

# **ECOFISIOLOGÍA DEL FUEGO EN AMBIENTES MEDITERRÁNEOS**

*Fire ecophysiology on mediterranean climates*

*Fotografía cedida por Marta Martín. La Palma, 2021.*



*TRABAJO DE FIN DE GRADO*

**NEREA VICTORIA LÓPEZ JAIO**

**TUTORIZADO POR BEATRIZ FERNÁNDEZ MARÍN**

*Grado en Biología. Junio 2022.*

*Universidad de La Laguna.*



*Agradecimientos*

*Gracias a los chiquillos por cuatro años en el  
banquito, no hubiera sido lo mismo sin ustedes.*

*Eskerrik asko Ama. Asko maite zaitut*

## ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>2</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>3</b>
<b>2. INCENDIOS NATURALES: CONCEPTO Y CLASIFICACIÓN</b> .....	<b>3</b>
2.1. Frecuencia .....	4
2.2. Estacionalidad .....	4
2.3. Formación de combustible y tipo de incendio asociado.....	5
2.4. Intensidad .....	6
2.5. Severidad.....	6
<b>3. GENERALIDADES SOBRE LAS ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE LAS PLANTAS AL FUEGO</b> .....	<b>6</b>
3.1 Efectos y señales .....	7
3.2 Estrategia rebrotadora .....	8
3.3 Estrategia germinadora.....	10
<b>4. CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE ESTRUCTURAS VEGETATIVAS</b> .....	<b>10</b>
4.1. Geófitos vs árboles .....	11
4.2. Estructura e inflamabilidad .....	12
4.3. Fotosíntesis.....	13
4.4. Hidráulica.....	14
4.5. Almacén y uso de carbono .....	14
<b>5. CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS EN ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS</b> .....	<b>15</b>
5.1 Fuego y ruptura de la dormancia.....	15
<b>6. MARCO DEL RÉGIMEN DE FUEGO EN AMBIENTES MEDITERRÁNEOS</b> .....	<b>17</b>
6.1 Ecofisiología de familias ampliamente representadas en el Mediterráneo bajo y Canarias.....	19
<b>7. VULCANISMO Y VEGETACIÓN</b> .....	<b>22</b>
<b>8. MANEJO DE FUEGOS EN CANARIAS</b> .....	<b>24</b>
<b>9. CONCLUSIÓN</b> .....	<b>26</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>27</b>

## **Resumen**

*El fuego es un elemento de la naturaleza capaz de modificar la composición vegetal y que a lo largo de la historia de la evolución ha contribuido a la selección de características fisiológicas. El objetivo de este trabajo ha sido el de revisar la bibliografía que ha estudiado las características ecofisiológicas que permiten a algunas especies vegetales sobrevivir a su efecto, especialmente en climas mediterráneos. Para ello, se han recopilado en primer lugar las características del fuego, cómo se establece su régimen y qué regímenes existen en ambientes mediterráneos. Posteriormente, se han estudiado las dos estrategias principales de supervivencia vegetal (rebrotadora y germinadora) y las adaptaciones ecofisiológicas que presentan estas especies a través de parámetros fotosintéticos, hidráulicos, de reservas de carbono o el estudio de sus estructuras reproductivas. También se ha tenido en cuenta cómo las erupciones volcánicas afectan a la vegetación. Finalmente, se han tratado las diferentes perspectivas en cuanto al manejo de incendios en Canarias, el cuál sigue siendo un debate abierto. Entre las conclusiones principales de este trabajo de revisión se destaca la importancia de entender al fuego en su régimen y las diferencias fisiológicas de las dos estrategias principales.*

**Palabras clave:** clima mediterráneo, ecofisiología, especies germinadoras, especies rebrotadoras, régimen de fuego.

## **Abstract**

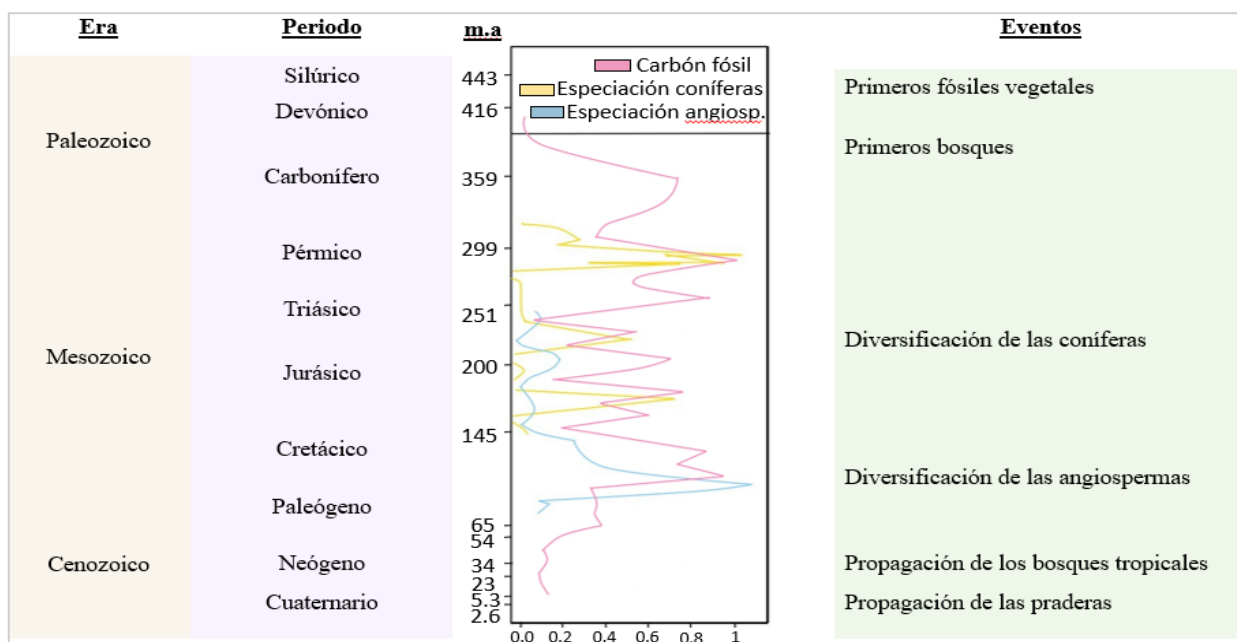
*Fire is a nature's element capable of modifying plant composition and that throughout the history of evolution has contributed to the selection of physiological characteristics. The aim of this work has been to review the literature that has been studying the ecophysiological characteristics that allow some plant species to survive its effect, especially in Mediterranean climates. To this end, we have first compiled the characteristics of fire, how its regime is established and what regimes exist in Mediterranean environments. Subsequently, the two main plant survival strategies (resprouting and seeders) and the ecophysiological adaptations that these species present through photosynthetic, hydraulic and carbon stock parameters and the study of their reproductive structures. We have also taken into account how volcanic eruptions affect vegetation. Finally, the different perspectives on fire management in the Canary Islands have been discussed, which is still an open debate. Among the main conclusions of this review work, the importance of understanding the fire regime and the differences between strategies.*

**Keywords:** ecophysiology, fire regimen, mediterranean climate, seeders, resprouters.

# 1. INTRODUCCIÓN

El fuego no es un elemento caprichoso, si se dan las condiciones necesarias tendrá lugar un incendio. Debe haber una acumulación de biomasa seca, que actuará de combustible, y una chispa. La chispa puede provenir de un rayo en una tormenta, de la refracción de los rayos solares, de una erupción volcánica o de un descuido humano. Sin embargo, la mayoría de los incendios actuales tienen un origen antrópico. Un estudio realizado en Estados Unidos (Balch *et al.*, 2017) cuya muestra sumaba 1,5 millones de incendios desde 1992 hasta 2012, determinó que el 84% estuvieron causados por humanos dejando claro que, aunque el fuego sea un elemento transversal en un ecosistema sano, los humanos estamos alterando su *régimen natural*. Este último concepto es muy importante para hablar sobre incendios, el régimen de fuego se refiere a la distribución espacial y temporal de los incendios y combina diversas variables que explicaremos más adelante.

A lo largo de la historia de la Tierra, el fuego ha contribuido en procesos de especiación como la diversificación de las angiospermas en el Cretácico (Bond & Scott, 2010) o la expansión de las praderas con metabolismo C4 en el Mioceno (Keeley & Rundel, 2005). En la figura 1 podemos ver una serie temporal que representa eventos de especiación junto a periodos de fuegos frecuentes. Como apoyan varios autores parece haber una estrecha relación entre ambos factores. El fuego también ha sido un elemento que ha contribuido a seleccionar características fisiológicas como el grosor del tronco, bancos aéreos de semillas, serotinia o la forma y composición del dosel (Schwilk, 2003; Tapias *et al.*, 2004; Karavani *et al.*, 2018).



**Figura 1:** Se representan diferentes periodos geológicos, el contenido de carbono fósil (un indicador de que ha habido incendios) y eventos históricos de especiación. Los datos sobre el contenido en carbono fósil fueron digitalizados del trabajo de Glasspool y Scott (2010), y los datos sobre las tasas de especiación en coníferas y angiospermas (que han sido normalizados) del trabajo de He and Lamont (2018). Esta figura está basada en la figura 4.2 del libro “*Plant fire interactions*” (Resco de Dios, 2020). m.a es la abreviatura de millones de años.

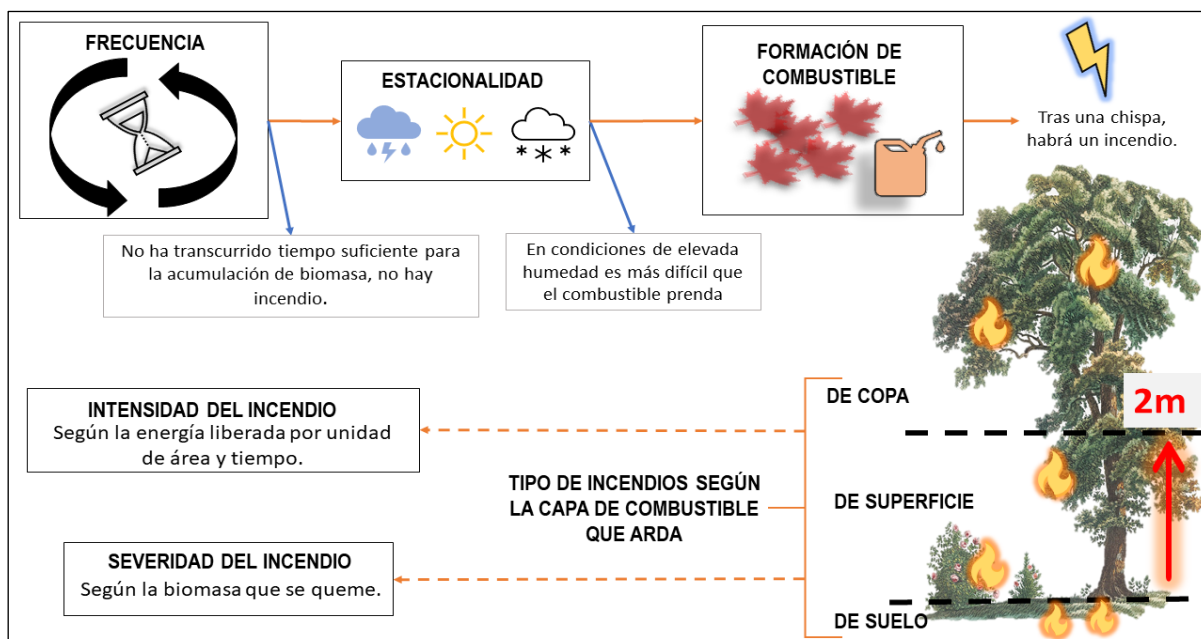
En Canarias existe un debate abierto, que trataremos más adelante, sobre el régimen de fuego que se da en las islas y sobre el que no hay mucha bibliografía al respecto. Se ha estudiado sobre todo al simbólico *Pinus Canariensis* pero apenas a sus vecinos. Sabiendo que 1/3 de la flora canaria proviene del Mediterráneo, estudiando su régimen del fuego y adaptaciones a este ambiente podríamos inferir lagunas de conocimiento actuales para estudiar más en profundidad en un futuro próximo.

## OBJETIVOS

- Estudiar las adaptaciones ecofisiológicas de la vegetación al fuego en climas mediterráneos.
- Entender qué es el régimen de fuego y que parámetros lo componen.
- Estudiar las dos principales adaptaciones al fuego (rebrotadora y germinadora) y sus diferentes parámetros fisiológicos.
- Enmarcar las zonas con clima mediterráneo, haciendo hincapié en el Mediterráneo bajo y las adaptaciones que presenta la vegetación.
- Estudiar cómo las erupciones y el fuego afecta a la vegetación en Canarias.

## 2. INCENDIOS NATURALES: CONCEPTO Y CLASIFICACIÓN

Nos referimos a incendios naturales como aquellos que no tienen un origen antrópico y que debido a que se dan las circunstancias óptimas una chispa desata el incendio y este se propaga. Para poder estudiar el fuego, debemos entenderlo como un sistema dónde son varias las variables que determinarán qué tipo de fuego es y cómo afectará a la vegetación. En la figura 2 se representan las variables a tener en cuenta y como están relacionadas.



**Figura 2:** En esta figura se representan las diferentes variables que componen el régimen de fuego. La frecuencia determina el transcurso de tiempo entre incendios, esta variable se suele medir en años o décadas dependiendo de la zona. La humedad relativa que acompaña cada estación determinará si la capa de combustible esté lo suficientemente seca para arder. Después de que ocurra un evento (un rayo, una erupción) capaz de generar la primera llama, se producirá un incendio que se puede dividir en 3 tipos según la capa que arda: de copa, de superficie o de suelo. Una vez el incendio haya comenzado, podremos medir su intensidad y cuando haya terminado su severidad. Dibujo del árbol por [rawpixel](#), ha sido editado.

Dependiendo del sistema de fuego al que esté adaptado un ecosistema, su vegetación tendrá un tipo de adaptación diferente; por ejemplo, en un sistema de fuego frecuente, la vegetación tendrá un ciclo de maduración rápido. Este sistema de fuego se compone de **la frecuencia, estacionalidad, formación de combustible, capa que se queme, intensidad y severidad** (Archibald *et al.*, 2013).

### 2.1. Frecuencia

Los patrones temporales que siguen los incendios han sido ampliamente estudiados. En el estudio de Archibald *et al.*, (2013) los diferentes patrones de frecuencia en el mundo fueron mapeados, y observaron que pueden ser anuales como en las Sabanas del centro de África o centenarios en bosques boreales. Estos patrones se pueden analizar estudiando los depósitos de carbón o por las heridas que el fuego deja en los troncos mediante análisis dendrocronológico (Resco de Dios, 2020).

### 2.2. Estacionalidad

Las diferentes estaciones están asociadas a un determinado nivel de humedad. Para que la capa de combustible formada por biomasa pueda arder debe estar seca. Esto

suele ocurrir en verano en ecosistemas con climas mediterráneos, pero puede ocurrir también en invierno en zonas de monzón. El cambio climático está afectando a esta variable, haciendo que el combustible esté disponible para arder cada vez antes debido a temperaturas más altas y menos lluvias (Resco de Dios, 2020).

Existen 4 elementos ambientales estacionales críticos que acentúan el comportamiento extremo de los incendios: baja humedad relativa, fuertes vientos de superficie, aire inestable y sequía prolongada. Hablamos de baja humedad relativa cuando está entre el 10 y el 40%. La inestabilidad aérea se manifiesta como frentes fríos, tormentas de rayos o el efecto *Föen* (conocido como mar de nubes en Canarias); estas inestabilidades amplifican el crecimiento vertical de la columna de humo (Werth *et al.*, 2011).

### 2.3. Formación de combustible y tipo de incendio asociado.

El combustible hace referencia al conjunto de biomasa y materia orgánica que se acumula y una vez seca arde. Este combustible puede acumularse en la copa (ramas secas que no se eliminan y aumentan la inflamabilidad<sup>1</sup>), en la superficie (acumulación de hojas muertas en la base del árbol, como la *pinocha*<sup>2</sup> en el pinar canario) o bajo el suelo (raíces y otra materia orgánica). Como se describe en el libro “*Plant fire interactions*” (Resco de Dios, 2020), según la capa que se quema podemos hablar de los siguientes tipos de incendio:

- **De copa:** se dan por encima de los 2 metros de altura. Están asociados con fuegos de superficie, y pueden ser pasivos (el fuego de superficie alcanza el dosel, pero no tiene suficiente intensidad para propagarse), activos (una mezcla entre los de superficie y de copa) o independientes (fuegos de alta intensidad que siguen ardiendo independientemente de si se quema la superficie o no). Son típicos de climas mediterráneos y una adaptación muy común es la formación de bancos de semillas en la copa que se dispersan tras el fuego.
- **De superficie:** el fuego se extiende hasta 2 metros de altura. No solo se quema el sotobosque (que puede ser de hojarasca o de hierba) sino también parte de los árboles. Estos incendios suelen ser de baja intensidad y temperatura, y se suelen dar en regiones de praderas montañosas de Europa y América del Norte dónde las especies

---

<sup>1</sup> Capacidad para arder, depende de las características de cada especie.

<sup>2</sup> Capa de hojas acumulada en el suelo del pinar.



adaptadas presentan un tronco ancho para evitar el daño en los tejidos producido por el fuego.

→ **De suelo:** se expanden por la combustión de la hojarasca, raíces y materia orgánica del suelo. Estos fuegos arden despacio por la falta de oxígeno, pero arden durante más tiempo. Son comunes en suelos poco aireados de lodazales o turbas.

#### 2.4. Intensidad

La intensidad del fuego se mide como la energía desprendida por unidad de espacio y tiempo, y se mide en la línea de avance del incendio por tanto sus unidades son en kW/m (Keeley, 2008). Hoy en día se determina con satélites infrarrojos. Este parámetro es de suma importancia para la extinción y manejo de fuegos, y depende de cuánto combustible haya disponible y de que tipo sea la vegetación. Normalmente, en bosques cerrados la intensidad de los incendios es mayor que en praderas, ya que hay más combustible y vegetación para arder. En el libro “*Plant fire interactions*” (Resco de Dios, 2020) combinan los datos de varios trabajos y obtuvieron intensidades incendios de matorrales que variaban desde 1.702 kW/m con una altura de la llama de 1,5 metros hasta 11.075 kW/m con llamas de 3,5 metros. Las diferencias eran debidas a la cantidad de vegetación y las condiciones estacionales que comentábamos en el *punto 2.2*.

#### 2.5. Severidad

La severidad de un incendio se observa en la transformación que sufre el paisaje y se mide por la biomasa perdida: dónde antes teníamos un pinar verde y con un sotobosque rico, ahora solo quedan troncos calcinados. Esto implica una gran severidad ya que se han perdido la mayoría de los árboles y tejido fotosintético. Un fuego de baja severidad no causará apenas daños en la biomasa aérea de un bosque, sin embargo, un fuego de alta severidad acabará hasta con el 75% de ella (DellaSala, 2018). La severidad no tiene por qué estar relacionada con la intensidad del fuego; por ejemplo, en un incendio de suelo, la pérdida de biomasa es muy grande a pesar de que apenas hay llamas.

### 3. GENERALIDADES SOBRE LAS ADAPTACIONES FISIOLÓGICAS DE LAS PLANTAS AL FUEGO

En el reino vegetal existen dos estrategias principales para sobrevivir al fuego: **germinadora y rebrotadora**. Uno de los pilares de la estrategia germinadora es la serotinia, que consiste en la acumulación de semillas en la copa que se dispersarán tras un estímulo ambiental (fuego, viento, sequía); las semillas que presentan esta adaptación suelen tener resinas que sellan los folículos que se deshacen con el calor (Hernández-

Serrano *et al.*, 2013). También hay especies con una estrategia germinadora que almacenan sus semillas en el suelo, permitiendo la imbibición tras la destrucción de los tejidos adyacentes después del fuego, e incluso podemos encontrar semillas cuya germinación se ve estimulada por el humo (Chiwocha *et al.*, 2009). La estrategia rebrotadora depende de viabilidad de las yemas, la disponibilidad de carbono no estructural, el agua y los nutrientes. Las yemas rebrotadoras pueden ser aéreas, basales o subterráneas (Clarke *et al.*, 2013). En la siguiente tabla (tabla 1), se recogen las diferencias en algunos aspectos fisiológicos entre las dos estrategias que se explicarán en los siguientes apartados.

**Tabla 1:** diferencias fisiológicas entre estrategias obtenidas del trabajo de Vilagrosa *et al.* (2014).

<b>Adaptaciones</b>	<b>Estrategias</b>	
	<b>Rebrotadoras</b>	<b>Germinadoras</b>
<b>Cavitación</b>	Más propensas.	Menos vulnerables.
<b>Sistema de raíces</b>	Más profundo para almacenar carbohidratos y tener un acceso más estable al agua.	Más eficiente.
<b>Eficacia hidráulica</b>	Menor, pero más resistentes a la sequía	Mayor, ya que están sujetas a mayores oscilaciones. El doble de conductancia hidráulica.
<b>Estructura</b>	Menor elasticidad en la pared celular para mantener la presión de agua del suelo a las hojas	Mayor intercambio de gases, mayor número de vasos.

### 3.1 Efectos y señales

Los incendios afectan a las estructuras vegetales de diferente manera dependiendo de su intensidad y cercanía. A la vegetación puede llegarle solo el humo, solo el calor o directamente las llamas (Michaletz & Johnson, 2007). Se considera que una planta o un árbol muere cuando pierde el 100% de su capacidad fotosintética, es decir, que ha perdido todas sus hojas y la capacidad de generar nuevas (Resco de Dios, 2020). Esto puede suceder por el efecto de la combustión bajo las llamas, por la interrupción del transporte de carbono y el flujo de sabia. En fuegos de superficie y corona, generalmente la combustión es la responsable de la muerte de todas las hojas y meristemos. En fuegos

de superficie y suelo también pueden romperse las estructuras que se encargan del transporte de agua y nutrientes y conducir a la muerte. El calor de los incendios también lleva a la desnaturalización de las proteínas del xilema y del floema (esto ocurre a 60°C o en periodos prolongados a 50°C) impidiendo que cumplan su función (Michaletz & Johnson, 2007). En especies leñosas, la corteza a partir de los 2 cm de grosor es capaz de proteger los tejidos adyacentes, pero depende mucho del contenido hídrico que tenga, su densidad y de que la parte externa sea más gruesa que la parte interna ya que es la que más protección otorga (Midgley *et al.*, 2010). La gran evaporación de agua que produce el calor en los incendios también lleva a la cavitación del xilema perdiendo la conductividad hidráulica e impidiendo el transporte (Resco de Dios, 2020). El floema también se ve afectado por el calor y la falta de agua y nutrientes en las raíces (Midgley *et al.*, 2010).

No todos los efectos del fuego son negativos. Se ha visto que hasta 1200 especies de 80 géneros distintos han sido estimuladas para germinar gracias a ciertos componentes químicos existentes en el humo. Esto es posible gracias a compuestos químicos presentes en el humo, como las karrikinas y otros componentes como los óxidos de nitrógeno (Chiwocha *et al.*, 2009). Cómo se forman las karrikinas en un incendio no se comprende del todo, pero lo más aceptado es que la combustión de tejidos vegetales es lo que da lugar a su aparición. Se cree que se puede formar por una serie de complejas reacciones químicas entre hidratos de carbono y aminoácidos (Light *et al.*, 2005).

### 3.2 Estrategia rebrotadora

La capacidad rebrotadora es típica de ecosistemas expuestos a fuegos frecuentes, condiciones de sequía o alta herbivoría (Bradshaw *et al.*, 2011). Estas especies son muy eficaces gestionando sus recursos para proteger sus estructuras y poder sobrevivir. Esta capacidad se basa en el almacén de carbono no estructural y un banco de meristemos disponibles. Por eso, las raíces suelen ser más grandes y profundas que las germinadoras, ya que aquí almacenan el carbono no estructural (es el que no forma parte de la composición de los tejidos vegetales, sino que está en forma de azúcares implicados en el metabolismo y regulación de la planta) y los nutrientes necesarios para mantener los meristemos. En cuanto a sus relaciones hídricas, su sistema de raíces profundas le permite un acceso más estable al agua. Sus paredes celulares son poco flexibles. Esto permite mantener mayor tensión en la columna de agua que va desde el suelo a las hojas para mantenerse hidratadas, pero en contrapartida les hace ser más vulnerables a la cavitación. Además, estas especies tienen un menor intercambio de gases y menor asimilación de

carbono, que, aunque retrase su crecimiento les permite sobrevivir mejor a la sequía (Vilagrosa *et al.*, 2014).

La mayoría de las plantas que presentan esta estrategia rebrotan de forma basal, ya que bajo el suelo y la madera la intensidad del fuego es menor y es más probable que sobrevivan los meristemos. Algunas de estas estructuras basales son los *lignotubers*, *xilopodios* o *woody rhizomes*, estas tres estructuras son protuberancias leñosas con capacidad para rebrotar (Palhares *et al.*, 2007; Verdaguer, 2020). Sin embargo, también hay especies que son capaces de rebrotar desde brotes epicórmicos (brotes que surgen del tronco o ramas) aunque son las menos comunes. El rebrote epicórmico se da gracias a meristemos (o células formadoras de meristemos) latentes protegidas en el tallo o en las ramas y que se activan tras la pérdida de hojas masiva después del fuego. Para proteger los meristemos, o bien se desarrolla una corteza gruesa o se localizan más profundamente (Pausas & Keeley, 2017). La capacidad de rebrotar se ve afectada sobre todo por la intensidad del fuego, ya que si es muy elevada es probable que dañe estos meristemos. Aún no se han descifrado por completo los mecanismos de protección de los meristemos epicórmicos, algunos estudios (Burrows, 2000; Burrows 2010) apuntan a que es más importante un resguardo más profundo de los meristemos que una corteza gruesa. Un ejemplo es el *Eucalipto*, un género con gran capacidad de rebrotar, pero con una corteza fina y que protege sus meristemos localizándolos llegando hasta casi al xilema secundario (Clarke *et al.*, 2013; Burrows, 2000).

Los *lignotubers* son protuberancias leñosas que contienen meristemos y son las estructuras rebrotadoras basales más estudiadas. Estos aparecen en la región del cotiledón y en los primeros nódulos tras los primeros meses de germinación. Su formación viene determinada ontogénicamente, no se forman debido a las condiciones ambientales (Clarke *et al.*, 2013). Estos bancos de meristemos proliferan y se agrupan pudiendo llegar a haber cientos de ellos en estados avanzados. El desarrollo de los meristemos es lo que dará lugar a nuevas estructuras y órganos (Clarke *et al.*, 2013). Los *lignotubers* también almacenan almidón en sus tejidos parenquimáticos que puede ser transportado a otras partes de la planta dónde sea necesario. En muchos casos los *lignotubers* están protegidos por tejidos con taninos para defenderse contra los herbívoros (Paula *et al.*, 2016). Algunos ejemplos de familias que presentan *lignotubers* son las *Ericáceas* y los *Eucaliptos* y otras especies del Mediterráneo como *Arbutus unedo*, *Quercus suber* u *Olea europaea* (Paula *et al.*, 2016).

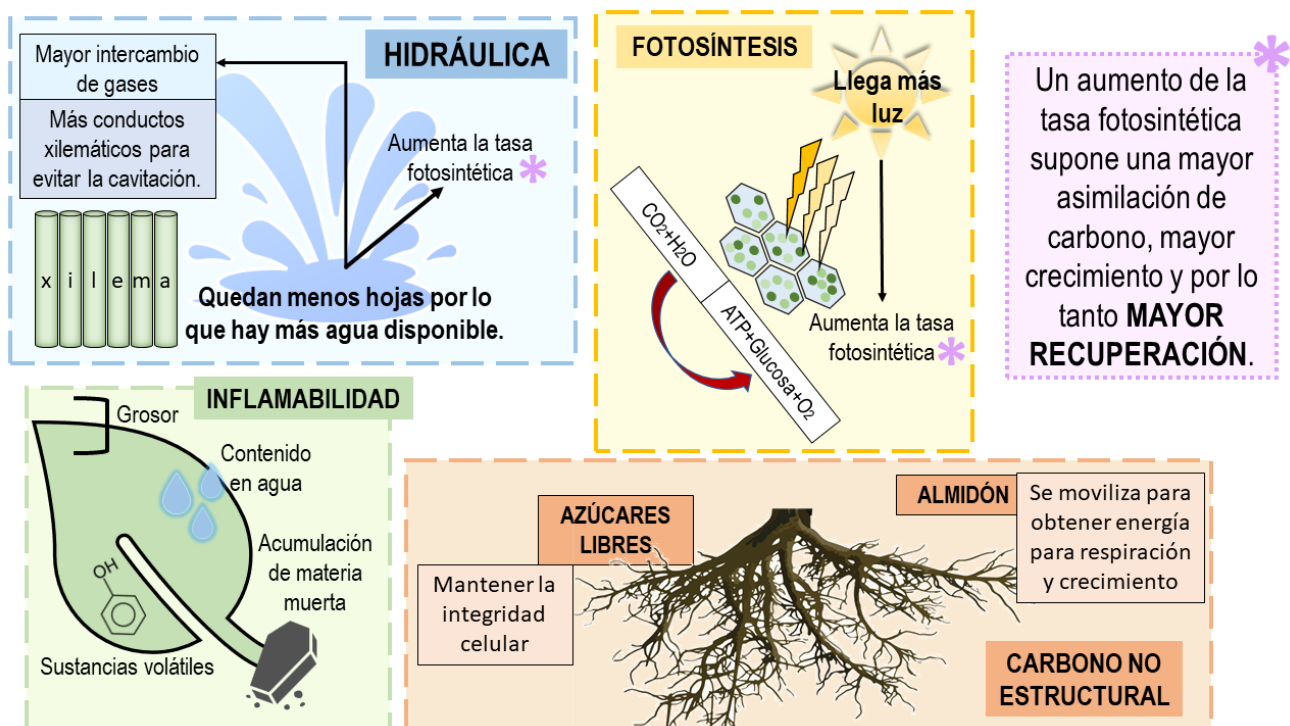
### 3.3 Estrategia germinadora

Después del fuego, las especies germinadoras mueren y sus semillas almacenadas en el suelo o en la copa son las encargadas de regenerar la población (Moreira & Pausas 2012). Después de un incendio, estas semillas están expuestas a una gran irradiación y oscilaciones en el agua disponible, aun así, las nuevas plántulas deben alcanzar rápidamente la madurez para poder volver a formar sus bancos de semillas en caso de que vuelva a haber otro incendio y poder conservar su nicho (Vilagrosa *et al.*, 2014). En las primeras fases del crecimiento se ha visto que las plántulas de especies germinadoras están mejor adaptadas al estrés hídrico que las de especies rebrotadoras. Se cree que esto es así para poder colonizar más rápidamente el terreno y tener mayor tasa de repoblación (Pratt *et al.*, 2012). Estas especies aprovechan al máximo sus recursos para crecer de forma aérea lo más rápido posible y almacenar en estas partes sus reservas de carbono. Como consecuencia, su sistema radicular es menos profundo y desarrollado que el de las especies rebrotadoras (Paula & Pausas 2011). Su conductancia hidráulica es más elevada lo que permite un mayor intercambio de gases aún en condiciones de sequía. Además, sus paredes celulares son más elásticas manteniendo una presión de turgencia positiva favoreciendo la apertura estomática. Para evitar quedarse sin transporte de agua y nutrientes estas especies tienen hasta tres veces más conductos xilemáticos que las rebrotadoras (Zanne *et al.*, 2010). De esta forma, aunque caviten algunos conductos tendrán otros para mantener el transporte. El efecto del fuego en estructuras reproductoras (semillas) se expondrá más adelante. (*Véase sección 5*).

## 4. CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS DE ESTRUCTURAS VEGETATIVAS

La ecofisiología estudia las características de los organismos vivos que viven bajo determinados factores ambientales. En nuestro caso queremos estudiar qué características presentan las especies vegetales para protegerse y sobrevivir al fuego. En la siguiente figura se hace un resumen de ellas y cómo algunas están conectadas con el mismo objetivo: que el individuo sea capaz de recuperarse antes del próximo incendio/evento disruptivo y poder sobrevivir.

## CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS Y SU RELACIÓN CON EL FUEGO



**Figura 3:** En esta figura podemos observar diferentes caracteres ecofisiológicos y su relación con el fuego. De izquierda a derecha: en azul aparecen las características hidráulicas que se ven afectadas por el fuego. Tras un incendio, queda menos material fotosintético y por lo tanto más agua disponible para el individuo que ha sobrevivido. Esta mayor disponibilidad de agua supone un aumento de la tasa fotosintética y un aumento del intercambio gaseoso, lo que podría suponer un mayor riesgo de cavitación que las plantas evitan aumentando el número de conductos xilemáticos. En verde, vemos qué características de las hojas afectan a la inflamabilidad (grosor, estado de hidratación, acumulación de sustancias volátiles como fenoles y derivados) y otra característica referida a la arquitectura de la planta: acumulación de ramas secas muertas u hojarasca. En cuanto a la tasa fotosintética (en amarillo), tras un incendio que acabe con la cubierta vegetal, llegará más radiación lumínica a los tejidos fotosintéticos y esto hará que aumente la tasa de fotosíntesis. Las reservas de carbono no estructural (en naranja) se acumulan principalmente en las raíces en forma de almidón (que se rompe y moviliza para funciones metabólicas) y otros azúcares (con función en el mantenimiento de la integridad celular). En el recuadro rosa se aclara que los procesos que conllevan un aumento de la tasa fotosintética producen finalmente una mayor recuperación de la planta.

### 4.1. Geófitos vs árboles

La etimología de la palabra “geófito” deriva del griego, donde “geo” significa tierra y “fito” planta. El término geófito fue acuñado por primera vez por Raunkiaer en el libro *“The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography”* (1934), donde el autor clasificaba las plantas en función de dónde se ubicaran sus órganos y meristemas. Podemos definir a los geófitos como plantas que tienen sus órganos enterrados bajo tierra en forma de bulbos, cormos, tubérculos o rizomas, que sobreviven en dormancia a condiciones desfavorables y crecen cuando estas se reestablecen. En general, las plantas

geófitas, no se ven afectadas por el fuego ya que la mayor parte del individuo está bajo el suelo y éste les protege de las llamas y de temperaturas muy elevadas (a menos que se trate de un incendio de suelo). Los geófitos aprovechan las condiciones favorables (mayor radiación, más agua disponible) que suceden a un incendio para desarrollarse, ayudando al mejor establecimiento del suelo para que otras especies puedan prosperar (Popović & Vidaković, 2022). Se han encontrado evidencias de que la floración se ve inducida por el fuego y que el humo puede ser un señalizador para su desarrollo (Lamont & Downes, 2011; Popović & Vidaković, 2022). La región del Cabo en Sudáfrica contiene la mayor diversidad en geófitos del mundo. En esta región el fuego es frecuente (*Véase sección 6*) y numerosas especies de geófitos sólo florecen o brotan después de que haya habido un incendio. El fuego en esta zona actúa como un filtro de selección para las especies geófitas, eliminando especies arbóreas o hierbas peor adaptadas a fuegos frecuentes que ocupaban el espacio y recursos necesarios para el establecimiento de comunidades geófitas (Procheş *et al.*, 2006).

#### 4.2. Estructura e inflamabilidad

Por consenso, se ha definido la “inflamabilidad” como la capacidad para arder, aunque esta definición puede variar ya que no sólo nos referimos a las características fisicoquímicas, el ambiente también puede modificar esta cualidad. Se ha establecido que la inflamabilidad se compone de la capacidad de ignición (cuán fácil arde), durabilidad (cuánto tiempo arde), combustibilidad (intensidad con la que arde) y consumición (qué porcentaje arde) (Jaureguiberry *et al.*, 2011). Las características anatómicas y fisiológicas de las plantas pueden aumentar o disminuir estas cualidades haciendo que sean más o menos inflamables. Por ejemplo, hojas con un alto porcentaje de materia seca tienen mayor capacidad de ignición, ya que arderán más fácilmente que hojas bien hidratadas (Schwilk, 2015). Al contrario, hojas con alto contenido en agua, gruesas y que no acumulen combustible son características de plantas poco inflamables.

Las hojas gruesas son una característica común en hábitats calurosos, por ejemplo, en desiertos de Sudáfrica existen especies con un grosor en sus hojas de hasta 20 mm, aunque normalmente un orden de 2 mm ya es considerado grueso en especies de hábitats áridos (Leigh *et al.*, 2012). Existe una relación entre el grosor de la hoja y el tiempo de ignición: cuanto más gruesa, más lento arde y menos calor libera, retrasando la ignición de todo el individuo (Alam *et al.*, 2020).

El contenido de lignina también favorece la alta inflamabilidad: los tejidos con alto contenido en lignina tienen menor contenido en agua, pero mayor energía que liberar,

por lo que arden a mayor temperatura y durante más tiempo (Alam *et al.*, 2020). El contenido en fenoles (flavonoides, ácidos fenólicos, taninos, terpenos) también produce una mayor intensidad del fuego porque tienen mayores valores caloríficos. Además de estas sustancias, existen especies con diferentes aceites volátiles, que, aunque suelen ser una barrera de protección contra infecciones y herbívoros también favorecen su inflamabilidad (Burger & Bond, 2015).

En cuanto a la arquitectura de la planta, existen especies que retienen mayor cantidad de materia muerta en forma de ramas y hojas muertas (no se auto podan) lo que aumenta la combustibilidad y durabilidad. En las especies caducifolias, al caerse las hojas, también se está creando mayor combustible para arder. Además, la densidad del dosel (hojas acumuladas en la copa) puede afectar a la inflamabilidad: mayor densidad de dosel, más combustible aéreo para arder (Burger & Bond, 2015).

### 4.3. Fotosíntesis

En las praderas de las Sabanas se ha observado que la tasa fotosintética aumenta tras un incendio y se presume que esto es debido principalmente al aumento de luz al que se exponen las especies herbáceas que quedan sin cubierta vegetal (Scalon & Rossatto, 2021). La cantidad de luz que llega selecciona ciertas características de las hojas como su área, contenido en pigmentos y tasa fotosintética. En zonas con un programa de supresión de incendios, el dosel es más denso y las especies que crecen debajo reciben mucha menos luz. Estas hojas que crecen en condiciones lumínicas de menor radiación serán más delgadas, con más clorofila b y con menor tasa fotosintética (Rossatto *et al.*, 2018). Al contrario, en zonas donde llega más intensidad lumínica las hojas serán más gruesas, con mayor contenido en carotenos y mayor tasa fotosintética (Rossatto *et al.*, 2018). Que haya incendios que creen espacios con mayor irradiancia es vital para las herbáceas con metabolismo C4, ya que para mantener su alta asimilación de carbono necesitan de más luz que las plantas con metabolismo C3. Además, la fotosíntesis de las C4 les permite hacer un uso más eficiente del agua y los nutrientes permitiéndoles una restauración de sus reservas más rápida y favoreciendo su regeneración tras un incendio (Moore *et al.*, 2019). Una mayor tasa fotosintética debido a un aumento en la radiación no sólo se ha observado en herbáceas, también en especies leñosas como *Pinus rigida* (Renninger *et al.*, 2013.). En este estudio plantearon que el aumento de la tasa fotosintética también podía ser debido al aumento de la concentración de nitrógeno disponible tras el incendio.

En conclusión, el aumento de la tasa fotosintética tras el incendio es necesario para reponer las reservas de carbono que se han ido gastando para mantener viva a la



planta tras el fuego. Las plantas deben aprovechar las condiciones favorables después del incendio (más luz, mayor concentración de nutrientes y más agua disponible) para aumentar su tasa fotosintética y recuperarse antes de que llegue otra perturbación. No sólo los árboles aprovechan estas condiciones, los geófitos también aprovechan la mayor cantidad de luz y agua para florecer y reponer sus reservas de carbono rápidamente.

#### 4.4. Hidráulica

Para que la fotosíntesis pueda darse en las hojas, debe haber un correcto funcionamiento del xilema que garantice el transporte de agua. Éste se puede ver comprometido cuando las plantas abren sus estomas para realizar el intercambio de gases ya que se pierde agua y disminuye la tensión de la columna, pudiendo llegar a producirse un embolismo en el conducto xilemático. Para protegerse, las plantas adaptadas a fuegos frecuentes cuentan con más conductos xilemáticos para aumentar su eficiencia hidráulica (Utsumi *et al.*, 2010.). Tras un incendio, además de mayor cantidad de nutrientes, también suele haber una mayor cantidad de agua disponible haciendo que se produzca una mayor apertura estomática haciendo que aumente el intercambio gaseoso. En el estudio Renninger *et al.* (2013) se comparaba el uso que hacían del agua dos parcelas de pino, una quemada y otra no, y observaron un mayor aprovechamiento del agua en la parcela quemada. Sin embargo, en el estudio de (Turnbull *et al.*, 2014) obtuvieron resultados contrarios a la mayoría de los estudios realizados. En su trabajo con eucaliptos, no encontraron evidencias de que hiciesen un mejor uso del agua tras el fuego. Un mayor rendimiento hidráulico en parcelas quemadas también se explica por la pérdida de hojas que han sufrido; las raíces tienen que llevar la misma cantidad de agua a menos hojas, por lo que aumenta la eficiencia hidráulica en las mismas (Schafer *et al.*, 2014).

#### 4.5. Almacén y uso de carbono

El carbono no estructural está compuesto principalmente por azúcares de bajo peso molecular y almidón. El almidón es osmóticamente inerte y su única función es la de almacenamiento, es más fácil de romper y movilizar a otros tejidos cuando están en fase de crecimiento u otras funciones. Los azúcares sí son osmóticamente activos y son muy importantes para mantener la integridad celular y el funcionamiento de los vasos (Piper & Paula, 2020). Las reservas de carbono no estructural tras un incendio permiten a la planta obtener suficiente energía para realizar la respiración y crecimiento cuando han perdido la capacidad fotosintética. Producir y proteger los meristemos de las plantas con capacidad de rebrotar es la clave para sobrevivir a los incendios, pero requiere de la existencia de reservas de carbono no estructural para crecer hasta que se restaure la

capacidad fotosintética. En el trabajo de Vesik & Westoby, (2004) se estudia el costo energético de mantener estas reservas de meristemos y estiman que una planta gasta entre el 1-2% del carbono asimilado en cada hoja, un costo relativamente bajo si no existen otros gastos muy grandes. Estas reservas de carbono no estructural se pueden almacenar en las raíces o en el tejido parenquimático del xilema de las ramas (Clarke *et al.*, 2013). Aunque en esta área no se han realizado muchos estudios, sí se sabe que normalmente son más importantes las reservas de almidón frente a las de azúcares para la supervivencia, y el lugar dónde mayores reservas hay es en las raíces (más incluso que en los *lignotubers*) (Piper & Paula, 2020).

## 5. CARACTERÍSTICAS ECOFISIOLÓGICAS EN ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS

La supervivencia de las especies con una estrategia germinadora depende completamente de la germinación de sus semillas tras el fuego. En el año 1803 el investigador Michaux dio nombre a la especie *Pinus serotina*, este epíteto hacía referencia al retraso en la apertura de sus piñas (estructura dónde acumulan las semillas de los pinos). El origen de la palabra serotinia se remonta al latín y significa “ocurrencia tardía” (Lamont, 1991). Este término ha ido evolucionando y hoy hablamos de especies serótinas. Este término ha ido evolucionando y hoy hablamos de especies serótinas como aquellas que presentan semillas que no germinan y se mantienen en estado de dormancia hasta pasadas determinadas condiciones climáticas, siendo una de ellas el fuego. Las semillas pueden percibir dos factores asociados al fuego que rompan su dormancia: el calor y el humo.

### 5.1 Fuego y ruptura de la dormancia

Existen dos mecanismos para almacenar las semillas: en bancos en el suelo o en bancos aéreos. En los bancos aéreos las semillas están protegidas en estructuras leñosas llamadas piñas serótinas y es donde permanecen las semillas en dormancia. La dormancia física se rompe tras procesos de escarificación (diferentes fases que ablandan la cubierta seminal externa o testa) o por desgarros y, una vez rota, las semillas permanecen en bancos esperando una señal para germinar que normalmente suele ser la llegada de temperaturas favorables. Sin embargo, existen especies cuya señal para germinar es el fuego. (Mackenzie *et al.*, 2016). Las semillas que rompen su dormancia por choques térmicos presentan una gruesa e impermeable cubierta seminal que las recubre, impidiendo la imbibición (absorción de agua previa y necesaria para la germinación).

Estas semillas mantienen un bajo contenido en agua para preservarse durante más tiempo y aumentar su resistencia al calor sin que se desnaturalicen las proteínas. Las semillas son capaces de sobrevivir a temperaturas de 150°C, siendo el récord *Virglilia oroboides* con una tasa de viabilidad del 20% tras choques de 215 °C (Jeffery *et al.*, 1988; Pausas & Lamont, 2022). El tamaño de la semilla también influye en el grosor de la cubierta seminal, cuanto más pequeña es la semilla más gruesa será esta (Pausas & Lamont, 2022). También se ha encontrado en algunas especies que el contenido elevado en proantocianidina en la testa refuerza la barrera de impermeabilidad al agua y al oxígeno y al daño mecánico (Smýkal *et al.*, 2019).

La serotinia está muy presente en pinos que viven en zonas dónde el fuego tiene un régimen frecuente, como en zonas mediterráneas. Estos pinos, acumulan sus semillas en estado de dormancia en piñas que se abrirán después de una señal ambiental, como la sequía o el fuego (Resco de Dios, 2020). Sus piñas suelen estar recubiertas por resinas quedando selladas hasta que esta no se derrita. Estas piñas garantizan la viabilidad de las semillas impidiendo que el fuego directo les alcance. Hay especies de pino cuyas piñas sirven de protección hasta el punto de ignición, pero esto varía dependiendo de la morfología de cada especie (Moya *et al.*, 2008). También se ha estudiado cómo el calor afecta a la actividad enzimática de la  $\alpha$ -amilasa y de las proteasas, encargadas del proceso de movilización de azúcares (la  $\alpha$ -amilasa degrada el almidón en azúcares sencillos para su uso) y proteínas (las proteasas movilizan y activan diversas proteínas). Ambas sustancias están implicadas en la correcta germinación de las semillas. Se ha observado que el calor influencia positivamente a la  $\alpha$ -amilasa y negativamente a las proteasas en las semillas de piñas serótinas, lo que resulta en un retraso de la germinación para que no ocurra justo después del fuego, sino que germinen un poco después cuando las condiciones son más favorables (Moya *et al.*, 2013). En otras piñas como las del género *Banksia*, que también presenta serotinia, se ha observado que el contenido en polifenoles en las valvas de las semillas les protege contra daños al ADN, proteínas y membranas celulares porque interactúan con radicales tóxicos que aparecen en las llamas. Estos polifenoles (muchos de ellos son taninos) contienen enlaces -OH que interactúan con esos radicales tóxicos formando quinonas que inhiben daños oxidativos, protegiendo a las semillas para que puedan germinar después del fuego (Rueggeberg *et al.*, 2019).

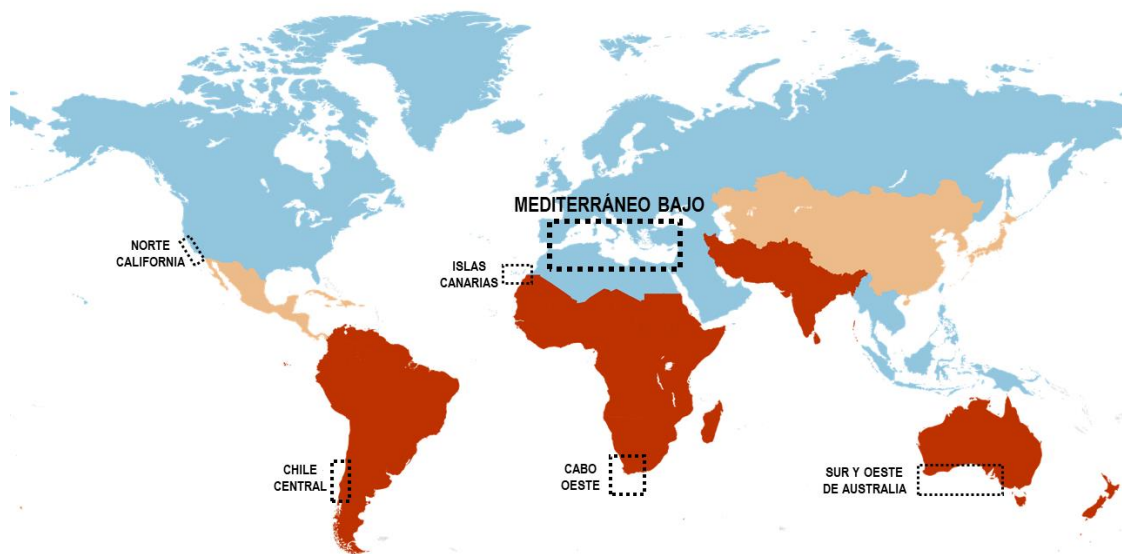
## Humo o señalizadores

El otro mecanismo que tienen las plantas para aprovechar las condiciones post incendio es la germinación estimulada por el humo. Los componentes del humo pueden ser orgánicos como las karrikinas o inorgánicos como los óxidos de nitrógeno. En semillas en dormancia, estos cofactores se unen a proteínas que catalizan la producción de enzimas hidrolíticas cuya función es dar comienzo a la respiración y romper la dormancia. Además, puede que las karrikinas aumenten la absorción de agua en las acuaporinas (Pausas & Lamont, 2022). Las karrikinas estimulan la germinación en muchas familias filogenéticamente distantes y en diferentes formas de vida (árboles, matorrales, hierbas). Los componentes derivados del humo inducen cambios en las semillas, las vuelven más sensibles a la acción de las fitohormonas y a luz y cambian la permeabilidad de la cobertura seminal.

Las giberelinas son un grupo de fitohormonas que se encarga de romper la dormancia y se ha visto que las karrikinas inducen la expresión de genes de éstas. Las karrikinas se generan como consecuencia de la combustión de las plantas y el suelo, tienen una estructura no muy volátil y soluble en agua lo que facilita su recepción en los tejidos de las plantas (Chiwocha *et al.*, 2009). Otro componente estudiado es el cianuro, muy conocido por su alta toxicidad. Hay plantas que lo acumulan para defenderse contra parásitos. En la combustión de tejidos vegetales que lo contienen, se forma glyceronitrilo, que hidrolizado da lugar al cianuro, que estimula la germinación en bajas concentraciones en diversas familias de diferentes continentes (Flematti *et al.*, 2011).

## 6. MARCO DEL RÉGIMEN DE FUEGO EN AMBIENTES MEDITERRÁNEOS

El fuego es un elemento presente en todos los biomas del planeta con mayor o menor frecuencia. Las zonas del planeta con mayor frecuencia de fuegos se encuentran en el centro de África dónde los incendios se dan entre 5 y 8 años. En contraste, las zonas boreales de Norte América la frecuencia de fuegos alcanza los 400 años. En la figura 4 observamos un mapa del globo dónde están representadas las frecuencias de incendios por regiones. Estas regiones deben ser interpretadas como orientativas y no como fronteras delimitadas de frecuencias de fuego, ya que los datos se han obtenido del estudio de Giglio *et al.*, (2006), dónde dividían el planeta en solo 14 regiones.



**Figura 4:** se representan las zonas de la tierra con frecuencia de fuegos menores a 50 años (en rojo), frecuencias de entre 50 y 100 años (naranja) y más de 100 años (azul). Se han enmarcado las zonas que tienen un clima mediterráneo. Figura basada en los datos de Giglio *et al.* (2006), Resco de Dios, (2020) y van der Werf, *et al.*(2017).

Como vemos en la figura, las regiones con clima mediterráneo se distribuyen en 5 continentes: Europa (Mar Mediterráneo), Norte y Sur América (California y Chile), África (en las zonas adyacentes al Mediterráneo, Cabo Occidental y Canarias) y Oceanía (sur y sureste). Estas regiones comparten un clima caracterizado por veranos secos y calurosos. En muchas de estas regiones, además se dan inviernos frescos y húmedos. Esta combinación es un cóctel perfecto para el desarrollo de incendios naturales: gracias a las lluvias del invierno podrá crecer vegetación que actúe como combustible que arderá en los veranos secos (Moreira *et al.*, 2020).

En el libro “*Fire in mediterranean ecosystems: ecology, evolution and management*” de Keeley *et al.*, (2011) se da una descripción en profundidad de los diferentes regímenes de fuego en las zonas con climas mediterráneos:

→ **California:** En California existe una región de clima mediterráneo en la que abundan los chaparrales (comunidad de especies leñosas de pequeño porte) y los pinares (*Pinus ponderosa*, *P. jeffreyi*, *P. lambertiana*). En los chaparrales, el régimen de fuego se caracteriza por ser de copa y fuegos poco frecuentes, esta vegetación está adaptada a intervalos de fuego entre 30 y 150 años sin que suponga una pérdida de especies. En los pinares, sin embargo, es más común un fuego de superficie de baja intensidad mezclado con fuego de copa pasivo de alta intensidad cada vez más frecuente, pero

parece que este pinar no tiene una adaptación al fuego ya que resulta mortal para los individuos.

- **Chile:** En parte de la cordillera oeste de los Andes, Chile, existe una región de clima mediterráneo. En esta zona los fuegos son principalmente causados por humanos lo que ha provocado que aumente la frecuencia de incendios. Existen tres tipos de vegetación principales: bosques esclerófilos (templados y lluviosos, algunos matorrales con porte arbóreo son *Quillaja saponaria* y *Cryptocarya alba*), bosques de transición (formados principalmente por especies del género *Nothofagus*) y matorrales (algunas especies muy comunes son *Lithraea caustica* y *Kageneckia oblonga*) que presentan *lignotubers*.
- **Sudáfrica:** En la provincia sudafricana del Cabo Oeste se encuentra la región más pequeña con clima mediterráneo, dominada por la comunidad vegetal “*Fynbos*” compuesta por matorrales de proteáceas (*Proteaceae*) y brezales (*Ericaceae*) entre otras muchas familias (*Fabaceae*, *Rhamnaceae*, *Bruniaceae*). El régimen de fuego es de copa, se da entre 10 y 30 años, y no sobrevive más de 40 años sin quemarse. Muchas de estas especies son germinadoras obligadas, almacenando bancos de semillas serótinos en el suelo.
- **Australia:** En la región sur y suroeste de Australia también existe un clima mediterráneo, con matorrales como el género *Banksia* y árboles de mayor porte como los eucaliptos, con un intervalo de fuego entre los 10-20 años. Esta región se caracteriza por tener la mayor diversidad de matorrales con *lignotubers* combinados con una estrategia germinadora.
- **Mediterráneo bajo:** Varios estudios llevados a cabo en la zona del mediterráneo determinan que el régimen de fuego en el mediterráneo bajo está en torno a 15-20 años (Gonçalves & Sousa, 2017; Pausas & Fernández-Muñoz 2012). En el siguiente apartado se describe parte de su vegetación.

### 6.1 Ecofisiología de familias ampliamente representadas en el Mediterráneo bajo y Canarias

El bioma mediterráneo ocupa un 2% de la superficie terrestre, pero alberga el 20% de la diversidad florística, se estima que en el Mediterráneo bajo existen más de 30.000 especies y subespecies, siendo un *hot spot* de biodiversidad (Médail & Quézel, 1997). Son muchas las familias altamente distribuidas en el Mediterráneo bajo, pero no todas presentan adaptaciones ecofisiológicas al fuego. En los siguientes párrafos, se describen

estas adaptaciones en algunas familias con gran distribución tanto en el Mediterráneo bajo como en Canarias.

### Brezales

La mayoría de los fuegos en matorrales y brezales del Mediterráneo son de copa y arrasan con la biomasa superficial, haciendo que la colonización del terreno quemado sea difícil, por lo que habrá especies adaptadas con una estrategia rebrotadora. Un rasgo fisiológico común a varias especies es la presencia de *lignotubers* basales (Keeley *et al.*, 2011). Se han encontrado 14 especies que presentan este rasgo fisiológico, la mayoría pertenecientes a la familia de las *Ericáceas* (Paula *et al.*, 2016). Curiosamente, las especies endémicas pertenecientes a esta familia en Canarias (*Erica Canariensis*, *Erica Platycodon* y *Arbutus Canariesis*) se ven en la comunidad de Fayal-Brezal la cual se considera de sustitución de Laurisilva en parcelas degradadas o dónde ha habido incendios; el Fayal-Brezal también crece intercalado con el pinar canario, zona dónde más evidencias existen de que el régimen de fuego es más frecuente. A pesar de estos indicios, no existe bibliografía sobre presencia de *lignotubers* en estas especies.

### Pinar

Multitud de especies de pinos conviven en el mediterráneo y según en la altitud que se encuentren podemos diferenciarlos en pinos de costa e islas, de montaña y de alta montaña. Ya que los incendios son más comunes en las zonas bajas (debido a que están más pobladas y son más secas), nos centraremos en aquellas especies más abundantes de costa e isla: *Pinus halepensis*, *Pinus brutia*, *Pinus pinea*, *Pinus pinaster*, *Pinus canariensis* (Ne'eman & Arianoutsou, 2021).

**Tabla 1:** En la siguiente tabla aparecen las especies mencionadas, algunas adaptaciones para sobrevivir a incendios y el tipo de estrategia que tienen.

<b>Especie</b>	<b>Adaptación</b>	<b>Estrategia</b>
<i>P.halepensis</i> <i>P.brutia</i>	Serótino, tronco fino, madurez sexual temprana	Germinadora
<i>P.pinaster</i>	Dependiendo del hábitat presenta serotinia o una corteza gruesa	Germinadora
<i>P.pinea</i>	Corteza gruesa, poca serotinia, autopoda	Germinadora
<i>P. canariensis</i>	Corteza gruesa, serotinia	Germinadora y rebrotadora

El tipo de fuego que amenaza estas especies es *stand-replacing fire*, un tipo de incendio bastante intenso y que se caracteriza por arrasar con toda la cubierta vegetal. *Pinus halpensis* y *Pinus brutia* están altamente relacionadas y son capaces de hibridarse entre ellas, entre las 2 ocupan 7 millones de hectáreas alrededor el Mediterráneo bajo (Chambel *et al.*, 2013). Estas especies tienen una estrategia rebrotadora que no las protege contra el fuego directo, de hecho, son especies altamente inflamables ya que no se “autopodan” y las ramas muertas quedan en el árbol siendo un poderoso combustible. Su corteza es bastante fina, presentan serotinia que permite la germinación de sus semillas tras un incendio y además estas especies alcanzan la madurez sexual muy rápido para volver a formar esos bancos de semillas en caso de que haya otra perturbación. La capacidad rebrotadora tras un incendio de *P. halpensis* es mayor que la *P. brutia*, de la primera especie se determinó una tasa de germinación de entre 50.000-20.000 plántulas/hectárea tras un incendio, y de la segunda 20.000 (Chambel *et al.*, 2013). En el estudio de Otto *et al.* (2010) analizaron la tasa de germinación en *Pinus canariensis* tras el incendio de 2007 en la corona forestal del Teide y obtuvieron una tasa de 162.000 plántulas/hectárea siendo la variable que más afectaba al crecimiento la intensidad del fuego. Aunque el pino canario también posee una estrategia rebrotadora su capacidad germinadora también tiene valores elevados a pesar de que no todas sus semillas son serótinas.

En cuanto a la germinación de estas semillas provenientes de conos seróticos, en el estudio de Ne’eman *et al.* (2004), determinaron que, aunque la ceniza no sea un sustrato apto para la germinación debido a su bajo potencial hídrico (-0.26 MPa) y su alto pH (10), su alto contenido en nitrato y amonio sí favorece la germinación. También establecieron que un shock térmico a altas temperaturas (100 °C) inhibía la germinación, por lo que la piña que protege a las semillas es vital para su supervivencia. En otro estudio de Awada *et al.* (2003), estudiaron si la tasa fotosintética neta en plantulas de *P. brutia*, *P. pinea* y *P. pinaster* variaba en función de si se encontraban al sol o la sombra (25% PAR) y observaron que *P. brutia* y *P. pinaster* germinaron mejor en condiciones de máxima irradiancia. Estos resultados concuerdan con lo esperado, ya que *P. halpensis* (altamente relacionado con *P. brutia*) tampoco es capaz de proliferar en sombra. Respecto al *Pinus canariensis*, en el estudio de Otto *et al.* (2010) intuyen que la pinocha que recubre a la ceniza una vez se ha quemado la materia orgánica del suelo puede ser beneficiosa para la germinación de *P. canariensis* ya que hay más nutrientes disponibles, sin embargo no se han hecho estudios concretos sobre la germinación de estas semillas en este tipo de suelos.



## Jarales

Un género muy común que crece entre los pinares mediterráneos es el género *Cistus*, estas especies también tienden a colonizar terrenos que han sufrido alteración. *Cistus* tiene una estrategia totalmente germinadora, sus semillas se caracterizan por poder superar largos periodos de dormancia, ser pequeñas y acumularse en bancos en el subsuelo. La dormancia de estas semillas se romperá cuando exista una elevada temperatura en la capa superficial de suelo, y germinarán en la siguiente época lluviosa (Bastida & Talavera, 2002). Además, la germinación de estas especies se ve inducida por el humo tras una exposición de 20 minutos (Pérez-Fernández & Rodríguez-Echeverría, 2003). Otra característica curiosa observada en numerosas especies es que su germinación no se ve inhibida por la luz roja lejana (la cual normalmente es una inhibidora de la forma activa del fitocromo) lo cual podría ser una adaptación evolutiva para aumentar su tasa de supervivencia (Thanos *et al.*, 1992). Dos estudios se llevaron a cabo en Canarias que estudian la repoblación de *Cistus* tras un incendio, uno fue llevado a cabo en la zona de Inagua, Gran Canaria (Arévalo *et al.*, 2014) y otro en la corona forestal del Teide (Arévalo *et al.*, 2001). En ambos estudios se observó que tanto *Cistus symphytifolius* como *Cistus monspeliensis* estaban más asociados con parcelas quemada.

## 7. VULCANISMO Y VEGETACIÓN

Una erupción volcánica puede ser una de las múltiples causas de un incendio, pero suceden de forma tan errática que es difícil clasificarlas como régimen de fuego. Además, las zonas de volcanes activos no están asociadas a ningún tipo de vegetación como puede ser el fuego o un tipo de clima. El ambiente hostil (altas temperaturas, baja disponibilidad hídrica y en nutrientes, etc.) que se forma en zonas de volcanes actúa como filtro sobre las especies que lo colonizarán. Sin embargo, con el paso de los años y con periodos de inactividad, el desequilibrio que han formado las erupciones es lo que crea la grandísima diversidad de las islas volcánicas (Whittaker *et al.*, 2008). En Canarias no se ha determinado que las erupciones hayan modificado la ecofisiología de la vegetación, aunque una hipótesis sobre la explicación de diferentes tipos de estrategias (rebrotadora y germinadora) y el gradiente de grosor del tronco en *Pinus canariensis* son precisamente esas erupciones aleatorias (Barbour & García-Baquero, 2012). Una especie que crece en una isla volcánica activa y se encuentra en el mediterráneo (Islas Eolias, Italia) es *Cistus aeolicus*. En el trabajo de Troia & Greuter (2014) se analizan las fluctuaciones de sus poblaciones en los últimos 80 años y se observa como esta especie ha conseguido

sobrevivir y proliferar a pesar de las erupciones, cenizas y terremotos. En el reciente trabajo de Weiser *et al.* (2021), estudiaron cómo cambió la diversidad del pinar en la zona de Cumbre Vieja en La Palma tras un incendio en 2006. Además del fuego, establecieron que el factor más determinante para la vegetación era la altitud. En este estudio determinaron que el incendio no provocó que especies no nativas proliferaran como sí pasa en otras zonas volcánicas como Hawái (Ainsworth & Boone Kauffman, 2009; Ainsworth & Kauffman, 2013). De hecho, observaron lo contrario: al quemarse el dosel del pinar, más zonas quedaban expuestas a una alta radiación y condiciones más extremas al perder la sombra que las protegía, actuando como un filtro de selección positiva para especies endémicas que sí son capaces de sobrevivir en esas condiciones. En el estudio destacan la importancia de la especie *Lotus campylocladus*, endémica de La Palma y capaz de fijar nitrógeno y colonizar esos espacios, minimizando la erosión y pérdida de nutrientes para que futuras comunidades arbustivas acaben colonizando ese terreno. Desgraciadamente, la zona de este estudio ha desaparecido bajo la lava de la reciente erupción de septiembre de 2021, pero los resultados pueden ser interesantes para el estudio de zonas cercanas que no han sido arrasadas. En este estudio también se destaca que existen lagunas sobre el conocimiento del ciclo que siguen los nutrientes tras un incendio en Canarias y que es clave para entender la recolonización y el funcionamiento de los bosques. En el trabajo de Osorio *et al.* (2020), hacen una revisión sobre la recolonización y el desarrollo de la vegetación en la zona de Güimar. En 1705 una erupción arrasó la zona, dando lugar al que es hoy un espacio protegido, el malpaís de Güimar. En este trabajo revisan escritos de Viera y Clavijo de hasta 1796 quien ya describía las primeras colonizaciones hasta día de hoy. Igual que en la Palma, no se ha observado la invasión de la zona por especies no nativas, sino al contrario: un 60% de las especies son endémicas de Canarias, creando un espacio de estudio de la vegetación canaria muy importante. Los autores destacan la temprana colonización de las lavas por *Pinus canariensis* que a cierta altitud (1000 metros) apenas tiene competencia y aprovecha su gran tolerancia en nichos con condiciones favorables. El pino canario posee profundas raíces que se infiltran los agujeros de las antiguas lavas en busca de agua, además posee un gran control sobre su apertura estomática y unas hojas que, reguladas por metabolitos secundarios, se adaptan a la escasez de agua. Las hojas del pino también ayudan en la retención de agua cuando caen, formando el suelo de pinocha. Las imágenes de la figura 5 han sido cedidas por Marta Martín, ingeniera forestal y colaboradora del

grupo de divulgación “Fénix Canariensis” y han sido tomadas después de la erupción del volcán de Cumbre Vieja (2021) en La Palma.



**Figura 5: Imagen A.** Imagen cedida por Marta Martín. Semilla de un *P. canariensis* germinando en un tronco recubierto de ceniza en los alrededores de la colada. **Imagen B.** Imagen cedida por Marta Martín. Brotes epicórmicos de un *P.canariensis* situado cerca del cono volcánico.

## 8. MANEJO DE FUEGOS EN CANARIAS

En Canarias existe un debate abierto sobre el control de incendios y las consecuencias sobre la vegetación. En la siguiente tabla, se recogen los argumentos que defienden que los incendios serían beneficiosos en intervalos más frecuentes y argumentos en contra.

**Tabla 3:** Argumentos a favor y en contra sobre los beneficios de los incendios en Canarias.

---

### A favor

---

En el estudio de Calvo *et al.* (2013) se propone que para controlar a las especies exóticas de pinos en canarias (*Pinus pinea* y *Pinus halpensis*) y restaurar las poblaciones de *Pinus canariensis* podría ser a través del fuego, teniendo en cuenta que quemas prescritas en otros estudios no apuntan a una modificación de las características del suelo. En el estudio se pone en evidencia la necesidad de estudio de *Pinus canariensis* bajo repetidos fuegos para asegurar su supervivencia.

---

En J.R. Arévalo *et al.*, (2014) compararon una parcela quemada en 2007 en Inagua con una parcela no quemada. No se determinaron diferencias en la riqueza de especies entre las parcelas y se observó que la tasa de germinación de *P.canariensis* era mayor en la parcela quemada.

---

En J. R. Arévalo & Naranjo-Cigala, (2018) se plantea una paradoja: cuánto más tiempo se supriman los incendios, más intensos y severos serán los siguientes que consigan proliferar. Esto es debido a la acumulación de combustible y para evitar caer en la paradoja del fuego habría que cambiar el enfoque en la política de supresión de incendios y favorecer más las quemas prescritas.

---

### En contra

---

En el estudio de Garzón-Machado *et al.*, (2012), están de acuerdo con que el fuego ha sido el elemento principal a largo plazo que ha influenciado el pinar canario. Sin embargo, de las 5 especies endémicas que habitan en el pinar (*Cheirolophus arboreus*, *Convolvulus fruticulosus*, *Crambe microcarpa*, *Echium webbii*, *Helianthemum cirae*) no se observó que ninguna tuviera estrategias para sobrevivir al fuego y desaparecen tras un incendio.

---

En el estudio de Villadas *et al.*, (2019), estudiaron como se veía afectada la microbiota del suelo en Garajonay tras el incendio de 2012 y se observó que esta cambió negativamente (más bacterias oportunistas y pérdida de las comunidades asentadas anteriormente).

---

En el estudio de Bello-Rodríguez *et al.*, (2018), apuntan que una vez se quema la laurisilva húmeda, la vegetación que sucede es más inflamable y a la larga acabará por desaparecer.

---

En el estudio de Barbour & Garcia-Baquero, (2012) no consideran a *Pinus canariensis* como una especie serótina, argumentando que sus semillas no cumplen todas las características de éstas y que el porcentaje de serotinia es bajo (3-35%). Los autores atribuyen la serotinia de esta especie a la sequía y no al fuego.

---

El manejo de los incendios es complejo sobre todo en zonas tan pobladas como Canarias ya que también hay que tener en cuenta el factor social. No cabe duda de que los incendios naturales tienen efectos positivos en los ecosistemas siendo un elemento más. Sin embargo, los humanos hemos alterado el régimen de fuegos completamente en muchas zonas, haciendo que el fuego sea una terrible amenaza para muchas comunidades vegetales. En Canarias existen lagunas de conocimiento sobre el comportamiento de la vegetación y el fuego: se desconoce cómo se distribuyen los nutrientes tras los incendios

en los suelos de Canarias, existen géneros que sí presentan adaptaciones al fuego en otros ambientes mediterráneos pero no se han estudiado en Canarias, aún no se comprende del todo la variación de la serotinia en *P.canariensis*, no se ha estudiado apenas la germinación de semillas endémicas bajo tratamientos de calor o de fuego... Existen algunas evidencias de que las erupciones volcánicas y el fuego puede contribuir positivamente al mantenimiento de flora endémica, pero también hay evidencias de la pérdida que puede producir en zonas más frágiles como la laurisilva húmeda.

## 9. CONCLUSIÓN

Tras haber revisado la literatura correspondiente sobre la ecofisiología del fuego en ambientes mediterráneos, se han llegado a las siguientes conclusiones:

- La estrategia germinadora necesita de bancos de semillas (aéreos o subterráneos) que perduren en el tiempo y germinen tras un incendio. Esto lo consiguen mediante la estimulación de elementos presentes en el humo (como las karrikinas) o mediante una testa gruesa que se rompa tras un choque térmico. Una vez hayan germinado, las plántulas de estas especies tienen una fisiología que les permite crecer rápido (sistema de raíces poco profundo, mayor eficiencia hidráulica) y volver a ocupar su nicho.
- La estrategia rebrotadora se basa en la creación y protección de bancos de meristemas basales (como los *lignotubers*) o aéreos (que dan lugar al rebrote epicórmico). Estas especies tienen una fisiología que les permite rebrotar desde esos meristemas, teniendo un sistema radicular más profundo que les permite un acceso estable al agua y una mayor reserva de carbono.
- En ambas estrategias se observa un aumento de la tasa fotosintética debido a que llega más luz al quemarse el dosel.
- El fuego dentro de su régimen no tiene por qué ser considerado perjudicial para la vegetación mediterránea. De hecho, ha contribuido a la evolución y dispersión de la vegetación. Sin embargo, los humanos hemos alterado su régimen hasta tal punto que puede ser devastador. Se debe estudiar en profundidad la relación que existe entre la vegetación y el fuego antes de tomar decisiones sobre la supresión de incendios o las quemaduras prescritas si no queremos causar daños aún mayores en el ecosistema.

### *Conclusion*

*After reviewing the literature on the ecophysiology of fire in Mediterranean environments, the following conclusions have been reached:*

- *The seeder strategy needs seed banks (aerial or belowground) that persist over time and germinate after a fire. This is achieved by the stimulation of elements present in the smoke (such as karrikins) or by a thick seed coat that breaks after a thermal shock. Once germinated, the seedlings have a physiology that allows them to grow rapidly (shallow root system, greater hydraulic efficiency) and reoccupy their niche.*
- *The resprouting strategy is based on the creation and protection of bud banks that can be stored belowground (such as lignotubers) or aboveground (which give rise to epicormic resprouting). These species have a physiology that allows them to resprout from these buds, having a deeper root system that allows them stable access to water and a greater carbon pool.*
- *In both strategies an increase in the photosynthetic rate is observed due to the fact that more light arrives when the canopy is burned.*
- *Fire within its regime need not be considered detrimental to Mediterranean vegetation. In fact, it has contributed to the evolution and dispersal of vegetation. However, humans have altered its regime to such an extent that it can be devastating. The relationship between vegetation and fire must be studied in depth before making decisions on fire suppression or prescribed burning if we do not want to cause even greater damage to the ecosystem.*

## BIBLIOGRAFÍA

- Ainsworth, A., & Boone Kauffman, J. (2009). Response of native Hawaiian woody species to lava-ignited wildfires in tropical forests and shrublands. *Plant Ecology*, 201(1), 197–209
- Ainsworth, A., & Kauffman, J. B. (2013). Effects of repeated fires on native plant community development at Hawaii volcanoes national park. *International Journal of Wildland Fire*, 22(8), 1044–1054
- Alam, M. A., Wyse, S. V., Buckley, H. L., Perry, G. L. W., Sullivan, J., *et al* (2020). Shoot flammability is decoupled from leaf flammability, but controlled by leaf functional traits. *Journal of Ecology*, 108(2), 641–653
- Archibald, S., Lehmann, C. E. R., Gómez-Dans, J. L., & Bradstock, R. A. (2013). Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(16), 6442–6447
- Arévalo, J. R., Fernández-Palacios, J. M., Jiménez, M. J., & Gil, P. (2001). The effect of fire intensity on the understorey species composition of two *Pinus canariensis* reforested stands in Tenerife (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, 148(1-3), 21–29
- Arévalo, J.-R., Fernández-Lugo, S., Naranjo-Cigala, A., & Salas-Pascual, M. (2014). Post-fire recovery of an endemic Canarian pine forest. *International Journal of Wildland Fire*, 23(3), 403–409
- Arévalo, J. R., & Naranjo-Cigala, A. (2018). Wildfire Impact and the “Fire Paradox” in a Natural and Endemic Pine Forest Stand and Shrubland. *Fire*, 1(3), 44
- Awada, T., Radoglou, K., Fotelli, M., & Constantinidou, H. (2003). Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes. *Tree Physiology*, 23(1), 33–41
- Balch, J. K., Bradley, B. A., Abatzoglou, J. T., Chelsea Nagy, R., Fusco, E. J., *et al* (2017). Human-started wildfires expand the fire niche across the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(11), 2946–2951

- Barbour, M. G., & Garcia-Baquero, G. (2012). Anomalous diameter growth and population age structure in mature Canary Islands pine stands. *Phytocoenologia*, 42(1–2), 1–13
- Bastida, F., & Talavera, S. (2002). Temporal and spatial patterns of seed dispersal in two *Cistus* species (*cistaceae*). *Annals of Botany*, 89(4), 427–434
- Bello-Rodríguez, V., Gómez, L. A., Fernández López, Á., Del-Arco-Aguilar, M. J., Hernández-Hernández, R., et al (2018). Short-and long-term effects of fire in subtropical cloud forests on an oceanic island. *Land Degradation and Development*, 30(4), 448–458
- Bond, W. J., & Scott, A. C. (2010). Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *New Phytologist*, 188(4), 1137–1150
- Bradshaw, D., Hopper, S., Dixon, K., & Lambers, H. (2011). Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science*, 16(2), 69–76
- Burger, N., & Bond, W. J. (2015). Flammability traits of Cape shrubland species with different post-fire recruitment strategies. *South African Journal of Botany*, 101, 40–48
- Burrows, G. E. (2000). An anatomical study of epicormic bud strand structure in *Eucalyptus cladocalyx* (*Myrtaceae*). *Australian Journal of Botany*, 48(2), 233–245
- Burrows, G.E, Hornby ,S.K.,Water, D.A., Bellairs, S.M., Prior., et al(2010) A wide diversity of epicormic structures is present in *Myrtaceae* species in the northern Australian savanna biome–implications for adaptation to fire.*Australian Journal of Botany*, 58, 493–507
- Calvo, L., García-Domínguez, C., Naranjo, A., & Arévalo, J. R. (2013). Effects of light/darkness, thermal shocks and inhibitory components on germination of *Pinus canariensis*, *Pinus halepensis* and *Pinus pinea*. *European Journal of Forest Research*, 132, 909–917
- Chambel, M.R., Climent, J., Pichot, C., Ducci, F. (2013). Mediterranean Pines (*Pinus halepensis* Mill. and *Pinus brutia* Ten.). In: Pâques, L. (eds) *Forest Tree Breeding in Europe. Managing Forest Ecosystems*, vol 25. Springer, Dordrecht. (Capítulo 5, 229-265)
- Chiwocha, S. D. S., Dixon, K. W., Flematti, G. R., Ghisalberti, E. L., Merritt, D. J., Nelson, D. C., et al (2009). Karrikins: A new family of plant growth regulators in smoke. *Plant Science*, 177(4), 252–256.
- Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., et al (2013). Tansley review Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197(1), 19–35
- DellaSala, D. A. (2018). Emergence of a New Climate and Human-Caused Wildfire Era for Western USA Forests. *Reference Module in Earth Systems and Environmental Sciences*, Elsevier
- Flematti, G. R., Merritt, D. J., Piggott, M. J., Trengove, R. D., Smith, S. M., et al (2011). Burning vegetation produces cyanohydrins that liberate cyanide and stimulate seed germination. *Nature Communications* 2011, 2(1), 1–6
- Garzón-Machado, V., del Arco Aguilar, M. J., Valdés González, F., & Pérez-De-Paz, P. L. (2012). Fire as a threatening factor for endemic plants of the Canary Islands. *Biodiversity and Conservation*, 21, 2621–2632
- Giglio, L., van der Werf, G. R., Randerson, J. T., Collatz, G. J., & Kasibhatla, P. (2006). Atmospheric Chemistry and Physics Global estimation of burned area using MODIS active fire observations. *Atmospheric Chemistry Physics*, 6, 957–97
- Glasspool, I. J., & Scott, A. C. (2010). Phanerozoic concentrations of atmospheric oxygen reconstructed from sedimentary charcoal. *Nature Geoscience*, 3(9), 627–630
- Gonçalves, A. C., & Sousa, A. M. (2017). The fire in the Mediterranean region: a case study of forest fires in Portugal. In (Ed.), *Mediterranean Identities - Environment, Society, Culture*. IntechOpen (Capítulo 13, 306–335)
- He, T., & Lamont, B. B. (2018). Baptism by fire: The pivotal role of ancient conflagrations in evolution of the Earth's flora. *National Science Review*, 5(2), 237–254
- Hernández-Serrano, A., Verdú, M., González-Martínez, S., & Pausas, J. (2013). Fire structures pine serotiny at different scales. *American Journal of Botany*, 100(12), 2349–2356
- Jaureguiberry, P., Bertone, G., & Díaz, S. (2011). Device for the standard measurement of shoot flammability in the field. *Austral Ecology*, 36, 821–829
- Jeffery, D. J., Holmes, P. M., & Rebelo, A. G. (1988). Effects of dry heat on seed germination in selected indigenous and alien legume species in South Africa. *South African Journal of Botany*, 54(1), 28–34
- Karavani, A., Boer, M. M., Baudena, M., Colinas, C., Díaz-Sierra. (2018). Fire-induced deforestation in drought-prone Mediterranean forests: drivers and unknowns from leaves to communities. *Ecological Monographs*, 88(2), 141–169
- Keeley, J. E. (2008). Fire. *Encyclopedia of Ecology, Five-Volume Set*, 1557–1564
- Keeley, J. E., & Rundel, P. W. (2005). Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters*, 8(7), 683–690
- Keeley, J.E., Wiliam J. Bond., Ross A. Bradstock., Juli G. Pausas., et al (2011). *Fire in Mediterranean Ecosystems: Ecology, Evolution and Management*. Cambridge: Cambridge University Press

- Lamont, B. B. (1991). Canopy Seed Storage and Release: What's in a Name? *Oikos*, 60(2), 266
- Lamont, B. B., & Downes, K. S. (2011). Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology*, 212(12), 2111–2125
- Leigh, A., Sevanto, S., Ball, M. C., Close, J. D., Ellsworth, D. S., (2012). Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? *The New Phytologist*, 194(2)
- Mackenzie, B. D. E., Auld, T. D., Keith, D. A., Hui, F. K. C., & Ooi, M. K. J. (2016). The effect of seasonal ambient temperatures on fire-stimulated germination of species with physiological dormancy: A case study using *Boronia* (*Rutaceae*). *PLoS ONE*, 11(5)
- Light, M.E., Burger, V.B., & van Staden, J. (2005). Formation of a seed germination promoter from carbohydrates and amino acids. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 53(15), 5936–5942
- Médail, F., & Quézel, P. (1997). Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84(1), 112–127
- Michaletz, S. T., & Johnson, E. A. (2007). How forest fires kill trees: A review of the fundamental biophysical processes. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22(6), 500–515
- Midgley, J. J., Lawes, M. J., & Chamail-Jammes, S. (2010). Turner review No. 19. Savanna woody plant dynamics: The role of fire and herbivory, separately and synergistically. In *Australian Journal of Botany*, 58(1), 1–11
- Moore, N. A., Camac, J. S., & Morgan, J. W. (2019). Effects of drought and fire on resprouting capacity of 52 temperate Australian perennial native grasses. *The New Phytologist*, 221(3), 1424–1433
- Moreira B, Pausas JG. (2012) .Tanned or burned: the role of fire in shaping physical seed dormancy. *PLoS ONE*, 7(12): e51523.
- Moreira, F., Ascoli, D., Safford, H., Adams, M. A., Moreno, J. M., *et al* (2020). Wildfire management in Mediterranean-type regions: Paradigm change needed. In *Environmental Research Letters*, 15(1).
- Moya, D., de Las Heras, J., Salvatore, R., Valero, E., & Leone, V. (2013). Fire intensity and serotiny: Response of germination and enzymatic activity in seeds of *Pinus halepensis* Mill. from southern Italy. *Annals of Forest Science*, 70(1), 49–59
- Moya, D., Saracino, A., Salvatore, R., Lovreglio, R., de Las Heras, J., *et al* (2008). Anatomic basis and insulation of serotinous cones in *Pinus halepensis* Mill. *Trees - Structure and Function*, 22(4), 511–519
- Ne'eman, G., Arianoutsou, M. (2021). Mediterranean Pines – Adaptations to Fire. In: Ne'eman, G., Osem, Y. (eds) *Pines and Their Mixed Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin. Managing Forest Ecosystems*, vol 38. Springer, Cham. (Capítulo 22, 457-480)
- Ne'eman, G., Goubitz, S., & Nathan, R. (2004). Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire-a critical review. In *Plant Ecology*, 171, 69-79.
- Osorio, V. E. M., Martín, W. H. W., Negrín, R. G., & de la Torre, W. W. (2020). Study of the current vegetation of the historical lava flows of the Arafo Volcano, Tenerife, Canary Islands, Spain. *Mediterranean Botany*, 41(2), 193–212
- Otto, R., García-del-Rey, E., Muñoz, P. G., & Fernández-Palacios, J. M. (2010). The effect of fire severity on first-year seedling establishment in a *Pinus canariensis* forest on Tenerife, Canary Islands. *European Journal of Forest Research*, 129(4), 499–508
- Palhares, D., de Paula, J. E., Pereira, L. A. R., & Silveira, C. E. D. S. (2007). Comparative Wood Anatomy of Stem, Root and Xylopodium of *Brosimum Gaudichaudii* (*Moraceae*). *IAWA Journal*, 28(1), 83–94
- Paula, S., Naulin, P. I., Arce, C., Galaz, C., & Pausas, J. G. (2016). Lignotubers in Mediterranean basin plants. *Plant Ecology*, 217(6), 661–676
- Paula S, Pausas JG (2011) Root traits explain different foraging strategies between resprouting life histories. *Oecologia*, 165, 321–331
- Pausas, J. G., & Fernández-Muñoz, S. (2012). Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: From fuel-limited to drought-driven fire regime. *Climatic Change*, 110(1–2), 215–226
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2017). Epicormic resprouting in fire-prone ecosystems. *Trends in Plant Science*, 22(12), 1008–1015
- Pausas, J. G., & Lamont, B. B. (2022). Fire-released seed dormancy-a global synthesis. *Biological Reviews, Cambridge philosophical society*
- Pérez-Fernández, M. A., & Rodríguez-Echeverría, S. (2003). Effect of smoke, charred wood, and nitrogenous compounds on seed germination of ten species from woodland in central-western Spain. *Journal of Chemical Ecology*, 29(1), 51–23
- Piper, F. I., & Paula, S. (2020). The role of nonstructural carbohydrates storage in forest resilience under climate change. *Curr Forestry Rep*, 6, 1–13
- Popović, Z., & Vidaković, V. (2022). Ecophysiological and growth-related traits of two geophytes three years after the fire event in grassland steppe. *Plants*, 11(6), 734



- Pratt B, Jacobsen AL, Jacobs SM, Esler KJ (2012) Xylem transport safety and efficiency differ among *Fynbos* shrub life history types and between two sites differing in mean rainfall. *International Journal of Plant Sciences*, 173, 474–483
- Procheş, Ş., Cowling, R. M., Goldblatt, P., Manning, J. C., & Snijman, D. A. (2006). An overview of the Cape geophytes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 87(1), 27–43
- Raunkiaer, C. (1934). The life-forms of plants and their bearing on geography. *Oxford University Press*.
- Renninger, H. J., Clark, K. L., Skowronski, N., & Schäfer, K. V. R. (2013). Effects of a prescribed fire on water use and photosynthetic capacity of pitch pines. *Trees*, 27, 1115–1127
- Resco de Dios, V. (2020). *Plant-Fire Interactions*. 36. Springer Cham, Springer Nature, Switzerland.
- Rossatto, D. R., de Araújo, P. E., da Silva, B. H. P., & Franco, A. C. (2018). Photosynthetic responses of understory savanna plants: Implications for plant persistence in savannas under tree encroachment. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 240, 34–39
- Rueggeberg, M., Török, P., Elbaum, R., Huss, J. C., Eder, M., et al (2019). Protecting offspring against fire: lessons from *banksia* seed pods. *Frontiers in Plant Science*, 10, 283
- Scalon, M. C., & Rossatto, D. R. (2021). Ground layer Cerrado plants sustain higher maximum photosynthetic rates after medium-term fire events. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 285
- Schafer, J. L., Breslow, B. P., Hollingsworth, S. N., Hohmann, M. G., & Hoffmann, W. A. (2014). Size-dependent enhancement of water relations during post-fire resprouting. *Tree Physiology*, 34(4), 404–414
- Schwilk, D. W. (2003). Flammability is a niche construction trait: canopy architecture affects fire intensity. *American Naturalist*, 162(6), 725–733
- Schwilk, D. W. (2015). Dimensions of plant flammability. *New Phytologist*, 206(2), 486–488
- Smýkal, P., Hradilová, I., Duchoslav, M., Brus, J., Pechanec, V., Hýbl, M., et al (2019). Variation in wild pea (*Pisum sativum* subsp. *elatius*) seed dormancy and its relationship to the environment and seed coat traits. *PeerJ* 7:e6263
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J. A., & Gil, L. (2004). Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171(1–2), 53–68
- Thanos, C. A., Georghiou, K., Kadis, C., & Pantazi, C. (1992). *Cistaceae*: A plant family with hard seeds. *Israel Journal of Botany*, 41(4–6), 251–263
- Troia, A., & Greuter, W. (2014). A critical conspectus of Italian Isoetes (*Isoetaceae*). *Plant Biosystems*, 148(1), 13–20
- Turnbull, T. L., Buckley, T. N., Barlow, A. M., & Adams, M. A. (2014). Anatomical and physiological regulation of post-fire carbon and water exchange in canopies of two resprouting *Eucalyptus* species. *Oecologia*, 1, 333–343
- Utsumi, Y., Bobich, E. G., & Ewers, F. W. (2010). Photosynthetic, hydraulic and biomechanical responses of *Juglans californica* shoots to wildfire. *Physiological Ecology*, 164, 331–338
- van der Werf, G. R., Randerson, J. T., Giglio, L., van Leeuwen, T. T., Chen, Y., et al (2017). Global fire emissions estimates during 1997–2016. *Earth System Science Data*, 9, 697–720
- Verdaguer, D. (2020). Towards a better understanding of the role of rhizomes in mature woody plants: the belowground system of *Quercus coccifera*. *Trees - Structure and Function*, 34(4), 903–916
- Vesk, P. A., & Westoby, M. (2004). Funding the bud bank: a review of the costs of buds. *OIKOS*, 106(1), 200–204
- Vilagrosa, A., Hernández, E. I., Luis, V. C., Cochard, H., & Pausas, J. G. (2014). Physiological differences explain the co-existence of different regeneration strategies in Mediterranean ecosystems. *New Phytologist*,
- Villadas, P. J., Díaz-Díaz, S., Rodríguez-Rodríguez, A., del Arco-Aguilar, M., Fernández-González, A. J., et al (2019). The soil microbiome of the laurel forest in Garajonay National Park (La Gomera, Canary Islands): Comparing unburned and burned habitats after a wildfire. *Forests*, 10(12), 1051
- Werth, Paul A., Potter, Brian E., Clements, Craig B., Finney, Mark A., Goodrick, Scott L., et al (2011). Synthesis of knowledge of extreme fire behavior: volume I for fire managers. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-854. Portland, OR (Capítulo 3, páginas 25-30)
- Weiser, F., Sauer, A., Gettueva, D., Field, R., Irl, S. D. H., et al (2021). Impacts of forest fire on understory species diversity in canary pine ecosystems on the island of la palma. *Forests*, 12(12), 1638
- Whittaker, R. J., Triantis, K. A., & Ladle, R. J. (2008). A General Dynamic Theory of Oceanic Island Biogeography. *Source: Journal of Biogeography*, 35(6), 977–994
- Zanne, A. E., Westoby, M., Falster, D. S., Ackerly, D. D., Loarie, S. R., et al (2010). Angiosperm wood structure: Global patterns in vessel anatomy and their relation to wood density and potential conductivity. *American Journal of Botany*, 97(2), 207–215

