

Evaluación de los efectos directos e indirectos del fuego en especies de alta montaña canaria

Evaluation of the direct and indirect effects of in high mountain species of the Canary Islands



Trabajo de Fin de Grado

Yauci Espinosa González

Grado en Biología

Julio 2022

Tutorizado por:

Águeda M.^a González Rodríguez

Alicia Victoria Perera Castro

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a mi familia, a mis padres y hermano, por todo su apoyo y no únicamente durante la carrera sino toda mi vida, pues son ellos los que con mucho esfuerzo me han brindado la oportunidad de estar aquí hoy y que nunca me haya faltado de nada. Son quienes han estado ahí en las buenas y en las malas. Quienes me animaban a no dejar la carrera después de ir a llorarles cientos de veces. En definitiva, son de quienes más me siento orgulloso. Y, por supuesto, no puedo olvidarme del perrete, Gofio.

Quiero agradecer a mis tutoras, Águeda y Alicia, por todo lo que me han enseñado, por su dedicación, su motivación y su paciencia.

En especial, quiero agradecer a Alicia por muchas cosas; por su inestimable ayuda estos meses, por ser una fuente de motivación y de inspiración, por ser mi referente científico, por meterme en el mundo de R, por todos los momentos que hemos compartido en campo (aunque los madrugones a las 5 a.m. para medir *predawn* no se perdonan), por todos sus “ánimo”, por nuestras conversaciones sobre comida (aunque yo tenga mejor gusto culinario), por apoyarme en mis momentos bajos... En fin, que no sé qué habría hecho sin ti. Vamos que podría redactar un TFG completo hablando de ella y seguramente me quedaría corto.

También quiero agradecer al resto del departamento, por hacerme sentir uno más desde el momento en el que entré (y por darme buena nota a mi tarta casera de frambuesas).

A Celine, mi compañera de colaboración o, mejor dicho, mi compañera de LMA, ay cuantos pesos secos y áreas habremos hecho estos meses (y los que quedan) y cuantas conversaciones y consejos han salido de esos momentos.

A mi amiga y exmujer Sheyla, por venir a recogerme aquellas tardes que salía cansado del laboratorio y por aguantar mis lamentos tantas veces mientras comíamos hummus en el parking del Lidl.

Por último, quiero agradecer a todas las personas que me han acompañado a lo largo de estos años.

Índice de contenidos

1. Resumen	4
2. Introducción	5
2.1. Alta montaña canaria	5
2.2. Dinámica de incendios en la alta montaña canaria	6
2.3. Efecto indirecto del fuego: degradación de pigmentos fotosintéticos	8
2.4. Efecto directo del fuego: inflamabilidad.....	9
3. Objetivos	10
4. Material y métodos.....	11
4.1. Lugar de muestreo y material vegetal.....	11
4.2. Ensayo I. Efecto indirecto del fuego.....	11
4.2.1. Choque térmico. Extracción y cuantificación de pigmentos	11
4.3. Ensayo II. Efecto directo del fuego	13
4.3.1. Medición de parámetros anatómicos foliares	13
4.3.2. Medición de parámetros de inflamabilidad en base al contenido hídrico	14
4.4. Análisis estadístico	15
5. Resultados	16
5.1. Ensayo I. Efecto indirecto del fuego.....	16
5.2. Ensayo II. Efecto directo del fuego	19
6. Discusión.....	22
7. Conclusiones	27
8. Bibliografía.....	29

1. Resumen

En 2019 se registró un incendio, de extensión considerable, que afectó exclusivamente al retamar de cumbre del Parque Nacional del Teide, un ecosistema en el que la información sobre la influencia del fuego sobre la vegetación es totalmente inexistente. Este trabajo pretende estudiar la respuesta al fuego de las principales especies representativas del retamar mediante, en primer lugar, la evaluación de la degradación de pigmentos fotosintéticos ante la exposición a una fuente indirecta de calor y, en segundo lugar, el efecto del fuego directo mediante el estudio de los atributos de inflamabilidad. Los resultados han puesto de manifiesto diferencias entre la sensibilidad de los distintos pigmentos fotosintéticos al choque térmico, siendo las clorofilas más sensibles. También se observaron diferencias interespecíficas, siendo *D. bourgeauana*, *A. calderae* y *T. webbii* las especies más resistentes al choque térmico y *E. scoparium* la más sensible. Por otro lado, aunque todos los atributos de inflamabilidad respondieron a cambios en el contenido hídrico de la hoja, se reportaron importantes diferencias entre especies. *D. bourgeauana* tuvo la mayor ignitabilidad, mientras que *S. supranubius* y *A. viscosus* fueron las especies con mayor sostenibilidad de la llama. Estos hallazgos permitirán orientar la gestión del parque al manejo y control de incendios en el retamar.

Palabras claves: incendio forestal, choque térmico, pigmentos fotosintéticos, inflamabilidad de las hojas, contenido hídrico relativo, características foliares

Abstract

In 2019 a fire of considerable extension was registered exclusively affecting the summit scrub of the Teide National Park, an ecosystem in which the information of the influence of fire on the vegetation is totally non-existent. This work aims to study the response of the main representative species of summit scrub to fire through, firstly, the evaluation of the degradation of photosynthetic pigments when exposed to an indirect source of heat and, secondly, the effect of direct fire through the study of flammability attributes. The results have revealed differences between the sensitivity of the different photosynthetic pigments to thermal shock, with chlorophylls being the most sensitive. Interspecific differences were also observed, with *D. bourgeauana*, *A. calderae* and *T. webbii* being the most resistant species to heat shock and *E. scoparium* being the most sensitive. On the other hand, although all flammability attributes responded to changes in leaf water content, important differences between species were reported. *D. bourgeauana* had the

highest ignitability, while *S. supranubius* and *A. viscosus* were the species with the highest flame sustainability. These findings will allow the management of the park to be directed towards the management and control of fires in the summit scrub.

Keywords: Wildfire, thermal shock, photosynthetic pigments, leaf flammability, relative water content, leaf traits

2. Introducción

2.1. Alta montaña canaria

Los ecosistemas alpinos en islas se consideran unos de los ecosistemas más aislados del planeta (Steinbauer et al., 2012). Las cumbres de las islas oceánicas constituyen islas dentro de islas, con un marcado aislamiento que favorece la endemidad (Fernández-Palacios et al., 2014). La alta montaña canaria presenta, por estas razones, un alto grado de endemidad y se encuentra localizada en el Parque Nacional del Teide (Tenerife), con 58 endemismos canarios de las cuales 33 son endemismos tinerfeños y 12 endemismos exclusivos del parque y, en el Parque Nacional de la Caldera de Taburiente (La Palma) con 18 endemismos macaronésicos, 85 endemismos canarios y 37 endemismos palmeros y 4 endemismos exclusivos del parque (Gobierno de Canarias). El Parque Nacional del Teide se extiende por un área de 18 990 ha y alcanza una elevación máxima de 3715 m.s.n.m. La vegetación potencial más representativa está constituida por matorrales de leguminosas de alta montaña, de la alianza *Spartocytisium supranubii* que incluye, entre otras, asociaciones como el retamar de cumbre (*Spartocytisetum supranubii*) y el matorral de rosalillo de cumbre y alhelí (*Erysimo scoparii-Pterocephaletum lasiospermi*) (del Arco et al., 2006). Las dos especies dominantes de estas formaciones son *Spartocytisus supranubius*, actualmente en retroceso (Kyncl et al., 2006) y *Pterocephalus lasiospermus*, la cual ha ido aumentando su distribución con el tiempo, ocupando en la actualidad hasta el 60% de la alta montaña de Tenerife (Cubas et al., 2018). Estos matorrales crecen por encima de los 2000 m.s.n.m., donde las precipitaciones medias oscilan entre 350 y 500 mm y la temperatura media varía entre 5,3°C en invierno y 14,4°C en verano (Agencia Estatal de Meteorología). Son frecuentes las heladas y en los meses invernales también las precipitaciones en forma de nieve (del Arco y Rodríguez, 2018). En la estación meteorológica de Izaña (Ind. Climatológico: C430E, 2371 m.s.n.m.) la temperatura mínima absoluta registrada fue de -9,8°C el 26 de febrero de 1971, mientras que la máxima absoluta fue de 30,4°C el 19 de julio de 1995. La humedad relativa media (1981-

2010) oscila entre el 25% en julio y el 55% en octubre (Agencia Estatal de Meteorología). Bajo estas condiciones ambientales, las plantas desarrollan una serie de adaptaciones fisiológicas y morfológicas, necesarias para sobrevivir a esas condiciones de frío y sequedad, a las que se añade una alta radiación incidente. Ejemplos de estas adaptaciones incluyen la acumulación de carbohidratos solubles que retrasan la formación de cristales de hielo como estrategia de tolerancia a bajas temperaturas (Sakai y Larcher, 1987) o la presencia de pigmentos fotoprotectores como los carotenoides, cuya interconversión ayuda a disipar el exceso de energía en forma de calor (Takahashi y Badger, 2011). Algunas de estas adaptaciones han sido citadas para las especies alpinas canarias, como la presencia de una alta densidad de pelos en la superficie de las hojas como barrera de fotoprotección estructural (Lausi y Nimis, 1986) o la presencia de un *pool* relativamente grande de carotenoides y la función fotoprotectora que ello conlleva (González-Rodríguez et al., 2020; Perera-Castro et al., 2017).

2.2. Dinámica de incendios en la alta montaña canaria

Los incendios forestales son una parte integral de muchos ecosistemas terrestres, en especial, de las regiones bajo clima mediterráneo, que están sujetas a incendios con cierta periodicidad, resultado, entre otras razones, de la existencia de veranos secos y cálidos y de una paulatina acumulación de material vegetal (Keeley et al., 2011). No obstante, los incendios forestales no dejan de ser una de las mayores amenazas para la conservación de biodiversidad, en especial en islas, por ser territorios reducidos y, en general, con un alto porcentaje de endemismo. En las Islas Canarias, se ha experimentado un aumento considerable de la frecuencia de incendios (**Figura 1A**), en la que los fuegos intencionados y las negligencias humanas constituyen, con un 60,13%, las causas principales (Estadística de Incendios Forestales En Canarias / Series Anuales. Islas de Canarias. 2000-2015). También, la frecuencia de conatos de incendio e incendios ocurridos en el Parque Nacional del Teide ha variado en los últimos años (**Figura 1B**). La mayoría de estos incendios han afectado, principalmente, a la vegetación de pinar canario, aunque algunos de ellos han afectado también al matorral de cumbre (Memorias Anuales de Actividades. Parque Nacional Del Teide. 2009-2020).

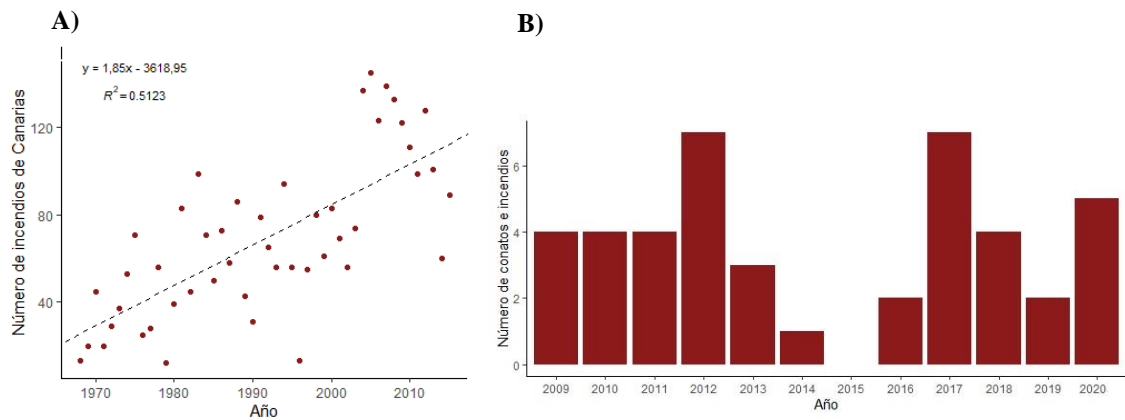


Figura 1. A) Número de incendios ocurridos en el archipiélago canario a lo largo de los últimos 60 años. Nota: Elaborado a partir de la información extraída de Estadística de Incendios Forestales En Canarias / Series Anuales. Islas de Canarias (2000-2015). Únicamente se representa el número de sucesos. No se tiene en cuenta la superficie ni el tipo de vegetación afectada. **B)** Frecuencia de incendios ocurridos en el Parque Nacional del Teide a lo largo de los últimos años. Nota: Elaborado a partir de información extraída de las Memorias anuales de actividades. Parque Nacional del Teide (2009-2020). Únicamente se representa el número de sucesos. No se tiene en cuenta la superficie ni el tipo de vegetación afectada.

En julio de 2012 un gran incendio arrasó el suroeste de la isla de Tenerife, afectando a unas 5000 ha, de las cuales 460 ha pertenecían al Parque Nacional. Entre la vegetación afectada se encontraban 21 ha de retamar de cumbre y 32 ha de matorral de rosalillo. En abril de 2018 hubo otro gran incendio, aunque solo penetró de forma puntual en el parque nacional, afectando a unas 37 ha, principalmente de matorral de cumbre. En 2019 se registró por primera vez un incendio, de área considerable, que afectó exclusivamente a la vegetación del retamar de cumbre del Parque Nacional del Teide, afectando unas 53 ha de matorral (Memorias Anuales Parque Nacional del Teide. 2012, 2018, 2019).

Existen numerosos estudios sobre las dinámicas de ecosistemas tras un incendio. Los efectos destructivos del fuego son evidentes; la eliminación de individuos y poblaciones vegetales (Buhk et al., 2007). Múltiples estudios han demostrado la existencia de aumentos en la escorrentía y procesos erosivos del suelo tras un incendio (Cerdeira et al., 1995; Larsen et al., 2009; Neris et al., 2013). Además, existen evidencias que sugieren que los incendios pueden facilitar la expansión de especies exóticas, especialmente en regiones con clima mediterráneo (Keeley et al., 2005). A pesar de esto, muchas especies han desarrollado estrategias para la regeneración post-incendio, algunas mediante rebrote de estructuras resistentes al fuego, llamadas rebrotadoras y otras mediante germinación de semillas protegidas del fuego, llamadas germinadoras (Arnan et al., 2007; Hodgkinson, 1998; Lloret, 1998). Sin embargo, la información sobre la conducta post-incendio del ecosistema de la alta montaña canaria es inexistente.

2.3. Efecto indirecto del fuego: degradación de pigmentos fotosintéticos

Uno de los efectos dañinos indirectos del fuego en aquellas plantas que sobreviven a un incendio es la degradación de sus pigmentos fotosintéticos, indispensables para la absorción de luz y el crecimiento de las plantas. Se trata de las clorofilas y los carotenoides. Estos pigmentos se encuentran formando complejos pigmento-proteína en la membrana tilacoidal de los cloroplastos. Los pigmentos del complejo antena absorben la luz y la transfieren al centro de reacción, que realiza la transferencia electrónica. El pigmento fotosintético más importante es la clorofila, de color verde. Existen varios tipos de clorofila, cuya estructura molecular (**Figura 2**) se compone de un anillo tetrapirrólico de tipo porfirina, con un ion Mg^{2+} coordinado en el centro y una cadena

hidrofóbica de fitol, que sirve de anclaje a las membranas. Es el anillo tetrapirrólico la parte implicada en la transferencia electrónica. La clorofila *a* se diferencia de la clorofila *b* por presentar diferente sustituyente en el anillo B, metilo y formilo, respectivamente. La clorofila *a* se encuentra en los centros de reacción mientras que la clorofila *b* en los complejos antena (Azcón-Bieto y Talón, 2013; Taiz et al., 2015). La ratio clorofila *a/b* es un buen indicador de la adaptación de las plantas a la radiación. Esta ratio es menor en las hojas aclimatadas a la sombra, es decir, poseen mayores cantidades de clorofila *b*, como resultado de un mayor desarrollo de complejos antena que maximizan la captación de la radiación (Lichtenthaler y Babani, 2004). Por el contrario, en las hojas aclimatadas al sol, la ratio clorofila *a/b* es mayor, es decir, poseen mayores cantidades de clorofila *a*, lo que sugiere un complejo antena menos eficiente que busca evitar captar un exceso de radiación que cause daños a la planta. Los carotenoides, por otra parte, son lípidos isoprenoides (**Figura 2**), que derivan de la unión de ocho unidades de isopreno. En sus extremos pueden llevar grupos oxigenados (xantofilas) o carecer de oxígeno (carotenos).

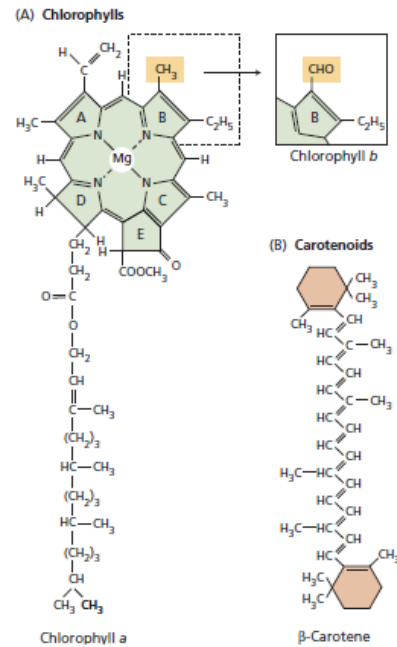


Figura 2. Estructura molecular de clorofilas y carotenoides (Taiz et al., 2015)

Los carotenos son pigmentos antenas y tienen una importante función fotoprotectora de la clorofila (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

Existen pocos estudios hasta la fecha que evalúen los efectos de la temperatura en las clorofilas y carotenoides (Soler y Úbeda, 2018), así como los factores específicos que determinan su degradación. Esto es de interés para determinar los efectos indirectos del fuego, especialmente en especies no rebrotadoras cuya supervivencia en el ecosistema se puede ver limitada por la tolerancia de sus pigmentos fotosintéticos a las temperaturas elevadas de un incendio cuando la llama no es directa, además de la capacidad de dispersión o tolerancia al fuego de sus semillas. El efecto del choque térmico debido a las altas temperaturas alcanzadas en el incendio sobre la degradación de pigmentos fotosintéticos es totalmente desconocido para las especies que constituyen el retamar de cumbre de la alta montaña canaria.

2.4. Efecto directo del fuego: inflamabilidad

Cuando la fuente de calor del incendio es lo suficientemente cercana, se desencadena en los tejidos vegetales el proceso de ignición por el cual reacciones de combustión reducen la biomasa quemada a cenizas, liberando gran parte de su contenido de carbono a la atmósfera en forma de CO₂. La inflamabilidad de una planta se puede definir como su propensión a quemarse y es un rasgo funcional específico. Se trata de un rasgo multidimensional con varios componentes descritos con discrepancias según los autores (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Los componentes descritos más comunes son la ignitabilidad (el tiempo que tarda en comenzar a arder), la sostenibilidad (la duración de la quema) y la combustibilidad (como de bien se quema, es decir, la proporción de combustible consumido, que se correlaciona, a su vez, con la liberación de calor) (Anderson, 1970; Gill y Zylstra, 2005; Saura-Mas et al., 2010). Los atributos de la planta que aumentan su inflamabilidad van a ser claves en pronosticar los regímenes de incendios de las comunidades estudiadas, especialmente en zonas periódicamente secas, con el fuerte impacto ecológico que conlleva (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). La inflamabilidad depende de una gran cantidad de factores morfológicos, anatómicos y bioquímicos, como la forma y tamaño de hojas y ramas, concentración de determinados aceites volátiles o el contenido hídrico de los tejidos (White y Zipperer, 2010). Las hojas son buenos indicadores de la inflamabilidad que permiten inferir el comportamiento del fuego en el paisaje a partir de sus características (Schwilk y Caprio, 2011). Algunas de

las características foliares que han demostrado afectar a la inflamabilidad son, entre otras el contenido hídrico relativo (RWC, del inglés *Relative Water Content*), el contenido en materia seca de la hoja (LDMC, del inglés *Leaf Dry Matter Content*), la ratio de biomasa por área foliar (LMA, del inglés *Leaf Mass per Area*) y el grosor de la hoja (LT, del inglés *Leaf Thickness*). El RWC hace referencia a la cantidad de agua de un tejido vegetal en comparación con la que podría contener en su estado de máxima hidratación (Azcón-Bieto y Talón, 2013). Por otra parte, el LMA es un parámetro que mide la inversión en peso seco de la hoja por unidad de área foliar que intercepta luz. Las especies con un mayor LMA tienen un grosor y/o densidad tisular mayor (Wright et al., 2004). Estudios interespecíficos apuntan a que un bajo contenido hídrico y una elevada biomasa seca foliar favorecen a la inflamabilidad, la cual es a su vez más rápida en hojas de menor grosor y biomasa por unidad de área (Grootemaat et al., 2015; Saura-Mas y Lloret, 2007; Murray et al., 2013; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Por otra parte, la inflamabilidad varía dependiendo del material vegetal utilizado, siendo comúnmente analizada en las hojas, ramas y corteza. Además, la inflamabilidad puede ser evaluada a través de diferentes equipos como epirradiadores, calorímetros, hornos de mufla, etc. (Popović et al., 2021).

Por todo lo expuesto, la inflamabilidad es un parámetro funcional característico de las especies que va a tener una repercusión directa sobre la respuesta del ecosistema tras un incendio. Hasta el día de hoy, la inflamabilidad ante la exposición directa de una fuente de calor cercana no se ha testado para las especies que constituyen el retamar de la alta montaña canaria, así como tampoco las características anatómicas que la determinan.

3. Objetivos

El objetivo general de este Trabajo de Fin de Grado es el de determinar la respuesta de diversas especies representativas de la alta montaña canaria al fuego, ya sea a la exposición de una fuente de calor directa e indirecta, así como describir las características morfológicas que determinan esta respuesta. Este objetivo general se llevará a cabo en dos ensayos independientes que se corresponden con los dos tipos de exposición al calor aludidos anteriormente (directo e indirecto).

Objetivos específicos:

Describir la sensibilidad de diferentes especies endémicas del retamar de cumbre a un choque térmico emulando el provocado en un incendio, evaluando el efecto y severidad

del calor mediante la degradación de pigmentos fotosintéticos. Este objetivo se llevará a cabo en el ensayo I.

Estudiar el comportamiento de las especies del retamar ante una fuente de calor directa para calcular sus rasgos de inflamabilidad y cómo éstos varían según sus características anatómicas foliares de forma interespecífica. El efecto de la pérdida de contenido hídrico foliar en los parámetros de inflamabilidad se evaluará adicionalmente de forma intraespecífica. Este objetivo se llevará a cabo en el ensayo II.

4. Material y métodos

4.1. Lugar de muestreo y material vegetal

El material vegetal se recolectó en las inmediaciones del Centro de Visitantes del Parque Nacional del Teide El Portillo, a unos 2070 m.s.n.m., donde la vegetación dominante es el retamar de cumbre. Las especies seleccionadas fueron *Adenocarpus viscosus* (Fabaceae), *Arrhenatherum calderae* (Poaceae), *Descurainia bourgeauana* (Brassicaceae), *Echium wildpretii* (Boraginaceae), *Erysimum scoparium* (Brassicaceae), *Pterocephalus lasiospermus* (Dipsacaceae), *Scrophularia glabrata* (Scrophulariaceae), *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae) y *Tolpis webbii* (Asteraceae).

Para ambos ensayos, de todas las especies se recolectaron las hojas adultas y desarrolladas, excepto de *S. supranubius* del que se recolectó únicamente el tallo, ya que es prácticamente una especie afilea que, aunque tiene pequeñas hojas trifoliadas y alternas, estas son poco duraderas y prácticamente no van a tener influencia en la fisiología de los adultos, siendo el tallo quien presenta la función fotosintética.

En el estudio de inflamabilidad se decidió tomar el conjunto de tallo y hojas de fragmentos de ramas apicales de *A. viscosus*, para contemplar una mejor valoración del comportamiento real de esta especie ante un incendio.

4.2. Ensayo I. Efecto indirecto del fuego

4.2.1. Choque térmico. Extracción y cuantificación de pigmentos

Tratamiento de calor y preparación de las muestras

En línea con otros autores (Soler y Úbeda, 2018), el material vegetal fue liofilizado para eliminar toda la humedad, simulando el efecto del calor. Tras este paso, las muestras se sometieron a diferentes tratamientos térmicos a 50, 100, 150, 200 y 250°C con un horno

de mufla (ELF 11/14B, Carbolite, Reino Unido) durante 2h (n=6 para cada tratamiento y especie). Un grupo control permaneció a temperatura ambiental fuera de la mufla. Finalmente, todas las muestras fueron pulverizadas con un molino mezclador (MM400, Retsch, Alemania).

Extracción de pigmentos

Tras los tratamientos y molienda de las muestras, se pesaron aproximadamente 0,01 g de peso seco liofilizado. Se utilizaron tubos Eppendorf ámbar para evitar la exposición directa de las muestras a la luz, evitando así la posible degradación de los pigmentos fotosintéticos. Los pigmentos fueron extraídos siguiendo el protocolo descrito por Lichtenthaler y Wellburn (1983). En este caso se realizaron dos extracciones sucesivas utilizando 750 µL de acetona 100% (v/v) en cada una de ellas, obteniendo un volumen total de extracto de 1,5 mL por tubo. En todo momento se mantuvieron los tubos en hielo para evitar el sobrecalentamiento de las muestras. Los extractos fueron centrifugados durante 4 min a 15000 g y 4°C en una centrífuga (Multifuge 1 L-R, Heraeus, Alemania) y, finalmente, filtrados con filtros de 15 mm de diámetro de membrana y un tamaño de poro de 0,45 µm (CHROMAFIL® PET-45/15 MS). Aunque este último paso no aparece en el protocolo original, fue añadido debido a que la acetona parecía estar extrayendo algún compuesto procedente de la combustión del material vegetal, que la centrifugación no era capaz de hacer precipitar totalmente. Este compuesto añadía turbidez al extracto, sobre todo en aquellas muestras sometidas a mayores temperaturas (200 y 250°C), comprometiendo la cuantificación de los pigmentos. Tras el filtrado este problema se solucionó.

Cuantificación de pigmentos

Para la cuantificación de los pigmentos, se midió en un espectrofotómetro de doble haz (UV-6300PC, VWR, Estados Unidos) con cubetas de cuarzo como soporte, las absorbancias de los extractos a 662, 645 y 470 nm. La concentración de los distintos pigmentos fotosintéticos en las hojas fue calculada usando las fórmulas de Lichtenthaler y Wellburn (1983):

$$\begin{aligned}Chl_a &= 11,75A_{662} - 2,35A_{665} \\Chl_b &= 18,61A_{645} - 3,96A_{662} \\Car &= \frac{1000A_{470} - 2,27Chl_a - 81,4Chl_b}{227}\end{aligned}$$

donde Chl_a (concentración de clorofila a), Chl_b (concentración de clorofila b) y Car (concentración de carotenoides totales) están expresadas en μg pigmento/mL extracto. Mediante sencillos cálculos estequiométricos, estas unidades fueron transformadas a μg pigmento/g peso seco, unidades estándares para los pigmentos fotosintéticos.

4.3. Ensayo II. Efecto directo del fuego

4.3.1. Medición de parámetros anatómicos foliares

Los parámetros anatómicos foliares medidos en este TFG fueron: el contenido en materia seca de la hoja (LDMC), la ratio de biomasa por área foliar (LMA) y el grosor de la hoja (LT).

El LDMC se calculó de la siguiente forma:

$$\text{LDMC} = \frac{\text{Peso seco}}{\text{Peso turgente}}$$

Para determinar el peso turgente se separaron las distintas hojas, ramas (*S. supranubius*) o conjunto de tallo y hoja (*A. viscosus*) de cada especie y se introdujeron en bolsas zip, las cuales se llenaron de agua y se almacenaron 24 h en la nevera a 4°C. Finalizado ese tiempo las muestras fueron pesadas. Para determinar el peso seco, esas mismas muestras se secaron en una estufa a 60°C durante 48 h y al cabo de ese tiempo fueron pesadas. El número de réplicas para este cálculo fue 8 por especie.

El LMA se calculó de la siguiente forma:

$$\text{LMA} = \frac{\text{Peso seco}}{\text{Área}}$$

Para determinar el área, se tomó una foto a cada muestra, con un fondo blanco y una escala para, posteriormente, ser procesadas con el programa ImageJ. Para determinar el peso seco, las muestras se secaron en una estufa a 60°C durante 48 h y finalizado ese tiempo fueron pesadas. El número de réplicas para este cálculo fue de 36 por especie, mucho mayor que para el resto de los parámetros, debido a que se aprovecharon las 36 muestras por especie del primer ensayo, cuyo peso seco ya había sido calculado, para calcular su área.

Las medidas de LT se tomaron directamente con un micrómetro (APB-1D Mitutoyo Digimatic Micrometer, Mitutoyo, Japón). El número de réplicas para este cálculo fue de 6 por especie.

4.3.2. Medición de parámetros de inflamabilidad en base al contenido hídrico

Preparación de las muestras

La inflamabilidad de las muestras se midió a diferentes estados hídricos de la planta (rango de 0-100% de RWC). El contenido hídrico relativo (RWC) se calculó como:

$$\text{RWC} = \frac{\text{Peso fresco} - \text{Peso seco}}{\text{Peso turgente} - \text{Peso seco}} \times 100$$

Es complicado conocer el RWC de las muestras en momento de medir la inflamabilidad ya que, además del peso fresco, se necesita conocer los pesos seco y turgente, algo imposible tras la inevitable combustión de la muestra. El RWC ha sido, en este caso, una estimación. La relación peso seco/peso turgente, medida para el LDMC, se utilizó para conocer qué peso fresco se requería para cada muestra que correspondiese con un peso seco estándar de 0,06 g para cada especie. Las muestras se separaron en bolsas zip con agua y se almacenaron a 4°C. Tras 24 h se pesaron fragmentos de forma que su peso turgente correspondiera con el peso seco seleccionado. A continuación, las muestras se dejaron secar al aire en condiciones de laboratorio mientras se monitoreaba su pérdida de agua y por lo tanto su RWC. Se intentó abarcar el rango más variado posible de RWC, desde su peso turgente (100% RWC) hasta su peso seco (0% RWC). Este proceso se repitió con cada una de las especies. El número de réplicas por especie fue de 24.

Medida de inflamabilidad

De la gran variedad de material vegetal y equipos utilizados para medir inflamabilidad (Popović et al., 2021) se decidió utilizar un sistema casero, que consistió en un hornillo portátil de butano (**Figura 3**) con la posibilidad de regular la intensidad de la llama. Esto último fue importante, ya que el hecho de poder utilizar la misma intensidad de llama en todas las réplicas evitó efectos no deseables de diferencias de temperatura por variaciones en el tamaño y fuerza de la llama. En un pie de bureta se colocó una malla de metal, donde se situaron las muestras, a 9,5 cm de la bombona,

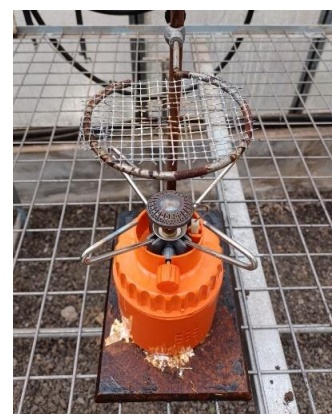


Figura 3. Equipo montado para la quema y toma de datos de inflamabilidad.

distancia que se mantuvo fija durante todo el experimento. El ensayo se realizó en el interior de un invernadero, en el que la temperatura osciló entre 25 y 30°C y la humedad no superó el 50% durante el periodo de medidas. Al estar las ventanas cerradas se eliminó el efecto del viento. Tras realizar algunas pruebas, se decidió cual sería la intensidad de la llama, que fuera suficiente para que el calor tuviese efecto en las hojas pero que tampoco fuera excesivo para evitar una carbonización instantánea. La intensidad de la llama fue la misma en todas las réplicas. La bombona se cambió con frecuencia antes de su consumo para evitar cambios en la intensidad de la llama, algo que provocó la pérdida de 13 réplicas

Las hojas, una vez llegado al RWC deseado, fueron quemadas sobre la malla de metal. Antes de colocar la hoja en la malla, se encendió el hornillo a la intensidad de llama elegida y se dejó calentar durante 1 min, para asegurar que la malla alcanzó la máxima temperatura, siendo de esta manera constante a lo largo del ensayo ($296,10 \pm 40,43^\circ\text{C}$). Cada una de las medidas fue grabada con la cámara de un móvil Samsung A32 para ser visualizadas con posterioridad. Siguiendo a otros autores (Krix et al., 2019), se midieron atributos utilizados para cuantificar la ignitabilidad y la sostenibilidad. En este caso, de todos los atributos reportados en la bibliografía, únicamente se tuvieron en cuenta el tiempo de ignición (tiempo hasta que aparece la primera llama), TTI (del inglés, *time to ignition*), como atributo de ignitabilidad y la duración de la llama, FD (del inglés *flaming duration*), como atributo de sostenibilidad. Las mediciones de la combustión cuando existe llama son importantes para estudiar la expansión del fuego, ya que una mayor llama aumenta la probabilidad de propagación del fuego a hojas circundantes y plantas vecinas (Krix et al., 2019). Alternativamente, se midió un tercer parámetro, el tiempo de combustión, TTC (del inglés *time to combustion*), el cual se ha definido en este trabajo como el tiempo total que tarda la hoja en carbonizarse y cesa la incandescencia y llama considerándose, por lo tanto, ‘inútil’ para la expansión del fuego.

4.4. Análisis estadístico

El análisis estadístico se realizó con el software R versión 4.1.3 (R Core Team, 2022). Los paquetes utilizados fueron: *plyr* (Wickham, 2011), *ggplot2* (Wickham, 2016), *outliers* (Komsta, 2022), *agricolae* (de Mendiburu, 2021) y *car* (Fox y Weisberg, 2019). Para el primer ensayo, se eliminaron los outliers utilizando el Test de Dixon con un nivel de confianza del 98,5% ($\alpha = 0,015$), más conservador y estricto que el comúnmente

utilizado del 95%, detectando únicamente 7 valores anómalos que fueron eliminados de la base de datos. En todos los casos se testó la hipótesis de normalidad mediante el Test de Shapiro-Wilk y la hipótesis de homocedasticidad con el Test de Levene ($\alpha < 0,05$ para ambos test). Tanto para comprobar la existencia del efecto de la temperatura sobre la concentración de pigmentos fotosintéticos, como para testar diferencias entre especies se aplicó un ANOVA de una vía con un test *post hoc* de Tukey, en el caso de que se cumplieran los supuestos de normalidad y homocedasticidad y, en el caso contrario, se aplicó la Prueba de Kruskal-Wallis con un test *post hoc* de Mann-Whitney-Wilcoxon, con ajuste del *p*-valor mediante el método de Bonferroni. Además, se calculó el porcentaje de pigmentos remanente de cada muestra a 150°C respecto a la concentración del pigmento promedio del control para cada especie y, a continuación, se aplicó un ANOVA de una vía con un test *post hoc* de Tukey. Se realizó, además, una regresión lineal para comprobar si existía una correlación interespecífica entre la degradación de clorofilas y carotenoides.

En el segundo ensayo se utilizaron regresiones lineares simples para relacionar los distintos atributos de inflamabilidad medidos con el RWC de la muestra. A partir de la ecuación obtenida mediante el ajuste lineal, se calcularon para cada especie los valores de inflamabilidad al 50% de RWC (TTI₅₀, FD₅₀, TTC₅₀). Por último, se realizaron regresiones lineares para relacionar los parámetros anatómicos foliares con los atributos de inflamabilidad medidos.

5. Resultados

5.1. Ensayo I. Efecto indirecto del fuego

Se observó un efecto significativo entre los tratamientos de temperatura y la concentración de los pigmentos fotosintéticos en todas las especies estudiadas ($p < 0.05$). Todas las especies mostraron una reducción significativa de la concentración de pigmentos, tanto de clorofilas como de carotenoides, a medida que aumentaba la temperatura del tratamiento (**Figura 4**). Hasta 50°C no existió ningún efecto significativo de la temperatura sobre la concentración de clorofilas y carotenoides. Cabe destacar, que fue a 150°C cuando se produjo en muchos casos una caída de la concentración de pigmentos, no siempre significativa como en *S. supranubius* y *S. glabrata* (**Figura 4**). En los tratamientos de 200 y 250°C solo se observaron pequeñas cantidades residuales de estos pigmentos. Existió, además, un aumento de la ratio clorofila *a/b*, alcanzando un máximo a los 150°C (**Figura 4**), lo cual indica que la clorofila *b* sufrió mayor degradación

que la clorofila *a* a esa temperatura. A temperaturas mayores, 200 y 250°C, la relación tendió a disminuir mostrando una degradación equitativa de ambos tipos de clorofila.

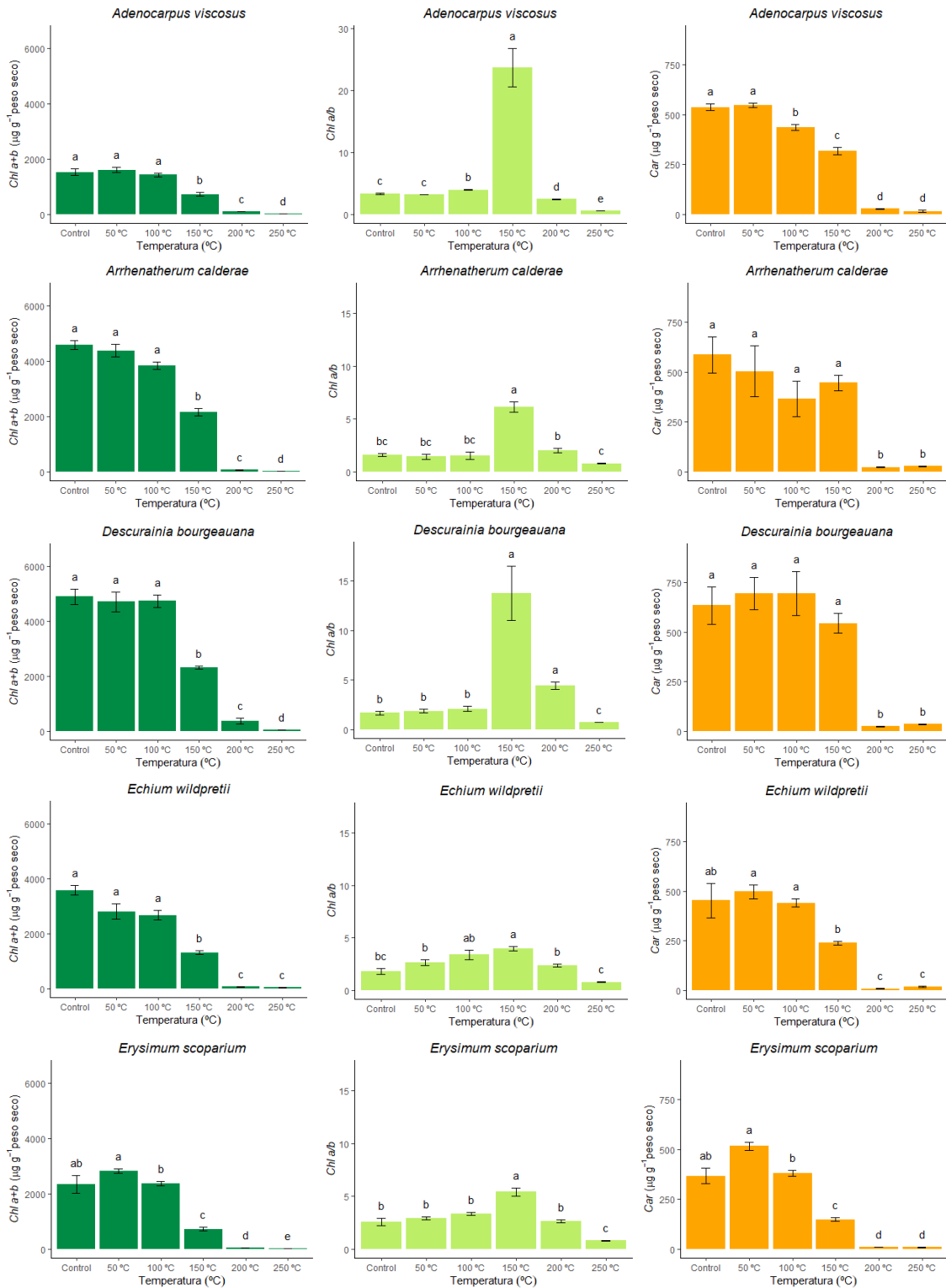


Figura 4. Efecto del choque térmico (a diferentes temperaturas) en la concentración de clorofilas totales (*Chl a+b*), la ratio clorofila *a*/clorofila *b* (*Chl a/b*) y concentración de carotenoides totales (*Car*) de diferentes especies de alta montaña canaria. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$). Nota: la escala del eje y del gráfico de *Chl a+b* para *Adenocarpus viscosus* es mayor que el resto de las gráficas para facilitar su visualización.

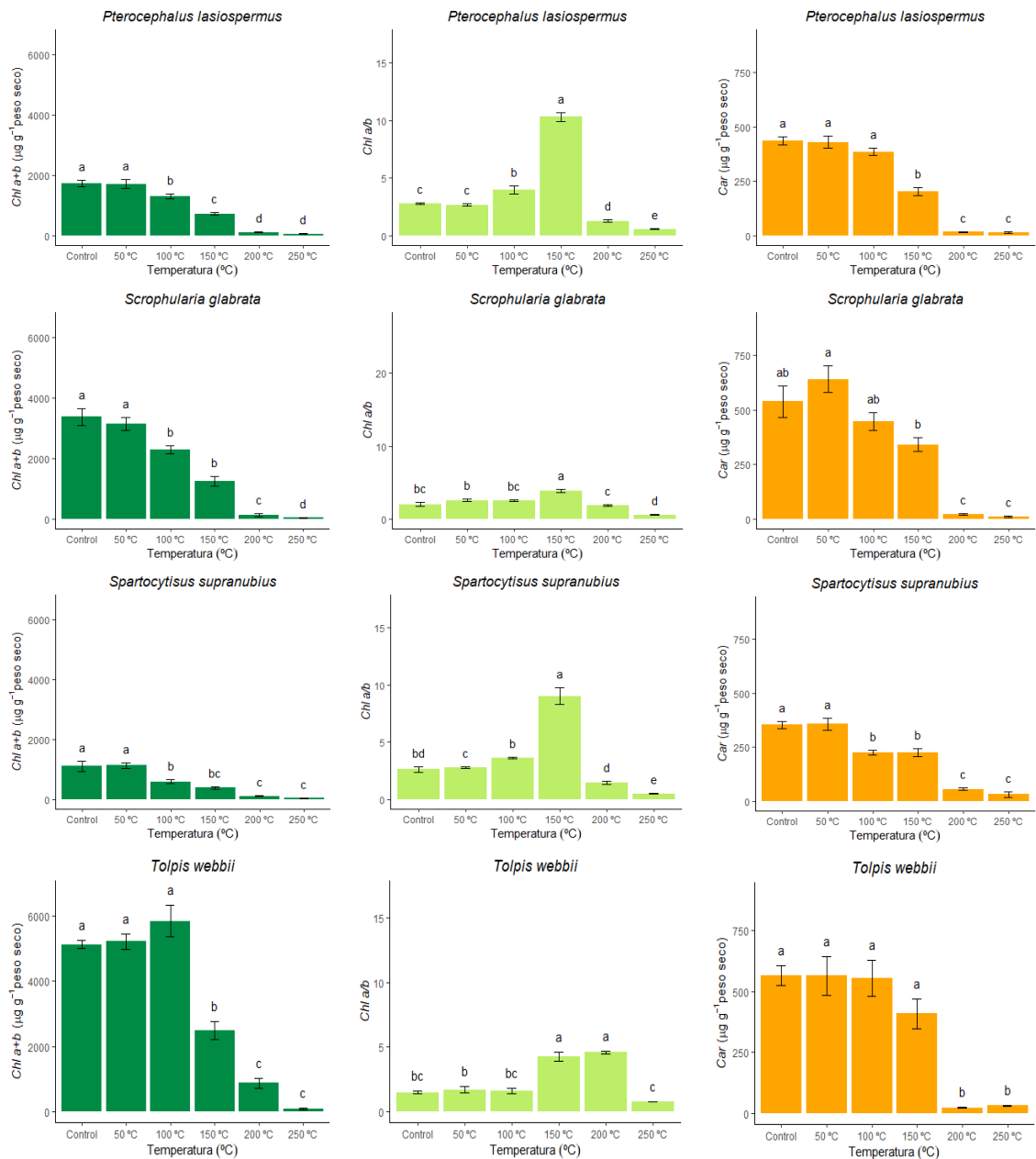


Figura 4. (Continuación)

Al igual que para las clorofilas, se observó un efecto de los tratamientos de calor en la concentración de carotenoides en todas las especies estudiadas (**Figura 4**). En la mayoría de los casos la mayor reducción de pigmento se produjo a 200°C (en 7 de 9 especies), incluso no observándose diferencias significativas entre 150°C y el control en algunas especies (*A. calderae*, *D. bourgeauana*, *S. glabrata*, *E. wildpreti* y *T. webbii*). Sin embargo, en algunas especies la reducción de pigmentos fue un poco más gradual, teniendo lugar la primera diferencia significativa a 150°C (*E. scoparium* y *P. lasiospermus*) y, en otras a 100°C (*A. viscosus* y *S. supranubius*).

Las diferencias interespecíficas de la degradación de ambos pigmentos a 150°C pueden observarse en la **Figura 5**. El grupo de especies que conservó mayor cantidad de clorofilas totales estaría compuesto por *A. viscosus*, *A. calderae*, *D. bourgeauana* y *T. webbii*, seguido por un grupo intermedio formado por *E. wildpretii*, *P. lasiospermus*, *S. glabrata* y *S. supranubius*, y finalmente se encontraría *E. scoparium* como la especie que menor cantidad de clorofilas conserva. Este ranking de especies se mantuvo prácticamente invariable para carotenoides (con la excepción de *A. viscosus*), existiendo una correlación significativa entre el porcentaje de degradación de ambos pigmentos ($R^2 = 0,454$, $p < 0,05$, regresión no mostrada).

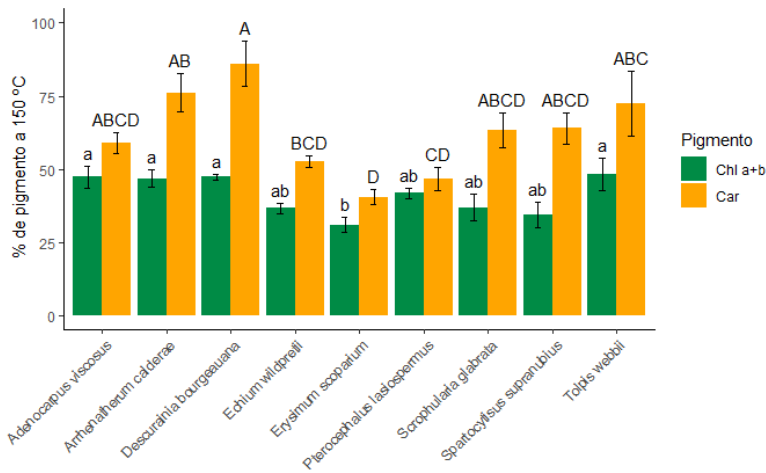


Figura 5. Porcentaje de la concentración de pigmentos fotosintéticos que permanece en cada especie tras el tratamiento a 150°C. Letras mayúsculas indican diferencias significativas del porcentaje de carotenoides totales entre especies ($p < 0,05$) y letras minúsculas indican diferencias significativas del porcentaje de clorofilas totales entre especies ($p < 0,05$).

5.2. Ensayo II. Efecto directo del fuego

Para los tres parámetros estudiados de inflamabilidad, TTI, FD y TTC, todas las regresiones frente a RWC fueron estadísticamente significativas ($p < 0,05$) salvo la realizada para la duración de la llama de *E. scoparium*. Se observó una relación directa entre RWC y TTI para todas las especies, es decir, que, a mayor contenido hídrico, mayor es el tiempo hasta la aparición de la llama. Lo mismo ocurrió con el parámetro TTC. En el caso de *E. wildpretii*, se detectaron diferencias entre el TTC del limbo y del nervio central, siendo el nervio el que mayor TTC necesitó. Con respecto a FD, se observó una relación inversa para la mayoría de las especies (*A. viscosus*, *D. bourgeauana*, *E. wildpretii*, *P. lasiospermus* y *T. webbii*), es decir, a mayor contenido hídrico menor duración de la llama. Sin embargo, para algunas especies (*A. calderae*, *S. glabrata* y *S. supranubius*) la relación entre RWC y FD fue directa (**Figura 6**).

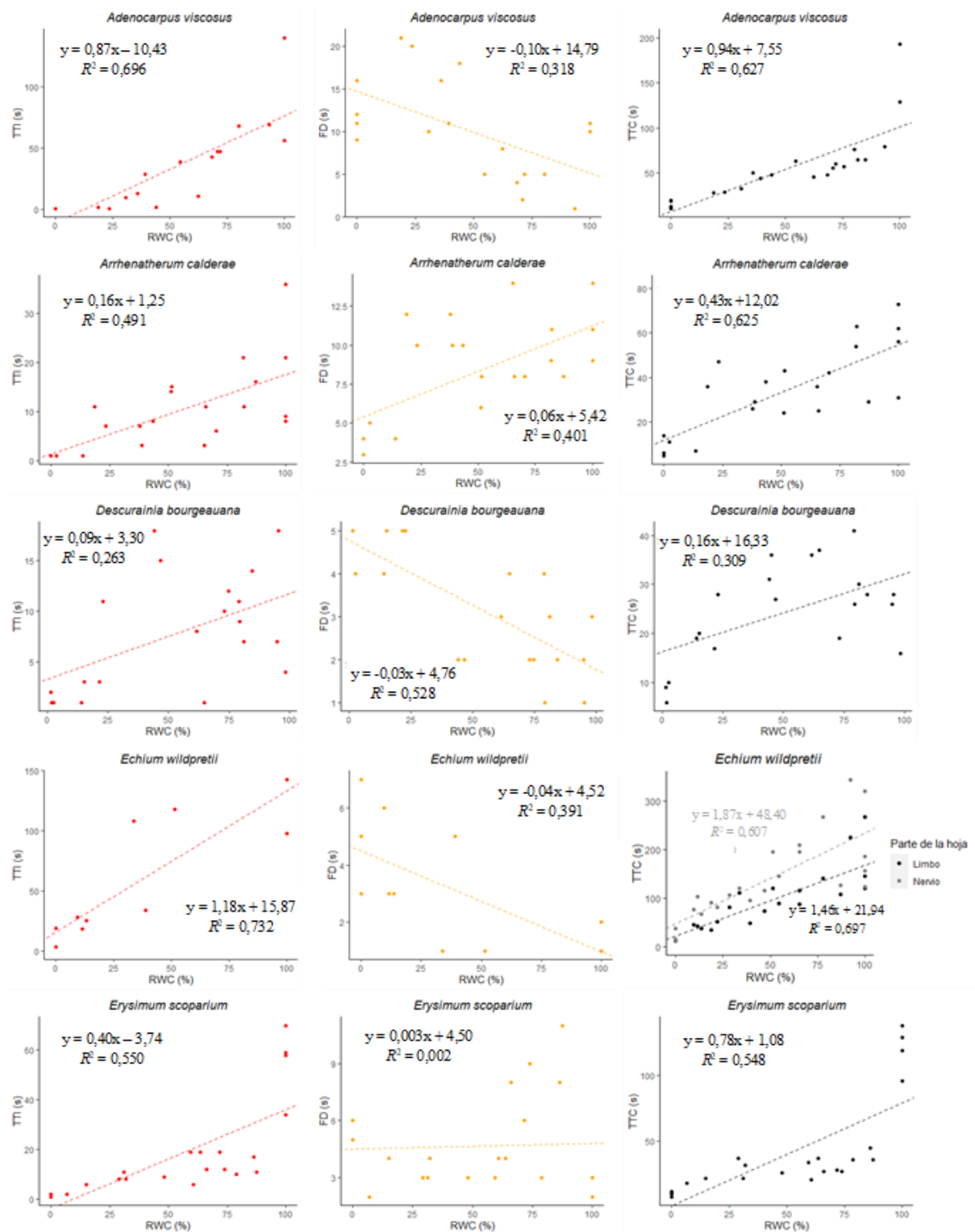


Figura 6. Relación de los atributos de inflamabilidad; tiempo de ignición (TTI), duración de la llama (FD) y tiempo de combustión (TTC) con el RWC de la hoja ($p < 0,05$). Nota: la regresión FD-RWC para *E. scoparium* fue no significativa.

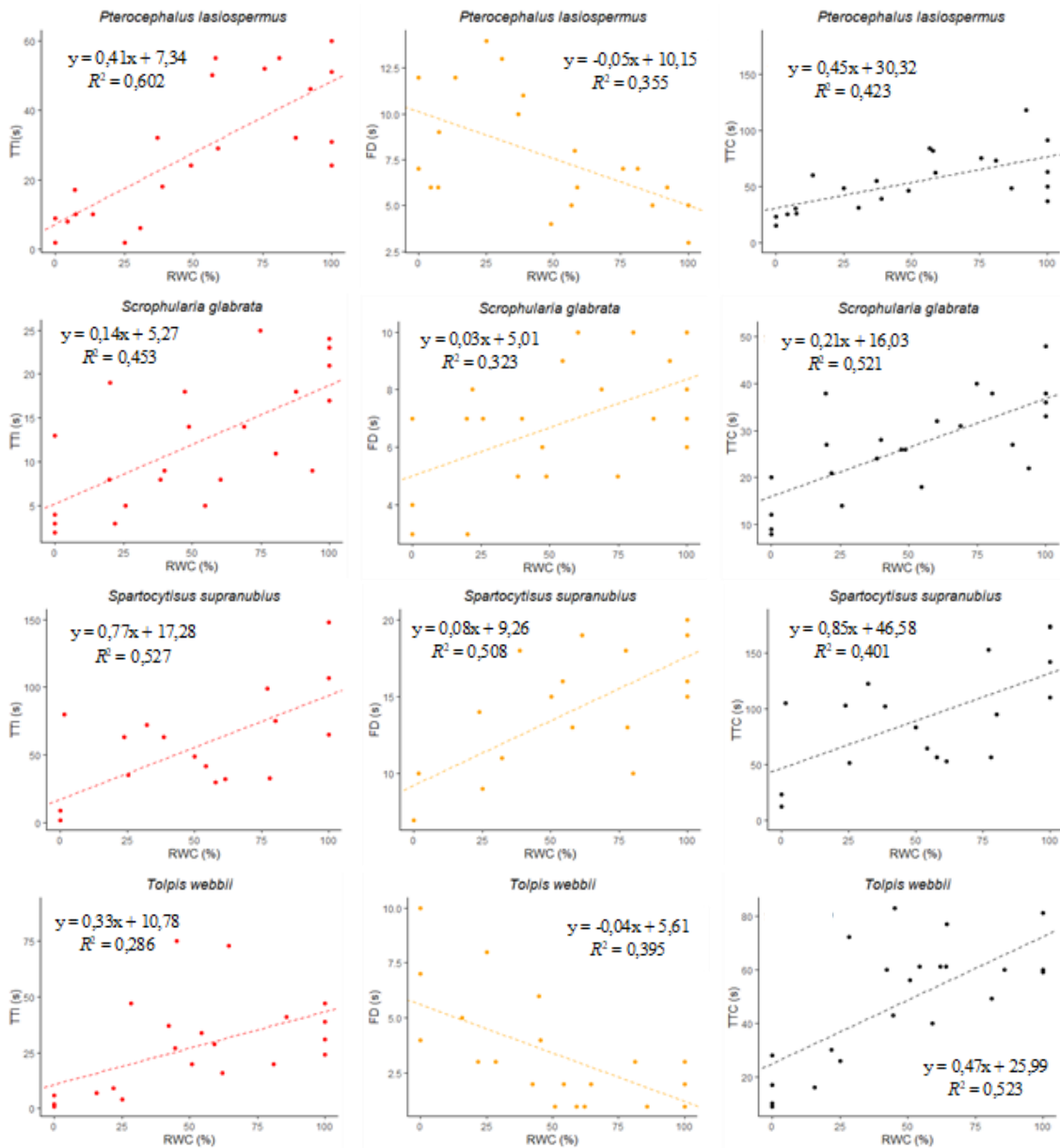


Figura 6. (Continuación)

El análisis de las ecuaciones de ajuste de respuesta del RWC a los tres parámetros estudiados mostró diferencias entre especies. Las especies en las que cambios en el RWC influyeron más sobre la ignitabilidad y la duración de la combustión fueron *E. wildpretii* y *A. viscosus*, mostrando mayor pendiente en la relación TTI-RWC y TTC-RWC. Por el contrario, en *D. bourgeauana* y *A. calderae*, mostraron la menor respuesta de TTI y TTC frente al RWC. Por otra parte, fueron *A. viscosus* y *S. supranubius* las especies donde el RWC influyó más sobre la duración de la llama (mayor pendiente FD-RWC), mientras que fue en *D. bourgeauana* y *S. glabrata* donde menos variación de la FD se observó (Figura 6).

A un mismo RWC del 50% para todas las especies estudiadas (**Tabla 1**), fueron *E. wildpretii*, *S. supranubius* y *A. viscosus* las especies con un mayor TTI y TTC, mientras que en *D. bourgeauana*, *A. calderae* y *S. glabrata* los tiempos de ignición y combustión fueron menores. *S. supranubius* seguida de *A. viscosus* mostraron un mayor FD, en contraposición a *E. wildpretii*, *D. bourgeauana* y *T. webbii* que mostraron la llama más efímera.

Especie	TTI ₅₀ (s)	FD ₅₀ (s)	TTC ₅₀ (s)
<i>Adenocarpus viscosus</i>	33,07	9,74	54,55
<i>Arrhenatherum calderae</i>	9,25	8,42	33,52
<i>Descurainia bourgeauana</i>	7,80	3,26	24,33
<i>Echium wildpretii</i>	74,87	2,52	141,60
<i>Erysimum scoparium</i>	21,26	4,65	40,08
<i>Pteroccephalus lasiospermus</i>	27,84	7,65	52,82
<i>Scrophularia glabrata</i>	12,27	6,51	26,53
<i>Spartocytisus supranubius</i>	55,78	13,26	89,08
<i>Tolpis webbii</i>	27,28	3,61	49,49

Tabla 1. Valores de inflamabilidad al 50% de humedad relativa. Nota: Para *E. wildpretii* se utilizó el TTC₅₀ medido para el limbo

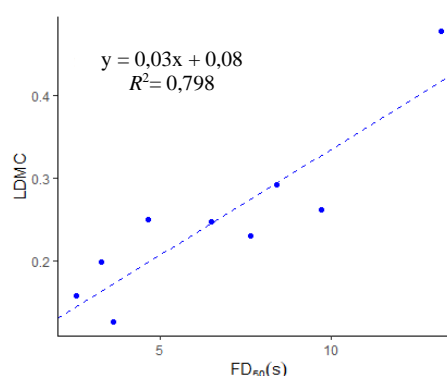


Figura 7. Relación entre el contenido en materia seca de la hoja (LDMC) y la duración de la llama a 50% de RWC (FD₅₀) ($p < 0,001$).

Por otro lado, de entre todos los parámetros anatómicos foliares estudiados, únicamente se observó una correlación interespecífica entre LDMC y FD₅₀ (**Figura 7**), existiendo una relación directa entre ambos parámetros: especies con mayor contenido en materia seca mostraron mayor duración de la llama ($R^2 = 0,651$, $p < 0,001$).

6. Discusión

En este trabajo se evaluó el comportamiento de las especies predominantes de la alta montaña canaria al calor indirecto producido por incendios de diferente intensidad (diferentes temperaturas de choque térmico) y a una llama directa. El estudio de la capacidad de supervivencia de las especies al choque térmico, mediante la resistencia de los pigmentos fotosintéticos a degradarse frente al calor permite establecer predicciones del comportamiento del ecosistema tras el incendio y determinar si será necesario o no, la intervención humana para su completa regeneración, priorizando a aquellas especies que mostraron una mayor sensibilidad al choque térmico. Asimismo, la evaluación de los atributos de inflamabilidad de las especies estudiadas y sus determinantes anatómicos permite predecir el papel de las mismas en el establecimiento de un incendio en este

ecosistema. En ambos casos (efectos directos e indirectos) se trata de una información desconocida para la alta montaña canaria y de gran interés para la gestión del Parque Nacional del Teide.

Al contrario que en la evaluación de la respuesta al efecto directo del fuego, en donde no existe un protocolo estándar que permita la comparación directa con la inflamabilidad de otras especies estudiadas en la bibliografía, la evaluación de la respuesta de los pigmentos fotosintéticos al efecto indirecto simulado del fuego si permite la integración de otros trabajos a las conclusiones obtenidas. Por ejemplo, en este TFG se puso de manifiesto diferencias entre la sensibilidad de las clorofilas y los carotenoides al choque térmico, ya que las clorofilas comenzaron a degradarse unos 50°C antes que los carotenoides, tal y como lo describe Soler y Úbeda (2018). Probablemente esta diferencia en la sensibilidad de ambas moléculas se deba a un factor relacionado con la estructura química, ya que se trata de moléculas con una naturaleza química diferente (diferente número de dobles enlaces y de peso molecular que podrían afectar a su estabilidad a altas temperaturas) (**Figura 2**). Algo similar ocurre con la diferencia entre los distintos tipos de clorofilas, comenzando la degradación de la clorofila *b* a temperaturas más bajas que la experimentada por la clorofila *a*. Lo más probable es que esta diferencia se deba directamente a la estructura de ambas moléculas, que difieren únicamente en el sustituyente de uno de los anillos, que puede ser metilo (Chl *a*) o formilo (Chl *b*). Por lo tanto, es probable que sea la estabilidad térmica de los sustituyentes lo que determine la susceptibilidad de ambas moléculas a las altas temperaturas. Sin embargo, Erge et al. (2008) reportó una sensibilidad de las clorofilas opuestas a las presentadas en este TFG, por lo que sería necesario analizar más especies para conocer la relevancia de estas diferencias de sensibilidad de las clorofilas.

Por otro lado, esta alusión a factores intrínsecos de la molécula no puede explicar las diferencias observadas entre especies debido a que 1) se trata de moléculas cuya composición química solo varía ligeramente en los vegetales terrestres (diferentes tipos de clorofilas y carotenoides pero universales y de una distribución similar en los tejidos) (da Silveira et al., 2020; Singh et al., 2020) y 2) la resistencia de clorofilas y de carotenoides al choque térmico se encuentran correlacionadas entre sí, por lo que probablemente las diferencias interespecíficas se deban a un factor anatómico foliar (composición y grosor de cutículas, presencia de pelos, etc.), indicando la capacidad del tejido de actuar como aislante térmico.

Es probablemente gracias a este hipotético aislamiento térmico foliar que se produjeron reducciones de la concentración de pigmentos entorno a los 150°C para las clorofilas y 200°C para los carotenoides. Se trata de temperaturas mayores que las reportadas para algunas especies mediterráneas, como el eucalipto y el alcornoque, en las que se ha observado una caída rápida de la concentración de clorofilas a 100°C (Soler y Úbeda, 2018) . Esto sugiere una mayor tolerancia al choque térmico en las especies del retamar que las especies mediterráneas, limitando en menor medida la capacidad potencial de regeneración del retamar después de un evento incendiario.

De las especies estudiadas para el retamar de cumbre, fue *E. scoparium* la especie más sensible al choque térmico, por lo que sería la especie con menor probabilidad de supervivencia en la periferia de la zona incendiada. En el lado opuesto se encuentran *D. bourgeauana*, seguida de *A. calderae* y *T. webbii*, como las especies más resistentes a esas altas temperaturas, conservando una mayor concentración de pigmentos que el resto de las especies acompañantes. Estas últimas no solamente tienen más probabilidades de sobrevivir (debido a la protección de los pigmentos) sino que son las que mayor probabilidad tienen de una colonización temprana debido a la existencia de una fuente de dispersión de semillas (los individuos supervivientes) cercana a la zona de mayor influencia del fuego.

Además de poner de manifiesto las especies más resistentes al choque térmico, este TFG revela también información relevante sobre los atributos de inflamabilidad de las especies estudiadas. El tiempo de ignición, TTI, es un parámetro que mide ignitabilidad, es decir, que tan rápido comienza a arder (Anderson, 1970; Saura-Mas et al., 2010), por lo que, es un indicador de la rapidez con la que puede originarse un incendio. Por otro lado, la duración de la llama, FD, que es un parámetro de sostenibilidad, es un indicador de la predisposición para la propagación del fuego, es decir, cuanto más tiempo dure una llama, más probabilidades existen de que el fuego se extienda a otras partes de la planta o a individuos próximos. Por último, el tiempo de combustión, TTC, indica el tiempo que tarda una hoja en carbonizarse y cese totalmente la incandescencia y llama, por tanto, considerándose inservible para la propagación del fuego. Por tanto, un mayor TTC sugiere un mayor peligro ya que el material vegetal tendrá la capacidad potencial para iniciar o propagar un fuego.

Todos los atributos de inflamabilidad respondieron al RWC de la hoja. La humedad de la hoja suele considerarse el principal carácter determinante de la inflamabilidad de las hojas, ya que valores más bajos, es decir, hojas más secas, implican un tiempo menor de ignición (Grootemaat et al., 2015; Sullivan et al., 2012). Las especies estudiadas en este trabajo no solo cumplieron con las evidencias expuestas por estos autores, sino que, además de la ignitabilidad, menores valores de RWC aumentaron la sostenibilidad de la llama, prolongando la duración de ésta (**Figura 6**). Sin embargo, en algunas especies (*A. calderae*, *S. glabrata* y *S. supranubius*) la duración de la llama tiene sentido opuesto, es decir, a menor RWC menor FD. Es curioso ya que, en estas tres especies, al reducir el RWC hasta 0%, aunque la FD disminuyó, se observó la producción de unas llamas de tamaño mucho mayor que las del resto de especies (**Figura 8**). Una posible explicación, que debe ser confirmada, es el hecho de que la producción de llamas con mayor fuerza (mayor longitud) sea posible a costa de disminuir la duración de la llama. Especies con un comportamiento de llama de este tipo, serían bastante peligrosas ya que, aun teniendo una FD menor, son capaces de producir una llama de mayor tamaño que permitiría al fuego alcanzar más fácilmente otras ramas o individuos cercanos que llamas más pequeñas, facilitando así la propagación del fuego.



Figura 8. Comparación del tamaño de la llama entre *A. viscosus* (izquierda) y *A. calderae* (derecha) a RWC cercano al 0%.

La relación de cada especie entre los rasgos de inflamabilidad con el contenido hídrico (**Figura 6**) pone de manifiesto la diferente peligrosidad del estrés hídrico como desencadenante de un incendio, siendo *E. wildpretti* y *A. viscosus* las especies en las que mayor influencia tuvo el RWC en el TTI y TTC, mientras que FD se vio afectado por el RWC en mayor medida en *S. supranubius* y *A. viscosus*.

Además, a un mismo nivel de déficit hídrico (RWC del 50%) fueron *E. wildpretti*, *S. supranubius* y *A. viscosus* quienes tuvieron mayores tiempos de TTI y TTC, es decir, fueron las especies que más tardaron en prenderse fuego y carbonizarse. Por otro lado, *S. supranubius* y *A. viscosus* fueron las que tuvieron mayor FD (**Tabla 1**), lo que significa

que, en caso de prenderse fuego, serán las que más tiempo permanezcan en llama (mayor sostenibilidad) y, por tanto, las que aporten peligro a la hora de propagar un incendio.

De todos los parámetros anatómicos estudiados (**Figura 7**) fue el LDMC, es decir, la inversión en biomasa seca en contraposición al almacenamiento de agua, el que más se correlacionó con la inflamabilidad, explicando por qué las dos especies que muestran una duración de llama mayor son las dos especies arbustivas leñosas del retamar, con una capacidad de almacenamiento de agua en sus tejidos limitada. El hecho de que no existiese correlación alguna de los atributos de inflamabilidad con el LMA ni el LT, a diferencia de otros trabajos (Grootemaat et al., 2015; Krix et al., 2019), sugiere que, en las especies estudiadas, es más importante el contenido en agua que la distribución espacial del tejido.

En el lado opuesto, se encuentra *D. bourgeauana* como la especie con menores valores de todos los atributos de inflamabilidad. Aunque una menor FD implica una menor probabilidad de propagación del fuego, se trata de la especie con mayor ignitabilidad, es decir, la que requiere menor tiempo de ignición, por lo que será más propensa a iniciar un fuego actuando como una especie antorcha, lo que la convierte, desde otro punto de vista, en un elemento peligroso de la dinámica de incendios en este ecosistema.

Finalmente, de todas las especies estudiadas, *E. wildpreti* resultó ser la menos peligrosa ya que, a pesar de tener el mayor TTC y, por tanto, ser potencialmente capaz de propagar un fuego durante más tiempo que el resto de las especies, también tuvo el mayor TTI, es decir, tarda mucho más en producir llama y ésta, cuando aparece, es de muy poca duración. En definitiva, se trata de una especie con menor probabilidad de originar y sostener una llama, correlacionándose con la gran capacidad de almacenamiento de agua de sus tejidos (menor LDMC), incluso a un 50% de RWC.

Esta relevancia de la presencia de agua en la probabilidad de desencadenar un incendio convierte a los eventos de sequía en doblemente peligrosos para el ecosistema, eventos que se prevén de mayor severidad en el contexto del cambio climático (Cook et al., 2018). Esto explica el aumento de la frecuencia y extensión de los incendios en las últimas décadas, una tendencia que se puede mantener en el futuro (Flannigan et al., 2009). La vegetación alpina se considera particularmente vulnerable a los efectos del cambio climático (Dullinger et al., 2012). En su estado maduro, el retamar de cumbre

tinerfeño está constituido principalmente por *S. supranubius*, *A. viscosus* y *D. bourgeauana* (del Arco et al., 2006), justamente las especies con mayor inflamabilidad; *S. supranubius* y *A. viscosus* por mayor sostenibilidad y *D. bourgeauana* por mayor ignitabilidad. Además, *D. bourgeauana* está viendo sus poblaciones crecer en los últimos años (Marcello et al., 2017) y *S. supranubius*, a pesar de ser la especie dominante en el matorral de alta montaña, se encuentra actualmente en retroceso (Kyncl et al., 2006), presentando una mortandad vinculada a eventos de sequía severos (Olano et al., 2017), que puede suponer una retroalimentación positiva a un mayor número de incendios si no se procede a la retirada de la biomasa seca que dejan los individuos muertos.

A pesar de que el ecosistema maduro del retamar de cumbre sea altamente inflamable por lo explicado anteriormente, durante una acción de restauración ecológica post-incendio se ha recomendado priorizar especies arbustivas que juegan un papel clave entre las acciones antierosivas (Zhang et al., 2008), proporcionan un microclima favorable (Holmgren y Scheffer, 2001) y, en el caso de las leguminosas, tienen un papel crucial en el desarrollo del suelo ya que, son capaces de establecer una relación de simbiosis con bacterias fijadoras de nitrógeno o rizobios en sus raíces. La inoculación de estos rizobios en plántulas y juveniles de *S. supranubius* es una estrategia que debe ser tomada en cuenta en la restauración ya que se ha demostrado aumenta la biomasa y supervivencia de esta especie (Pulido-Suárez et al., 2021).

En definitiva, las acciones de entresaca de las retamas muertas, los refuerzos de vigilancia del retamar maduro en eventos de sequía extrema y la promoción de estudios sobre los factores ambientales que favorecen la dispersión de algunas especies como *D. bourgeauana* o la vulnerabilidad hídrica de *S. supranubius*, ambas especies inflamables claves del ecosistema, son acciones claves que podrían ayudar a reducir la frecuencia de incendios en el retamar de alta montaña.

7. Conclusiones

- 1) Se observaron diferencias entre la sensibilidad de las clorofilas y los carotenoides al choque térmico, siendo las clorofilas quienes empezaron a degradarse a menor temperatura. De la misma manera, la degradación de clorofila *b* comenzó a temperaturas más bajas que la clorofila *a*.
- 2) *D. bourgeauana*, *A. calderae* y *T. webbii* fueron las especies más resistentes al choque térmico. Por el contrario, *E. scoparium* fue la más sensible.

- 3) Todos los atributos de inflamabilidad respondieron al RWC de la hoja; hojas más secas no solamente aumentaron la ignitabilidad sino también el tiempo de combustión.
- 4) El efecto del RWC en la sostenibilidad de la llama fue variable entre especies, probablemente debido a que la intensidad de la llama también es un factor a tener en cuenta.
- 5) *D. bourgeauana* fue la especie con menor TTI y, por tanto, mayor ignitabilidad. Por otro lado, *S. supranubius* y *A. viscosus* fueron las especies con mayor FD y, por tanto, mayor sostenibilidad. Estas 3 especies son, por tanto, las más peligrosas ante un incendio debido a que son las que tienen mayor probabilidad de iniciar o propagar el fuego, respectivamente.
- 6) *E. wildpretii* fue la especie con mayor TTI y TTC y menor FD, siendo con menor probabilidad de originar y sostener una llama.
- 7) LDMC fue el parámetro que más contribuyó a la inflamabilidad de la planta, estando correlacionado con la sostenibilidad de la llama. A mayor LDMC, mayor FD.

Conclusions

- 1) Differences were observed between the sensitivity of chlorophylls and carotenoids to thermal shock, with chlorophylls being the ones that began to degrade at lower temperatures. In the same way, the degradation of chlorophyll *b* started at lower temperatures than chlorophyll *a*.
- 2) *D. bourgeauana*, *A. calderae* and *T. webbii* were the most resistant species to thermal shock. In contrast, *E. scoparium* was the most sensitive.
- 3) All flammability attributes responded to the leaf RWC; drier leaves not only increased ignitability but also time to combustion.
- 4) The effect of the RWC on the sustainability of the flame was variable between species, probably because the intensity of the flame is also a factor to take into account.
- 5) *D. bourgeauana* was the species with the lowest TTI and, therefore, the highest ignitability. On the other hand, *S. supranubius* and *A. viscosus* were the species with the highest FD and, therefore, the highest sustainability. These 3 species are, therefore, the most dangerous in a fire because they are the ones that are most likely to start or spread the fire, respectively.
- 6) *E. wildpretii* was the species with the highest TTI and TTC and the lowest FD, being less likely to originate and sustain a flame.

- 7) LDMC was the parameter that most contributed to the flammability of the plant, being correlated with the sustainability of the flame. The higher the LDMC, the higher the FD.

8. Bibliografía

- Agencia Estatal de Meteorología. <http://www.aemet.es/>. Consultada el 1 de Julio de 2022
- Anderson, H. E. (1970). Forest fuel ignitibility. *Fire Technology*, 6(4), 312–319. <https://doi.org/10.1007/BF02588932>
- Arnan, X., Rodrigo, A., y Retana, J. (2007). Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness. *Journal of Vegetation Science*, 18(1), 111–122. [https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02521.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02521.x)
- Azcón-Bieto, J., y Talón, M. (2013). *Fundamentos de fisiología vegetal* (2ª ed.). McGraw-Hill Interamericana.
- Buhk, C., Meyn, A., y Jentsch, A. (2007). The challenge of plant regeneration after fire in the Mediterranean Basin: scientific gaps in our knowledge on plant strategies and evolution of traits. *Plant Ecology*, 192(1), 1–19. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9224-2>
- Cerda, A., Imeson, A. C., y Calvo, A. (1995). Fire and aspect induced differences on the erodibility and hydrology of soils at La Costera, Valencia, southeast Spain. *CATENA*, 24(4), 289–304. [https://doi.org/10.1016/0341-8162\(95\)00031-2](https://doi.org/10.1016/0341-8162(95)00031-2)
- Cook, B. I., Mankin, J. S., y Anchukaitis, K. J. (2018). Climate Change and Drought: From Past to Future. *Current Climate Change Reports*, 4(2), 164–179. <https://doi.org/10.1007/s40641-018-0093-2>
- Cubas, J., Martín-Esquivel, J., Nogales, M., Irl, S., Hernández-Hernández, R., López-Darias, M., Marrero-Gómez, M. v, del Arco, M., y Mancebo, J. (2018). Contrasting effects of invasive rabbits on endemic plants driving vegetation change in a subtropical alpine insular environment. *Biological Invasions*, 20. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1576-0>
- da Silveira Vasconcelos, M., de Oliveira, L. M. N., Nunes-Pinheiro, D. C. S., da Silva Mendes, F. R., de Sousa, F. D., de Siqueira Oliveira, L., de Aquino, A. C., de Fátima Goebel de Souza, T., Silva, A. S., Nabavi, S. M., & de Melo, D. F. (2020). Capítulo 12 - Analysis of tetraterpenes and tetraterpenoids (carotenoids). En A. Sanches Silva, S. F. Nabavi, M. Saeedi, & S. M. Nabavi (Eds.), *Recent Advances in Natural Products Analysis* (pp. 427–456). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816455-6.00012-3>
- de Mendiburu, F. (2021). agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research. R Package Version 1.3-5.
- del Arco, M. J., y Rodríguez, O. (2018). *Vegetation of the Canary Islands*. Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-77255-4_6

- del Arco, M., Wildprett, W., Pérez de Paz, P. L., Rodríguez, O., Acebes, J. R., García, A., Martín, V. E., Reyes-Betancort, J. A., Salas, M., Díaz, M. A., Bermejo, J. A., González-González, R., Cabrera, M. V., y García, S. (2006). *Mapa de Vegetación de Canarias*.
- Dullinger, S., Gattringer, A., Thuiller, W., Moser, D., Zimmermann, N. E., Guisan, A., Willner, W., Plutzer, C., Leitner, M., Mang, T., Caccianiga, M., Dirnböck, T., Ertl, S., Fischer, A., Lenoir, J., Svenning, J.-C., Psomas, A., Schmatz, D. R., Silc, U., ... Hülber, K. (2012). Extinction debt of high-mountain plants under twenty-first-century climate change. *Nature Climate Change*, 2(8), 619–622. <https://doi.org/10.1038/nclimate1514>
- Erge, H. S., Karadeniz, F., Koca, N., y Soyer, Y. (2008). Effect of heat treatment and chlorophyll degradation and color loss in green peas. *GIDA* 33(5), 225–233.
- Estadística de Incendios Forestales en Canarias / Series anuales. Islas de Canarias. 2000-2015. <http://www.gobiernodecanarias.org/>. Consultada el 26 de Junio de 2022
- Fernández-Palacios, J. M., Otto, R., Thebaud, C., y Price, J. (2014). Overview of Habitat History in Subtropical Oceanic Island Summit Ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 46(4), 801–809. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.801>
- Flannigan, M. D., Krawchuk, M. A., de Groot, W. J., Wotton, B. M., y Gowman, L. M. (2009). Implications of changing climate for global wildland fire. *International Journal of Wildland Fire*, 18(5), 483–507. <https://doi.org/10.1071/WF08187>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression*, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage.
- Gill, A. M., y Zylstra, P. (2005). Flammability of Australian forests. *Australian Forestry*, 68(2), 87–93. <https://doi.org/10.1080/00049158.2005.10674951>
- Gobierno de Canarias. <https://www.gobiernodecanarias.org/parquesnacionales/>. Consultada el 3 de Julio de 2022
- González-Rodríguez, Á. M., Brito, P., & Fernández-Marín, B. (2020). Summit evergreen shrubs living at a semi-arid treeline: photoprotection systems activation in an open vs an understory site. *Physiologia Plantarum*, 169(2), 228–243. <https://doi.org/10.1111/ppl.13069>
- Grootemaat, S., Wright, I. J., van Bodegom, P. M., Cornelissen, J. H. C., y Cornwell, W. K. (2015). Burn or rot: leaf traits explain why flammability and decomposability are decoupled across species. *Functional Ecology*, 29(11), 1486–1497. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12449>
- Hodgkinson, K. C. (1998). Sprouting success of shrubs after fire: height-dependent relationships for different strategies. *Oecologia*, 115(1), 64–72. <https://doi.org/10.1007/s004420050492>
- Holmgren, M., y Scheffer, M. (2001). El Niño as a Window of Opportunity for the Restoration of Degraded Arid Ecosystems. *Ecosystems*, 4(2), 151–159. <https://doi.org/10.1007/s100210000065>
- Keeley, J., Bond, W., Bradstock, R., Pausas, J. G., y Rundel, P. (2011). Fire in Mediterranean Ecosystems; Ecology, Evolution and Management. *Fire in Mediterranean Ecosystems: Ecology, Evolution and Management*, 1–515. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139033091>

- Keeley, J. E., Baer-Keeley, M., y Fotheringham, C. J. (2005). Alien Plant Dynamics Following Fire in Mediterranean-Climatic California Shrublands. *Ecological Applications*, 15(6), 2109–2125. <http://www.jstor.org/stable/4543509>
- Komsta, L. (2022). outliers: Tests for Outliers . R Package Version 0.15.
- Krix, D. W., Phillips, M. L., y Murray, B. R. (2019). Relationships among leaf flammability attributes and identifying low-leaf-flammability species at the wildland–urban interface. *International Journal of Wildland Fire*, 28, 295–307. <https://doi.org/10.1071/WF18167>
- Kyncl, T., Suda, J., Wild, J., Wildová, R., y Herben, T. (2006). Population dynamics and clonal growth of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae), a dominant shrub in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*, 186(1), 97–108. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9115-6>
- Larsen, I. J., MacDonald, L. H., Brown, E., Rough, D., Welsh, M. J., Pietraszek, J. H., Libohova, Z., de Dios Benavides-Solorio, J., y Schaffrath, K. (2009). Causes of Post-Fire Runoff and Erosion: Water Repellency, Cover, or Soil Sealing? *Soil Science Society of America Journal*, 73(4), 1393–1407. <https://doi.org/https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0432>
- Lausi, D., y Nimis, P. L. (1986). Leaf and canopy adaptations in a high-elevation desert on Tenerife, Canary Islands. *Vegetatio*, 68(1), 19–31. <https://doi.org/10.1007/BF00031576>
- Lichtenthaler, H. K., y Babani, F. (2004). Light Adaptation and Senescence of the Photosynthetic Apparatus. Changes in Pigment Composition, Chlorophyll Fluorescence Parameters and Photosynthetic Activity. En G. C. Papageorgiou & Govindjee (Eds.), *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis* (pp. 713–736). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_28
- Lichtenthaler, H. K., y Wellburn, A. R. (1983). Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 11(5), 591–592. <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
- Lloret, F. (1998). Fire, canopy cover and seedling dynamics in Mediterranean shrubland of Northeastern Spain. *Journal of Vegetation Science*, 9, 417–430. <https://doi.org/10.2307/3237106>
- Marcello, J., Padron, Y., Martín-Esquivel, J., Rodríguez-Esparragón, D., & Eugenio, F. (2017). Evolución de la cobertura vegetal del Parque Nacional del Teide mediante el procesado de datos de teledetección multiplataforma. Nuevas Plataformas y Sensores de Teledetección. XVII Congreso de La Asociación Española de Teledetección., 263–266.
- Memorias anuales de actividades. Parque Nacional del Teide (2009-2020). <https://www.miteco.gob.es/>. Consultado el 26 de Junio de 2022
- Murray, B. R., Hardstaff, L. K., y Phillips, M. L. (2013). Differences in leaf flammability, leaf traits and flammability-trait relationships between native and exotic plant species of dry sclerophyll forest. *PloS One*, 8(11). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0079205>
- Neris, J., Tejedor, M., Fuentes, J., y Jiménez, C. (2013). Infiltration, runoff and soil loss in Andisols affected by forest fire (Canary Islands, Spain). *Hydrological Processes*, 27(19), 2814–2824. <https://doi.org/10.1002/hyp.9403>

- Olano, J. M., Brito, P., González-Rodríguez, Á. M., Martín-Esquivel, J. L., García-Hidalgo, M., y Rozas, V. (2017). Thirsty peaks: Drought events drive keystone shrub decline in an oceanic island mountain. *Biological Conservation*, 215, 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.09.008>
- Perera-Castro, A. v, Brito, P., y González-Rodríguez, Á. M. (2017). Light response in alpine species: Different patterns of physiological plasticity. *Flora*, 234, 165–172. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.007>
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M. S., Cornwell, W. K., Craine, J. M., Gurvich, D. E., Urcelay, C., Veneklaas, E. J., Reich, P. B., Poorter, L., Wright, I. J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J. G., de Vos, A. C., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167–234. <https://doi.org/10.1071/BT12225>
- Popović, Z., Bojović, S., Marković, M., & Cerdà, A. (2021). Tree species flammability based on plant traits: A synthesis. *Science of The Total Environment*, 800. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.149625>
- Pulido-Suárez, L., González-Rodríguez, Á. M., Cubas, J., del Arco-Aguilar, M., Martín-Esquivel, J. L., & León-Barrios, M. (2021). Applying Agronomic Principles of Rhizobial Inoculation to the Conservation of a Keystone Legume Species in a High Mountain Ecosystem on an Oceanic Island. *Frontiers in Agronomy*, 3. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fagro.2021.660574>
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sakai, A., y Larcher, W. (1987). *Frost survival of plants. Responses and adaptation to freezing stress*. SpringerVerlag, Berlin. <https://doi.org/10.1007/BF02854542>
- Saura-Mas, S., y Lloret, F. (2007). Leaf and Shoot Water Content and Leaf Dry Matter Content of Mediterranean Woody Species with Different Post-fire Regenerative Strategies. *Annals of Botany*, 99, 545–554. <https://doi.org/10.1093/aob/mcl284>
- Saura-Mas, S., Paula, S., Pausas, J. G., y Lloret, F. (2010). Fuel loading and flammability in the Mediterranean Basin woody species with different post-fire regenerative strategies. *International Journal of Wildland Fire*, 19, 783–794. <https://doi.org/10.1071/WF09066>
- Schwilk, D. W., y Caprio, A. C. (2011). Scaling from leaf traits to fire behaviour: community composition predicts fire severity in a temperate forest. *Journal of Ecology*, 99(4), 970–980. <http://www.jstor.org/stable/23027661>
- Singh, A. K., Rana, H. K., y Pandey, A. K. (2020). Capítulo 19 - Analysis of chlorophylls. En A. Sanches Silva, S. F. Nabavi, M. Saeedi, & S. M. Nabavi (Eds.), *Recent Advances in Natural Products Analysis* (pp. 635–650). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-816455-6.00019-6>
- Soler, M., y Úbeda, X. (2018). Evaluation of fire severity via analysis of photosynthetic pigments: Oak, eucalyptus and cork oak leaves in a Mediterranean forest. *Journal of Environmental Management*, 206, 65–68. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.10.011>

- Steinbauer, M. J., Otto, R., Naranjo-Cigala, A., Beierkuhnlein, C., y Fernández-Palacios, J.-M. (2012). Increase of island endemism with altitude – speciation processes on oceanic islands. *Ecography*, 35(1), 23–32. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07064.x>
- Sullivan, A., Mccaw, L., Cruz, M., Matthews, S., y Ellis, P. F. (2012). Fuel, fire weather and fire behaviour in Australian ecosystems. En *Flammable Australia: Fire Regimes, Biodiversity and Ecosystems in a Changing World* (pp. 51–77).
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development* (6^a ed.). Sinauer Associates Incorporated.
- Takahashi, S., y Badger, M. R. (2011). Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*, 16(1), 53–60. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.10.001>
- White, R. H., y Zipperer, W. C. (2010). Testing and classification of individual plants for fire behaviour: Plant selection for the wildlandurban interface. *International Journal of Wildland Fire*, 19, 213–227. <https://doi.org/10.1071/WF07128>
- Wickham, H. (2011). The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. In *Journal of Statistical Software*, 40(1), 1-29.
- Wickham H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Zhang, J., Webster, J., Powers, R. F., y Mills, J. (2008). Reforestation after the Fountain Fire in Northern California: An Untold Success Story. *Journal of Forestry*, 106, 425–430. <https://doi.org/10.1093/jof/106.8.425>