lámina obturadora (placa de cierre) que se cierra para prevenir la entrada de luz para asegurar la adaptación a oscuridad del material a medir (Foto 6.1). Las pinzas se dejan durante aproximadamente 20 minutos para permitir dicha adaptación a la oscuridad. Durante la medida, el sensor del analizador se coloca sobre la pinza y se abre la placa de cierre, dejando la zona adaptada a la oscuridad expuesta al sensor (Foto 6.1). Este contiene un conjunto de diodos emisores de luz roja (LEDs) que proporcionan los niveles de luz de una intensidad máxima de $3.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, suficientes para la determinación exacta del parámetro F_m . Automáticamente se calculan y muestran en una pantalla LCD los parámetros clave de la fluorescencia, F_0 , F_m , F_v , y F_v/F_m .

Para las plántulas se midió la fluorescencia de las acículas primarias más jóvenes, es decir, las que estaban situadas en el ápice del individuo, tomando tres o cuatro acículas cada vez y sin utilizar los cotiledones en los individuos que todavía los presentaban. Para los juveniles y adultos se midió la fluorescencia en hojas maduras y sanas. No se tuvo en cuenta la orientación de las hojas ni su altura, escogiendo siempre acículas a 1,3 m del suelo o, en su defecto, las que se encontraran al alcance.

Foto 6.1. Pinza situada en un individuo en proceso de adaptación a la oscuridad (a) y proceso de medición de la fluorescencia (b).



Área de estudio y diseño experimental

Las características del área de estudio y el diseño de la cronosecuencia están descritas en el capítulo general de área de estudio y diseño experimental.

Toma de datos

En cada parcela se colocaron al azar tres subparcelas cuadradas de 5 m de lado donde se localizaron y marcaron todas las plántulas presentes sobre las que se midió la fluorescencia. Además, se midió la fluorescencia en seis adultos y seis juveniles que estuvieran dentro de la parcela o en sus alrededores en los casos en los que la parcela no contenía el número de individuos necesario, pero siempre dentro del área afectada por el incendio. En algunas subparcelas el número de plántulas fue bajo durante todo el periodo de muestreo, por lo que la fluorescencia se midió repetidamente sobre los mismos individuos. Estos casos no suponen más de un 25% del total de los datos.

Las plántulas se clasificaron en cinco categorías de desarrollo de manera objetiva y que permitiese su diferenciación fácilmente. Para la definición de dichas categorías

no se utilizaron parámetros como la altura o el grosor del tallo puesto que no se puede asumir que estas características se correspondan exactamente con la edad de las plántulas. En el campo, aparecen plántulas de la misma edad que pueden presentar tamaños y fisonomías distintas en función de las condiciones de humedad y temperatura que se hayan dado durante su desarrollo, así como las características de la estación en la que han crecido. Esta circunstancia es particularmente notable a partir de los dos años de edad (Anónimo, 2001). Por estos motivos se hará referencia a la regeneración según las categorías propuestas, que se definen a continuación:

- Plántula (*seed*, de *seedling*): individuos recién germinados, con cotiledones. El tallo no presenta leñosidad (Foto 6.2).
- Brinzal 1 (s1): individuos que tienen parte del tallo diferenciado en forma leñosa. Los cotiledones suelen estar aún presentes, además de las hojas primordiales (Foto 6.3).
- Brinzal s2 (s2): individuos con dos savias de crecimiento identificables en la parte leñosa del tallo. Los cotiledones se han perdido (Foto 6.3).
- Brinzal s+2 (s+2): individuos con un estado de desarrollo avanzado evidente. El tallo es notablemente leñoso y está endurecido, y las acículas son firmes y numerosas (Foto 6.4).
- Juvenil: individuos con una altura total superior los 10 cm. Presentan una roseta de acículas verdaderas, plenamente funcionales y un tronco perfectamente independiente de estas (Foto 6.4).

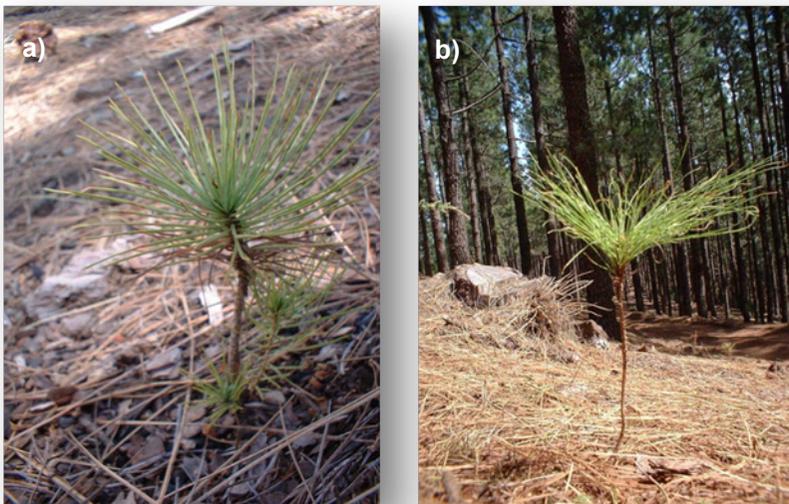
Foto 6.2. Plántula (*seed*).



Foto 6.3. Brinzal s1 (a) y brinzal s2 (b).



Foto 6.4. Brinzal s+2 (a) y juvenil (b).



Las mediciones se realizaron durante todo el día de forma aleatoria, por motivos de operatividad con el resto del seguimiento. La fluorescencia de la clorofila puede variar a lo largo del día, pero dichas variaciones no resultan significativas en esta especie (Peters, 2001; Peters *et al.*, 2003). Aunque se ha demostrado con anterioridad que los adultos de *P. canariensis* no presentan diferencias significativas

en el rendimiento del fotosistema II entre las acículas nuevas y viejas (Peters, 2001; Peters *et al.*, 2003), en nuestras mediciones escogimos siempre hojas nuevas y aparentemente sanas.

Las medidas se realizaron durante un año de forma trimestral, desde febrero de 2005 hasta febrero de 2006, y en las parcelas establecidas para el seguimiento del incendio de 2005 desde septiembre de 2005 hasta octubre de 2006.

Análisis estadístico

Los datos fueron testados para la normalidad usando el test de Kolmogorov-Smirnov. Al no estar distribuidos normalmente en su mayoría, se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis para la comparación de las medias de los parámetros F_v/F_m entre incendios, fenofases y muestreos. Se utilizó una estimación no sesgada del nivel de significación utilizando el método de Monte Carlo que permite estimar la significación exacta sin tener que confiar en los supuestos requeridos por las pruebas paramétricas. Cuando este test resultó significativo se realizaron comparaciones por parejas utilizando el test *a posteriori* de Tukey no paramétrico (Zar, 1984). Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico SPSS 15.0 (Visauta, 2007).

Resultados

Considerando cada fenofase por separado, el rendimiento cuántico fotosintético presentó diferencias significativas entre incendios (Tabla 6.1). Ninguna de las fenofases en ningún incendio alcanzó la media del valor óptimo teórico de 0,833, aunque, la mayoría de las fenofases presentaron más del 50% de valores dentro del rango normal de rendimiento fotosintético (Björkman y Demmig, 1987; Johnson *et al.*, 1993) (Tabla 6.3). El incendio del año 2000 es el que presentó los valores más bajos del parámetro F_v/F_m en todas las fenofases, exceptuando la de *seed*. Los incendios de 1990 y 1998 son los que presentan valores promedio de rendimiento fotosintético más elevados. En la fenofase de menor edad (*seed*) el parámetro F_v/F_m aumentó con la antigüedad del incendio hasta estabilizarse en el incendio de 1987 y la zona control, con la excepción del incendio de 1998, que presenta los valores más elevados (Figura 6.2). En el resto de las fenofases no se apreció esta tendencia.

Tabla 6.1. Resultados de la Prueba de Kruskal-Wallis para el parámetro F_v/F_m de cada fenofase entre incendios, con una estimación de Monte Carlo (10.000 permutaciones) para $p < 0,01$. g.l.=grados de libertad.

Fenofase	F_v/F_m		
	Chi-cuadrado	g.l.	p
<i>Seed</i>	283,1	6	0,000
S1	47,2	6	0,000
S2	25,2	5	0,000
S+2	21,7	4	0,000
Juvenil	99,3	6	0,000
Adulto	62,3	6	0,000

En cada incendio, también se encontraron diferencias significativas entre las diferentes fenofases (Tabla 6.2). En la mayoría de los incendios, las fenofases intermedias tienen los valores de rendimiento fotosintético más bajos, mientras que los adultos presentaron los valores más altos (Tabla 6.3). Los incendios de 1987 y 2005 son los únicos que no presentan este patrón con claridad, aunque para este último sí existen diferencias significativas entre fenofases, siendo los juveniles y los adultos los que presentaron mayor rendimiento fotosintético ($F_v/F_m=0,785$ y $F_v/F_m=0,799$ respectivamente) (Figura 6.3).

Tabla 6.2. Resultados de la Prueba de Kruskal-Wallis para el parámetro F_v/F_m (media \pm error std.) entre fenofases dentro de cada incendio, con una estimación de Monte Carlo (10.000 permutaciones) para $p < 0,01$.

Incendio	F_v/F_m		
	Chi-cuadrado	g.l.	p
Control	75,656	5	0,000
1987	13,145	4	0,011
1990	70,031	5	0,000
1994	98,555	5	0,000
1998	50,658	5	0,000
2000	97,544	5	0,000
2005	62,214	5	0,000

Tabla 6.3. Media del parámetro F_v/F_m (media \pm error std.) de cada fenofase en las edades de la cronosecuencia. Val.=valores en rango normal.

Incendio	F_v/F_m							
	seed	val. (%)	s1	val. (%)	s2	val. (%)	s+2	val. (%)
Control	0,780 \pm 0,005	76,9	0,711 \pm 0,011	42,5	0,753 \pm 0,010	56,4	0,752 \pm 0,008	61,9
1987	0,779 \pm 0,006	82,9	0,746 \pm 0,010	60,2	0,760 \pm 0,032	57,1	-	
1990	0,765 \pm 0,008	80,3	0,766 \pm 0,023	76,5	0,727 \pm 0,054	50,0	0,730 \pm 0,027	50,0
1994	0,741 \pm 0,004	60,6	0,724 \pm 0,009	45,3	0,732 \pm 0,003	47,1	0,744 \pm 0,002	57,9
1998	0,781 \pm 0,004	81,6	0,754 \pm 0,010	67,9	0,749 \pm 0,014	67,8	0,756 \pm 0,012	70,5
2000	0,730 \pm 0,007	59,6	0,698 \pm 0,011	35,0	0,707 \pm 0,009	46,9	0,728 \pm 0,006	49,2
2005	0,710 \pm 0,009	59,5	0,746 \pm 0,014	53,6	-	-	-	
Total	0,755 \pm 0,002	69,8	0,730 \pm 0,004	51,7	0,730 \pm 0,003	49,6	0,743 \pm 0,002	57,4

Incendio	F_v/F_m					
	Juvenil	val. (%)	Adulto	val. (%)	Total	val. (%)
Control	0,764 \pm 0,006	66,9	0,781 \pm 0,005	80,0	0,762 \pm 0,003	65,8
1987	0,790 \pm 0,009	78,0	0,787 \pm 0,009	76,6	0,773 \pm 0,004	76,2
1990	0,806 \pm 0,003	93,0	0,813 \pm 0,005	85,4	0,783 \pm 0,004	82,7
1994	0,756 \pm 0,004	64,1	0,785 \pm 0,006	73,7	0,743 \pm 0,001	57,3
1998	0,774 \pm 0,010	73,2	0,809 \pm 0,006	83,6	0,775 \pm 0,003	76,9
2000	0,748 \pm 0,007	58,3	0,781 \pm 0,010	84,0	0,732 \pm 0,003	76,8
2005	0,785 \pm 0,009	85,4	0,799 \pm 0,004	75,8	0,745 \pm 0,005	61,4
Total	0,768 \pm 0,002	70,1	0,794 \pm 0,002	80,0	0,752 \pm 0,001	63,6

Figura 6.2. Diferencias en el rendimiento fotosintético (F_v/F_m) de las diferentes fenofases en el conjunto de las parcelas de estudio. El incendio de 2005 no presenta plántulas en fenofases s2 y s+2, mientras que el incendio de 1987 no presenta del tipo s+2. Las letras bajo las cajas indican las agrupaciones según el test no paramétrico de Tukey para $p < 0,01$. Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. No se muestran los valores atípicos ni extremos.

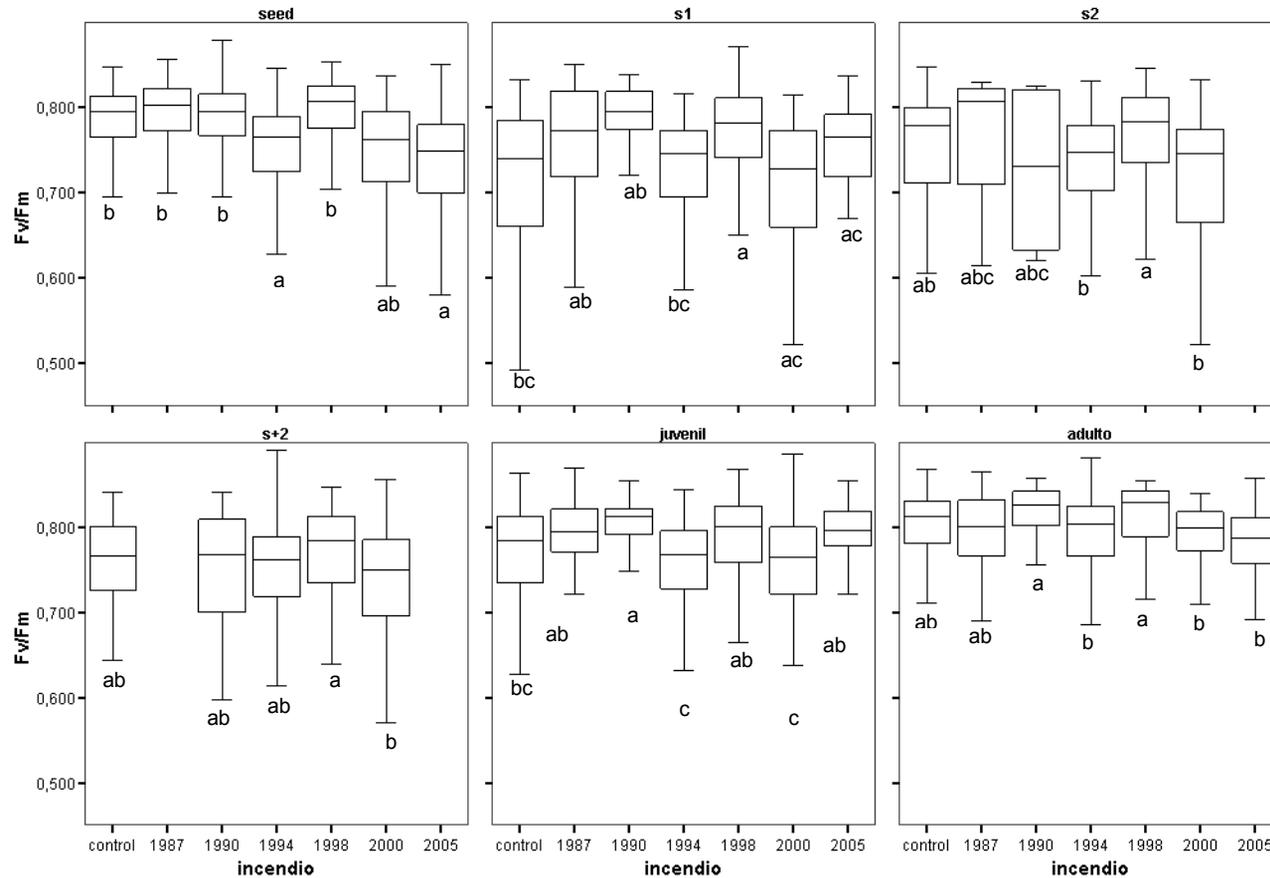


Figura 6.3. Comparación del rendimiento fotosintético (F_v/F_m) de las fenofases en cada incendio. El incendio de 2005 no presenta plántulas en fenofases s2 y s+2, mientras que el incendio de 1987 no presenta del tipo s+2. Las letras sobre las cajas indican las agrupaciones según el test no paramétrico de Tukey para $p < 0,01$. Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. No se muestran los valores atípicos ni extremos.

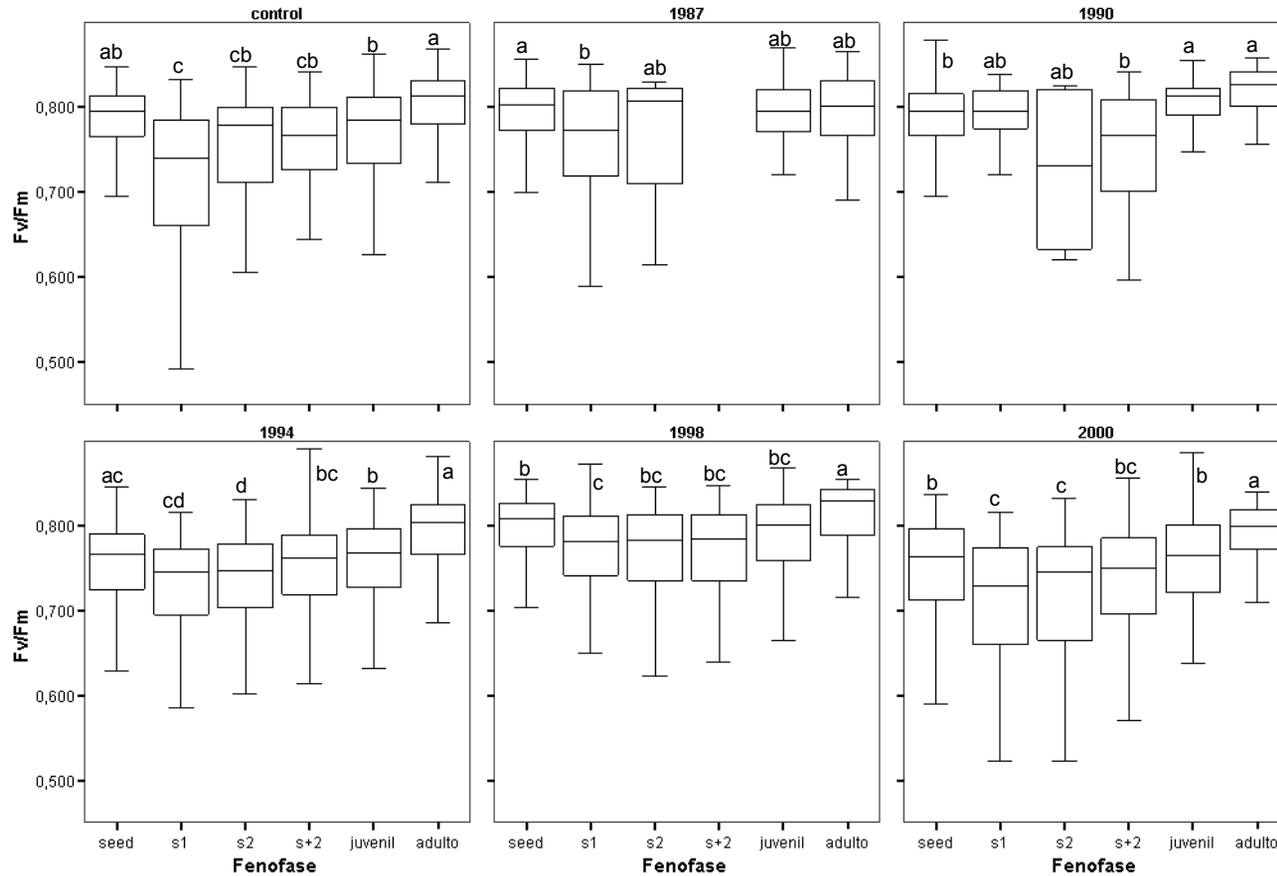
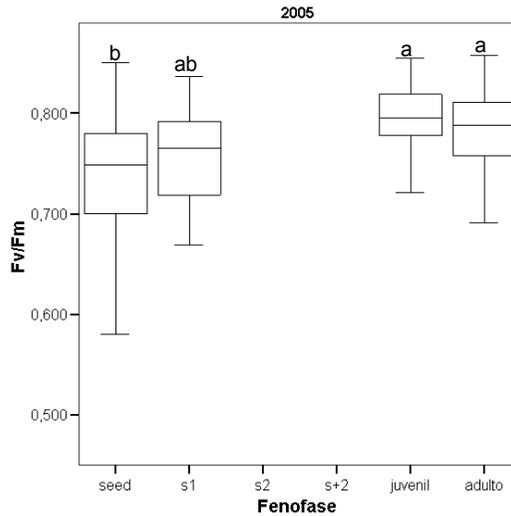


Figura 6.3 (continuación)



Si consideramos solo las fenofases sin tener en cuenta el tiempo transcurrido desde el último incendio, se puede apreciar con claridad que existen diferencias significativas en el rendimiento cuántico fotosintético ($n=61$; $\chi^2=574,2$; g.l.=5; Monte Carlo $p<0,01$) (Figura 6.4). Los individuos adultos son los que mayor rendimiento alcanzan ($F_v/F_m=0,794$), mientras que las fenofases s1 y s2 presentan los valores más bajos ($F_v/F_m=0,730$ en ambos casos) (Tabla 6.4). Excepto la fenofase s2, las fenofases presentaron más del 50% de los casos dentro del rango normal de valores de rendimiento. Sin embargo, en todos los incendios y el control hubo individuos que en algunos muestreos presentaron valores de rendimiento muy por debajo del rango normal.

Figura 6.4. Rendimiento fotosintético promedio (F_v/F_m) de las diferentes fenofases. Las letras sobre las cajas indican las agrupaciones según el test no paramétrico de Tukey para $p < 0,01$. Las cajas muestran los cuartiles 1 al 3, las líneas centrales representan la mediana y los intervalos indican el rango del 95% de los casos. No se muestran los valores atípicos ni extremos.

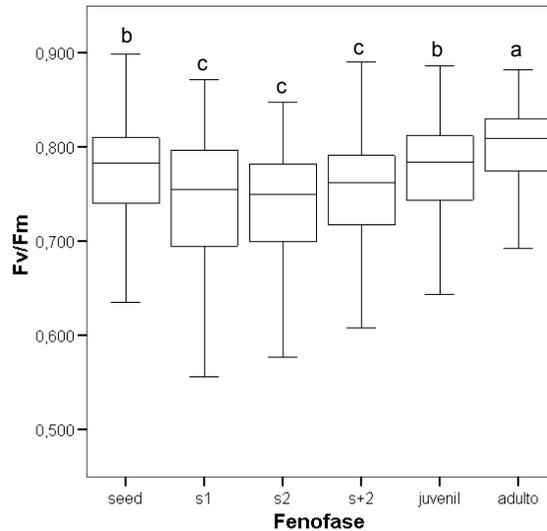


Tabla 6.4. Estadísticos del parámetro F_v/F_m por fenofases. n=número de individuos.

Tipo	n	Media \pm error std.	Mínimo	Máximo	Nº individuos en rango normal (%)
seed	1763	0,755 \pm 0,002	0,116	0,899	1231 (70,0)
s1	485	0,730 \pm 0,004	0,241	0,984	251 (51,7)
s2	651	0,730 \pm 0,003	0,145	0,965	323 (49,6)
s+2	1859	0,743 \pm 0,002	0,176	0,971	1067 (57,4)
juvenil	774	0,768 \pm 0,002	0,151	0,942	543 (70,1)
adulto	580	0,794 \pm 0,002	0,149	0,988	464 (80,0)
Total	6112	0,752 \pm 0,001	-	-	3879 (63,5)

Además, existen diferencias significativas entre las diferentes estaciones del año en el rendimiento cuántico fotosintético de las diferentes fenofases (Figura 6.5). Durante el periodo de seguimiento, en todos los incendios, las fenofases adulta y juvenil fueron las que presentaron menos oscilaciones, mientras que las mayores se observaron para las fenofases *seed* y *s1*. La fenofase *seed* fue la única que presentó en todos los incendios diferencias significativas entre estaciones, con el mínimo rendimiento cuántico fotosintético en los meses de verano, mientras que el resto de fenofases presentaron patrones variables en los diferentes incendios. Dentro de cada incendio, todas las fenofases presentan un comportamiento parecido en los máximos y mínimos estacionales del rendimiento cuántico, excepto las fenofases *seed* y *s+2*, que se comportan de manera diferente. Sin embargo, este patrón no es igual entre incendios.

Figura 6.5. Comparación estacional del rendimiento fotosintético (F_v/F_m) de cada fenofase por incendio. *=diferencias significativas con $p < 0,05$ según el test no paramétrico Kruskal-Wallis con una estimación de Monte Carlo (10.000 permutaciones); **=diferencias significativas con $p < 0,01$; n.s.=no existen diferencias significativas. Las líneas muestran la media y los intervalos indican \pm error std.

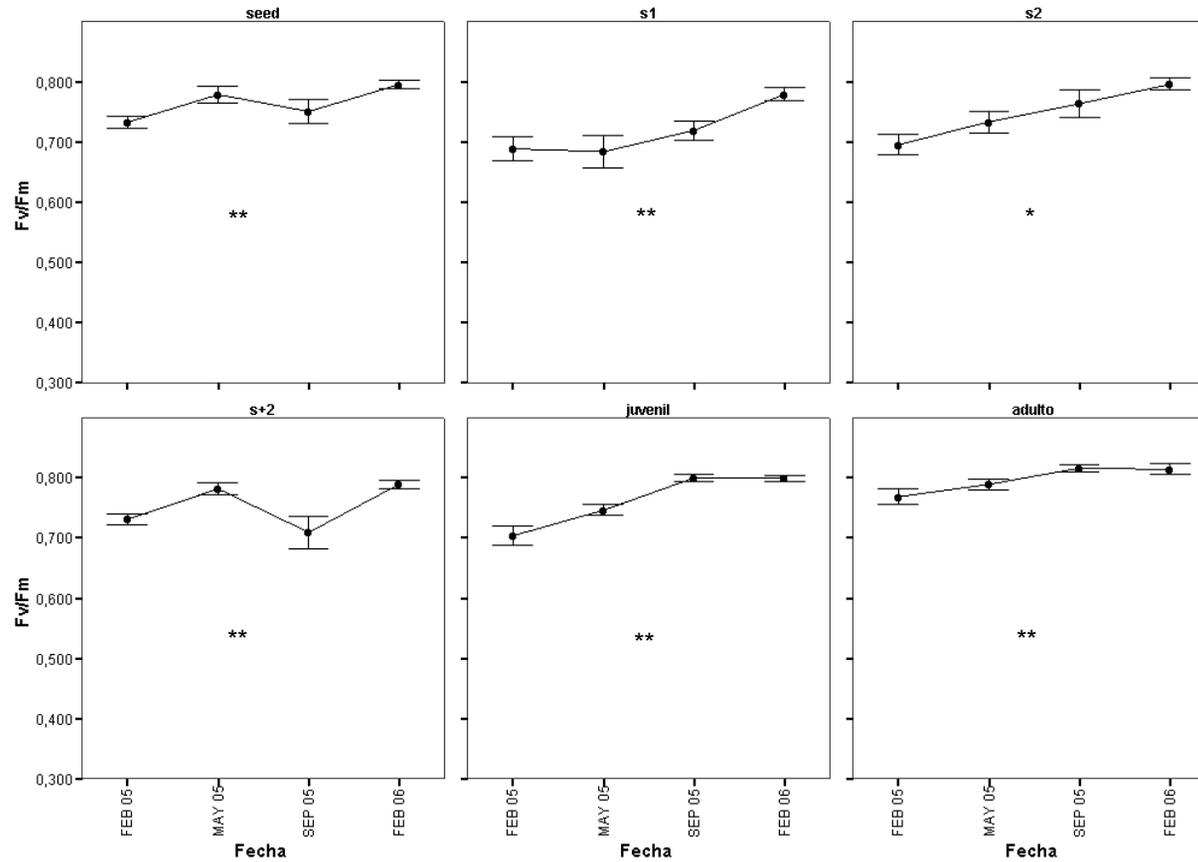


Figura 6.5 (continuación)

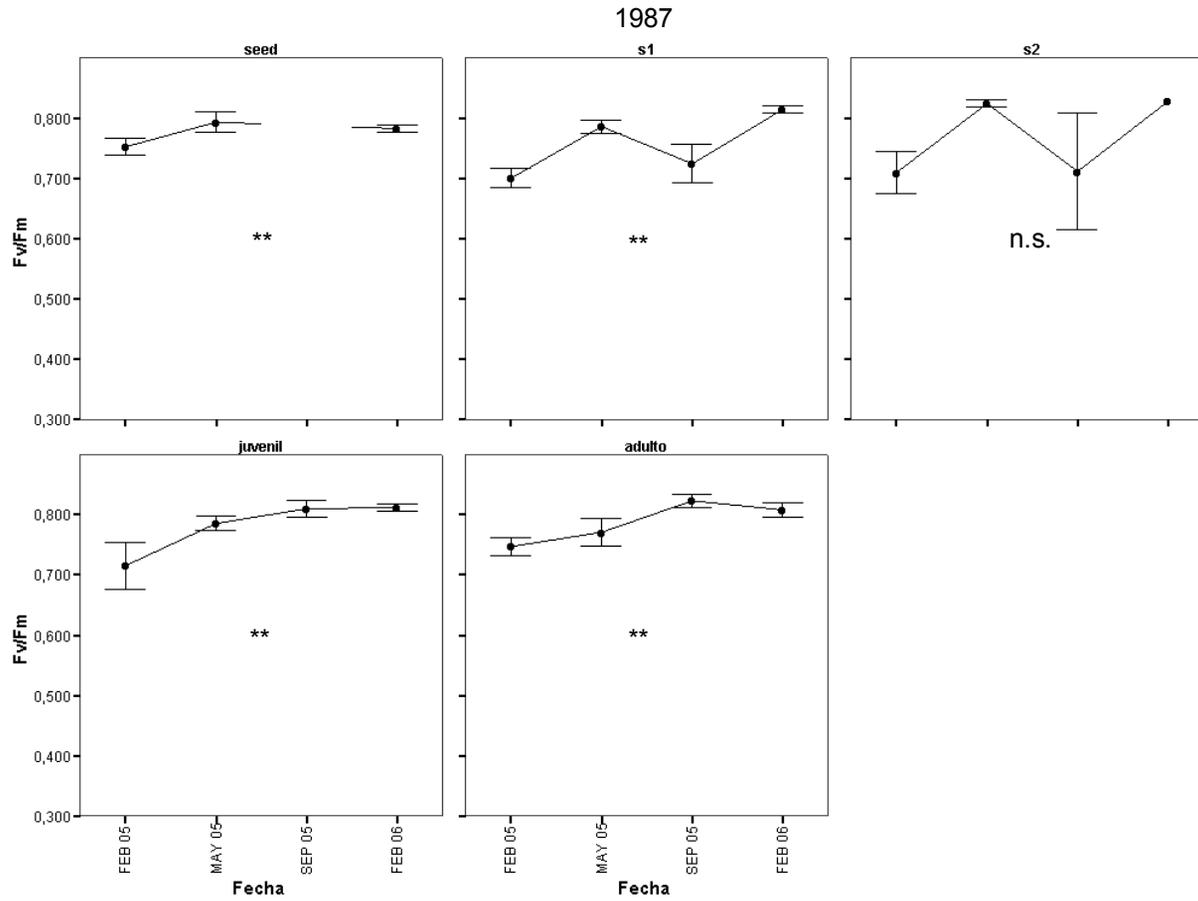


Figura 6.5 (continuación)

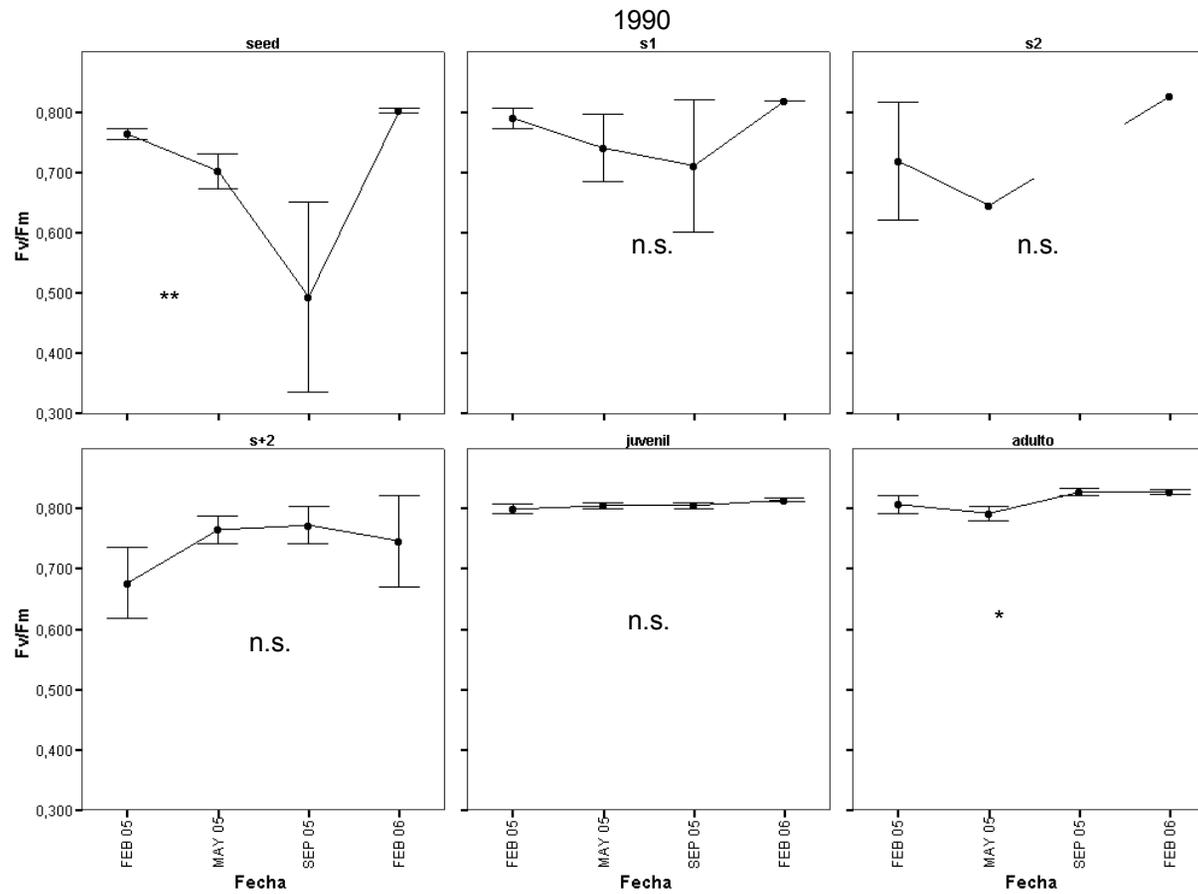


Figura 6.5 (continuación)

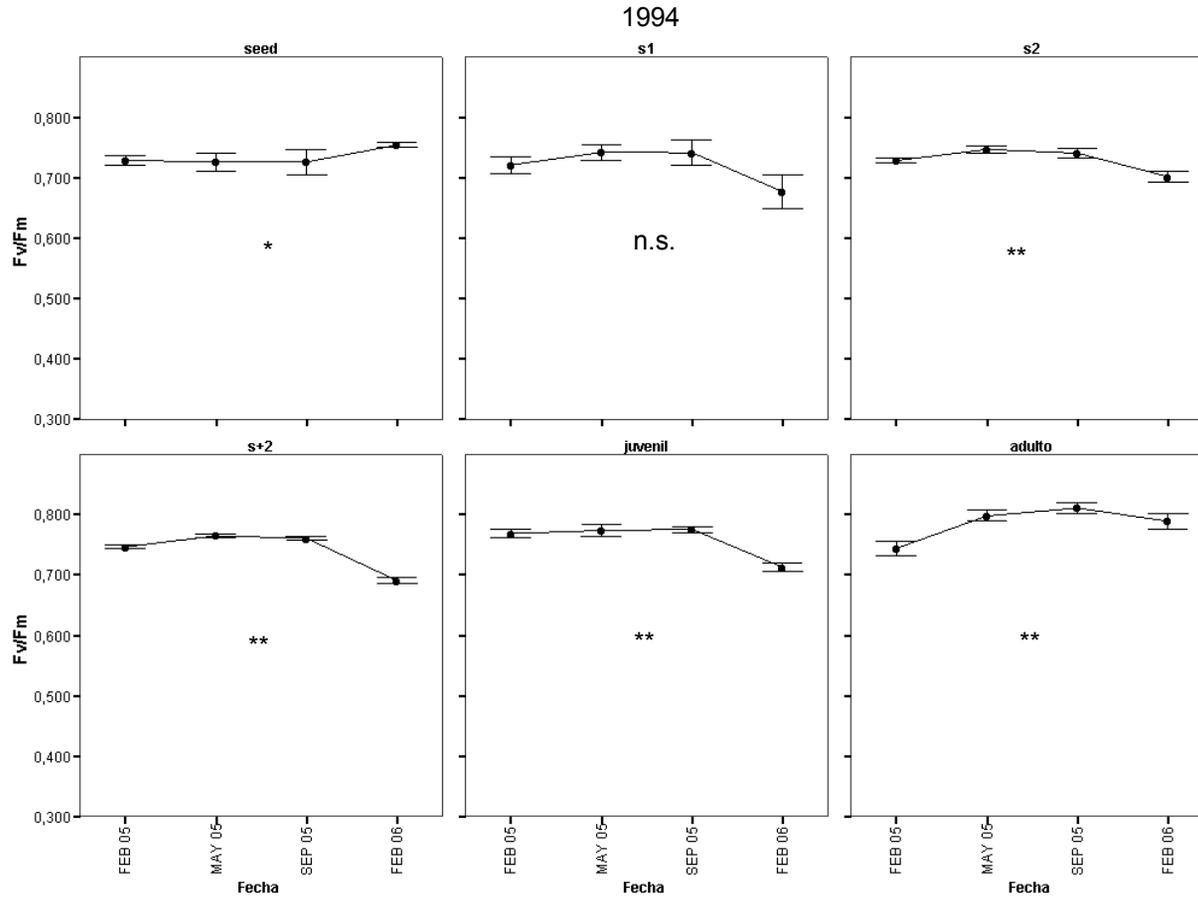


Figura 6.5 (continuación)

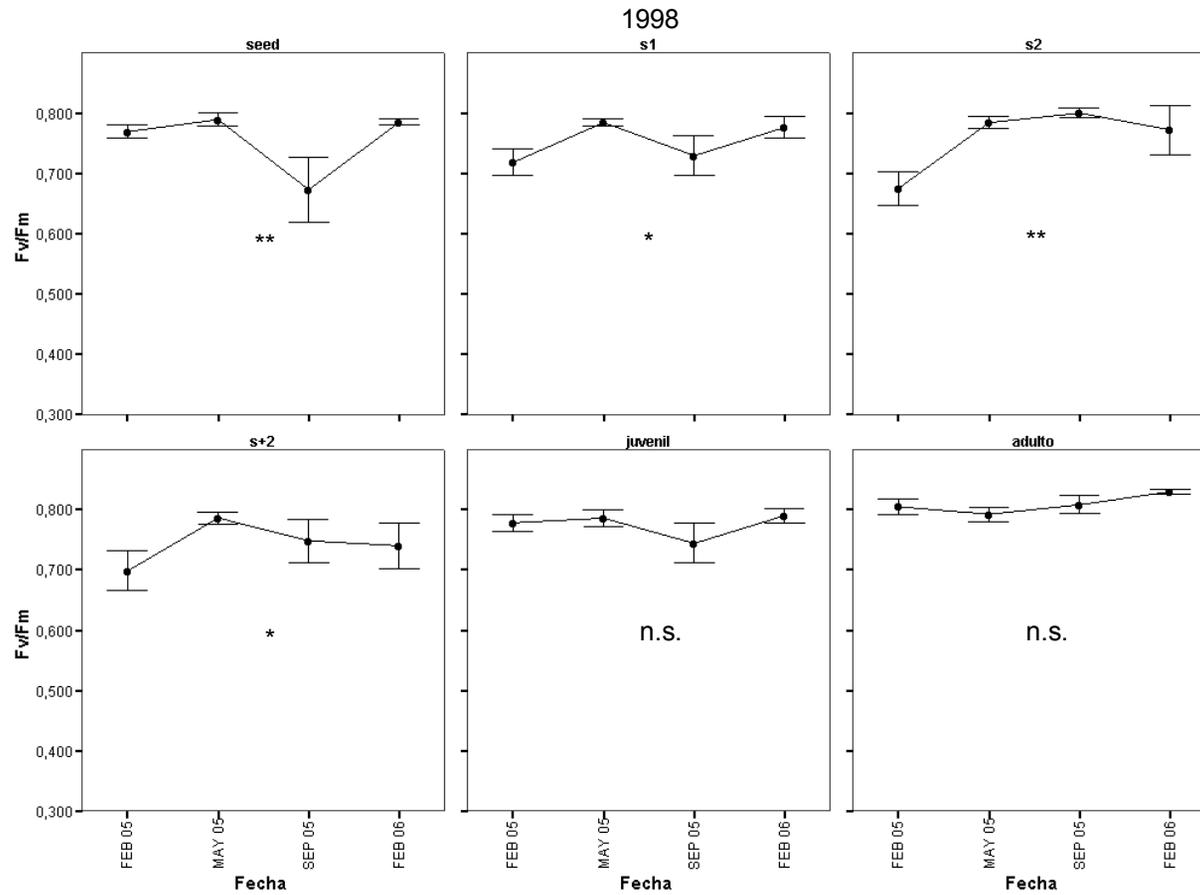


Figura 6.5 (continuación)

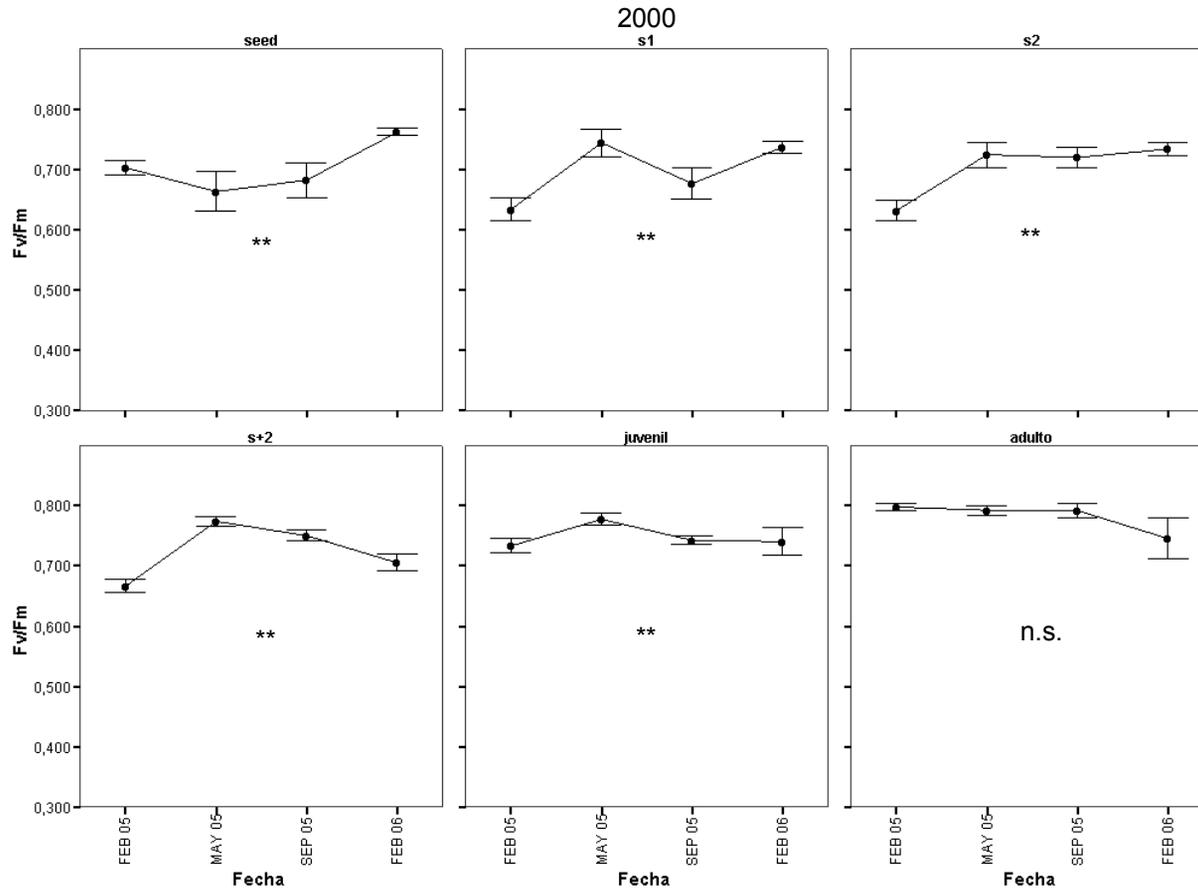
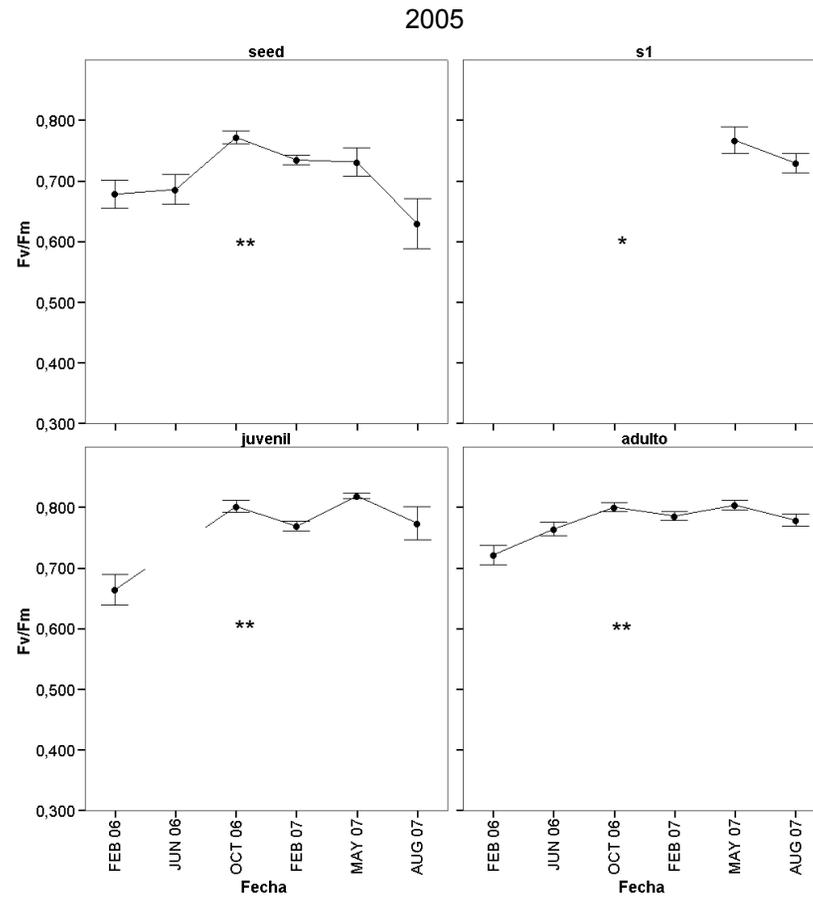


Figura 6.5 (continuación)



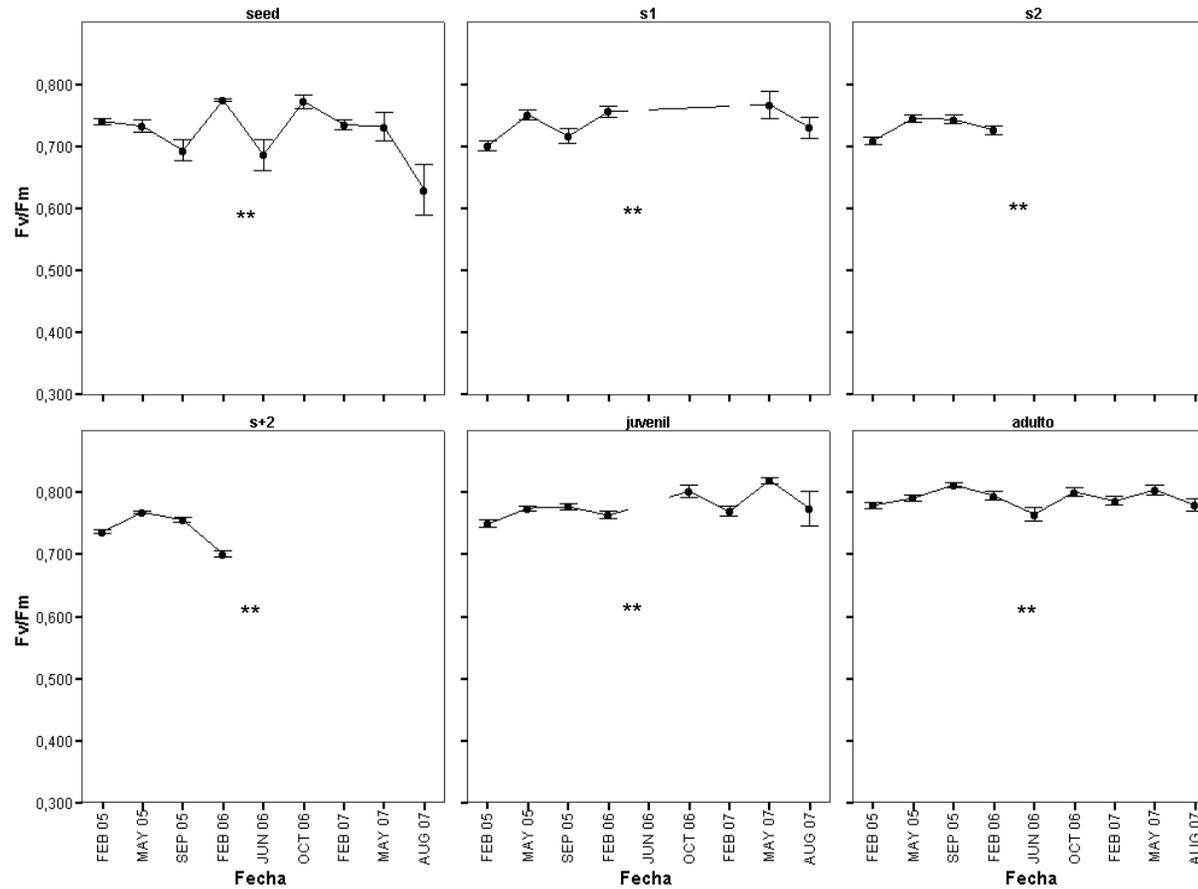
Considerando el conjunto de individuos de cada fenofase sin distinción por incendios, las fenofases juvenil y adulta son las menos afectadas por las variaciones estacionales (Figura 6.6). En el incendio más reciente (2005) los datos se obtuvieron únicamente a partir de junio de 2006, por lo que no se obtuvieron datos de las fenofases s1 hasta que algunas plántulas germinadas tras el incendio alcanzaron dicha fenofase un año después. Debido a que ninguna de estas plántulas alcanzó las fenofases s2 y s+2, no se obtuvieron datos para dichas fenofases. Los individuos juveniles presentaron rebrotes sobre los que se pudo medir el rendimiento cuántico fotosintético desde octubre de 2006, mientras que los adultos ya los presentaban en junio de 2006.

El rendimiento cuántico fotosintético de las fenofases *seed*, juvenil y adulto presentó correlación significativa con alguna de las características de las parcelas (Figura 6.5). El rendimiento fotosintético de las fenofases mencionadas está correlacionado negativamente con la edad geológica del sustrato. En la fenofase *seed*, además está correlacionado positivamente con la antigüedad del incendio, la cobertura de la bóveda y del mantillo. En la fenofase adulta el rendimiento fotosintético está correlacionado también de manera negativa, con la altitud y con la precipitación.

Tabla 6.5. Coeficientes de correlación de Spearman entre el rendimiento cuántico fotosintético y las características de las parcelas. Para mayor claridad solo se muestran las correlaciones significativas. *=correlaciones significativas en un 95%; **=correlaciones significativas en un 99%. Solo se muestran las correlaciones significativas.

	F _v /F _m					
	<i>seed</i>	s1	s2	S+2	juvenil	adulto
Edad Geológica	-0,534(**)	-	-	-	-0,566(**)	-0,522(**)
Antigüedad incendio	0,564(**)	-	-	-	-	-
Altitud	-	-	-	-	-	-0,441(*)
Precipitación	-	-	-	-	-	-0,413(*)
Cobertura bóveda	0,446(*)	-	-	-	-	-
Altura bóveda	-	-	-	-	-	-
Cobertura mantillo	0,455(*)	-	-	-	-	-
Densidad de adultos	-	-	-	-	-	-
DBH adultos	-	-	-	-	-	-

Figura 6.6. Variación a lo largo del seguimiento del rendimiento fotosintético (F_v/F_m) de cada fenofase. **=diferencias significativas con $p < 0,01$ según el test no paramétrico Kruskal-Wallis con una estimación de Monte Carlo (10.000 permutaciones). Los puntos muestran la media y los intervalos indican \pm error std. de la media. Los datos a partir de junio de 2006 provienen del incendio de 2005.



Discusión

Los estudios sobre *P. canariensis* en los que se ha utilizado la técnica de la eficiencia fotosintética se han centrado mayoritariamente en adultos de la especie, los únicos realizados con plántulas (Luis *et al.*, 2007; López *et al.*, 2009), lo hacen en ambos casos sometiendo las plántulas a estrés hídrico. Peters (2001) estudia además, en condiciones de laboratorio, los efectos de temperaturas extremas sobre cotiledones y acículas primarias de plántulas y el estrés hídrico en plántulas de más de cinco años de edad. Los resultados de estos trabajos encuentran que entre los factores que pueden modificar el rendimiento cuántico fotosintético están el estrés hídrico y las temperaturas extremas. Los mismos factores que afectan al rendimiento cuántico fotosintético de las plántulas afectan a los adultos de *P. canariensis* (Peters *et al.*, 1999, 2003; Peters, 2001). En otras especies de pinos, se ha encontrado también cómo el rendimiento cuántico fotosintético puede descender debido al estrés hídrico, a las temperaturas extremas, a una elevada irradiación o al déficit de nutrientes (Ottander *et al.*, 1995; Manetas *et al.*, 1997; Ivanov *et al.*, 2002; Strand *et al.*, 2002; Navarro Cerrillo *et al.*, 2004; Villar-Salvador *et al.*, 2005). Aunque en el presente trabajo no se midieron otros parámetros fisiológicos, la disminución del rendimiento cuántico fotosintético por sí sola puede indicar posibles condiciones estresantes.

La antigüedad del incendio presenta relación con el rendimiento fotosintético solo para las plántulas más jóvenes (*seed*), siendo menor en los incendios más recientes que en los más antiguos y el control. Esto parece indicar que esta primera fenofase sufre más en suelos donde ha habido un incendio reciente. En la misma cronosecuencia de este estudio, Durán *et al.* (2008) encontraron que, mientras el nitrógeno disponible en el suelo aumenta inmediatamente tras un incendio, la cantidad de fósforo disminuye drásticamente, recuperándose paulatinamente a lo largo del tiempo hasta alcanzar los valores máximos en la zona control. Esto indica que tras el incendio, existe una limitación de fósforo en el suelo, lo que presumiblemente, podría afectar en mayor medida a plántulas en pleno desarrollo, mientras que en ausencia de incendios se produce una limitación de nitrógeno. La fertilización con nitrógeno en plántulas de *P. halepensis* incrementa los daños producidos por bajas temperaturas, lo que se manifiesta en un descenso del rendimiento cuántico fotosintético (Villar-Salvador *et al.*, 2005). Niveles deficientes de fósforo disponible en el suelo conllevan una disminución en el rendimiento cuántico fotosintético de plántulas de *P. radiata* y *P. pinaster*, debido a disfunciones en el PSII (Conroy *et al.*, 1986; Loustau *et al.*, 1999). Asimismo, en *P. contorta* se ha encontrado que tras el incendio se produce una disminución del crecimiento por

limitación de fósforo (Romme *et al.*, 2008). La disminución del rendimiento cuántico fotosintético desaparece en el resto de fenofases, indicando que las plántulas que sobreviven podrían haberse adaptado a las condiciones ambientales y a las deficiencias de nutrientes. A partir de las plántulas adaptadas que han pasado la fase más crítica, el resto de fenofases no se ve tan afectada por las deficiencias de nutrientes tras el incendio y su rendimiento cuántico fotosintético no está condicionado por la antigüedad del incendio. En estas fenofases que pueden permanecer en el banco de plántulas durante varios años (ver capítulo 4), el bajo rendimiento fotosintético puede estar determinado por la desviación de recursos destinados al desarrollo del sistema radicular (Climent *et al.*, 2007).

Además de la antigüedad del incendio, la antigüedad geológica del sustrato podría estar jugando algún papel, ya que influye en el rendimiento fotosintético de los adultos y juveniles, además de la fenofase *seed*. Según la teoría de Walker y Syers (1976), el fósforo disponible en los suelos depende de la edad geológica de los mismos. En suelos volcánicos, el contenido de fósforo disponible describe un patrón unimodal aumentando con la edad geológica hasta un máximo alrededor de los 100.000 años tras el cual desciende de nuevo (Crews *et al.*, 1995). En este estudio solo se dispone de dos edades geológicas muy separadas en el tiempo que se corresponden con los extremos de la cronosecuencia de incendios (ver capítulo 2). Sería necesario construir una cronosecuencia geológica más completa para comprender de qué manera la antigüedad del sustrato podría estar influyendo en el estado fisiológico de los individuos.

El rendimiento fotosintético de la fenofase *seed* también está favorecido por el aumento en la cobertura de la bóveda y del mantillo. En la presente cronosecuencia, la cobertura de la bóveda aumenta con la antigüedad del incendio, lo que se manifestaría en dicho aumento del rendimiento. A pesar de que *P. canariensis* se ha considerado tradicionalmente una especie heliófila (Climent *et al.*, 2007), otras especies también consideradas heliófilas, como *P. resinosa*, tienen plántulas adaptadas a la oscuridad, que sufren una reducción en el rendimiento fotosintético cuando son expuestas a una elevada irradiación (Parker y Mohammed, 2000). Podría estar ocurriendo que en esta fenofase, una elevada irradiación estaría dañando el fotosistema debido a que el ciclo de las xantofilas encargado de disipar el exceso de energía todavía no estaría adaptado al nivel de irradiación de la parcela (Demming-Adams y Adams III, 1996). Además, en esta fase de desarrollo la protección del mantillo amortiguaría cambios de temperatura y humedad, previniendo la desecación de la plántula.

Las fenofases de *P. canariensis* difieren significativamente en el rendimiento cuántico fotosintético, siendo los adultos los que mayores tasas presentan en cualquier incendio, lo que significa que los adultos soportan relativamente bien los

incendios, y su rendimiento fotosintético no se ve afectado una vez que han desarrollado de nuevo sus acículas. Sin tener en cuenta los adultos, la fenofase *seed* tiene un rendimiento mayor que las fenofases siguientes. Estas diferencias podrían ser debidas, principalmente, a que los ejemplares recién germinados aún poseen reservas procedentes de los cotiledones. En las fenofases posteriores esto no será tan evidente puesto que llevan más tiempo en esas condiciones, su fisiología ha cambiado y se han adaptado.

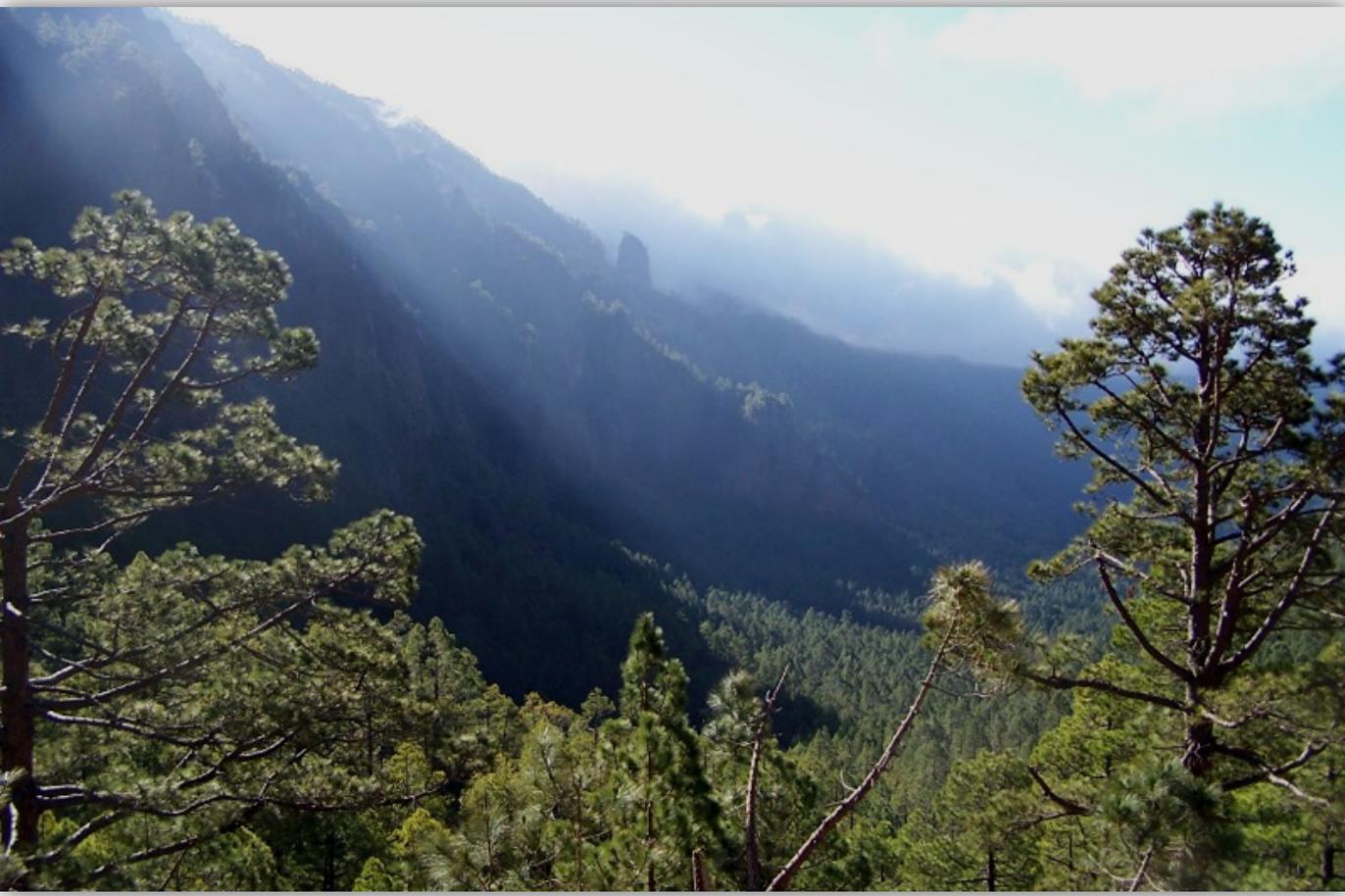
Otra explicación para las diferencias encontradas entre la fenofase *seed* y las posteriores podría ser que casi el 58% de las medidas de la fenofase *seed* se realizaron en febrero de 2006 debido a la elevada germinación que se produjo en esa fecha (ver capítulo 3). Además, en ese muestreo casi todas las fenofases mostraron niveles altos de rendimiento fotosintético, probablemente debido a la ausencia de estrés hídrico. En los muestreos siguientes, el número de individuos de la fenofase *seed* fue mucho menor debido a la elevada mortalidad tras la germinación (ver capítulo 4). La media del rendimiento fotosintético de esta fenofase puede haber sido elevada por este fenómeno.

La disminución del rendimiento cuántico en el resto de fenofases jóvenes, podría deberse por un lado a la ausencia de un sistema radicular bien desarrollado y por otro, al agotamiento de las reservas contenidas en los cotiledones, lo que deja al individuo más expuesto al estrés hídrico (Peters, 2001; López *et al.*, 2009). Estos resultados son indicativos de que estas fenofases son críticas en el ciclo vital de la especie, y que durante el crecimiento radicular es importante encontrar un micrositio adecuado para sobrevivir. Cuando las plántulas promocionan a las fenofases juvenil y adulto, la eficiencia vuelve a subir para alcanzar su máximo en el estado adulto, estando en estas fenofases el sistema radicular más desarrollado.

Aunque dependiendo de la época del año existen diferencias significativas en el rendimiento cuántico fotosintético, no se pueden establecer patrones estacionales para este parámetro debido a que solamente se dispone de un año de seguimiento. Aún así, las primeras fenofases parecen ser las que más variaciones estacionales presentan. La fenofase *seed* en todos los incendios disminuye significativamente el rendimiento fotosintético en los meses estivales, mientras que el resto de fenofases presentan patrones variables en los diferentes incendios. Peters *et al.* (2003) encuentran en adultos de *P. canariensis* una pequeña disminución del rendimiento fotosintético en las horas de mayor irradiación del verano, disminución que se debería a un aumento en la fotoprotección, aunque las diferencias no fueron significativas. La disminución estival del rendimiento cuántico fotosintético en las plántulas recién germinadas, probablemente se deba tanto al estrés hídrico como a una respuesta fotoprotectora (Peters *et al.*, 2003; López *et al.*, 2009).

En este capítulo se ha puesto de manifiesto cuáles son las etapas críticas por las que atraviesa un individuo de *P. canariensis* antes de llegar a la madurez mediante el estudio de su eficiencia fotosintética. Las plántulas recién germinadas disponen de una cierta protección gracias a las reservas de los cotiledones, la protección del mantillo y, probablemente diversos ajustes fisiológicos. A partir de ese estadio, las fenofases más jóvenes son las más sensibles a los factores ambientales como la incidencia de luz o la disponibilidad de agua y de nutrientes, alcanzándose una cierta estabilidad en las fases más adultas.

DISCUSIÓN FINAL Y CONCLUSIONES



Discusión final

En los últimos años ha habido una progresiva concienciación sobre la profunda influencia que tienen los contextos espaciales y temporales en la evolución y los resultados de los procesos ecológicos (Levin, 1992; Tilman y Kareiva, 1997; Silvertown y Antonovics, 2001). En las poblaciones de plantas, los cambios espacio-temporales se producen principal o completamente durante el llamado “reclutamiento temprano” (Harper, 1977; Schupp y Fuentes, 1995; Clark *et al.*, 1999; Nathan y Muller-Landau, 2000), entendiéndose como tal a las primeras etapas del reclutamiento que van sucesivamente desde la producción de semillas, a través de su dispersión y germinación, hasta el establecimiento de las plántulas. La gran mayoría de los casos de mortalidad se producen durante estas etapas (Cavers, 1983; Cheplick, 1992), de ahí que los procesos de reclutamiento iniciales sean muy importantes para la dinámica de las poblaciones vegetales (Harper, 1977; Schupp y Fuentes, 1995; Nathan y Muller-Landau, 2000).

En *Pinus canariensis*, al igual que otras especies de pinos, la magnitud de la regeneración está determinada por la cantidad y calidad de las semillas disponibles, así como por la existencia de micrositios adecuados para su germinación y reclutamiento (de Groot *et al.*, 2004; Bonnet *et al.*, 2005; Vega *et al.*, 2008). El número bruto de semillas producidas no parece estar influido por la frecuencia de los incendios, sino más bien por características de los adultos, como su diámetro a la altura del pecho (DBH), o densidad de individuos, así como factores bióticos como la altitud a la que se encuentre la población, lo que concuerda con otros resultados obtenidos para la especie (Otto *et al.*, 2009). Por tanto, la hipótesis inicial que postulaba que el número de semillas producidas disminuiría con la antigüedad del incendio puede ser rechazada. Estos mismos parámetros, la densidad de la masa forestal, DBH, la altitud, y otros como la edad de los individuos o diferencias genéticas entre poblaciones, también controlan la producción de piñas, y, por tanto, de semillas, en otras especies de pinos (Greene y Johnson, 1994; Keeley y Zedler, 1998; Tapias *et al.*, 2001; Borchert *et al.*, 2003; Turner *et al.*, 2007). Así, en zonas con elevada densidad de adultos, la producción de semillas será menor que en zonas de pinar más abierto. Además, en bosques menos densos, al existir menor competencia entre los adultos, éstos crecerán más, desarrollarán mayor DBH y tendrán mayor capacidad para producir semillas.

Estas semillas son liberadas en mayor proporción durante el verano debido a la apertura de las piñas por el calor, aunque también se pueden abrir el resto del año durante episodios concretos de tiempo cálido y seco, como episodios de calima sahariana, al igual que se ha encontrado en poblaciones de la misma especie en

Tenerife (García-del-Rey *et al.*, en revisión), y en otras especies de pinos mediterráneos como *P. nigra* o *P. halepensis* (Nathan *et al.*, 1999; Kerr *et al.*, 2008). Además, zonas con poca producción de semillas podrían tener algún aporte de semillas procedentes de poblaciones cercanas con mayor producción, dado que las semillas de *P. canariensis* pueden llegar a dispersarse hasta 1,6 km de distancia (López de Heredia *et al.*, en prensa). Este aporte continuo permite que existan semillas disponibles durante todo el año a modo de banco de semillas transitorio, dado que para *P. canariensis*, al igual que para la mayoría de especies de pino, el tiempo de viabilidad de sus semillas disminuye rápidamente una vez que han sido liberadas (Daskalakou y Thanos, 1996; Keeley y Zedler, 1998; Escudero *et al.*, 1999).

La germinación de las semillas supone una de las etapas de mayor riesgo para las plantas, donde se pasa del estado más tolerante a las condiciones ambientales (la semilla) al más sensible y vulnerable en el desarrollo (la plántula) (Harper, 1977; Harcombe, 1987). De las semillas liberadas durante este estudio, solo entre 2-18% llegaron a germinar, cifra mucho menor que la encontrada en condiciones de laboratorio, donde la germinación media de las semillas de *P. canariensis* es de entre 20-80% en función del tratamiento de luz y temperatura (Escudero *et al.*, 1999; 2002). Para *P. halepensis* también se encuentran grandes diferencias entre la germinación observada en el campo, entre 1-4%, y la obtenida en laboratorio, entre 0-80% según tratamientos (Daskalakou y Thanos, 1996; Escudero *et al.*, 2002). Para esta especie, la baja germinación es atribuida a la depredación, a factores ambientales como el pH que no favorecen la germinación, y a la viabilidad propia de las semillas (Henig-Sever *et al.*, 2000; Izhaki *et al.*, 2000). Sin embargo, en *P. sylvestris*, tanto la tasa de germinación en campo como en laboratorio, sobrepasa el 50% del total de semillas disponibles en un amplio rango de condiciones de luz y temperatura (Escudero *et al.*, 2002; Castro *et al.*, 2005). Si en el medio natural las semillas de *P. canariensis* mantuvieran la misma viabilidad que la descrita en el laboratorio, lo que parece sensato, la diferencia con las tasas de germinación observadas estarían determinadas por factores ambientales desfavorables. En este trabajo se encuentra que, con independencia del tiempo transcurrido tras el incendio, la germinación de esas semillas está influida por las condiciones de su entorno, como la mayor cobertura de la bóveda, que favorece la germinación, o la humedad disponible, esta última más favorecida en zonas a barlovento.

Aunque no se detecta influencia de la antigüedad de los incendios en el número de semillas producidas, la tasa de germinación sí varía con la antigüedad de los incendios. Así, en las zonas de incendios recientes, las semillas germinan en menor proporción que en zonas no sometidas a incendios o donde ha pasado más tiempo desde el último incendio. Esto podría deberse a dos factores, por un lado, a factores

intrínsecos de la formación de las semillas, y por otro, a factores ambientales, modificados por los incendios, que influyan en la tasa de germinación. En otras especies de pinos, el tamaño de las piñas y la viabilidad de las semillas están influidos por las condiciones ambientales presentes en el inicio de la formación de las piñas, así como por la competencia interna por nutrientes entre distintos tejidos (Keeley y Zedler, 1998). Tras un incendio, los individuos adultos desvían más recursos a la recuperación de tejido fotosintético y de sostén que al reproductor, por lo que parece sensato pensar que las semillas que se generen mientras no se han recuperado completamente estos tejidos tendrán una viabilidad menor. Además, puesto que los frutos del pino necesitan al menos dos años para madurar, la mayoría de las semillas disponibles tras los incendios han estado almacenadas en piñas serótinas durante más tiempo, y su viabilidad puede haber disminuido por el largo tiempo de almacenamiento, como ocurre en otras especies de pinos como *P. halepensis* (Daskalidou y Thanos, 1996; Keeley y Zedler, 1998).

Por otro lado, multitud de factores ambientales modificados por los incendios pueden influir también en las tasas de germinación, como la cobertura de la bóveda, la presencia de mantillo, la presencia de cenizas en el suelo, el pH y la variación en la disponibilidad de nutrientes (Henig-Sever *et al.*, 1996, 2000; Battaglia *et al.*, 2000; Eshel *et al.*, 2000; Izahi *et al.*, 2000; Goubitz *et al.*, 2003; Castro *et al.*, 2005). Mientras que el aumento del pH del suelo por las cenizas puede inhibir la germinación (Henig-Sever *et al.*, 1996), su contenido en nitratos y nitritos puede estimularla si el pH de las mismas es neutralizado; de lo contrario, la capacidad de inhibición supera a la de estimulación (Henig-Sever *et al.*, 2000). El aumento en la tasa de germinación en masas de *P. canariensis* muestra una tendencia opuesta a la encontrada por Durán *et al.* (2010) en la misma cronosecuencia de incendios, en la que el contenido de nitratos y nitritos disminuye conforme aumenta la antigüedad del incendio, por lo que no se aprecia el posible efecto estimulante del nitrógeno en la germinación. En los pinares canarios, tras un incendio el pH puede subir hasta valores de 9 ó 10, aunque tras unos cinco años vuelve a sus valores normales de 4,5-6 (Blanco *et al.*, 1989; Höllermann, 1995) por lo que el posible efecto inhibitorio de las cenizas es muy bajo. Por tanto, deben ser otros factores los que determinan la tasa de germinación. En *P. sylvestris* se encontró que la fertilización con fósforo aumentaba la producción de semillas, aunque no se testó el posible aumento de la viabilidad dado que esta especie tiene ya una elevada viabilidad de sus semillas (para una revisión ver Karlsson y Örlander, 2002). En esta misma cronosecuencia, Durán *et al.* (2008) estudiaron el contenido de fósforo disponible en el suelo encontrando que tenía sus valores más bajos un año tras el incendio e iba aumentando progresivamente con el paso del tiempo. Para las semillas caídas de *P. canariensis*, el fósforo disponible podría ser un factor limitante en la capacidad de germinación. En este caso, si la frecuencia actual de incendios es tal que no permita

la recuperación del contenido en fósforo disponible en el suelo, la producción de semillas, su viabilidad, el establecimiento de nuevas plántulas y, consecuentemente, la regeneración del bosque, podrían verse afectados. Son necesarios estudios que aclaren en detalle la función de los nutrientes del suelo en la producción y la germinación de las semillas de *P. canariensis*.

Las plántulas recién germinadas sufren la mayor tasa de mortalidad de todo el ciclo vital de la especie, que es especialmente intensa en los primeros meses de existencia y más estable al año de germinación; siendo aproximadamente un año el periodo de vida media de las plántulas de esta especie, mostrando una curva de supervivencia de tipo III típica de las especies con estrategia r (MacArthur, 1972), en la que las especies compensan la baja probabilidad de supervivencia de sus descendientes con una elevada producción de los mismos. *P. sylvestris* también presenta regeneración estacional que coexiste con cohortes anteriores y en *P. nigra*, la regeneración se presenta en los años de vecería (Castro *et al.*, 2005; Tíscar, 2007). En estas dos especies, la supervivencia de las cohortes en ausencia de perturbaciones abarca también entre uno y dos años. En *P. brutia*, *P. halepensis* y *P. pinaster* el banco de plántulas pertenece exclusivamente a la cohorte producida en la primera estación lluviosa tras el incendio, y su mortalidad también se estabiliza tras los primeros meses (Thanos *et al.*, 1996; Herranz *et al.*, 1997; Spanos *et al.*, 2000; Daskalakou y Thanos, 2004; Calvo *et al.*, 2008). Las plántulas de *P. canariensis* que consiguen superar esta primera etapa pueden sobrevivir más de cinco años en estado de plántula retrasando su crecimiento sin promocionar a fenofases superiores (Climent *et al.*, 2007). En este periodo las plántulas invierten en desarrollar el sistema radicular que permitirá aprovechar más los recursos hídricos, lo que favorece la supervivencia durante periodos de elevado estrés hídrico. De hecho, la tasa de mortalidad en estas edades es muy baja, sobre todo en comparación con las primeras etapas del reclutamiento. Este fenómeno se denomina “síndrome Oskar”, que es la habilidad de las plántulas de árboles de sobrevivir como juveniles bajo la oscuridad de la bóveda (Silvertown, 1982), creciendo rápidamente si se produce apertura de la misma (Hibbs y Fischer, 1979).

La mayor germinación de plántulas de *P. canariensis* se produjo durante el invierno, y aunque en el resto del año también existe germinación, esta es de menor magnitud. En *P. halepensis* la apertura de las piñas por las condiciones ambientales se produce principalmente en otoño durante la época del *Sharav* (periodos de tiempo seco y cálido de la zona de Israel en primavera y otoño), lo que proporciona a las semillas una oportunidad para el establecimiento en la temporada de lluvias (Nathan y Ne’eman, 2004). Sin embargo, estos eventos también se producen durante el verano, dejando las semillas expuestas a una baja supervivencia por el retraso hasta la época de lluvias. En *P. canariensis*, sin embargo, las pocas plántulas nacidas en verano

presentan una vida media mayor, de hasta casi dos años, y una menor tasa de mortalidad que las nacidas en el resto de estaciones, y especialmente que las nacidas en otoño, cuya vida media es menor de un año. Las plántulas en estado de cotiledones son sensibles a diversos factores ambientales y en función del momento de nacimiento se encuentran con fuentes de estrés diferentes (Kozłowski y Pallardy, 1997). Las nacidas en otoño se enfrentan a las bajas temperaturas invernales cuando todavía están en estado de cotiledones, mientras que las nacidas en verano que superan la sequía estival tienen mayor supervivencia porque cuando llegan al invierno ya han superado el estado de cotiledones, que es la fase más sensible de la especie (Luis, 2000, 2001). Para *P. canariensis* esta coexistencia de cohortes nacidas y adaptadas a diferentes condiciones ambientales podría asegurar un banco de plántulas permanente con un aporte continuo de efectivos durante todo el año, que le permita hacer frente a otras perturbaciones diferentes a los incendios, como también se ha descrito para *P. halepensis* (Ne'eman *et al.*, 2004).

En zonas concretas, este banco de plántulas podría verse reducido por la depredación por herbívoros. El conejo (*Oryctolagus cuniculus*) representa una de las principales amenazas para la flora nativa (Bañares *et al.*, 2003), y su impacto sobre *P. canariensis* no había sido estudiado anteriormente, aunque para algunas especies del sotobosque del pinar de La Palma se ha encontrado que la depredación puede disminuir significativamente el tamaño de sus poblaciones (Garzón-Machado *et al.*, enviado).

La antigüedad del incendio también afecta a la supervivencia de las plántulas, siendo mayor en los incendios más recientes y menor en los antiguos, aunque la zona control presenta valores intermedios. Esta dependencia de la antigüedad parece estar relacionada a su vez con la cobertura de la bóveda, que presenta una respuesta unimodal al tiempo transcurrido tras el incendio, con los mínimos en los extremos y los máximos en las edades intermedias. A diferencia de lo que ocurre con la germinación, es en las zonas con mayor cobertura de bóveda donde las plántulas establecidas presentan supervivencias más bajas, probablemente debido a que las plántulas desarrolladas bajo condiciones de luz presentan mayor vigor y resistencia a la sequía (Peters *et al.*, 2001). Por tanto, la hipótesis de una mayor supervivencia de las plántulas en los incendios más recientes con disminución progresiva con la antigüedad de los mismos no puede ser rechazada. En especies de pino resistentes al fuego que se reproducen exclusivamente de semillas liberadas tras un incendio, como *P. halepensis* o *P. brutia*, las plántulas encuentran tras el incendio las condiciones ambientales para su reclutamiento, como es abundancia de espacio, luz, nutrientes y una competencia reducida (Arianoutsou y Ne'eman, 2000; Ne'eman *et al.*, 2004; Gutsell y Johnson, 2007). Estas especies no suelen presentar un banco de plántulas permanentes (Ne'eman *et al.*, 2004). En otras especies de pinos no

semilleras como *P. nigra* y *P. sylvestris*, la cobertura, tanto de la bóveda como de arbustos bajos, favorece su supervivencia, tanto por mejorar las condiciones de humedad como por atenuar la incidencia de la luz (Castro *et al.*, 2004; Tiscar, 2007; Kerr *et al.*, 2008).

Este resultado, que aparentemente contradice al encontrado para *P. canariensis* en este estudio, en el que la germinación está favorecida por el aumento de cobertura, podría deberse a que, mientras que las semillas necesitan protección contra un exceso de radiación para la germinación, el posterior desarrollo de las plántulas necesita condiciones de luz. En *P. canariensis* esta diferencia de requerimientos se pone de manifiesto con el estudio del rendimiento cuántico, que para la fenofase *seed* aumenta con la cobertura de la bóveda y del mantillo. Probablemente esta fenofase, todavía dependiente de los cotiledones, no tenga un fotosistema protegido y adaptado a las condiciones ambientales, por lo que la bóveda y el mantillo actúan como protección aumentando su supervivencia (Kozlowski y Pallardy, 1997). Además, en esta fenofase inicial se detecta un aumento del rendimiento fotosintético con la antigüedad del incendio, probablemente debido a una limitación del fósforo, como se ha descrito para plántulas de *P. radiata* y *P. pinaster* (Conroy *et al.*, 1986; Loustau *et al.*, 1999). Las fenofases posteriores tienen un rendimiento cuántico menor pero no presenta relación con la antigüedad del incendio, por lo que su aparato fotosintético debe estar más adaptado a las condiciones ambientales. En otras especies de árboles se ha constatado que los micrositios más adecuados para la germinación no son necesariamente los mejores para el establecimiento de las plántulas debido a que los requerimientos lumínicos e hídricos de ambos acontecimientos no son necesariamente similares (Lamont *et al.*, 1993). Probablemente para las fenofases juveniles de *P. canariensis*, el factor más determinante en la supervivencia sea la sequía edáfica, que si va acompañada de condiciones de baja luminosidad, produce un aumento de la mortalidad, debido a que estas plántulas todavía no tienen su sistema radicular suficientemente desarrollado (Climent *et al.*, 2007) y a que ya no están siendo alimentadas por los cotiledones. Esta dependencia de la cobertura se combina con la altitud, donde las plántulas situadas a mayor altitud tienen una supervivencia menor, probablemente debido a que las condiciones climáticas en altura son más extremas, quedando sujetas a un mayor estrés térmico en invierno e hídrico en verano.

La distribución espacial de las plántulas germinadas es al azar o tiende a agregarse cuando su número por metro cuadrado es elevado, sin que se encuentre relación con la antigüedad del incendio. Este fenómeno puede ser causado por la existencia micrositios con las condiciones adecuadas determinadas por numerosos factores abióticos, como la intensidad de luz, disponibilidad hídrica, pH del suelo, o disponibilidad de nutrientes (Hutchings, 1997; Battaglia *et al.*, 2000; Eshel *et al.*,

2000). También estarían influyendo factores bióticos como el patrón de dispersión de semillas, la depredación sobre ellas, competencia de las plántulas con los adultos o con otras plántulas de la misma especie si su densidad es elevada, o presencia de una cobertura de mantillo gruesa (Harper, 1977; Hutchings, 1997; Hulme, 1998; Nathan y Ne'eman, 2004; Fernández *et al.*, 2008, García-del-Rey *et al.*, en revisión). La distribución de las semillas a pequeña escala puede influir en los patrones de distribución de las plántulas (Willson y Traveset, 2000; Nathan y Ne'eman, 2004). En *P. canariensis* no se ha estudiado dicha distribución, que podría influir en los patrones encontrados. Sin embargo, tanto en el presente trabajo como en otros sobre la misma especie (Arévalo *et al.*, 2005), se ha encontrado que cuando la densidad de plántulas es elevada, esta agregación inicial de la germinación pasa a una supervivencia distribuida al azar, sin que aparentemente influya la antigüedad del incendio. Este cambio en la distribución dependiente de la densidad ha sido descrito para otros ecosistemas forestales y es atribuido a la existencia de competencia intra-específica (Duncan, 1991; Cheplick, 1992; Szwagrzyk y Czerwczak, 1993; He *et al.*, 1997), o incluso a fenómenos alelopáticos (Fernandez *et al.*, 2008). Por tanto, la hipótesis de la influencia de los incendios en la distribución espacial de las plántulas debe ser rechazada. Parece que en dicha distribución tiene más importancia los procesos de competencia que se producen entre los individuos cuando su densidad es alta, así como los factores ambientales.

El resultado de todos estos procesos supone la existencia en los pinares de *Pinus canariensis* de un banco de plántulas que se renueva constantemente, pero que permanece estable en número de efectivos. La densidad de individuos de este banco no depende directamente del tiempo transcurrido desde el último incendio, sino, como ya se ha visto, de un conjunto de factores, algunos de los cuales sí parecen estar influidos por el tiempo transcurrido desde el incendio. En condiciones naturales esto se traduciría en que las semillas necesitan germinar bajo una cobertura que proteja a las plántulas recién germinadas pero que no limite el crecimiento posterior, como una cobertura de arbustos de *Adenocarpus spp.*, que luego serían sobrepasados para seguir creciendo. Este proceso explicaría por qué el pino canario coloniza de manera natural algunos espacios y otros no, es decir, en aquéllos donde haya cobertura de arbustos la germinación se vería favorecida frente a zonas desnudas. También explicaría por qué en condiciones naturales no se detecta una pirámide de edades estructurada bajo el dosel, al menos en los pinares estudiados en este trabajo, donde una bóveda de adultos maduros impediría la promoción de nuevos individuos. Sería necesario realizar un estudio de las edades de grupos de pinos adultos para confirmar si los individuos de cada grupo tienen la misma edad, lo que significaría que promocionaron al mismo tiempo en un hueco de la bóveda, o presentan edades escalonadas, lo que significaría que promocionaron secuencialmente bajo la bóveda.

Se puede concluir con este trabajo que la regeneración sexual de *P. canariensis* no depende de los incendios, ni que su incidencia favorezca las posibilidades de regeneración, a no ser que el fuego produzca la apertura de la bóveda por completo, algo muy poco habitual en este ecosistema. La reproducción sexual de esta especie parece estar adaptada más bien a fenómenos que impliquen la desaparición de los adultos, como vientos huracanados, o la colonización de nuevos hábitats, como los creados por coladas volcánicas. Esta capacidad explicaría el potencial invasor descrito para esta especie, que puede actuar simultáneamente como especie pionera y especie madura. Los resultados obtenidos en este trabajo han permitido aclarar la variación espacio-temporal de las primeras fases del desarrollo del pino canario y detectar las etapas más críticas de su ciclo de vida.

Conclusiones

1. La lluvia de semillas de *Pinus canariensis*, cuya cantidad depende de la estructura del bosque y de las características de los adultos, es continua durante todo el año, aunque con claras diferencias estacionales. Esta lluvia es mayor en verano debido a que la temperatura de esta estación provoca la apertura de las piñas. El aporte continuo permite que todo el año existan semillas disponibles para aprovechar oportunidades temporales y espaciales.
2. La germinación de las semillas es así mismo continua a lo largo del año, aunque variando temporal y espacialmente y produciéndose la gran mayoría en invierno. Esta germinación está favorecida por una cobertura mayor de la bóveda y un aumento de la disponibilidad hídrica.
3. Además de la influencia de los factores ambientales, la tasa de germinación aumenta con el tiempo transcurrido después de un incendio forestal. Los factores implicados en esta influencia no están claros, aunque probablemente se deba a que los incendios pueden modificar tanto la capacidad de los adultos en producir semillas viables, la disponibilidad de nutrientes esenciales como el fósforo, y la existencia y abundancia de micrositios adecuados para la germinación.
4. La mortalidad de las plántulas se produce durante todo el año, pero es en verano cuando se alcanzan los valores más altos (casi el 40% del total). En los seis primeros meses mueren hasta el 50% de las plántulas, siendo la vida media de estas de aproximadamente un año, aunque muchos ejemplares pueden permanecer vivos más de cuatro años.
5. La tasa de supervivencia de las plántulas presenta diferencias en función del momento de germinación. Las plántulas germinadas en verano tienen mayores tasas de supervivencia que las nacidas en otras estaciones.
6. La tasa de supervivencia de las plántulas presenta una respuesta unimodal a la antigüedad de los incendios. A diferencia de la germinación, la apertura de la bóveda favorece la supervivencia de las cohortes establecidas.
7. El rendimiento cuántico fotosintético es mayor en las fenofase inicial (*seed*) y final (adultos), y menor en las fenofases intermedias, lo que pone de manifiesto que estas fenofases están más estresadas por su falta de preparación para soportar el rigor ambiental. En la primera fenofase, la carencia de un fotosistema adaptado a las condiciones ambientales, se ve

compensada por la protección de la cobertura de la bóveda y la presencia de cotiledones que actúan de reservorio de recursos, aumentando su rendimiento. En el resto de fenofases, que no presentan aún un sistema radicular desarrollado, ni cotiledones, el estrés hídrico es el factor más importante.

8. En la fenofase inicial (*seed*) se detecta un aumento del rendimiento fotosintético con la antigüedad del incendio, probablemente debido a una limitación del fósforo disponible en incendios recientes, que aumenta paulatinamente tras los incendios.
9. En general, la distribución de las plántulas germinadas es al azar, aunque cuando la densidad es elevada aparecen patrones de agregación, lo que puede indicar el favorecimiento de la germinación por determinados micrositios con las condiciones ambientales adecuadas. En esta distribución de la germinación también pueden influir factores bióticos como el patrón de dispersión de las semillas.
10. En las zonas donde la densidad de plántulas es elevada, se pueden producir fenómenos de competencia intra-específica entre plántulas por micrositios adecuados, que puede dar lugar a un cambio de distribución con el paso del tiempo desde contagiosa a aleatoria.
11. La depredación por conejos es en general baja, aunque puntualmente puede reducir considerablemente la densidad del banco de plántulas. Aproximadamente un 53% de las plántulas depredadas por conejos mueren mientras que el resto se recupera.
12. La combinación de los procesos de regeneración permite la coexistencia de cohortes nacidas y adaptadas a diferentes condiciones ambientales en un banco de plántulas que se renueva constantemente pero cuya densidad permanece estable. Estas plántulas pueden permanecer en este banco durante varios años sin promocionar a fenofases superiores a la espera de que se produzca un evento que provoque la apertura de la bóveda y permita su crecimiento y promoción.
13. Aunque el pino canario está preparado para hacer frente a los incendios forestales, no se puede afirmar con rotundidad que su regeneración sexual dependa de estos, ni que su ocurrencia favorezca las posibilidades de regeneración.

14. De los parámetros de la regeneración estudiados la tasa de germinación disminuye con la antigüedad del incendio, mientras que la tasa de supervivencia y el tiempo de vida medio de las plántulas aumentan. El resto de parámetros no están influidos por los incendios.
15. La reproducción sexual de esta especie parece estar adaptada a fenómenos que impliquen la desaparición de los adultos, como vientos huracanados, o la colonización de nuevos hábitats, como los creados por coladas volcánicas.
16. Los pinares de la isla de La Palma son idóneos para ser utilizados como modelo del impacto de los incendios forestales en la dinámica del pino canario por la reiterada frecuencia de incendios y el alto grado de naturalidad de sus pinares.

Referencias

- Agee, J.K. 1998. Fire and pine ecosystems. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 193-218.
- Aiki, M. 1996. Adjusting for Multiple Testing When Reporting Research Results: The Bonferroni vs Holm Methods. *Public Health Briefs*, 86: 726-728.
- Alexandrian, D., Esnault, F., Calabri, G. 1999. Forest fires in the Mediterranean area. *Unasylva* 197. <http://www.fao.org/docrep/x1880e/x1880e07.htm>.
- Anderton, L.K., Jenkins, M.J. 2001. Cone entomofauna of whitebark pine and alpine larch (Pinaceae): potential impact of *Leptoglossus occidentalis* (Hemiptera: Coreudae) and a new record of *Strobilomyia macalpinei* (Diptera: Anthomyiidae). *Canadian Entomologist*, 133: 399-406.
- Anónimo, 1989. Estudio de la selvicultura de las masas artificiales de *Pinus canariensis* Sweet, ex Spreng. Dirección General de Medio Ambiente, Gobierno de Canarias. Santa Cruz de Tenerife y Madrid.
- Anónimo, 1993. Estudio de la sucesión vegetal en los pinares canarios después de un incendio: pinares de Fuencaliente (La Palma). Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias y Universidad de La Laguna.
- Anónimo, 2001. Estudio de la supervivencia de plántulas de pino canario en repoblaciones con tratamientos selvícolas. Informe técnico. GESPLAN, Santa Cruz de Tenerife.
- Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M. 2003. Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife. Canary Islands. *Plant Ecology*, 165: 1-10.
- Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M. 2005. From pine plantations to natural stands. Ecological restoration of a *Pinus canariensis* Sweet, ex Spreng forest. *Plant Ecology*, 181: 217-226.
- Arévalo, J.R. Fernández-Palacios, J.M. 2008. Natural Regeneration of *Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch in Forest Plantations After Thinning. *The Open Forest Science Journal*, 1: 54-60.
- Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M., Jiménez, M.J., Gil, P. 2001. The effect of fire intensity on the understory composition of two *Pinus canariensis* reforested stands in Tenerife (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, 148: 21-29.
- Arévalo, J.R., Naranjo-Cigala, A., Salas Pascual, M. 2005. Regeneration in a mixed stand of native *Pinus canariensis* and introduced *Pinus pinea* species. *Acta Oecologica*, 28: 87-94.
- Arianoutsou, M., Ne'eman, G. 2000. Post-fire regeneration of natural *Pinus halepensis* forests in the east Mediterranean basin. En: G. Ne'eman, L. Trabaud (eds.): *Ecology*,

- Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, 269-289.
- ASETECNA S.L, 1993. Seguimiento del ecosistema afectado por el incendio forestal de 1990 en el Parque Nacional Caldera de Taburiente. Informe final.
- Bakker, J.P., Olff, H., Willems, J.H., Zobel, M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7: 147-156.
- Barbéro, M., Loisel, R., Quézel, P., Richardson, D.M., Romane, F. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 153-170.
- Battaglia, L.L., Foré, S.A., Sharitz, R.R. 2000. Seedling emergence, survival and size in relation to light and water availability in two bottomland hardwood species. *Journal of Ecology*, 88: 1041-1050.
- Becerra, P.I., Bustamante, R.O. 2009. The effect of herbivory on seedling survival of the invasive exotic species *Pinus radiata* and *Eucalyptus globulus* in a Mediterranean ecosystem of Central Chile. *Forest Ecology and Management*, 256: 1573-1578.
- Beck, C.B. 1962. Reconstruction of *Archaeopteris* and further consideration of its phylogenetic position. *American Journal of Botany*, 49: 373-382.
- Beckage, B., Clark, J.S. 2003. Seedling Survival and Growth of Three Forest Tree Species: The Role of Spatial Heterogeneity. *Ecology*, 84: 1849-1861.
- Begon, M., Harper, J.L., Townsend, C.R. 1996. *Ecology: Individuals, Populations, and Communities*. 3rd edition. Blackwell, Oxford, 1068 pp.
- Bell, D.T. 1994. Interaction of fire, temperature and light in the germination response of 16 species from *Eucalyptus marginata* forest of south-western Australia. *Australian Journal of Botany*, 42: 501-509.
- Bell, G., Lechowicz, M.J., 2000. Environmental heterogeneity and species diversity of forest edges. *Journal of Ecology*, 88: 67-87.
- Bergeron, Y. 1991. The Influence of Island and Mainland Lakeshore Landscapes on Boreal Forest Fire Regimes. *Ecology*, 72: 1980-1992.
- Bermúdez, A.M., Fernández-Palacios, J.M., González-Mancebo, J.M., Patiño, J., Árevalo, J.R., Otto, R., Delgado, J.D. 2007. Floristic and structural recovery of a laurel forest community after clear-cutting: A 60 years chronosequence on La Palma (Canary Islands). *Annals of Forest Science*, 63: 109-119.
- Bilger, W., Schreiber, U., Bock, M. 1995. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. *Oecologia*, 102: 425-432.
- Björman, O., Demming, B. 1987. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170:178-184.

- Blanco, E., Casado, M.A., Costa, M., Escribano, R., García, M., Génova, M., Gómez, A., Gómez, F., Moreno, J.C., Morla, C., Regato, P., Sainz, H. 2005. *Los bosques ibéricos, una interpretación geobotánica*. 4ª edición. Editorial Planeta, Barcelona, 597 pp.
- Blanco, A., Castroviejo, M., Fraile, J.L., Gandullo, J.M., Muñoz, L.A., Sánchez, A. 1989. *Estudio ecológico del pino canario*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA, Serie Técnica, n° 6, Madrid, 190 pp.
- Bolhàr-Nordenkampf, H.R., Long, S.P., Öquist, G., Schreibers, U., Leichner, E.G. 1989. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology*, 3: 497-514.
- Bonan, G.B., Pollard, D., Thompson, S.L. 1992. Effects of boreal forest vegetation on global climate. *Nature*, 359: 716-718.
- Bond, W.J., Woodward, F.I., Midgley, G.F. 2005. The global distribution of ecosystems in a world without fire. *New Phytologist*, 165: 525-538.
- Bonnet, V.H., Schoettle, A.W., Shepperd, W.D. 2005. Postfire environmental conditions influence the spatial pattern of regeneration for *Pinus ponderosa*. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 37-47.
- Bontier, P., Le Verrier, J. 1980. *Le Canarien: crónicas francesas de la conquista de Canarias. Introducción y traducción de A. Ciouranescu*. Aula de Cultura de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife, 249 pp.
- Borchert, M., Johnson, M., Schreiner, D.S., Vander Wall, S.B. 2003. Early post fire seed dispersal, seedling establishment and seedling mortality of *Pinus coulteri* (D. Don) in central coastal California, USA. *Plant Ecology*, 168: 207-220.
- Borghetti, M., Vendramin, G.G., Giannini, R., and Schettino, A. 1989. Effects of stratification, temperature and light on germination of *Pinus leucodermis*. *Acta Oecologica*, 10: 45-56.
- Boydak, M. 2004. Silvicultural characteristics and natural regeneration of *Pinus brutia* Ten. - a review. *Plant Ecology*, 171: 153-163.
- Broncano, M.J., Retana, J. 2004. Topography and forest composition affecting the variability in fire severity and post-fire regeneration occurring after a large fire in the Mediterranean basin. *International Journal of Wildland Fire*, 13: 209-216.
- Broncano, M.J., Riba, M., Retana, J. 1998. Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology*, 138: 17-26.
- Cabrera, J.C. 2001. Poblamiento e impacto aborigen. En: J.M. Fernández-Palacios, J.L. Martín Esquivel (eds.): *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife, 241-245.
- Calvo, L., Santalla, S., Marcos, E., Valbuena, L., Tárrega, R., Luis, E. 2003. Regeneration after wildfire in communities dominated by *Pinus pinaster*, an obligate seeder, and in

- others dominated by *Quercus pyrenaica*, a typical resprouter. *Forest Ecology and Management*, 184: 209-223.
- Calvo, L., Santalla, S., Valbuena, L., Marcos, E., Tárrega, R., Luis-Calabuig, E. 2008. Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in NW Spain. *Plant Ecology*, 197: 81-90.
- Camia, A., San-Miguel-Ayanz, J., Kucera, J., Amatulli, G., Boca, R., Libertà, G., Durrant, T., Schmuck, G., Schulte, E., Bucki, M. 2008. *Forest Fires in Europe 2007*. Office for Official Publications of the European Communities, Luxemburgo, 77 pp.
- Carcaillet, C. 1998. A spatially precise study of Holocene fire history, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *Journal of Ecology*, 86: 384-396.
- Carlton, G.C., Bazzaz, F.A. 1998. Resource Congruence and Forest Regeneration following an Experimental Hurricane Blowdown. *Ecology*, 79: 1305-1319.
- Carreira, J.A., Niell, F.X. 1992. Plant Nutrient Changes in a Semi-Arid Mediterranean Shrubland after Fire. *Journal of Vegetation Science*, 3: 457-466.
- Carrión, J.S., Fernández S., Jiménez-Moreno, G., Gil-Romera, G., Fauquette, S., González-Sampériz, P., Finlayson, C. 2010. The historical origins of aridity and vegetation degradation in southeastern Spain. *Journal of Arid Environments*, 74: 731-736.
- Castro, J. 1999. Seed mass versus seedling performance in Scots pine: a maternally dependent trait. *New Phytologist*, 144: 153-161.
- Castro, J., Gómez, J.M., García, D., Zamora, R., Hódar, J.A. 1999. Seed predation and dispersal in relict Scots pine forests in southern Spain. *Plant Ecology*, 145: 115-123.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2004. Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92: 266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2005. Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14: 143-152.
- Catovsky, S., Bazzaz, F.A. 2002. Nitrogen availability influences regeneration of temperate tree species in the understory seedling bank. *Ecological Applications*, 12: 1056-1070.
- Cavers, P.B. 1983. Seed demography. *Canadian Journal of Botany*, 61: 3578-3590.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, 143: 1-10.
- Cheplick, G.P. 1992. Sibling competition in plants. *Journal of Ecology*, 80: 567-575.
- Christensen, K. 1987. Taxonomic revision of the *Pinus mugo* complex and *P. rhaetica* (*P. mugo sylvestris*) (Pinaceae). *Nordic Journal of Botany*, 7: 383-408.

- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lighter, J., McLachlan, J., Mohan, J., Wyckoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, 86: 1-16.
- Clark, J.S., Macklin, E., Wood, L. 1998. Stages and Spatial Scales of Recruitment Limitation in Southern Appalachian Forests. *Ecological Monographs*, 68: 213-235.
- Climent, J.M., Aranda, I. Alonso, J., Pardos, J.A., Gil, L. 2006. Developmental constraints limit the response of Canary Island pine seedlings to combined shade and drought. *Forest Ecology and Management*, 231:164-168.
- Climent, J., Gil, L., Tuero, M. 1996. *Las regiones de procedencia de Pinus canariensis Chr. Sm. ex DG*. ICONA, Madrid, 49 pp.
- Climent, J., López, R., González, S., Gil, L. 2007. El pino canario (*Pinus canariensis*), una especie singular. *Ecosistemas*, 16: 80-89.
- Climent, J., Tapias, R., Pardos, J., Gil, L. 2004. Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*). *Plant Ecology*, 171: 185-196.
- Collins, S.L., Glenn, S.M. 1988. Disturbance and community structure in North American prairies. En: H.J. During, M.J.A. Werger, J.H. Willems (eds.): *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Academic Publishing, La Haya, 131-143.
- Colom, M.R., Pini Prato, E., Giannini, R. 2003. Chlorophyll fluorescence and photosynthetic response to light in 1-year-old needles during spring and early summer in *Pinus leucodermis*. *Trees*, 17: 207-210.
- Conroy, J.P., Smillie, R.M., Koppers, M., Bevege, D.I., Barlow, E.W. 1986. Chlorophyll a Fluorescence and Photosynthetic and Growth Responses of *Pinus radiata* to Phosphorus Deficiency, Drought Stress, and High CO₂. *Plant Physiology*, 81: 423-429.
- Consejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. Recurso web. <http://www.gobiernodecanarias.org/cmoyot/medioambiente/medionatural/forestal/estadisticas/index.html>.
- Crawley, M.J. 1986. The Structure of Plant Communities. En: M.J. Crawley (ed.): *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 50 pp.
- Crawley, M.J., Long, C.R. 1995. Alternate Bearing, Predator Satiation and Seedling Recruitment in *Quercus Robur* L. *Journal of Ecology*, 83: 683-696.
- Crews, T.E., Kitayama, K., Fownes, J.H., Riley, R.H., Herbert, D.A., Mueller-Dombois, D., Vitousek, P.M. 1995. Changes in Soil Phosphorus Fractions and Ecosystem Dynamics across a Long Chronosequence in Hawaii. *Ecology*, 76: 1407-1424.
- Cuddihy, L.W., Stone, C.P. 1990. *Alteration of native Hawaiian vegetation-Effects of humans, their activities and introductions*. Cooperative National Park Resources Studies Unit, University of Hawaii, Manoa, 138 pp.
- Darwin, C. 1859. *El origen de las especies*. Planeta-Agostini, Barcelona, 637 pp.

- Daskalakou, E.N., Thanos, C.A. 1996. Aleppo Pine (*Pinus halepensis*) Postfire Regeneration: The Role of Canopy and Soil Seed Banks. *International Journal of Wildland Fire*, 6: 59-66.
- Daskalakou, E.N., Thanos, C.A. 2004. Post fire regeneration of Aleppo pine - the temporal pattern of seedling recruitment. *Plant Ecology*, 171: 81-89.
- De Groot, W.J., Bothwell, P.M., Taylor, S.W., Wotton, B.M., Stocks, B.J., Alexander, M.E. 2004. Jack pine regeneration and crown fires. *Canadian Journal of Forest Research*, 34: 1634-1641.
- de la Cruz Rot, M. 2006. Introducción al análisis de datos mapeados o algunas de las (muchas) cosas que puedo hacer si tengo coordenadas. *Ecosistemas*, 3. http://www.revistaecosistemas.net/articulo.asp?Id=448andId_Categoria=1andtipo=portada.
- de Nascimento, L., Willis, K.J., Fernández-Palacios, J.M., Criado, C., Whittaker, R.J. 2009. The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography*, 36: 499-514.
- Debussche, M., Escarré, J., Lepart, J., Houssard, C., Lavorel, S. 1996. Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science*, 7: 519-526.
- del Arco, M.J., Pérez de Paz, P.L., Rodríguez Delgado, O., Salas Pascual, M., Wildpret de la Torre, W. 1992. *Atlas cartográfico de los pinares canarios: II. Tenerife*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Santa Cruz de Tenerife, 228 pp.
- del Arco, M.J. 2006. *Mapa de vegetación de Canarias. Memoria general*. GRAFCAN, Santa Cruz de Tenerife, 550 pp.
- del Arco, M.M., Atienza, E., Atoche, P., del Arco, M.C., Martín, M. 1997. En: P. Atoche, A. Millares, M. Lobo (eds.): *Daticiones absolutas en la prehistoria de Tenerife. Homenaje a Celso Martín de Guzmán (1946-1994)*. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas, 65-77.
- Dell, J.R., Prange, R.K., Murr, D.R. 1995. Chlorophyll fluorescence as a potential indicator of controlled-atmosphere disorders in Marshall McIntosh apples. *HortScience*, 30: 1084-1085.
- Dell, J.R., Prange, R.K., Murr, D.R. 1998. Chlorophyll fluorescence technique to detect atmospheric stress in stored apples. *Acta Horticulturae*, 464: 127-131.
- Demming-Adams, B., Adams III, W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 1: 21-26.
- Dietrich, B.F.A. 1928. European Forests and Their Utilization. *Economic Geography*, 4: 140-158.
- Dormont, L., Roques, A. 1999. A survey of insects attacking seed cones of *Pinus cembra* in the Alps, the Pyrénées and Massif Central. *Journal of Applied Entomology*, 123: 65-72.

- Driessche van den, R., Rude W., Martens, L. 2003. Effect of fertilization and irrigation on growth of aspen (*Populus tremuloides* Michx.) seedlings over three seasons. *Forest Ecology and Management*, 186: 381-389.
- Duguy, B., Vallejo, V.R. 2008. Land-use and fire history effects on post-fire vegetation dynamics in eastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 19: 97-108.
- Duncan, R.P. 1991. Competition and the Coexistence of Species in a Mixed Podocarp Stand. *Journal of Ecology*, 79: 1073-1084.
- Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2008. Changes in soil N and P availability in a *Pinus canariensis* fire chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 256: 384-387.
- Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2010. Long-term decrease of organic and inorganic nitrogen concentrations due to pine forest wildfire. *Annals of Forest Science*, 67, article 207. DOI: 10.1051/forest/2009100.
- Dwyer, E., Pereira, J.M., Grégoire, J., DaCamara, C. 2000. Characterization of the spatio-temporal patterns of global fire activity using satellite imagery for the period April 1992 to March 1993. *Journal of Biogeography*, 27: 57-69.
- Einsmann, J.C., Jones, R.H., Mou, P., Mitchell, R.J. 1999. Nutrient foraging traits in ten co-occurring plant species of contrasting life forms. *Journal of Ecology*, 87: 609-619.
- Escudero, A., Pérez-García F. Luzuriaga, A.L. 2002. Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. *Seed Science Research*, 12: 261-271.
- Escudero, A., Sanz, M.V., Pita, J.M., Pérez-García, F. 1999. Probability of germination after heat treatment of native Spanish pines. *Annual Forest Science*, 56: 511-520.
- Eshel, A., Henig-Sever, N., Ne'eman, G. 2000. Spatial variation of seedling distribution in an east Mediterranean pine woodland at the beginning of post-fire succession. *Plant Ecology*, 148: 175-182.
- Eugenio, M., Verkaik, I., Lloret, F., Espelta, J.M. 2006. Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Forest Ecology and Management*, 231: 47-54.
- Fernandes, P.M., Rigolot, E. 2007. The fire ecology and management of maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Forest Ecology and Management*, 241: 1-13.
- Fernandes, P.M., Vega, J.A., Jiménez, E., Rigolot, E. 2008. Fire resistance of European pines. *Forest Ecology and Management*, 256: 246-255.
- Fernandez, C., Voiritot, S., Mévy, J.P., Vila, B., Ormeño, E., Dupouyet, S., Bousquet-Mélou, A. 2008. Regeneration failure of *Pinus halepensis* Mill.: The role of autotoxicity and some abiotic environmental parameters. *Forest Ecology and Management*, 255: 2928-2936.

- Fernández-Palacios, J.M., Morales, G., Méndez, J., Bermúdez, A., Arévalo, J.R. Domingo Delgado, J.D., Otto, R., Hernández, Z., Morera, E., Socas, O. 2007. Efecto del fuego sobre la variabilidad espacial de recursos para las plantas y su relación con la regeneración natural en comunidades de *Pinus canariensis*. Memoria final del proyecto REN2003-08620-C02-02 del Ministerio de Educación y Ciencia.
- Ford, E.D., Diggle, P.J. 1981. Competition for light in a plant monoculture modeled as a spatial stochastic process. *Annals of Botany*, 48: 481-500.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T. 2005. *Spatial analysis: A Guide for Ecologists*. Cambridge University Press, Cambridge, 365 pp.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T., ver Hoef, J. 2002. *Spatial analysis in ecology*. En: A.H. El-Sahaarawi, W.W. Piergorsch (eds.): *The encyclopedia of environmetrics*. John Wiley and sons Ltd., New Cork, 2051-2058.
- Foster, B.L., Tilman, D. 2000. Dynamic and static view of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146: 1-10.
- Fransen, B., de Kroon, H., Berendse, F. 2001. Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, 82: 2534-2546.
- Fyllas, N.M., Dimitrakopoulou, P.G., Troumbisa, A.Y. 2008. Regeneration dynamics of a mixed Mediterranean pine forest in the absence of fire. *Forest Ecology and Management*, 256: 1552-1559.
- García-del-Rey, E., Nanos, N., López-de-Heredia, U., Gil, P., Otto, R., Fernández-Palacios, J.M., Gil, L. (en revisión). Temporal and spatial variation of a *Pinus* seed rain available for an endemic avian seed predator in an insular environment. *European Journal of Wild Life Research*.
- García-Talavera, F., Sánchez-Pinto, L., Socorro, S. 1995. Vegetales fósiles en el complejo traquítico-sienítico de Gran Canaria. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, VII (2, 3 y 4): 77-91.
- Garzón-Machado, V., González-Mancebo, J.M., Palomares-Martínez, A., Acevedo-Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Del-Arco-Aguilar, M., Pérez-de-Paz, P.L. (en revisión). Is the Canarian pine forest species poorness related with alien herbivores? *Biological Conservation*.
- Génova, M., Santana, C. 2006. Crecimiento y longevidad en el pino canario (*Pinus canariensis* Smith.). *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 15: 296-307.
- Génova, M., Santana, C., Martín, E. 1999. Longevidad y anillos de crecimiento en el Pino de la Virgen (El Paso, La Palma). *Vegueta*, 4: 27-32.
- Getzin, S., Dean, C., He, F., Trofymow, J.A., Wiegand K., Wiegand, T. 2006. Spatial patterns and competition of tree species in a Douglas-fir chronosequence on Vancouver Island. *Ecography*, 29: 671-682.

- Gilbert, N.L., Johnson, S.L., Gleeson, S.K., Blankenship, B.A., Arthur, M.A. 2003. Effects of Prescribed Fire on Physiology and Growth of *Acer rubrum* and *Quercus spp.* Seedlings in an Oak-Pine Forest on the Cumberland Plateau, KY. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 130: 253-264.
- Ginn, S.E., Seiler, J.R., Cazell, B.H., Kreh, R.E. 1991. Physiological and growth responses of eight-year-old loblolly pine stands to thinning. *Forest Science*, 37: 1030-1040.
- González-Andrés, F., Pita, J., Ortiz, J. 1999. Identification of Iberian and Canarian species of the genus *Pinus* with four isoenzyme systems. *Biochemical Systematics and Ecology*, 27: 235-242.
- Gonzalez-Perez, J.A., Gonzalez-Vila, F.J., Almendros, G., Knicker, H. 2004. The effect of fire on soil organic matter-a review. *Environment International*, 30: 855-870.
- Goubitz, S., Werger, M.J.A., Ne'eman, G. 2003. Germination response to fire-related factors of seeds from non-serotinous and serotinous cones. *Plant Ecology*, 169: 195-204.
- Graciano, C., Goya, J.F., Frangi, J.L., Guiamet, J.J. 2006. Fertilization with phosphorus increases soil nitrogen absorption in young plants of *Eucalyptus grandis*. *Forest Ecology and Management*, 236: 202-210.
- Gravatt, D.A., Chambers, J.L., Barnett, J.P. 1997. Temporal and spatial patterns of net photosynthesis in 12-years-old loblolly pine five growing seasons after thinning. *Forest Ecology and Management*, 97: 73-83.
- Gray, L., He, F. 2009. Spatial point-pattern analysis for detecting density-dependent competition in a boreal chronosequence of Alberta. *Forest Ecology and Management*, 259: 98-106.
- Greene, D.F., Johnson, E.A. 1994. Estimating the Mean Annual Seed Production of Trees. *Ecology*, 75: 642-647.
- Greene, D.F., Zasada, J.C., Sirois, L., Kneeshaw, D., Morin, H., Charron, I., Simard, M.G. 1999. A review of the regeneration dynamics of North American boreal forest tree species. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 824-839.
- Grime, J.P. 1979. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley and Sons, Chichester, 222 pp.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities, the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52: 107-145.
- Gutsell, S.L., Johnson, E.A. 2007. Wildfire and Tree Population Processes. En: E.A. Johnson, K. Miyanishi (eds.): *Plant Disturbance Ecology. The Process and the Response*. Academic Press, Londres, 441-485.
- Haase, P. 1995. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction. *Journal of Vegetation Science*, 6: 575-582.

- Halpern, C.B. 1989. Early Successional Patterns of Forest Species: Interactions of Life History Traits and Disturbance. *Ecology*, 70: 704-720.
- Hanley, M.E., Fenner, M. 1997. Seedling growth of four fire-following Mediterranean plant species deprived of single mineral nutrients. *Functional Ecology*, 11: 398-405.
- Harcombe, P.A. 1987. Tree life tables: simple birth, growth and death data encapsulate life histories and ecological roles. *BioScience*, 37: 557-568.
- Harmon, M.E. 1984. Survival of Trees After Low-Intensity Surface Fires In Great Smoky Mountains National Park. *Ecology*, 65: 796-802.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres, 892 pp.
- He, F., Legendre, P., LaFrankie, J.V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*, 8: 105-114.
- Henig-Sever, N., Eshel, A., Ne'eman, G. 1996. pH and osmotic potential of pine ash as post-fire germination inhibitors. *Physiologia Plantarum*, 96: 71-76.
- Henig-Sever, N., Eshel, A., Ne'eman, G. 2000. Regulation of the germination of Aleppo pine (*Pinus halepensis*) by nitrate, ammonium, and gibberellin, and its role in post-fire forest regeneration. *Physiologia Plantarum*, 108: 390-397.
- Hernández, J.Z., Morera, E., Fernández-Palacios, J.M., Arévalo, J.R. 2002. *Supervivencia de plántulas bajo distintos tratamientos de aclareo*. Symposium de Ecología Insular de la AEET, La Palma.
- Herranz, J.M., Martínez-Sánchez, J.J., Marín, A., Ferrandis, P. 1997. Post-fire regeneration of *Pinus halepensis* Miller in a semi-arid area in Albacete province (southeastern Spain). *Ecoscience*, 4: 86-90.
- Hibbs, D.E., Fischer, B.C. 1979. Sexual and vegetative reproduction of striped maple (*Acer pennsylvanicum* L.). *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 106: 222-227.
- Höllermann, P. 1993. Fire ecology in the Canary Island and Central California - a comparative outline. *Erdkunde*, 47: 177-184.
- Höllermann, P. 1995. *Wald- und Buschbrände auf den westlichen Kanarischen Inseln. Ihre geoökologische und geomorphologische Auswirkungen*. Mathematisch-Physikalische Klasse, Band 46, Abhandlungen der Akademie der Wissenschaften zu Göttingen, Göttingen, 184 pp.
- Höllermann, P. 2000. The impact of fire in Canarian ecosystems 1983-1998. *Erdkunde*, 54: 70-75.
- Hulme, P.E. 1998. Post-dispersal seed predation: consequences for plant demography and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1: 32-46.
- Hutchings, M.J. 1997. The Structure of Plant Populations. En: M.J. Crawley (ed.): *Plant Ecology*. 2nd edition. Blackwell Publishing, Oxford, 325-358.
- Ikeya M., Poulianos, A.N. 1979. ESR Age of the trace fire at Petralona. *Anthropos*, 6: 44-47.

- Ivanov, A.G., Sane, P.V., Zeinalov, Y., Simidjiev, I., Huner, N.P.A., Öquist, G. 2002. Seasonal responses of photosynthetic electron transport in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) studied by thermoluminescence. *Planta*, 215: 457-465.
- Izhaki, I., Henig-Sever, N., Ne'eman, G. 2000. Soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests: the effect of heat, cover and ash on seedling emergence. *Journal of Ecology*, 88: 667-675.
- Jeltsch, F., Miltin, S.J., Dean, W.R.J., Van rooyen, N., Moloney, K.A. 1998. Modelling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass coexistence in semi-arid savannas. *Journal of Ecology*, 86: 780-793.
- Johnson, G.N., Young, A.J., Scholes, J.D., Horton, P. 1993. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant, Cell and Environment*, 16: 673-679.
- Johnstone, J.F., Chapin III, F.S. 2006. Effects of Soil Burn Severity on Post-Fire Tree Recruitment in Boreal Forest. *Ecosystems*, 9: 14-31.
- Jones, T.P., Chaloner, W.G. 1991. Les feux du passé. *Recherche*, 236: 1148-1156.
- Karlsson, K., Örlander, G. 2002. Mineral nutrients in needles of *Pinus sylvestris* seed trees after release cutting and their correlations with cone production and seed weight. *Forest Ecology and Management*, 166: 183-191.
- Kasapligil, B. 1976. A late-Tertiary conifer-hardwood forest from the vicinity of Güvem village, near Kizilkahamam, Ankara. http://www.mta.gov.tr/english/dergi/dergi_pdf/88/5.pdf.
- Kautsky, H., Appel, W., Amann, H. 1960. Chlorophyllfluorescenz und Kohlensäure-assimilation. *Biochemische Zeitschrift*, 322: 277-292.
- Keeley J.E., Zedler P.H. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 219-251.
- Keeley, J.E., Fotheringham, C.J. 2000. Role of fire in regeneration from seeds. En: M. Fenner (ed.): *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition. CAB International, Wallingford, 311-330.
- Keeley, J.E., Ne'eman, G., Fotheringham, C.J. 1999. Immaturity risk in a fire-dependent pine. *Journal of Mediterranean Ecology*, 1: 41-48.
- Kenkel, N.C. 1988. Pattern of Self-Thinning in Jack Pine: Testing the Random Mortality Hypothesis. *Ecology*, 69: 1017-1024.
- Kerr, G., Gosling, P., Morgan, G., Stokes, V., Cunningham, V., Parratt, M. 2008. Seed production and seedling survival in a 50-year-old stand of Corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) in southern Britain. *Forestry*, 81: 525-541.
- Kikuzawa, K. 1988. Intraspecific Competition in a Natural Stand of *Betula ermanii*. *Annals of Botany*, 61: 727-734.

- Klaus, W. 1988. Mediterranean pines and their history. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 133-163.
- Kozłowski, T.T., Pallardy, S.G. 1997. Seed germination and seedling growth. En: T.T. Kozłowski, S.G. Pallardy (eds.): *Growth control in woody plants*. Academic Press, Londres, 14-71.
- Kutiél, P., Shaviv, A. 1992. Effects of soil type, plant composition and leaching on soil nutrients following a simulated forest fire. *Forest Ecology and Management*, 53: 329-343.
- Lamont, B.B. 1991. Canopy seed storage—what's in a name? *Oikos*, 60, 266-268.
- Lamont, B.B., Witkowski, E.T.F., Enright, N.J. 1993. Post-fire litter microsites: safe for seeds, unsafe for seedlings. *Ecology*, 74: 501-512.
- Landis, R.M., Gurevitch, J., Fox, G.A., Fang, W., Taub, D.R. 2005. Variation in recruitment and early demography in *Pinus rigida* following crown fire in the pine barrens of Long Island, New York. *Journal of Ecology*, 93: 607-617.
- Latham, D., Williams, E. 2001. Lightning and Forest Fires. En: E.A. Johnson, K. Miyanishi (eds.): *Forest Fires Behavior and Ecological Effects*. Academic Press, London, 375-41.
- Le Maitre, D.C. 1998. Pines in cultivation: a global view. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 407-431.
- Leemans, R. 1991. Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden. *Vegetatio*, 93: 157-165.
- Lemmon, P.E. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *Journal of Forestry*, 55: 667-668.
- Levin, S.A. 1974. Dispersion and population interactions. *American Naturalist*, 106: 207-228.
- Levin, S.A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- Li, Q., Ma, K. 2003. Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* under mature mixed oak forest overstory and in shrubland. *Forest Ecology and Management*, 176: 133-146.
- López de Heredia, U., Venturas, M., López, R., Gil Sánchez, L. (en prensa). Breaking the paradigm of the altitudinal pine belts in the Canary Islands: high biogeographical and evolutionary value of a relic coastal population. *Journal of Biogeography*.
- López, R., Rodríguez-Calcerrada, J., Gil, L. 2009. Physiological and morphological response to water deficit in seedlings of five provenances of *Pinus canariensis*: potential to detect variation in drought-tolerance. *Trees*, 23: 509-519.
- López, R., Zehavi, A., Climent, J., Gil, L. 2007. Contrasting ecotypic differentiation for growth and survival in *Pinus canariensis*. *Australian Journal of Botany*, 55: 759-769.

- Loucks, O.L., Plumb-Mentjes, M.L., Rogers, D. 1985. Gap processes and large-scale disturbances in sand prairies. En: S.T.A. Pickett, P.S. White (eds.): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, 71-83.
- Loustau, D., Ben Brahim, M., Gaudillère, J.P., Dreyer, E. 1999. Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings. *Tree Physiology*, 19: 707-715.
- Luis, V.C. 2000. Influencia de la luz en el crecimiento y supervivencia de las plántulas de *Pinus canariensis*. Tesis de Licenciatura. Universidad de La Laguna, La Laguna, 83 pp.
- Luis, V.C., Jiménez, M.S., Gil, P., Morales, D. 2001. Influencia de los factores ambientales en la mortalidad de plántulas de *Pinus canariensis* en condiciones naturales. *Actas del III Congreso Forestal Español*. Junta de Andalucía, Málaga, 361-372.
- Luis, V.C., Puértolas, J., Climent, J., Peters, J., González-Rodríguez, A.M., Morales, D., Jiménez, M.S. 2009. Nursery fertilization enhances survival and physiological status in Canary Island pine (*Pinus canariensis*) seedlings planted in a semiarid environment. *Europeana Journal of Forest Research*, 128: 221-229.
- Luis, V.C., Taschler, D., Hacker, J., Jiménez, M.S., Wieser, G., Neuner, G. 2007. Ice nucleation and frost resistance of *Pinus canariensis* seedlings bearing needles in three different developmental states. *Annals of Forest Science*, 64: 177-182.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species*. Harper and Row, Nueva York, 269 pp.
- Manabe, T., Yamamoto, S.I. 1997. Spatial distribution of *Eurya japonica* in and old-growth evergreen broad-leaved forest, SW Japan. *Journal of Vegetation Science*, 8: 761-772.
- Manetas, Y., Petropoulou, Y., Stamatakis, K., Nikolopoulos, D., Levizou, E., Psaras, G., Karabourniotis, G. 1997. Beneficial effects of enhanced UV-B radiation under field conditions: improvement of needle water relations and survival capacity of *Pinus pinea* L. seedlings during the dry Mediterranean summer. *Plant Ecology*, 128: 101-108.
- Màrcia, E., Verkaik, I., Lloret, F., Espelta, J.M. 2006. Recruitment and growth decline in *Pinus halepensis* populations after recurrent wildfires in Catalonia (NE Iberian Peninsula). *Forest Ecology and Management*, 231: 47-54.
- Martínez-Sánchez, J.J., Ferrandis, P., de las Heras, J., Herranz, J.M. 1999. Effect of burnt wood removal on the natural regeneration of *Pinus halepensis* after fire in a pine forest in Tus valley (SE Spain). *Forest Ecology and Management*, 123: 1-10.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51: 659-668.
- Meštrović, A. 2007. Natural Spreading of the Whitebark Pine (*Pinus heldreichii* Christ) and Forming of Pioneer Stands on the Mountain of Čvrsnica in Hercegovina. *Journal of Forestry Society of Croatia*, 131: 435-452.

- Millar, C.I. 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 471-498.
- Moreno, J.M., Oechel, W.C. (eds.) 1994. *The Role of Fire in Mediterranean-type Ecosystems*. Springer-Verlag, Nueva York, 201 pp.
- Mori, A.S., Mizumachi, E., Komiyama, A. 2007. Roles of disturbance and demographic non-equilibrium in species coexistence, inferred from 25-year dynamics of a late-successional old-growth subalpine forest. *Forest Ecology and Management*, 241, 74-83.
- Morla, C., Alcalde, C., Barrón, E., Postigo, J.M. 2002. Paleobiogeografía de *Pinus canariensis*: estróbilos y semillas fósiles del Plioceno ibérico (cuenca del Bajo Segura, Alicante, España). II Congreso Español de Biogeografía, La Gomera.
- Mutch, R.W. 1970. Wildland Fires and Ecosystems-A Hypothesis. *Ecology*, 51: 1046-1051.
- Nathan, R., Muller-Landau, H.C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 278-285.
- Nathan, R., Ne'eman, G. 2004. Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). *Plant Ecology*, 171: 123-137.
- Nathan, R., Safriel, U.N., Noy-Meir, I., Schiller, G. 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous, wind-dispersed tree. *Journal of Ecology*, 87: 659-669.
- Navarro Cerrillo, R.M., Maldonado-Rodríguez, R., Mateos, A. 2004. Fluorescencia de la clorofila en cinco procedencias de *Pinus halepensis* Mill y su respuesta a estrés hídrico. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 17: 69-74.
- Naveh, Z. 1990. Fire in the Mediterranean - A landscape ecological perspective. En: J.F. Goldammer, M.J. Jenkins (eds.): *Fire in ecosystems Dynamics*. Proceedings of the Third International Symposium in Freiburg. FRG, SPB Academic Publishing, La Haya, 1-20.
- Naveh, Z. 1975. The evolutionary significance of fire in the Mediterranean region. *Vegetatio*, 29: 199-208.
- Ne'eman, G., Fotheringham, C.J., Keeley, J.E. 1999. Patch to landscape patterns in post fire recruitment of a serotinous conifer. *Plant Ecology*, 145: 235-242.
- Ne'eman, G., Goubitz, S., Nathan, R. 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire-a critical review. *Plant Ecology*, 171: 69-79.
- Ne'eman, G., Trabaud, L (eds.) 2000. *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and Pinus brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, 407 pp.
- Nicotra, A.B., Chazdon, R.L., Iriarte, S.V.B. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology*, 80: 1908-1926.

- Ohlson, M., Zackrisson, O. 1992. Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 1869-1877.
- Ordóñez, J.S. 2004. Análisis y modelización del reclutamiento de *Pinus nigra* en zonas afectadas por grandes incendios. Tesis Doctoral. CREA, Barcelona, 117 pp.
- Ottander, C., Campbell, D., Oquist, G. 1995. Seasonal changes in photosystem II organization and pigment composition in *Pinus sylvestris*. *Planta*, 197:176-183.
- Otto, R., García-del-Rey, E., Gil Muñoz, P., Fernández-Palacios, J.M. 2009. The effect of fire severity on first-year seedling establishment in a *Pinus canariensis* forest on Tenerife, Canary Islands. *European Journal of Forest Research*, DOI: 10.1007/s10342-009-0347-6.
- Outcalt, K.W. 2008. Lightning, fire and longleaf pine: Using natural disturbance to guide management. *Forest Ecology and Management*, 255: 3351-3359.
- Owens, J.N., Kittirat, T., Mahalovich, M.F. 2008. Whitebark pine (*Pinus albicaulis* Engelm.) seed production in natural stands. *Forest Ecology and Management*, 255: 803-809.
- Palik, B., Batzer, D.P., Buech, R., Nichols, D., Cease, K., Egeland, L., Streblov, D.E. 2001. Seasonal pond characteristics across a chronosequence of adjacent forest ages in northern Minnesota, USA. *Wetlands*, 21: 532-542.
- Pardos, M., Ruiz del Castillo, J., Cañellas, I., Montero, G. 2005. Ecophysiology of natural regeneration of forest stands in Spain. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14: 434-445.
- Parker W.C., Mohammed, G.H. 2000. Photosynthetic acclimation of shade-grown red pine (*Pinus resinosa* Ait.) seedlings to a high light environment. *New Forests*, 19: 1-11.
- Parsons, J.J. 1981. Human Influences on the Pine and Laurel Forests of the Canary Islands. *Geographical Review*, 71: 253-271.
- Pausas, J.G. 2004. La recurrencia de incendios en el monte Mediterráneo. En: V.R. Vallejo, J.A. Alloza (eds.): *Avances en el estudio de la gestión del monte Mediterráneo*. Fundación CEAM, 47-64.
- Pausas, J.G., Ouadah, N., Ferran, A., Gimeno, T., Vallejo, R. 2003. Fire severity and seedling establishment in *Pinus halepensis* woodlands, eastern Iberian Peninsula. *Plant Ecology*, 169: 205-213.
- Pérez de Paz, P.L., del Arco Aguilar, M.J., Rodríguez Delgado, O., Acebes Ginovés, J.R., Marrero Gómez, M.V., Wildpret de la Torre, W. 1994a. *Atlas cartográfico de los pinares canarios: III. La Palma*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Santa Cruz de Tenerife, 160 pp.
- Pérez de Paz, P.L., Salas Pascual, M., Rodríguez Delgado, O., Acebes Ginovés, J.R., del Arco Aguilar, M.J., Wildpret de la Torre, W. 1994b. *Atlas cartográfico de los pinares canarios: IV. Gran Canaria y plantaciones de Fuerteventura y Lanzarote*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Santa Cruz de Tenerife, 199 pp.

- Perry, J., N., Liebhold, A., M., Rosenberg, M.S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A., Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial patterns in ecological data. *Ecography*, 25: 578-600.
- Peters, J. 2001. Ecofisiología del pino canario. Tesis Doctoral. Universidad de La Laguna, 257 pp.
- Peters, J., Jiménez, M.S., Morales, D. 1999. Effect of Extreme Temperature on Quantum Yield of Fluorescence and Membrane Leakage of the Canarian Endemic Pine (*Pinus canariensis*). *Zeitschrift für Naturforschung*, 54: 681-687.
- Peters, J., Luis, V., Jiménez, M.S., Gil, P., Morales, D. 2001. Influencia de la luz en el crecimiento y mortalidad de plántulas de *Pinus canariensis*. *Actas del III Congreso Forestal Español*. Junta de Andalucía, Málaga, 363-368.
- Peters, J., Morales, D., Jiménez, M.S. 2003. Gas exchange characteristics of *Pinus canariensis* needles in a forest stand on Tenerife, Canary Islands. *Trees*, 17: 492-500.
- Peters, V.S., Macdonald, S.E., Dale, M.R.T. 2005. The Interaction between Masting and Fire Is Key to White Spruce Regeneration. *Ecology*, 86: 1744-1750.
- Pfeiffer, J.E. 1969. *The emergence of man*. Harper and Row Publisher, Nueva York, 477 pp.
- Pickett, S.T.A. 1989. Space-for-time substitution as an alternative to longterm studies. En: G.E. Likens (ed.), *Long-term studies in Ecology*. Springer Verlag, Nueva York, 110-135.
- Platt, W.J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecological Monographs*, 45: 285-305.
- Ponge, J.F., Andre, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M.C., Gallet, C. 1998. The Forest Regeneration Puzzle. Biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *BioScience*, 48: 523-530.
- Price, R.A., Liston, A., Strauss, S.H. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 49-68.
- Pyne, S.J. 1982. *Fire in America: a cultural history of wildland and rural fire*. NJ: Princeton University Press, Princeton, 654 pp.
- Rando, J.C., Cabrera, V.M., Larruga, J.M., Hernández, M., González, A.M., Pinto, F., Bandelt, H.J. 1999. Phylogeographic patterns of mtDNA reflecting the colonization of the Canary Islands. *Annals of Human Genetics*, 63: 413-428.
- Reich, P.B., Abrams, M.D., Ellsworth, D.S., Kruger, E.L., and Tabone, T.J. 1990. Fire Affects Ecophysiology and Community Dynamics of Central Wisconsin Oak Forest Regeneration. *Ecology*, 71: 2179-2190.
- Reich, P.B., Peterson, D.W., Wedin, D.A., Wrage, K. 2001. Fire and Vegetation Effects on Productivity and Nitrogen Cycling across a Forest-Grassland Continuum. *Ecology*, 82: 1703-1719.

- Retana, J., Espelta, J.M., Habrouk, A., Ordóñez, J.L., Solà-Morales, F. 2002. Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forest changes after a large wildfire in north-eastern Spain. *Ecoscience*, 9: 89-97.
- Richardson, D.M., Rundel, P.W. 1998. Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 3-46.
- Ripley, B.D. 1976. The second-order analysis of stationary point processes. *Journal of Applied Probability*, 13: 255-266.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Statistical Methodology)*, 39: 172-212.
- Robakowski, P. 2005. Susceptibility to low-temperature photoinhibition in three conifers differing in successional status. *Tree Physiology*, 25: 1151-1160.
- Rodrigo, A., Quintana, V., Retana, J. 2007. Fire reduces *Pinus pinea* distribution in the northeastern Iberian Peninsula. *Ecoscience*, 14:23-30.
- Rodríguez, A., Durán, J., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009. Short-term wildfire effects on the spatial pattern and scale of labile organic-N and inorganic-N and P pools. *Forest Ecology and Management*, 257: 739-746.
- Rodríguez, A., Durán, J., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009. Wildfire changes the spatial pattern of soil nutrient availability in *Pinus canariensis* forests. *Annals of Forest Science*, 66: article 210. DOI: 10.1051/forest/2008092.
- Romme, W.H., Tinker, D.B., Stakes, G.K., Turner, M.G. 2008. Does inorganic nitrogen limit plant growth 3–5 years after fire in a Wyoming, USA, lodgepole pine forest? *Forest Ecology and Management*, 257: 829-835.
- Rosenberg, M.S., Anderson, C.D. 2009. *PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. User's Manual*. Disponible en: <http://www.passagesoftware.net>.
- Rowe, N.P., Jones, T.P. 2000. Devonian charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 164: 331-338.
- Rozas, V., Fernández Prieto, J.A. 2000. Competition, mortality, and development of spatial patterns in two Cantabrian populations of *Fagus sylvatica* L. (fagaceae). *Anales Jardín Botánico de Madrid*, 58: 117-131.
- Ryan, K.C. 2000. Global Change and Wildland Fire. En: J.K. Brown, J.K. Smith (eds.): *Wildland fire in ecosystems: effects of fire on flora*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 175-183.
- Ryan, K.C., Reinhardt, E.D. 1988. Predicting postfire mortality of seven western conifers. *Canadian Journal of Forest Research*, 18: 1291-1297.
- Sánchez-Pinto, L. 2007. El pino canario. *Rincones del Atlántico*, 4: 21.

- Saroussi, S., Beer, S. 2007. Alpha and quantum yield of aquatic plants derived from PAM fluorometry: Uses and misuses. Short communication. *Aquatic Botany*, 86: 89-92.
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. En: E.D. Schulze, M.M. Caldwell (eds.): *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer, Berlín, 49-70.
- Schupp, E.W., Fuentes, M. 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, 2: 267-275.
- Shibata, M., Nakashizuka, T. 1995. Seed and seedling demography of four cooccurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 76: 1099-1108.
- Silvertown, J., Antonovics, J., (eds.). 2001. *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*. Blackwell Science, Oxford, 438 pp.
- Silvertown, J.W. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, Londres, 209 pp.
- Silvertown, J.W., Lovett Doust, J. 1993. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford, 210 pp.
- Skordilis, A., Thanos, C.A. 1995. Seed stratification and germination strategy in the Mediterranean pines *Pinus brutia* and *Pinus halepensis*. *Seed Science Research*, 5: 151-160.
- Smith, C.W., Tunison, J.T. 1992. Fire and alien plants in Hawaii: Research and management implications for native ecosystems. En: C.P. Stone, T. Tunison, J.M. Scott (eds.): *Alien Plant Invasions in Native Ecosystems in Hawaii: Management and Research*. University of Hawaii Press, Honolulu, 394-108.
- Snaydon, R.W. 1962. Micro-distribution of *Trifolium repens* and its relation to soil factors. *Journal of Ecology*, 50: 133-143.
- Solla-Gullón, F., Santalla, M., Pérez-Cruzado, C., Merino, A., Rodríguez-Soalleiro, R. 2008. Response of *Pinus radiata* seedlings to application of mixed wood-bark ash at planting in a temperate region: Nutrition and growth. *Forest Ecology and Management*, 255: 3873-3884.
- Spanos, I.A., Daskalakou, E.N., Thanos, C.A. 2000. Postfire, natural regeneration of *Pinus brutia* forests in Thasos Island, Greece. *Acta Oecologica*, 21: 13-20.
- Šrůtek, M., Doležal, J., Hara, T. 2002. Spatial Structure and Associations in a *Pinus canariensis* Population at the Treeline, Pico del Teide, Tenerife, Canary Islands. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34: 201-210.
- Stähli, M., Finsinger, W., Tinner, W., Allgöwer, B. 2006. Wildfire history and fire ecology of the Swiss National Park (Central Alps): new evidence from charcoal, pollen and plant macrofossils. *The Holocene*, 16: 805-817.

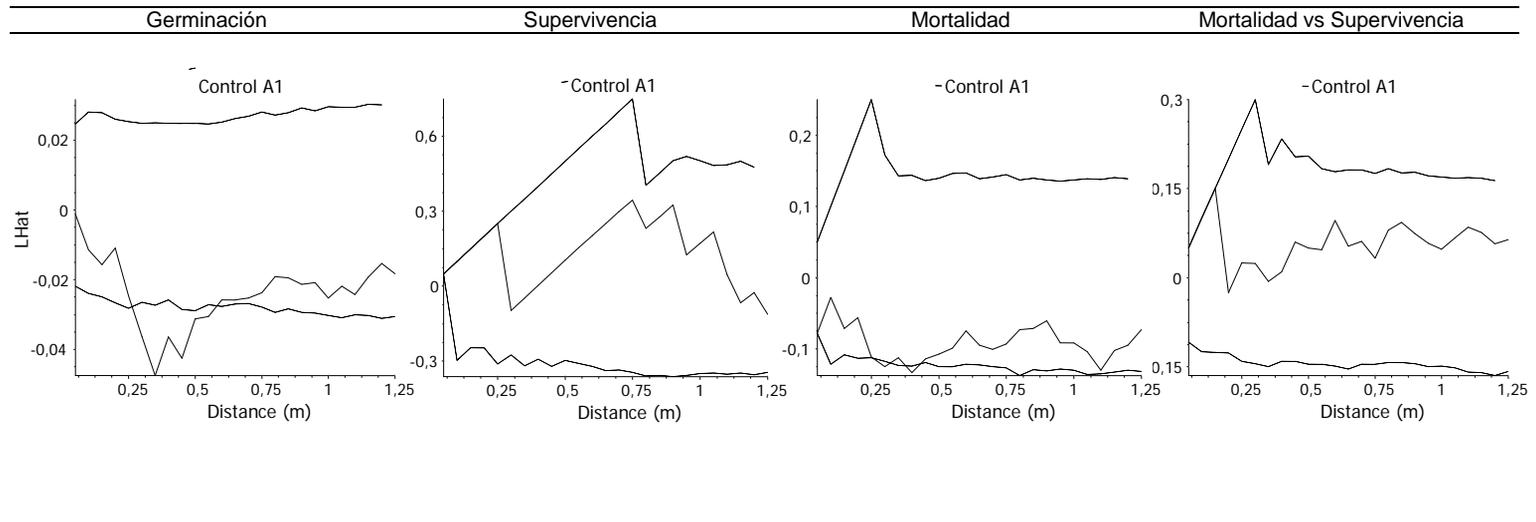
- Stephens, S.L., Libby, W.J. 2006. Anthropogenic fire and bark thickness in coastal and island pine populations from Alta and Baja California. *Journal of Biogeography*, 33: 648-652.
- Strand, M., Lundmark, T., Söderbergh, I., Mellander, P. 2002. Impacts of seasonal air and soil temperatures on photosynthesis in Scots pine trees. *Tree Physiology*, 22: 839-847.
- Szwagrzyk, J., Czerwczak, M. 1993. Spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris*-*Fagus sylvatica* forest. *Journal of Vegetation Science*, 7: 789-798.
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A., Gil, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171: 53-68.
- 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. *Journal of Ecology*, 89: 629-638.
- Tausz, M., Peters, J., Jimenez, M.S., Morales, D., Grill, D. 1998. Element contents and stress-physiological characterization of *Pinus canariensis* needles in Mediterranean type field stands in Tenerife. *Chemosphere*, 36: 1019-1023.
- Thanos, C.A., Daskalidou, E.N., Nikolaidou, S. 1996. Early post-fire regeneration of a *Pinus halepensis* forest on Mount Parnis, Greece. *Journal of Vegetation Science*, 7: 273-280.
- Thanos, C.A., Doussi, M.A. 2000. Post-fire regeneration of *Pinus brutia* forests. En: G. Ne'eman, L. Trabaud: *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, 291-301.
- Thanos, C.A., Marcou, S. 1991. Post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystems of Samos Island (Greece): 6 years after. *Acta Oecologica*, 12: 633-642.
- Thanos, C.A., Marcou, S. 1993. Natural regeneration of *Pinus brutia* forests in Samos island. Key events during the first 10 years of the postfire period. En: Book of papers, International Symposium on *Pinus brutia* Ten. Ankara. Ministry of Forestry, Turquía, 176-183.
- Thanos, C.A., Marcou, S., Christodoulakis, D., Yannitsaros, A. 1989. Early post-fire regeneration in *Pinus brutia* forest ecosystems of Samos island (Greece). *Acta Oecologica*, 10: 79-94.
- Thompson, K., Grime, J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67: 893-921.
- Tilman, D., Kareiva, P. (eds.). 1997. *Spatial Ecology: the Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions*. Princeton University Press, Princeton, 365pp.
- Tíscar Oliver, P.A. 2007. Dinámica de regeneración de *Pinus nigra* subsp. *salzmannii* al sur de su área de distribución: etapas, procesos y factores implicados. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 16: 124-135.

- Trabaud, L., Michels, C., Grosman, J. 1985. Recovery of burnt *Pinus halepensis* Mill. forests. II. Pine reconstitution after wildfire. *Forest Ecology and Management*, 13: 167-179.
- Tsitoni, T. 1997. Conditions determining natural regeneration after wildfires in the *Pinus halepensis* (Miller, 1768) forests of Kassandra Peninsula (North Greece). *Forest Ecology and Management*, 92: 199-208.
- Turner, M.G., Turner, D.M., Romme, W.H., Tinker, D.B. 2007. Cone production in young post-fire *Pinus contorta* stands in Greater Yellowstone (USA). *Forest Ecology and Management*, 242: 119-126.
- Vega, J.A., Fernández, C., Pérez-Gorostiaga, P., Fonturbel, T. 2008. The influence of fire severity, serotiny, and post-fire management on *Pinus pinaster* Ait. recruitment in three burnt areas in Galicia (NW Spain). *Forest Ecology and Management*, 256: 1596-1603.
- Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 2002. Plan Forestal de Canarias. Islas Canarias (publicación en línea): <http://www.gobiernodecanarias.org/cmoyot/medioambiente/medionatural/forestal/planforestal/planforestal.pdf>.
- Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Peñuelas, J.L., Planelles, R. 2005. Effect of nitrogen fertilization in the nursery on the drought and frost resistance of Mediterranean forest species. *Investigación agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14: 408-418.
- Vines, R.G. 1968. Heat transfer through bark, and the resistance of trees to fire. *Australian Journal of Botany*, 16: 499-514.
- Visauta, B. 2007. *Análisis estadístico con SPSS 14. Estadística básica*. 3ª edición. Mc Graw Hill, Madrid, 281 pp.
- Walker, T.W., Syers, J.K. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15:1-19.
- Wang, X., Tsumura, Y., Yoshimaru, H., Nagasaka, K., Szmidt, A.E. 1999. Phylogenetic relationships of eurasian pines (*Pinus*, Pinaceae) based on chloroplast RBCL, MATK, RPL20-RPS18 spacer, and TRNV intron sequences. *American Journal of Botany*, 86: 1742-1753.
- Whelan, R.J. 2002. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge, 346pp.
- White, P.S., Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany*, 62: 399-499.
- White, P.S., Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. En: S.T.A. Pickett, P.S. White (eds.): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Londres, 3-13.
- Wiegand, T., Jeltsch, F., Hanski, I., Grimm, V. 2003. Using pattern-oriented modeling for revealing hidden information: a key for reconciling ecological theory and application. *Oikos*, 100: 209-222.

- Willson, M., Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. En: M. Fenner (ed.): *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. 2nd edition. CAB International, Wallingford, 85-110.
- Wimberly, M.C., Spies, T.A. 2001. Influences of Environment and Disturbance on Forest Patterns in Coastal Oregon Watersheds. *Ecology*, 82: 1443-1459.
- Wright, H.A., Bailey, A.W. 1982. Fire ecology: United States and southern Canada. John Wiley and Sons, Nueva York, 501 pp.
- Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd edition. Prentice-Hall International Editions, Nueva Jersey, 718 pp.
- Zhu, J., Matsuzaki, T., Lee, F., Gonda, Y. 2003. Effect of gap size created by thinning on seedling emergency, survival and establishment in a coastal pine forest. *Forest Ecology and Management*, 182: 339-354.

Anexo

Patrones de distribución de plántulas de *Pinus canariensis* encontrados mediante el análisis de la función K expresada como L en cada subparcela del estudio. El eje vertical LHat señala los valores de la función L. El eje horizontal señala la escala en metros desde el centro del círculo. La línea sólida indica los valores de L observados en el campo en las diferentes escalas, las líneas de puntos inferior y superior indican los límites del intervalo de confianza del 95% obtenido mediante la 1.000 aleatorizaciones. La primera columna muestra los patrones obtenidos para la germinación; la segunda columna los obtenidos para la supervivencia; la tercera columna los patrones de la mortalidad; la cuarta columna muestra los patrones obtenidos en el análisis bivalente de la relación espacial entre la mortalidad y la supervivencia. Los espacios vacíos indican que para esa subparcela no había un número de plántulas suficientes para hacer el análisis.

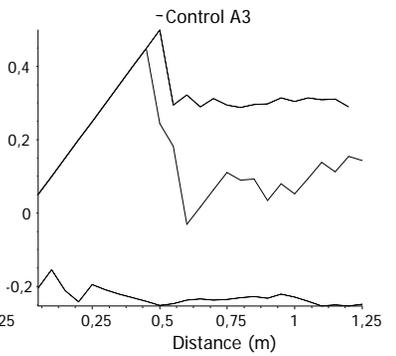
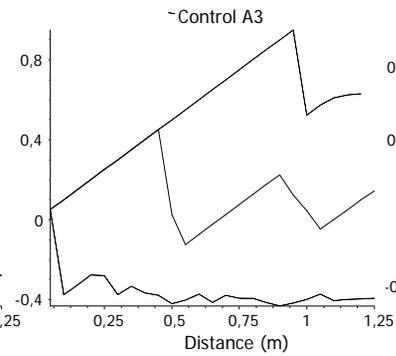
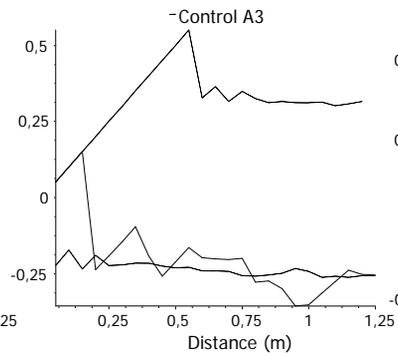
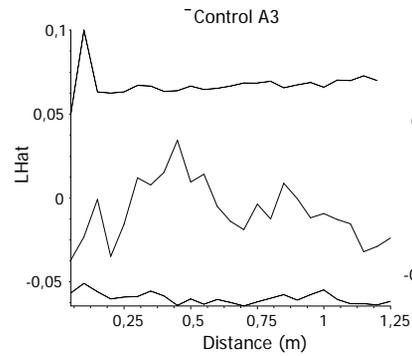
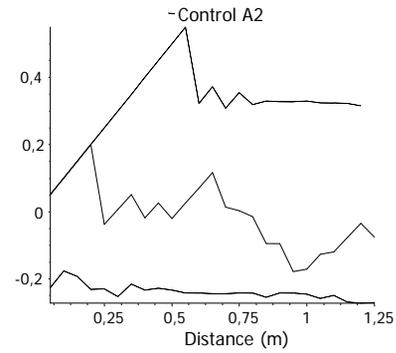
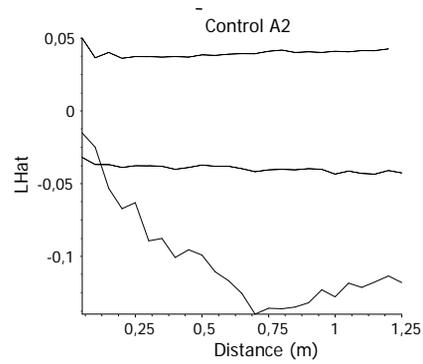


Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

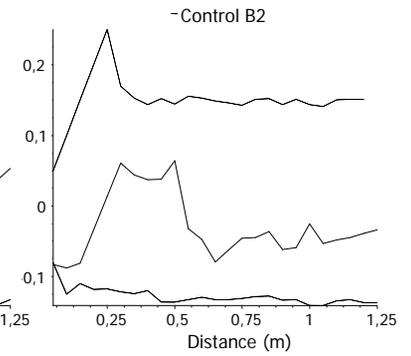
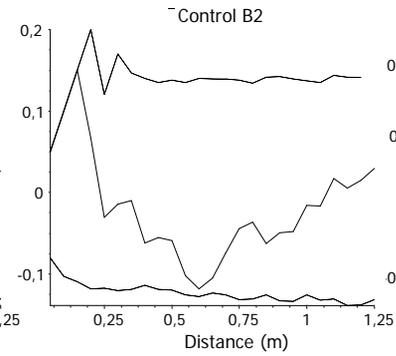
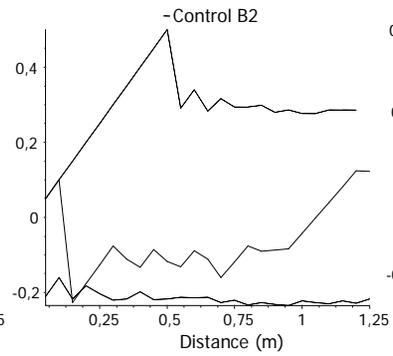
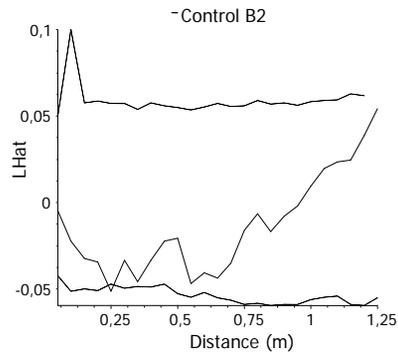
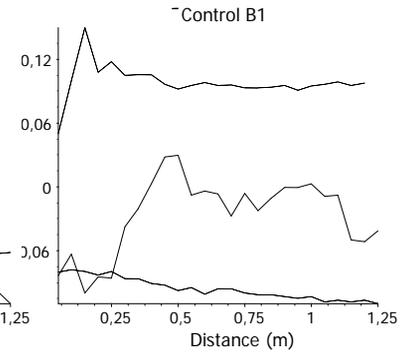
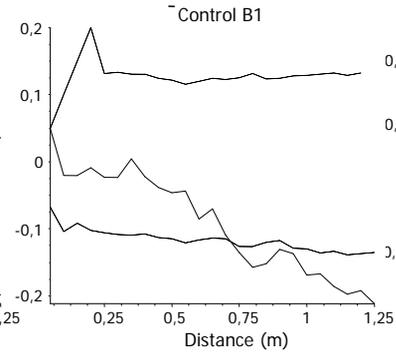
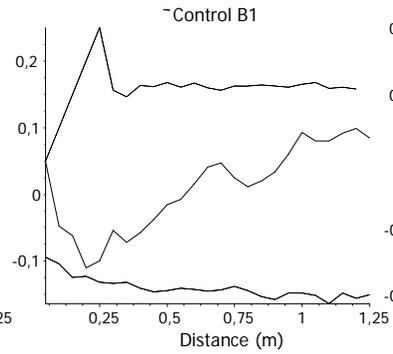
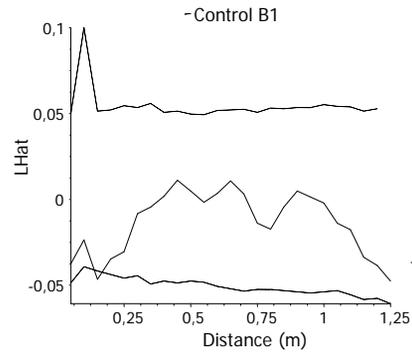


Germinación

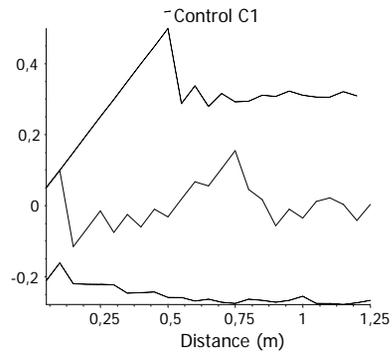
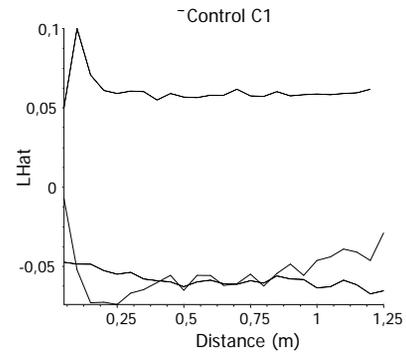
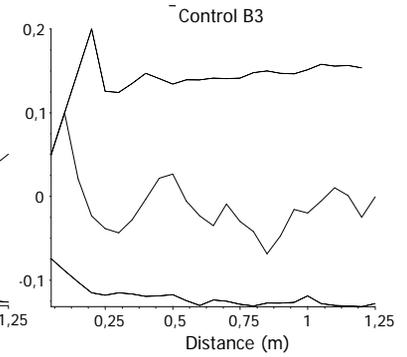
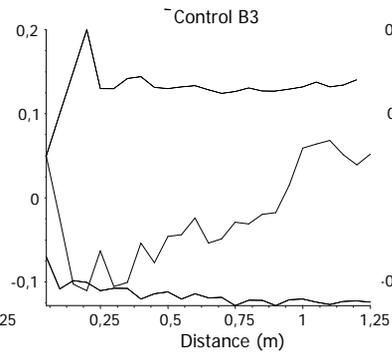
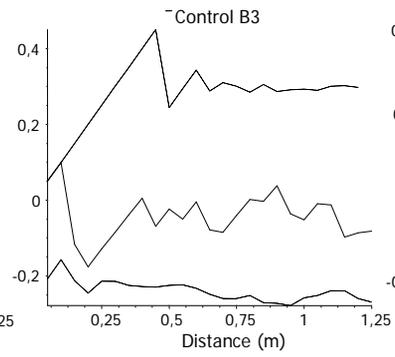
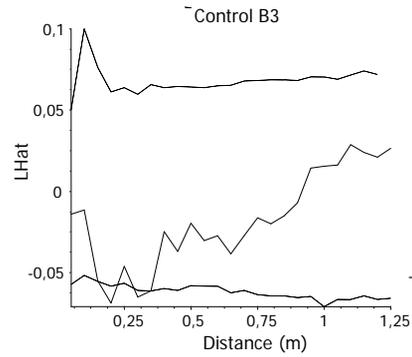
Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia



Germinación**Supervivencia****Mortalidad****Mortalidad vs Supervivencia**

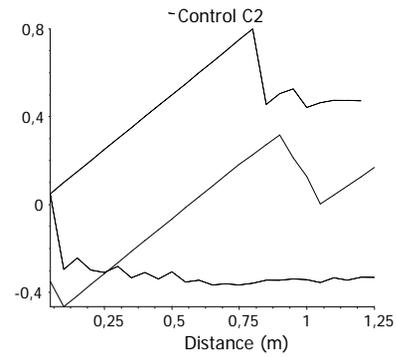
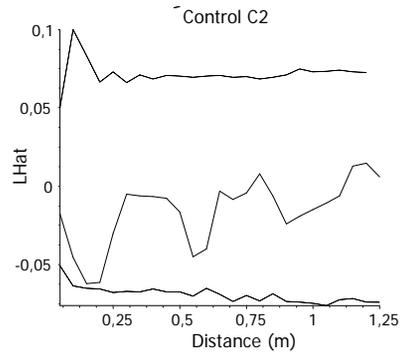


Germinación

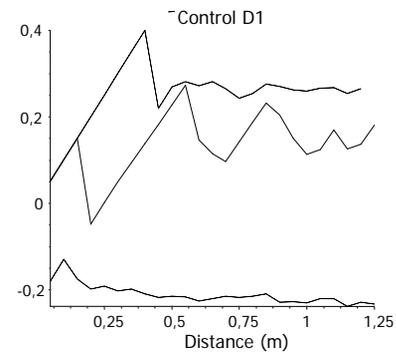
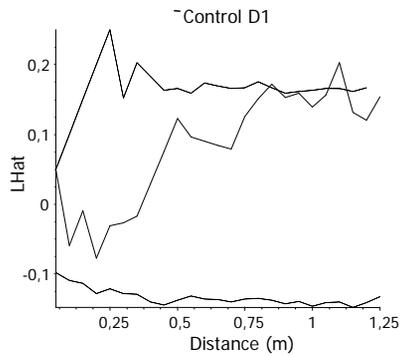
Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

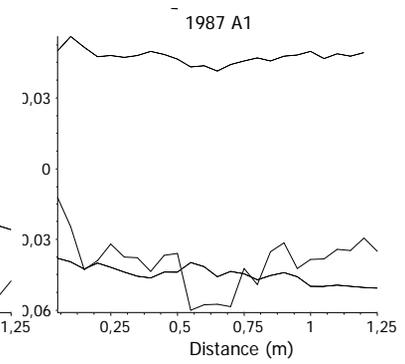
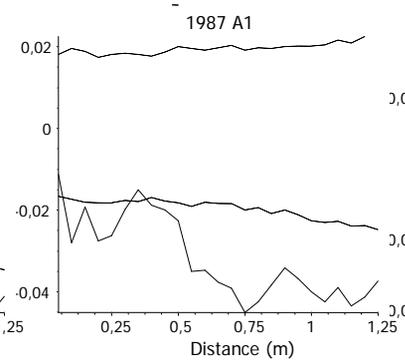
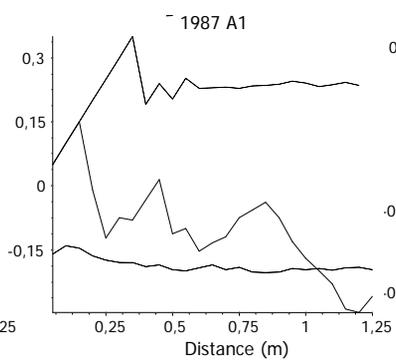
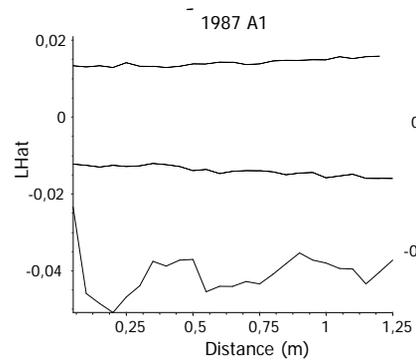
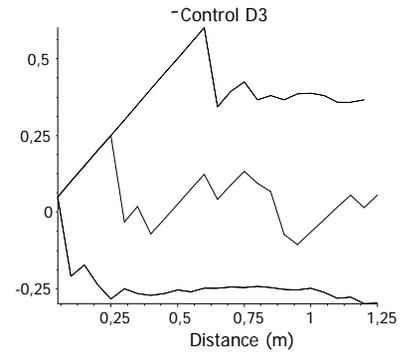
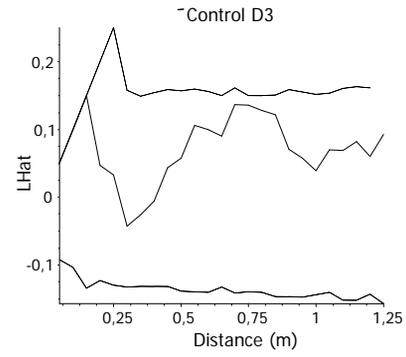


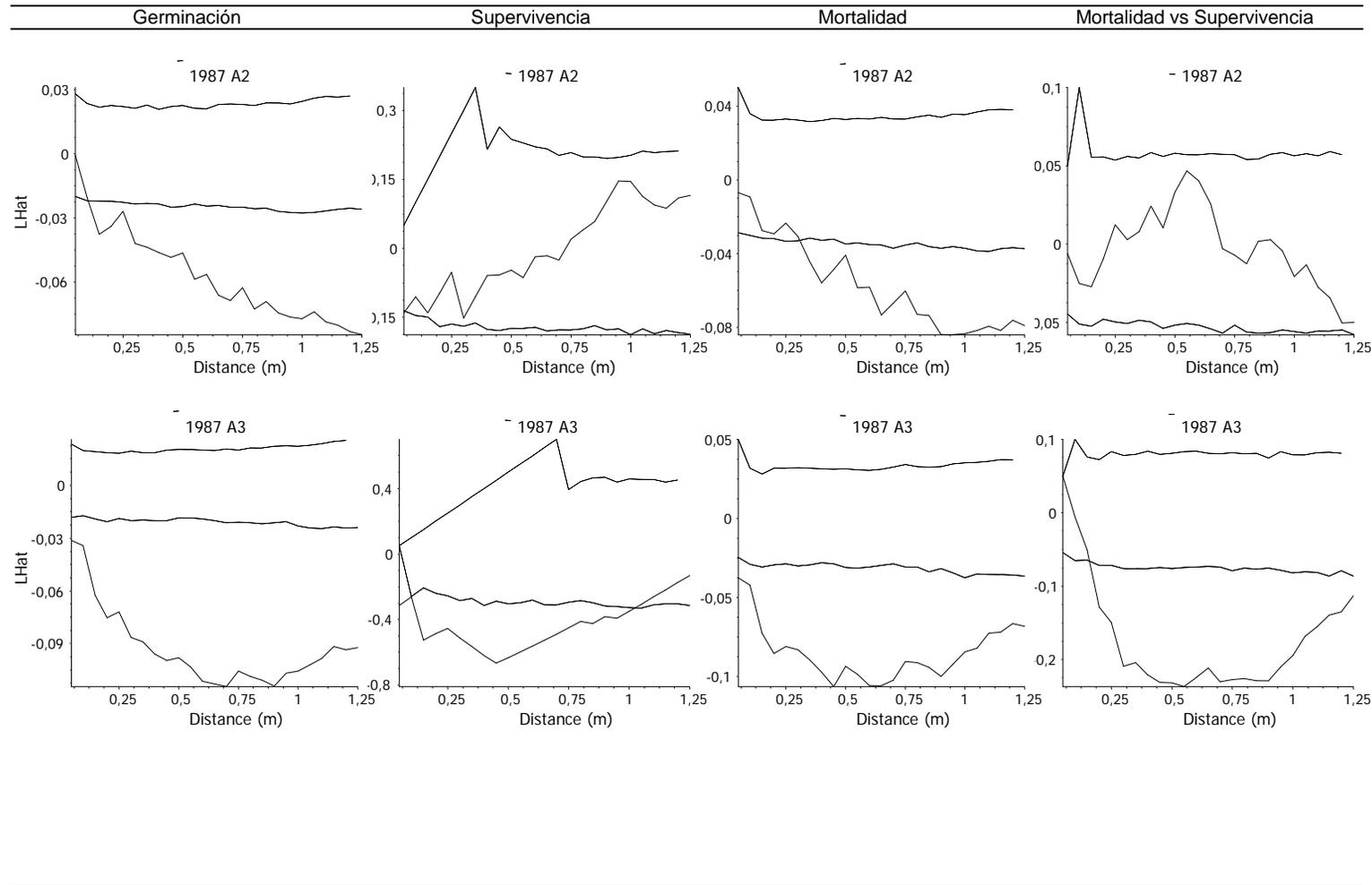
Control C3 no tiene plántulas suficientes para realizar los análisis



Germinación	Supervivencia	Mortalidad	Mortalidad vs Supervivencia
-------------	---------------	------------	-----------------------------

Control D2 no tiene plántulas suficientes para realizar los análisis



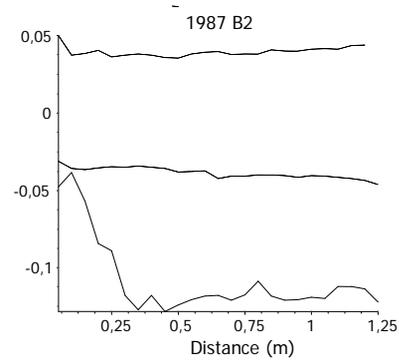
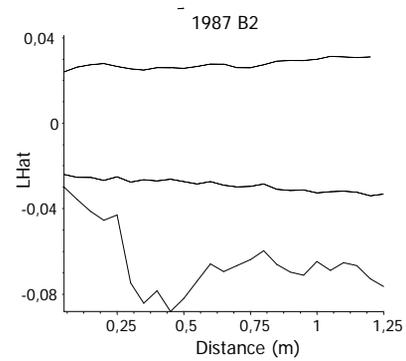
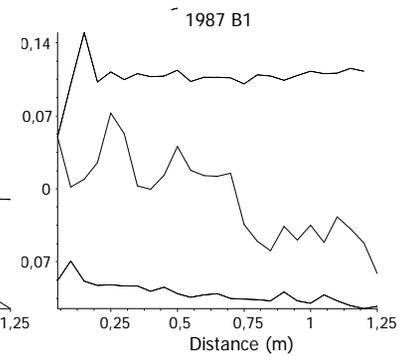
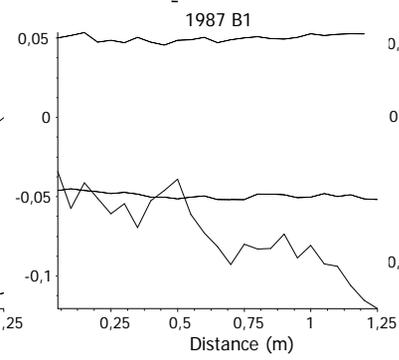
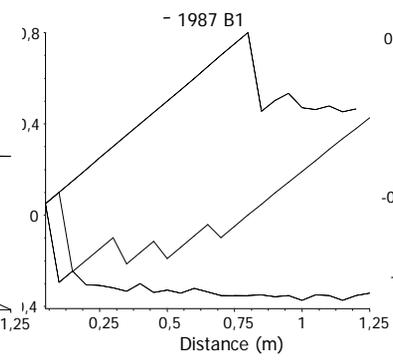
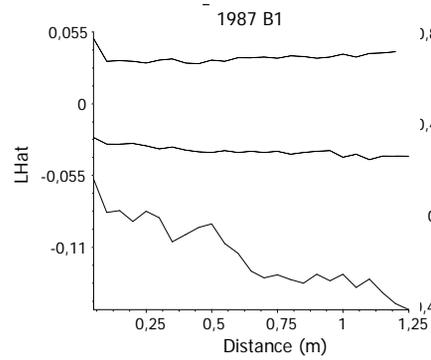


Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

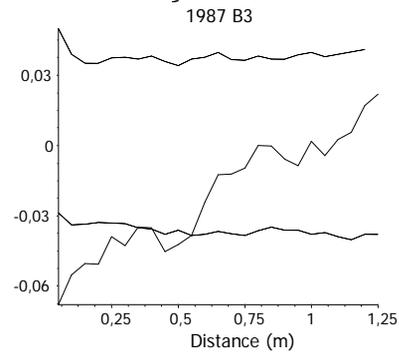
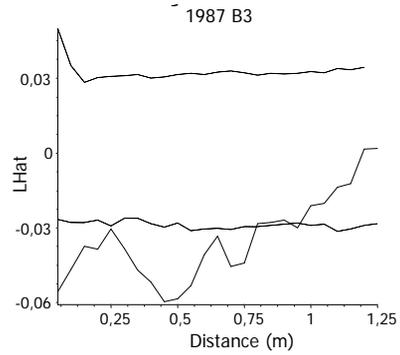


Germinación

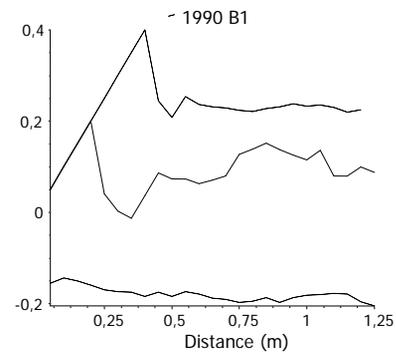
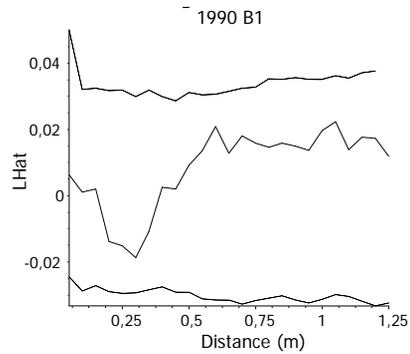
Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia



1990 A1 no tiene plántulas suficientes para realizar los análisis
1990 A2 no tiene plántulas suficientes para realizar los análisis
1990 A3 no tiene plántulas suficientes para realizar los análisis

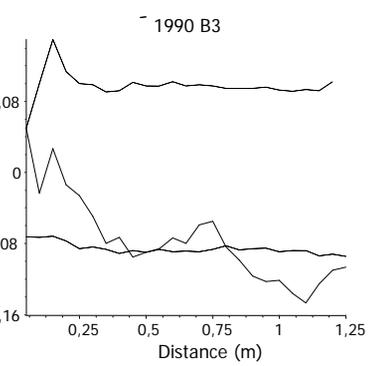
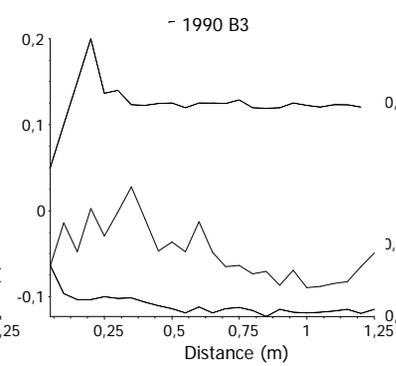
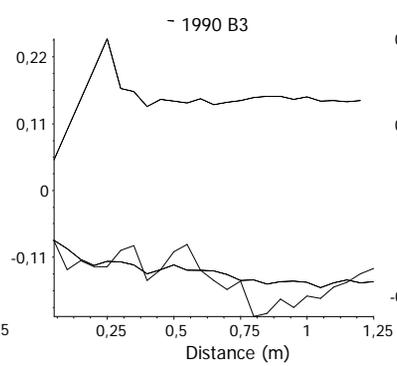
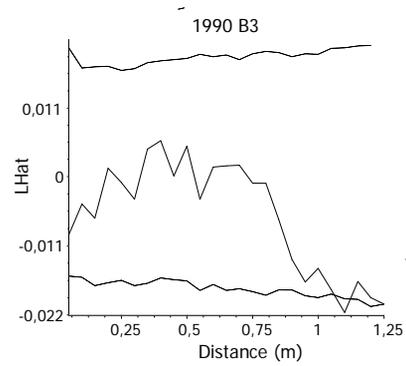
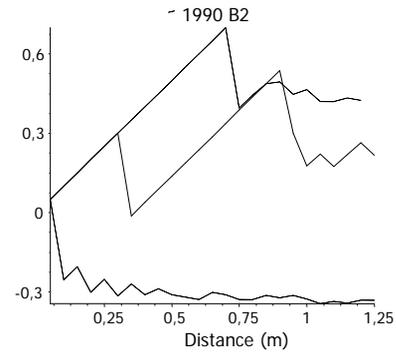
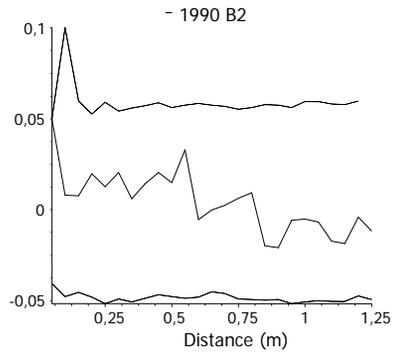


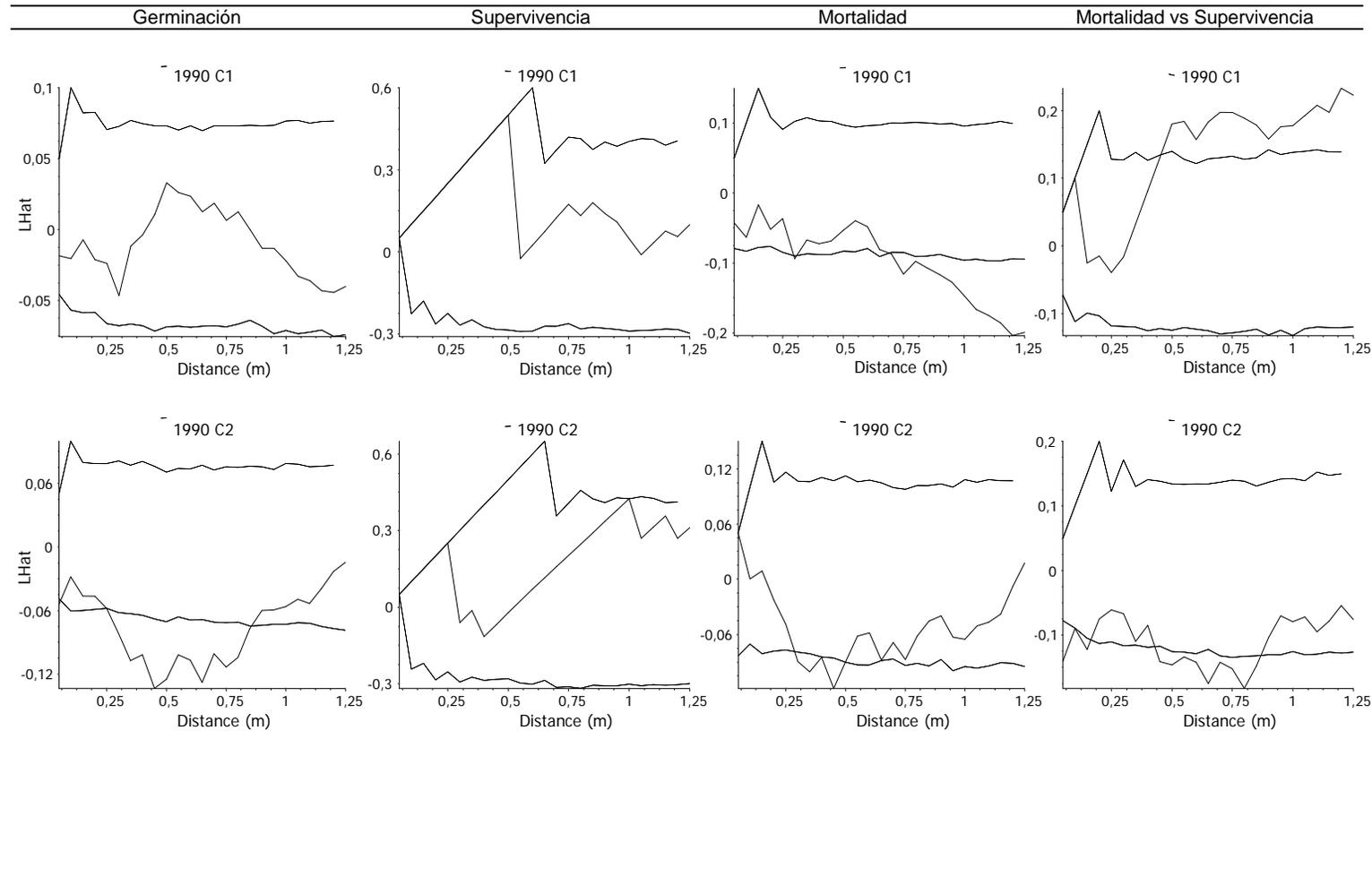
Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia



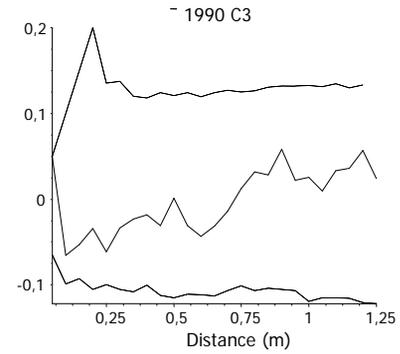
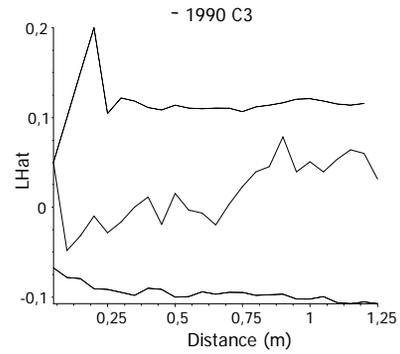


Germinación

Supervivencia

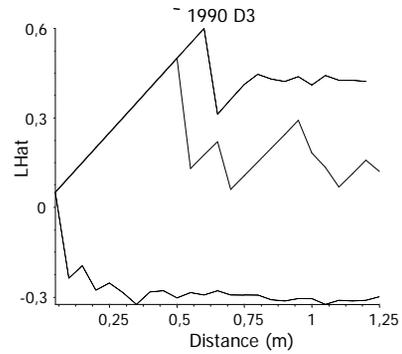
Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia



1990 D1 no tiene plántulas suficientes para realizar los análisis

1990 D2 no tiene plántulas suficientes para realizar los análisis

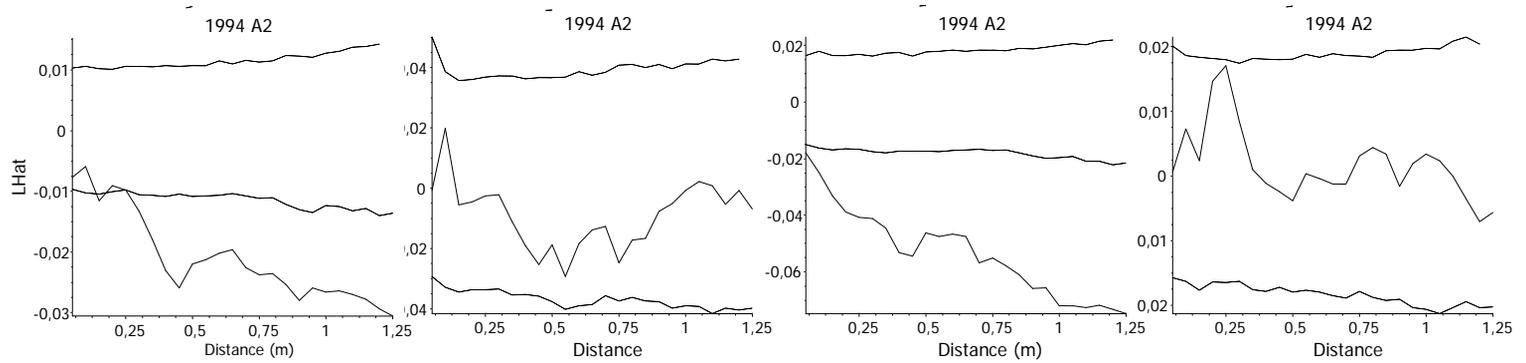
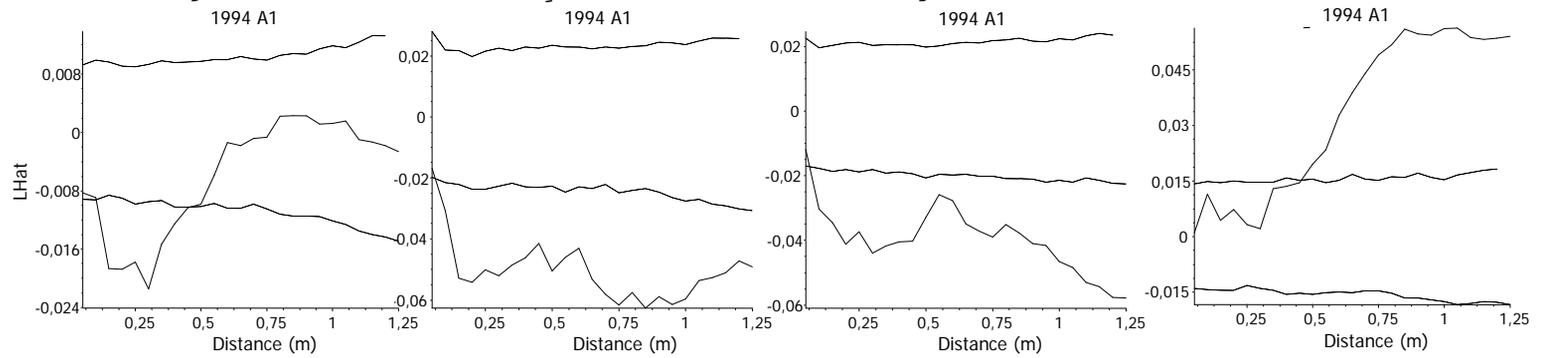


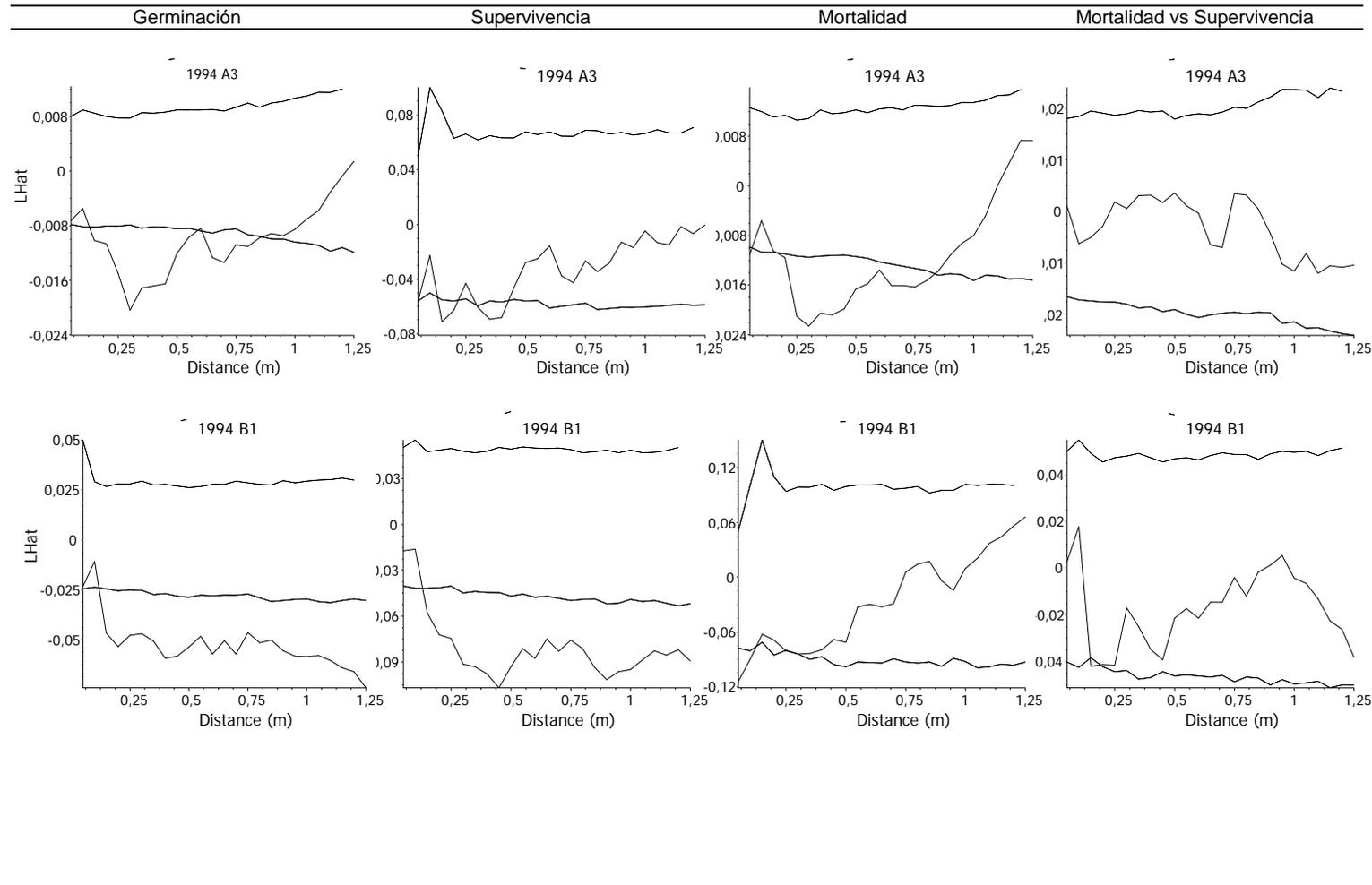
Germinación

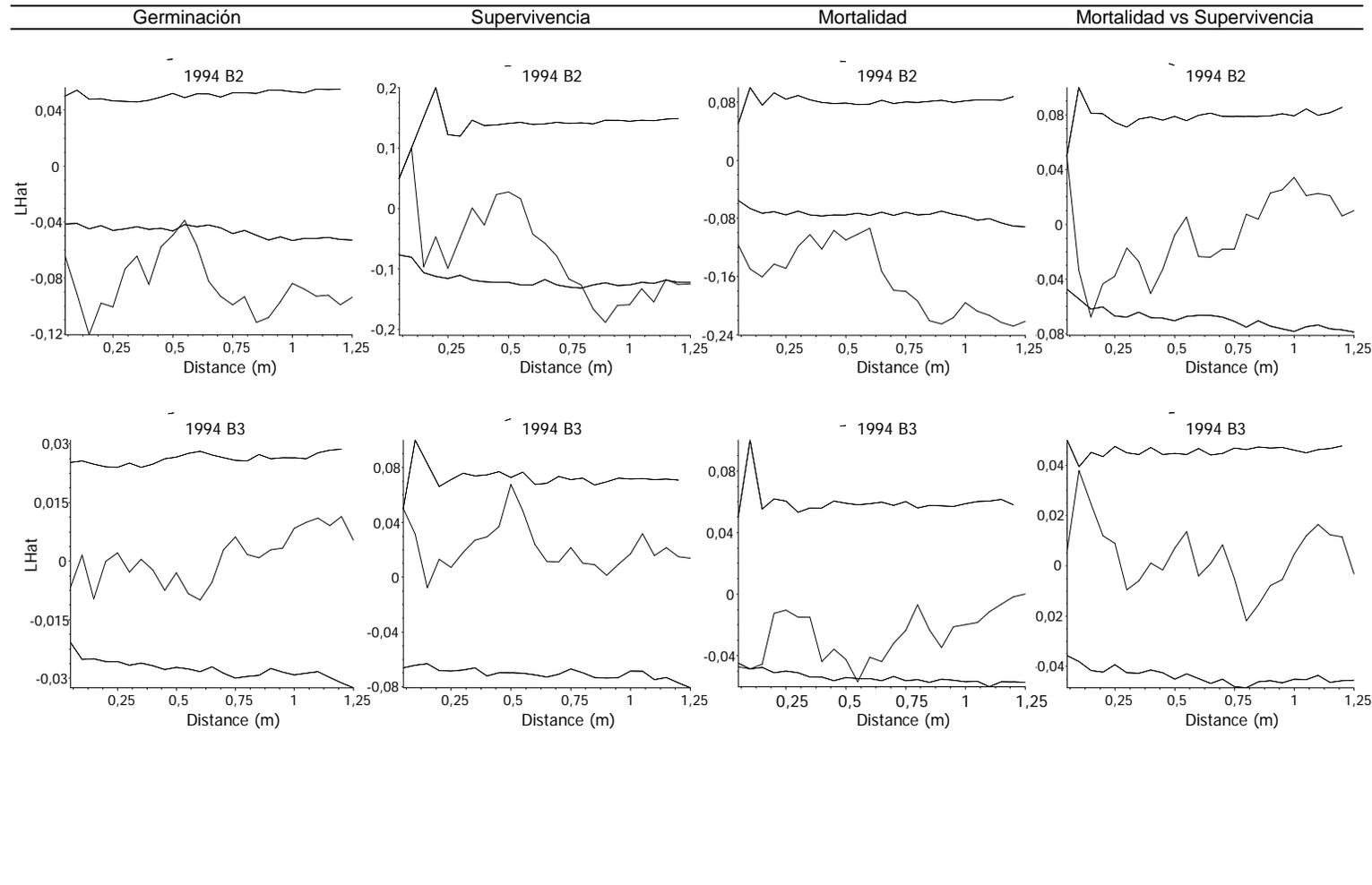
Supervivencia

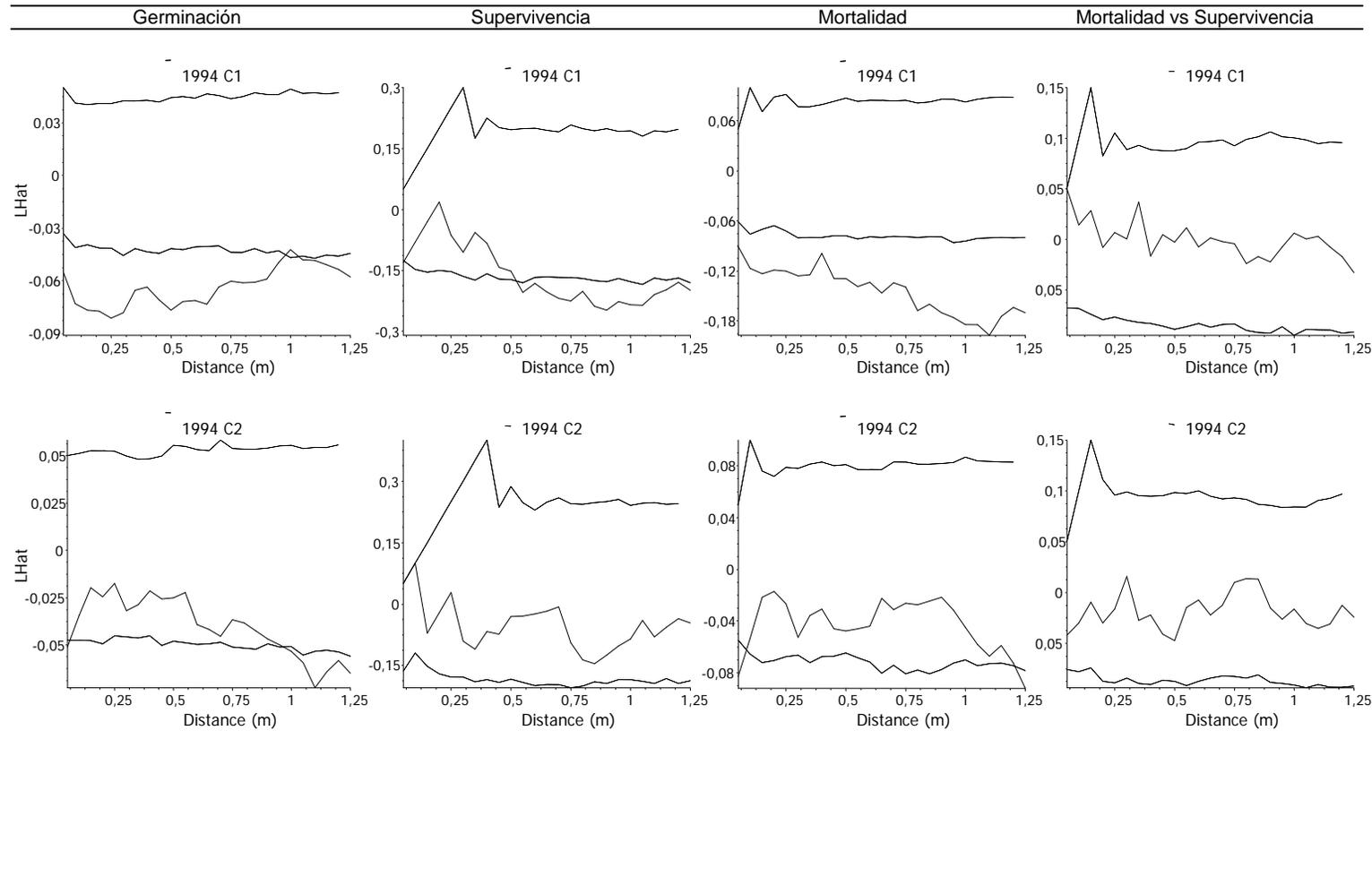
Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia







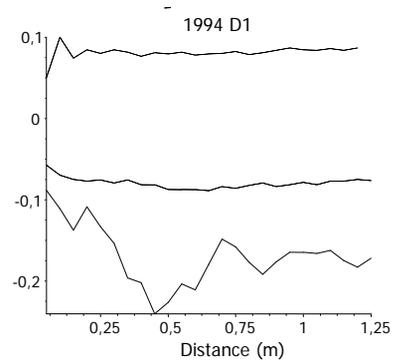
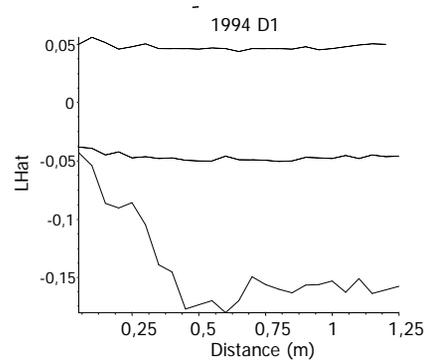
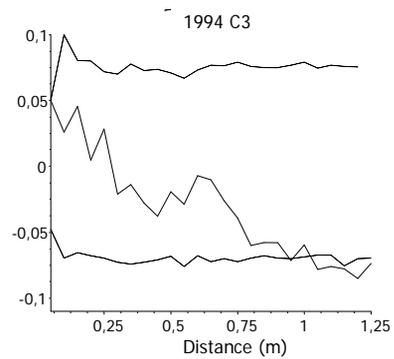
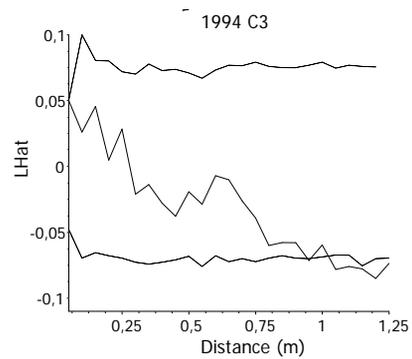


Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

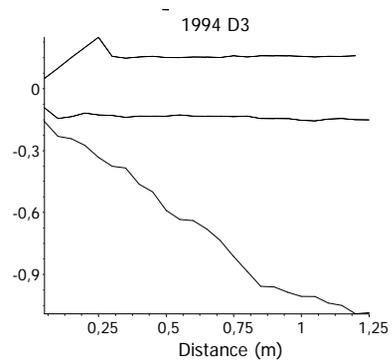
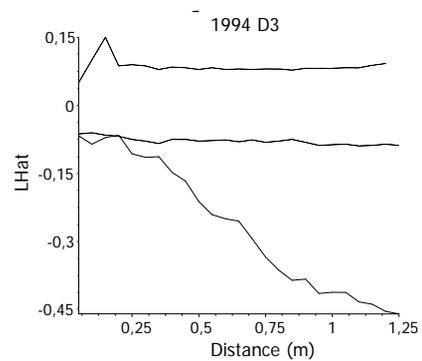
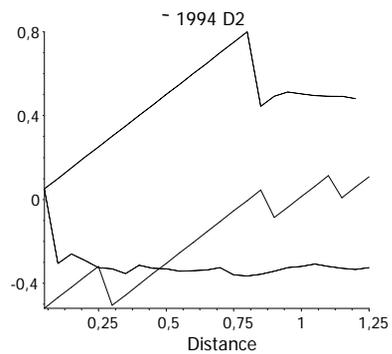
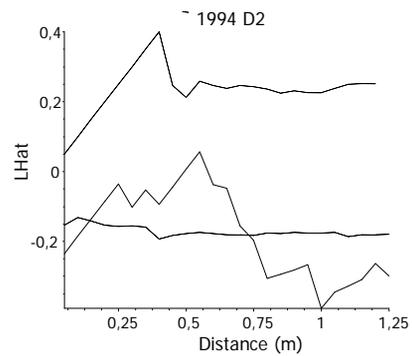


Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

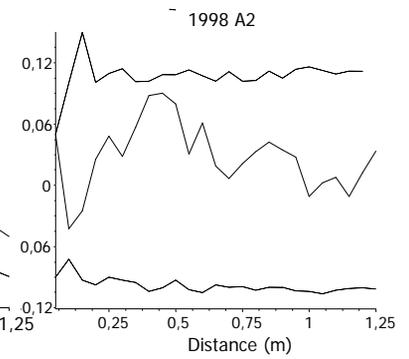
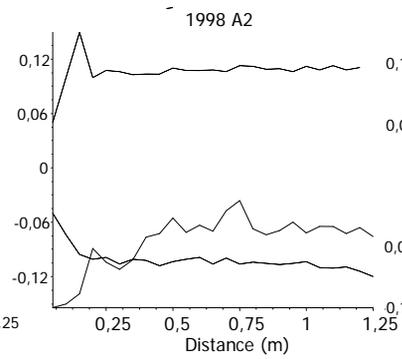
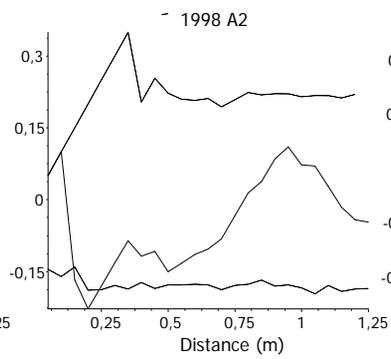
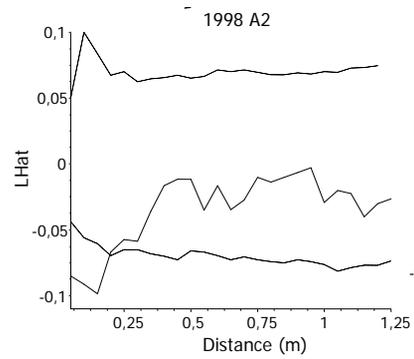
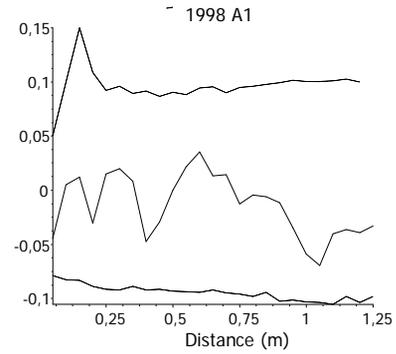
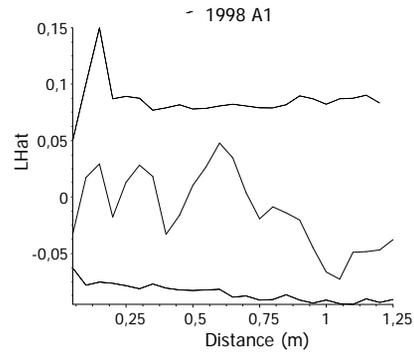


Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

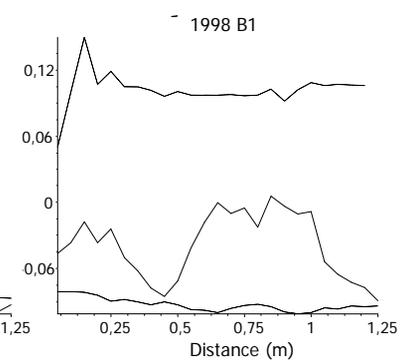
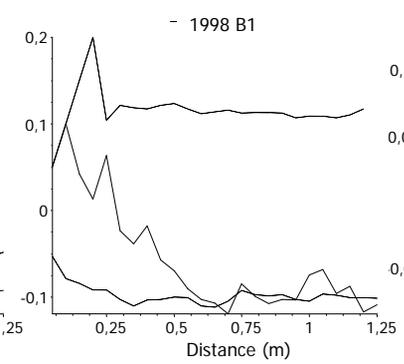
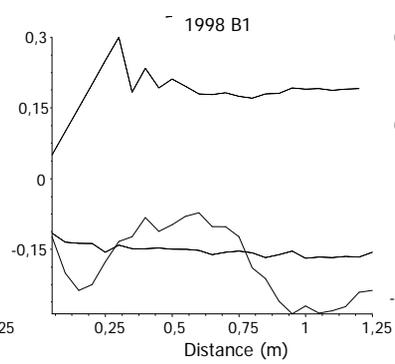
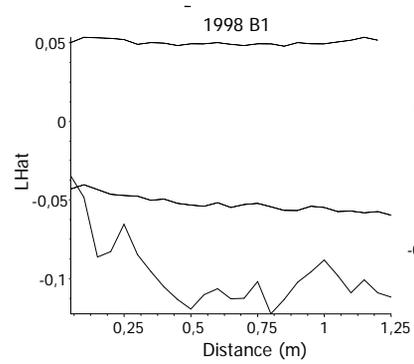
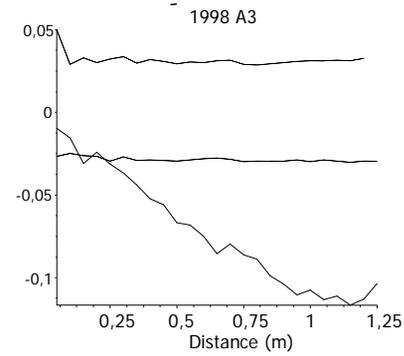
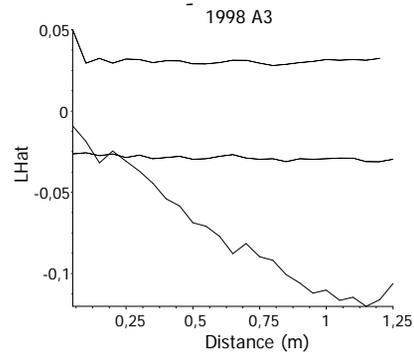


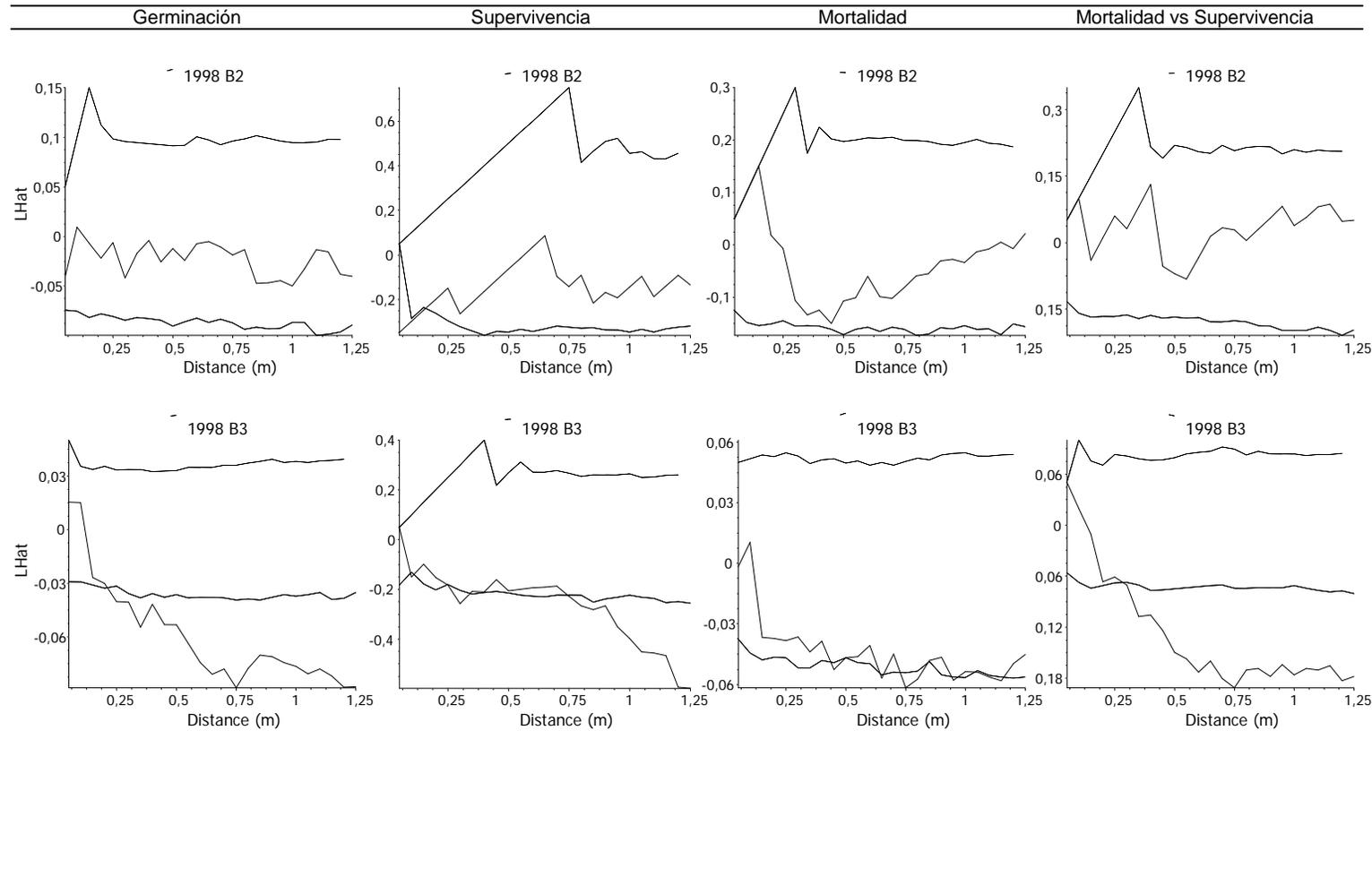
Germinación

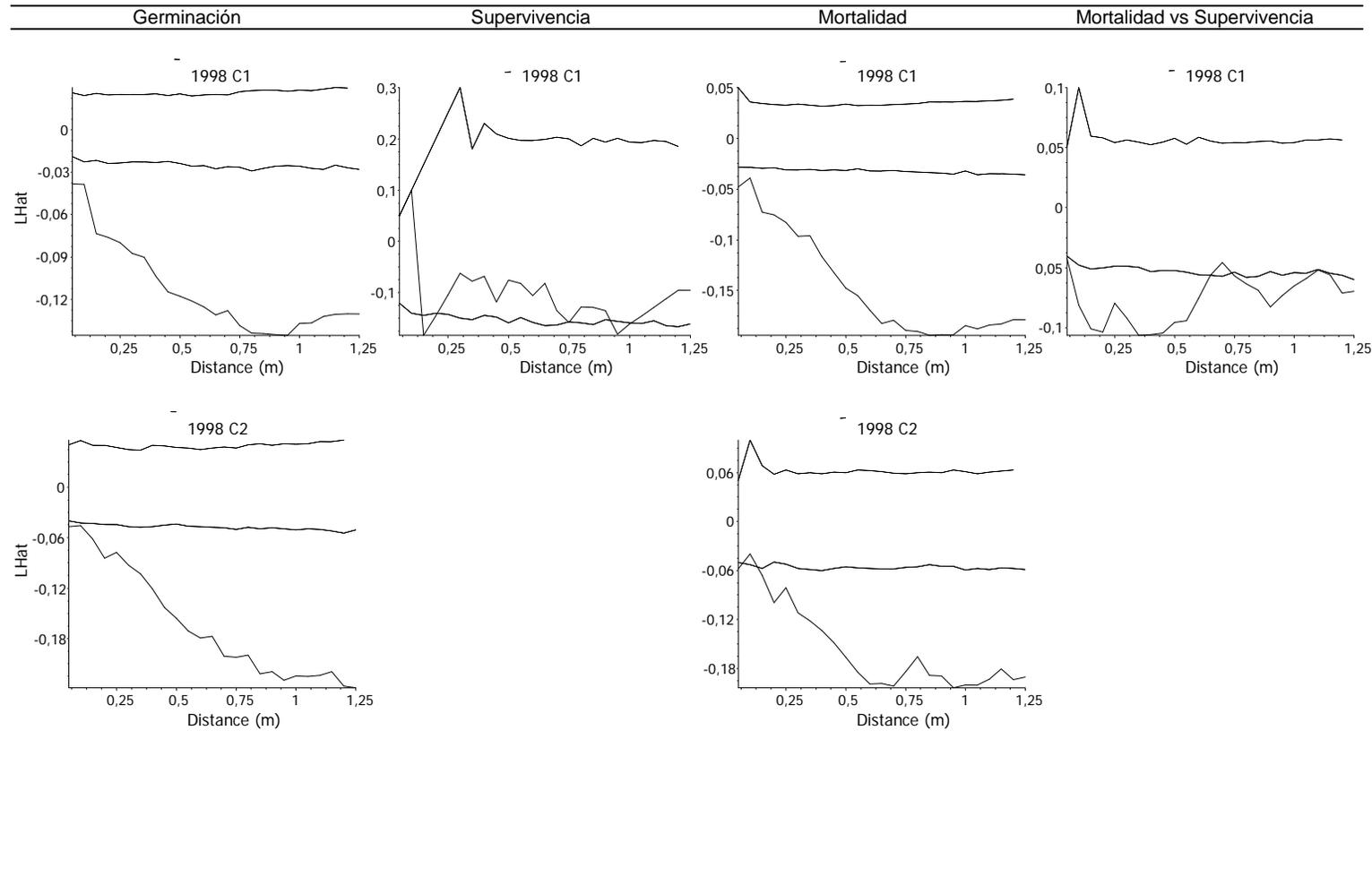
Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia





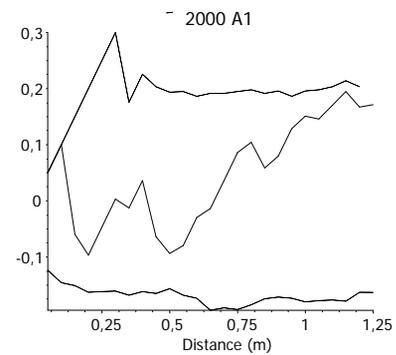
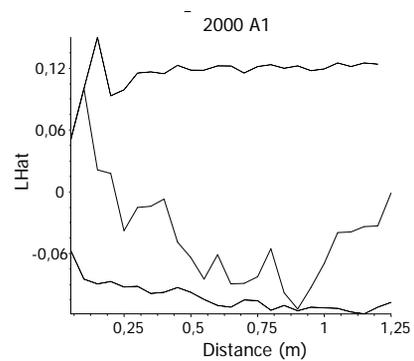
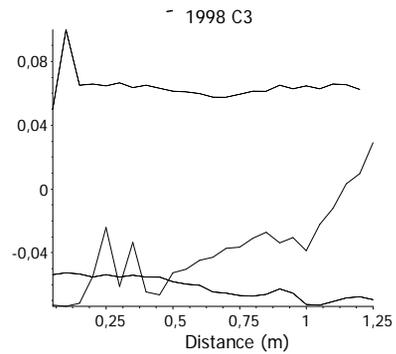
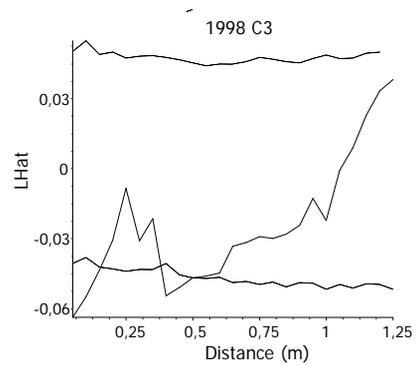


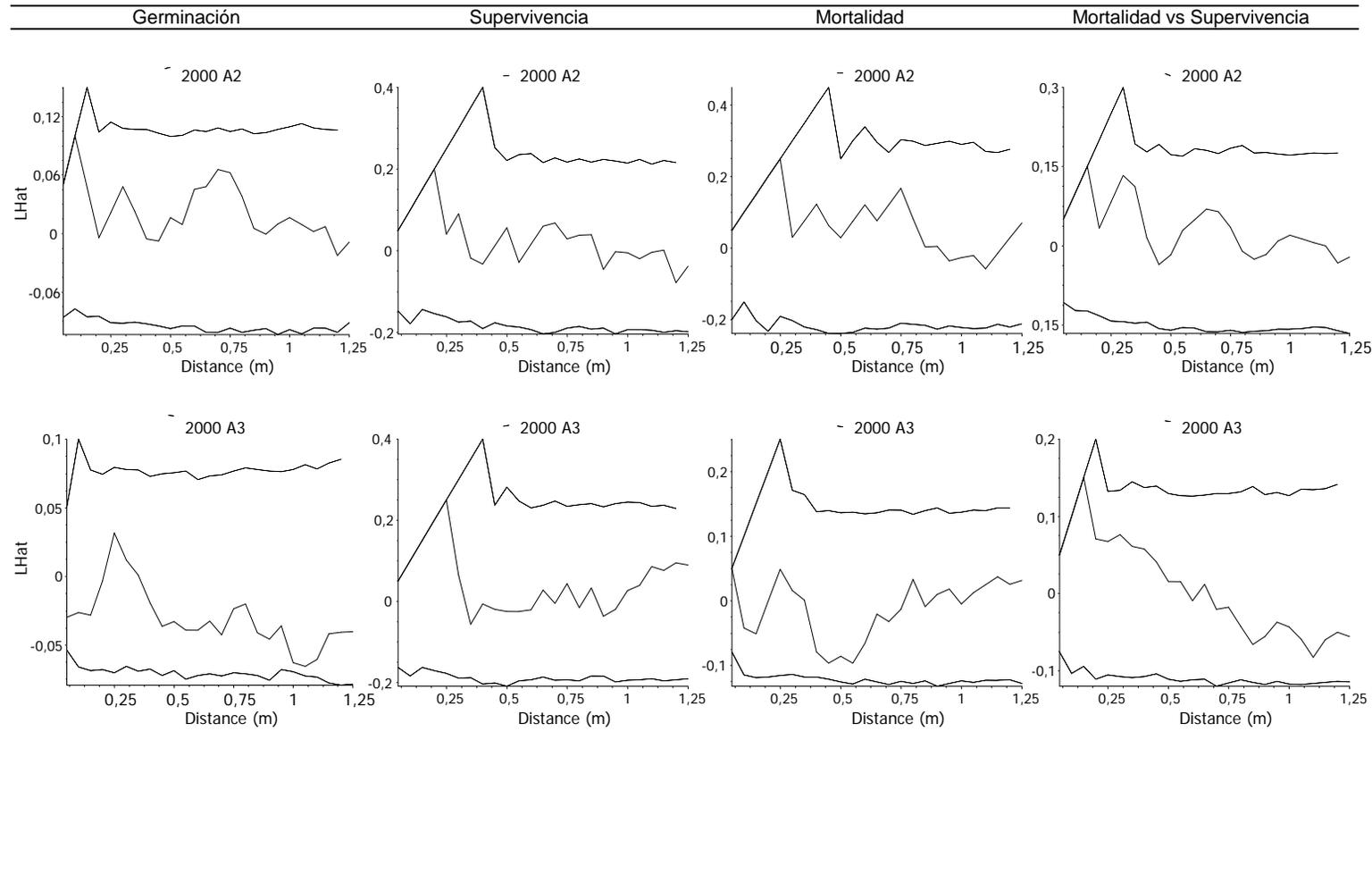
Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia



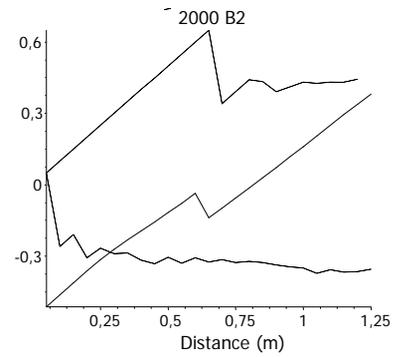
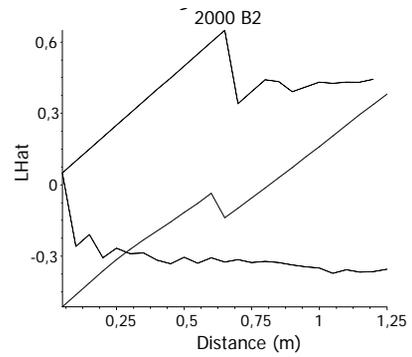
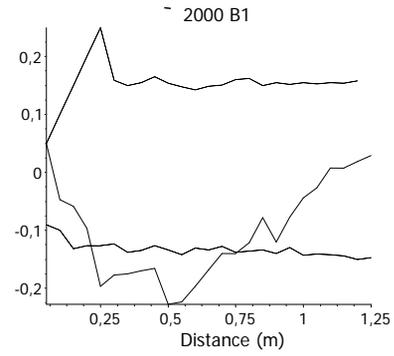
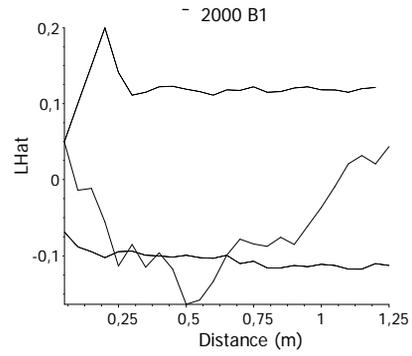


Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

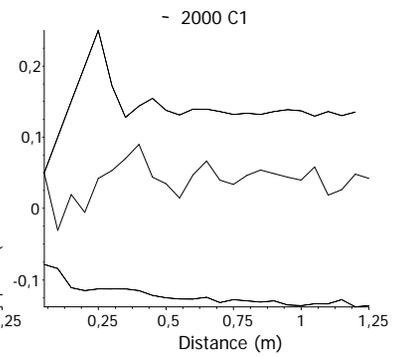
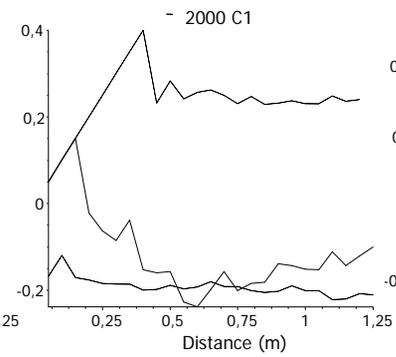
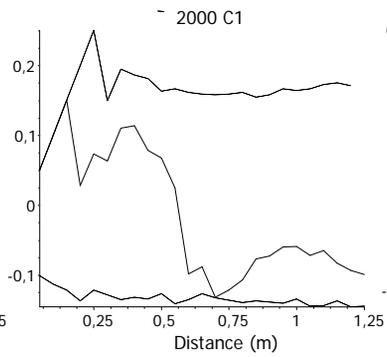
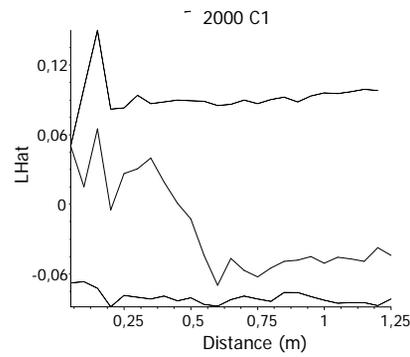
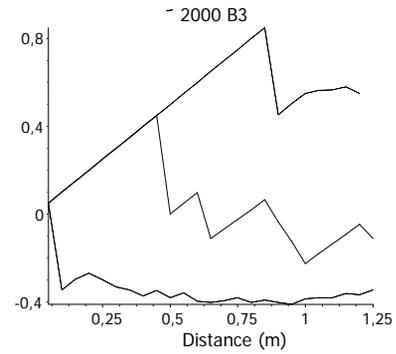
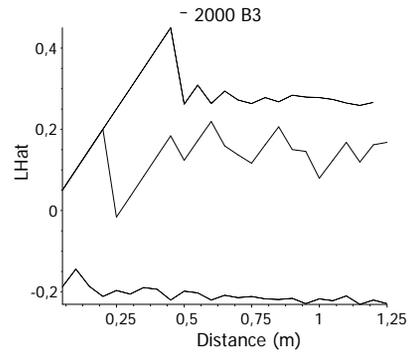


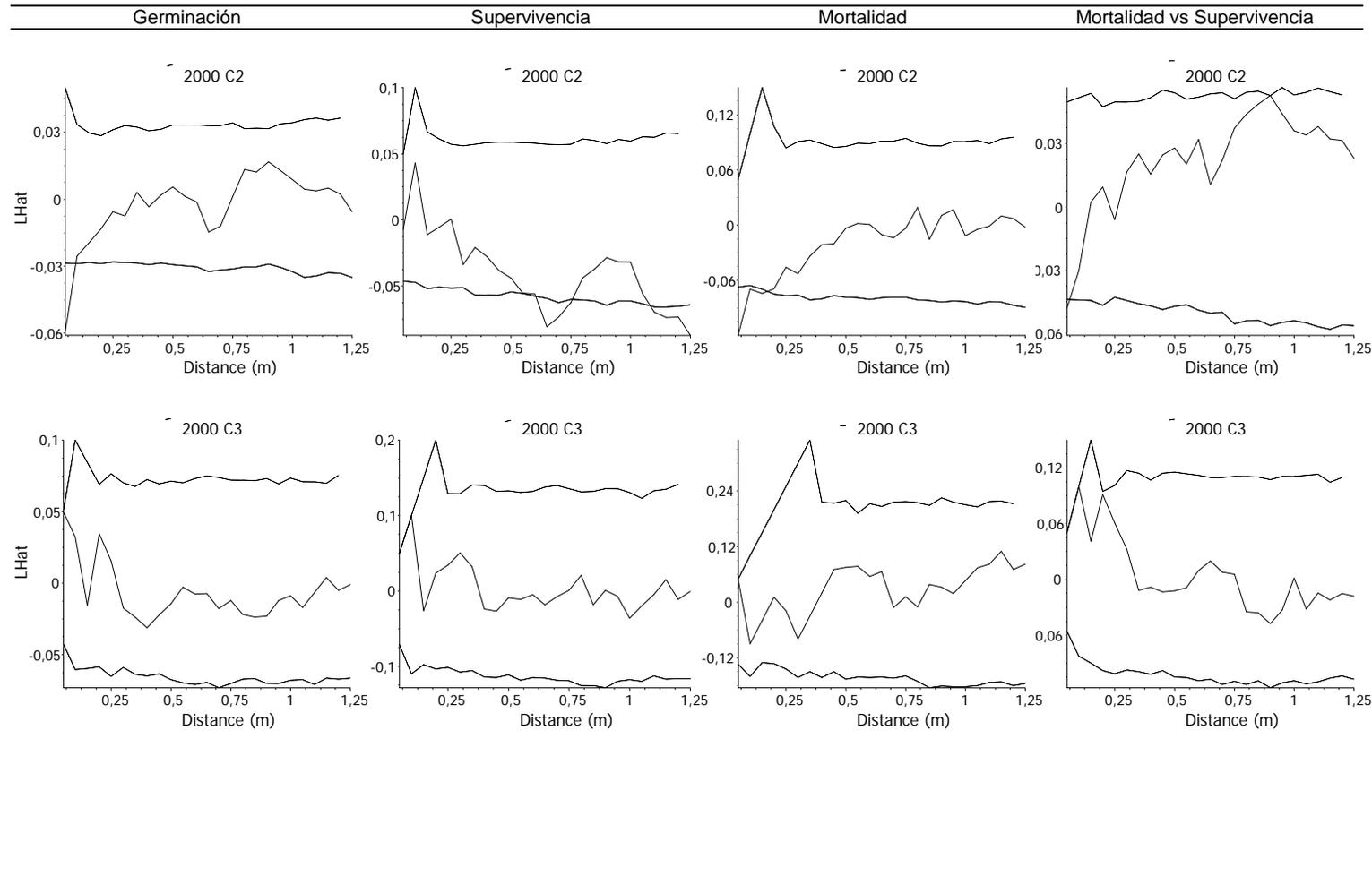
Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia



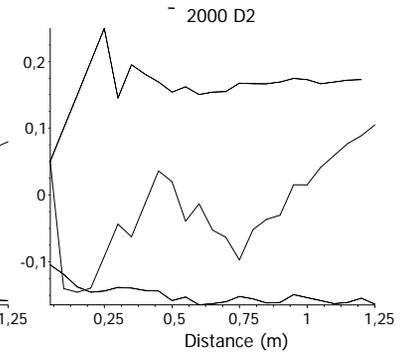
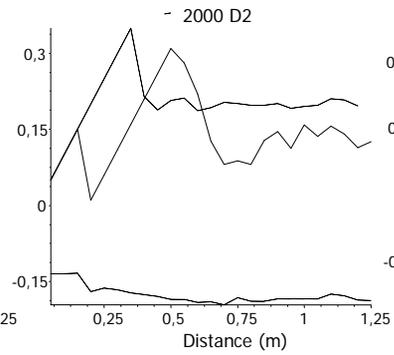
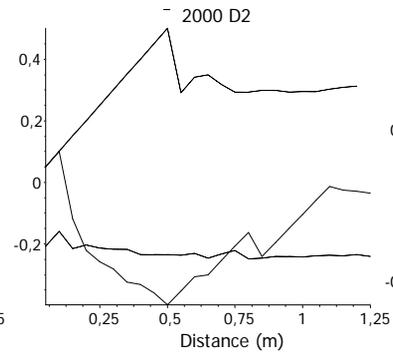
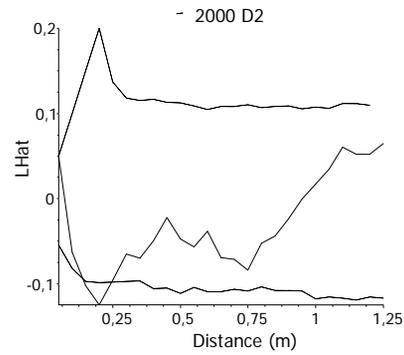
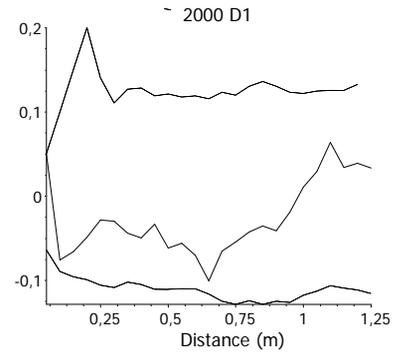
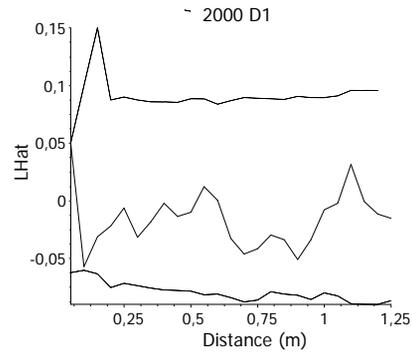


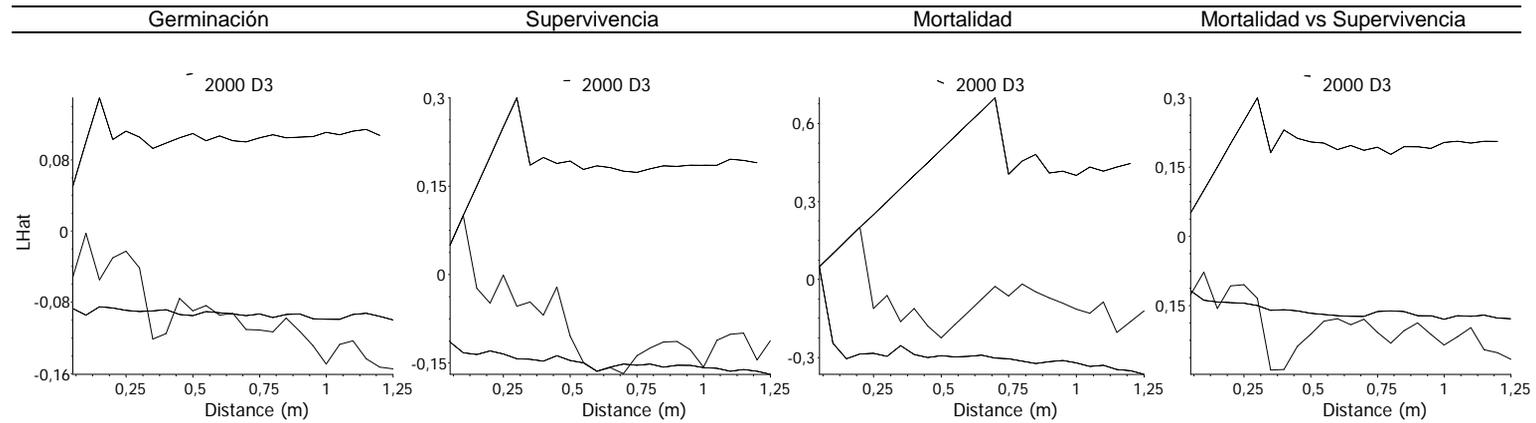
Germinación

Supervivencia

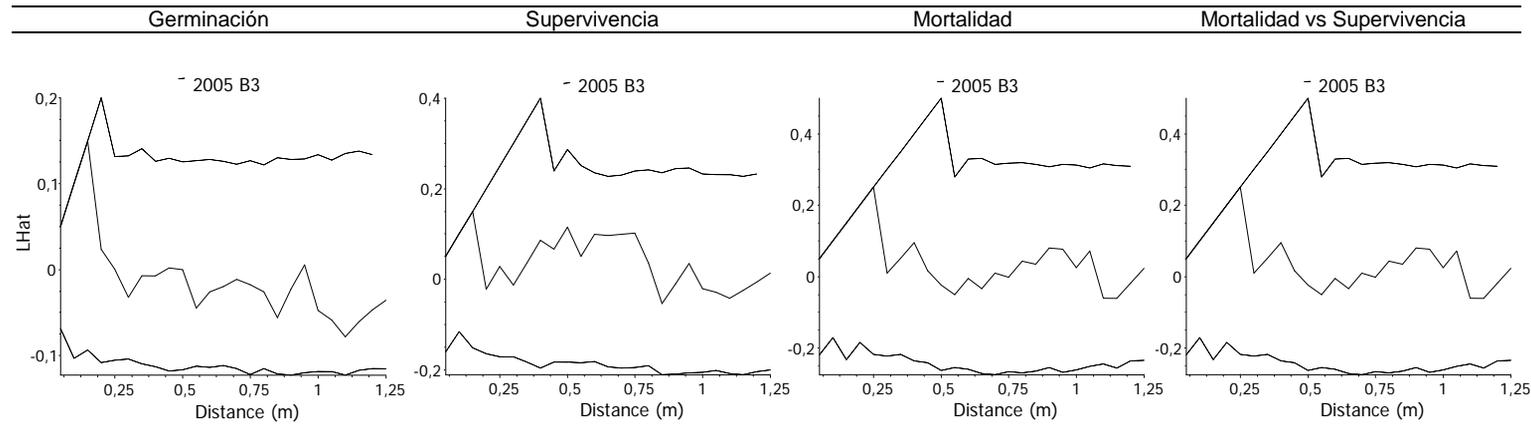
Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia





2005 A1 no tiene plántulas suficientes para realizar el análisis
 2005 A2 no tiene plántulas suficientes para realizar el análisis
 2005 A3 no tiene plántulas suficientes para realizar el análisis
 2005 B1 no tiene plántulas suficientes para realizar el análisis
 2005 B2 no tiene plántulas suficientes para realizar el análisis



2005 C1 no tiene plántulas suficientes para realizar el análisis



Germinación

Supervivencia

Mortalidad

Mortalidad vs Supervivencia

