

EFEECTO DEL FUEGO EN LOS BRIÓFITOS

EFFECT OF FIRE ON BRYOPHYTES

Universidad de La Laguna

Grado en Biología

Trabajo de fin de grado

Curso 2022-2023

Tutorizado por Jesús Santiago Notario del Pino

Redactado por Irati Aguirre Vega



ÍNDICE

1.	Resumen	1
1.	<i>Abstract (English)</i>	1
2.	Introducción	2
2.1.	El fuego y sus características	2
2.2.	Criterios de clasificación de incendios	3
2.3.	Intensidad vs. Severidad	4
2.4.	El fuego como fenómeno ecológico	5
2.5.	El fuego y las plantas	7
2.6.	El fuego y los briófitos	9
3.	Objetivos	10
4.	Materiales y métodos	11
5.	Resultados y discusión	12
5.1.	El efecto del fuego en los briófitos de distintos ecosistemas	13
5.1.1.	Bosque boreal y hemiboreal	13
5.1.2.	Bosque templado	14
5.1.3.	Montaña	15
5.1.4.	Mediterráneo y sub-mediterráneo	17
5.1.5.	Desierto	17
5.1.6.	Estepa	18
5.1.7.	Pradera	19
5.1.8.	Tundra	20
5.1.9.	Otros ecosistemas	20
5.2.	Efecto de la severidad del fuego en los briófitos	22
6.	Conclusión	24
7.	<i>Conclusion (English)</i>	25
8.	Referencias bibliográficas	27

RESUMEN

Los incendios, cuya existencia se remonta prácticamente a la aparición de las plantas terrestres, han influido en la ecología y las características de la vegetación global. Los briófitos, plantas no vasculares, realizan aportaciones significativas a los ciclos biogeoquímicos, mitigan la erosión de la tierra y proporcionan un hábitat para otras especies. No obstante, los efectos del fuego en estas criptógamas extendidas por la mayoría de ecosistemas son aún considerablemente desconocidos. Con el aumento generalizado de la frecuencia y severidad de los incendios debido al calentamiento global, es esencial saber los efectos de dicha perturbación sobre las comunidades de estas plantas. La presente revisión de la literatura disponible respecto a la cuestión muestra cómo los incendios condicionan la sucesión, cobertura, riqueza de especies y composición de las comunidades briófitas de distintas áreas del planeta. Además, considera el efecto que la severidad del fuego también tiene en ellas, en ciertos casos en forma de incremento de la comunidad vegetal debido a la hipótesis de la perturbación intermedia, y en otros casos de manera perjudicial para el crecimiento de la población. Así, se pretende resumir el efecto del fuego en los briófitos del planeta.

Palabras clave: briófitos; ecosistemas; incendios; severidad.

ABSTRACT

Wildfires, which have existed virtually since the appearance of terrestrial plants, have influenced the ecology and characteristics of global vegetation. Bryophytes are a group of nonvascular plants that make significant contributions in biogeochemical cycles, reduce soil erosion and provide a habitat for other species. Nevertheless, the effect of fire on these cryptogams remains unknown to a great extent. As fire frequency and severity rise due to global warming, is it essential to know how this disturbance influences the communities of these plants. The present review of the available literature on the topic expresses the effect of wildfires in the succession, cover, species richness and community composition of bryophytes in different ecosystems,

along with the effect fire severity has on them, either by an increase of the vegetation due to the intermediate disturbance hypothesis or detrimental effects on population growth. It is then aimed to summarize the effect of wildfires on the bryophytes worldwide.

Keywords: bryophytes; ecosystems; severity; wildfires.

INTRODUCCIÓN

El fuego y sus características

Los incendios son un fenómeno ecológico natural que ha existido en la Tierra desde la aparición de las plantas terrestres. De acuerdo con la datación del carbón producido por el fuego en el registro fósil, los primeros incendios ocurrieron hace unos 420 millones de años (es decir, en el Silúrico tardío). Desde entonces, el fuego se ha convertido en un proceso integral de los ecosistemas terrestres, capaz de modificar los ciclos biogeoquímicos, así como los propios ecosistemas (especialmente la vegetación) y la actividad humana (Bowman et al., 2009; Scott & Glasspool, 2006).

El fuego causante de los incendios es un fenómeno resultante de la combustión, es decir, un proceso físico-químico en el que un combustible y un oxidante reaccionan formando distintos compuestos, calor y luz. En la naturaleza, el combustible son materiales orgánicos, tales como la vegetación (viva o muerta), el carbón, y los hidrocarburos. Algunos materiales inorgánicos pueden ser, igualmente, objeto de combustión. El oxidante, por su parte, es el oxígeno atmosférico. La interacción de ambos reactivos libera moléculas como dióxido de carbono (CO₂), monóxido de carbono (CO) y distintos compuestos volátiles de nitrógeno, azufre y otros elementos, así como energía en forma de calor. Además, cuando el calor afecta a otros combustibles próximos, estos prosiguen la reacción, produciendo fuego y, posteriormente, un incendio (Belcher, 2013; Scott et al., 2013).

Criterios de clasificación de incendios

Los incendios, aun siendo el mismo fenómeno, poseen un amplio espectro de características. Según el agente que provoca el incendio, se diferencian dos tipos de causas: naturales o antropogénicas.

Las causas naturales provienen de fenómenos ambientales, tales como rayos, erupciones volcánicas, fricción (por ejemplo, por chispas surgidas en desprendimientos de rocas o terremotos), la combustión espontánea de vegetales e impactos de meteoritos y cuerpos extraterrestres (Belcher, 2013; Bond & Keane, 2017; DeBano et al., 1998).

Las causas humanas suponen la intervención directa o indirecta de las personas. Entre ellas, las más comunes son: negligencias (actos descuidados, infrinjan o no normativas, tales como quemas de residuos agrícolas o basuras, preparación de pastos, trabajos forestales, hogueras, colillas sin apagar, etc.), incendios intencionados (causados voluntariamente, con independencia de la motivación), y otras causas (asociadas a líneas eléctricas, los ferrocarriles, motores y máquinas, maniobras militares, etc.). Asimismo, existen las quemas prescritas, que son fuegos generados en condiciones ambientales y de desarrollo controladas y concretas, cuya finalidad es gestionar los ecosistemas y evitar posibles incendios en el futuro. Finalmente, siempre hay casos en que las causas son desconocidas (DeBano et al., 1998).

Un segundo criterio de clasificación de incendios es la forma de combustión, donde cabe distinguir entre los que arden generando llamas y los que consumen el combustible sin producirlas. En el fuego llameante la combustión ocurre en forma de una lámina de gas a muy alta temperatura (entre 1500-1800 °C), lo que provoca una irradiación lumínica de plasma (llama, *flaming fires*). El fuego incandescente supone la combustión lenta y a menor temperatura (entre 500-700 °C) de materiales porosos, a menudo con tensión de oxígeno relativamente baja, y sin emisión de llama (*smouldering fire*). Ambas formas pueden concurrir en un mismo evento, siendo posible que un fuego incandescente se torne llameante, y viceversa (Belcher, 2013).

En ecología del fuego, el criterio más empleado de clasificación de incendios es el mecanismo de propagación, pues refleja mejor los efectos resultantes (Bond & Wilgen, 2012; DeBano et al., 1998). A este respecto, cabe distinguir entre:

- Los fuegos de suelo (a veces nombrados incorrectamente como de subsuelo) suceden en el medio edáfico, en horizontes orgánicos o al menos muy ricos en carbono orgánico.
- Los fuegos de superficie son los que afectan preferentemente a los combustibles ligeros como mantillo, hojarasca, vegetación herbácea y matorral.
- Los fuegos de copas se transmiten a través del dosel arbóreo. Pueden consistir en: la combustión de las copas de algunos árboles aislados en un fuego mayoritariamente superficial, en la formación de un frente de llama que barre la masa forestal desde el suelo hasta las copas, o en la generación de dos frentes (uno superficial y otro en las copas) que se desplazan de forma independiente. Ese último caso es el que genera los fuegos de mayor gravedad y peligrosidad, por la evidente dificultad que supone su control y extinción.

Estos mecanismos son asimismo compatibles en un mismo evento, pudiendo ocurrir a la vez en distintas zonas en combustión (Bond & Keane, 2017).

Finalmente y con arreglo a su extensión, la Estadística General de Incendios Forestales (EGIF) del Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico diferencia tres categorías de incendios según la superficie afectada, distinguiendo entre conatos (< 1 Ha), incendios de magnitud normal (1-500 Ha), y grandes incendios forestales (GIFs, > 500 Ha).

Intensidad vs. Severidad

La intensidad del fuego, describe la tasa de producción de energía calorífica, y depende de la masa de combustible disponible, de las condiciones climáticas antes y durante el incendio, y de la topografía. El factor limitante de la intensidad es la cantidad de energía acumulada en el combustible: a mayor

cantidad de combustible, mayor intensidad potencial. Es una variable cuantitativa, expresada generalmente en kW·m⁻¹.

Por el contrario, la severidad hace referencia al grado de afectación de un área como consecuencia del fuego, y resulta de su intensidad y el tiempo de residencia. Es una propiedad eminentemente cualitativa que a menudo se categoriza como baja, media o alta, según distintos criterios. Un fuego de baja severidad deja a su paso una superficie cubierta con material orgánico parcialmente quemado. En un fuego de severidad media, se consume casi toda la materia orgánica superficial. Los fuegos de severidad alta, además de toda la materia orgánica de la superficie, carbonizan también, al menos en parte, la materia orgánica del horizonte superficial (DeBano et al., 1998).

El fuego como fenómeno ecológico

Los incendios tienen efectos importantes y diversos en los ecosistemas (Scott et al., 2013). Archibald y colaboradores (2013) y Resco de Dios (2020) han clasificado diferentes piromas¹, según las características de los incendios en ellos.

1. El piroma FIL (*Frequent-Intense-Large*), propio de los pastizales australianos, donde los pastos y matorrales crecen rápida y prolíficamente, y donde los incendios son frecuentes e intensos, y abarcan grandes áreas.
2. El piroma FCS (*Frequent-Cool-Small*), se refiere a fuegos frecuentes pero mucho menos extensos y de menor intensidad, como sucede en pastizales africanos de crecimiento rápido y prolífico.
3. El piroma RIL (*Rare-Intense-Large*) es propio de bosques de coníferas y bosques mediterráneos, que si bien no arden con frecuencia, cuando ocurren son intensos y de gran envergadura. Por esta razón, dichos bosques se regeneran por bancos de semillas o por serotinia, fenómeno en el que los conos de semillas de ciertos árboles se abren tras el paso

¹ Los piromas son áreas del planeta en las que suceden incendios con características comunes, relativas a la intensidad, frecuencia, tamaño, y duración de la época de incendios (Archibald et al., 2013).

del fuego, cuando el calor derrite la resina que los mantiene cerrados, dispersando entonces las semillas.

4. El piroma RCS (*Rare-Cool-Small*), supone fuegos puntuales y de baja intensidad que queman unas pocas hectáreas. Aparece intercalado con el RILs, como en pluviselvas, bosques templados y pastizales montanos.
5. El piroma ICS (*Intermediate-Cool-Small*), consiste en incendios de frecuencia intermedia, baja intensidad y reducida extensión. Se puede hallar por toda la superficie terrestre, con mayor prevalencia en las zonas agrarias o deforestadas, por lo que se atribuye carácter antropogénico.

Además, los incendios son un fenómeno ecológico y evolutivo importante que llega a condicionar desde la geosfera (con efectos en las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo), hasta la atmósfera (en cuanto a su composición y concentración de gases), pasando por la hidrosfera e influyendo, asimismo, en la biosfera (en la composición de las comunidades naturales, las interacciones interespecíficas, el tamaño de las poblaciones, y las características de los organismos, entre otros) (McLauchlan et al., 2020; Resco de Dios, 2020).

Los incendios alteran múltiples características del suelo, ya sean físicas, químicas o biológicas. Tienen la capacidad de cambiar la estructura, el pH, el contenido de nutrientes, así como la actividad y composición microbianas. También pueden promover la erosión por la pérdida de las capas protectoras de vegetación y hojarasca. Aunque los impactos en esas características dependen del tipo de suelo y de la severidad del incendio, el fuego afecta en esencia a los horizontes superficiales del suelo, lo cual altera los procesos ecosistémicos, la composición de la comunidad vegetal y su desarrollo (DeBano et al., 1998; McLauchlan et al., 2020).

El fuego también libera carbono a la atmósfera en forma de dióxido de carbono (consumiendo oxígeno). Asimismo, se cree que el fuego ha sido partícipe en la estabilización de la concentración oxígeno en el 21% actual. Igualmente, las zonas quemadas y la retirada de la cubierta verde vegetal, o de la nieve en

áreas boreales y montañosas, disminuye el albedo terrestre y aumenta la absorción de radiación solar (Belcher, 2013; DeBano et al., 1998; Resco de Dios, 2020).

Esta perturbación afecta también a microorganismos, hongos, plantas y animales. El efecto puede ser perjudicial, porque causa la muerte y la destrucción de sus hábitats, pero a veces abre nuevos nichos. Además, no todos los grupos son afectados de la misma forma. La mayoría de los animales padecen efectos directos del fuego relativamente reducidos, ya que son capaces de huír del mismo o de refugiarse (en madrigueras profundas o bajo rocas, que suelen ser áreas bastante aislantes) hasta que cesa el fuego, aunque sí sufren los efectos indirectos en su hábitat. De todos los grupos, las plantas son las que más sufren los efectos del fuego, tanto directos como indirectos. El fuego supone la pérdida de biomasa y cambios en la estructura, en la composición de las comunidades y en las especies vegetales (por ejemplo, con la introducción de especies distintas, la reducción de la altura, o el desarrollo de mecanismos adaptados al fuego) (Bond & Keane, 2017; Scott et al., 2013).

El fuego y las plantas

La generación y propagación del fuego depende de tres factores: el combustible, el oxígeno y el calor. Las propias plantas, vivas o en descomposición, sirven de combustible en los incendios. Debido a la celulosa de sus paredes celulares, son altamente inflamables si se exponen a una fuente de calor (cualquiera que sea su causa de origen). La alta temperatura hace a la pared celular descomponerse en dióxido de carbono (CO_2) y metano (CH_4), que al mezclarse con el oxígeno de la atmósfera sufren combustión, la cual libera calor y, si existe más oxígeno atmosférico disponible, la reacción se repite y propaga (Bond & Keane, 2017; Scott et al., 2013).

El oxígeno, tiene que estar presente para que el fuego se propague. Los niveles de oxígeno en la atmósfera del planeta han fluctuado durante su historia. El registro de carbón fósil muestra que los incendios ocurren cuando el oxígeno atmosférico se halla comprendido entre el 13 y el 35% (que se

denomina ventana de fuego). Un porcentaje menor es insuficiente para que se produzca la combustión; un porcentaje mayor impediría su extinción. Así pues, el 21% de oxígeno atmosférico actual es suficiente para mantener la combustión y permitir la propagación del fuego. El régimen de vientos guarda relación con todo ello, ya que no sólo dirige la propagación del fuego, sino que proporciona oxígeno con mayor efectividad (Scott et al., 2013; Scott & Glasspool, 2006).

La inflamabilidad de las plantas depende, en primer lugar, de su humedad, y aumenta en condiciones de aridez. Eso se debe a que, en presencia de humedad, el calor se disipa evaporando el agua de la vegetación (la materia orgánica muerta suele estar más seca que la viva). En segundo lugar, cabe considerar la anatomía de los órganos vegetales; las plantas o árboles de hojas estrechas o ramas finas se secan más rápidamente y arden mejor. Finalmente, es preciso incluir la composición química de los tejidos vegetales: aquellos ricos en aceites, ceras, terpenos, grasas y sustancias inflamables prenden más fácilmente, luego calentando y secando materia adyacente que se torna combustible (Bond & Keane, 2017; Scott et al., 2013).

La exposición a los incendios durante un largo periodo de tiempo ha hecho que algunas plantas y ecosistemas vegetales hayan desarrollado ciertas características y adaptaciones que, generalmente, se consideran como respuesta a, o son consecuencia de, los incendios. No obstante, es comprometido afirmar con total seguridad que una propiedad en concreto haya sido desarrollada como respuesta directa al fuego. Asimismo, aclarar que la “adaptación de las plantas al fuego” no se refiere a la adaptación a este fenómeno *per se* y en su totalidad, sino a los tipos de incendios que cada tipo de vegetación enfrenta (Resco de Dios, 2020).

Los efectos del fuego en la vegetación comprenden un amplio rango: impacto del fuego en distintos tipos de vegetación (plantas vasculares y no vasculares), impacto del fuego en distintas zonas (praderas, matorrales, bosques, etc.), estrategias o adaptaciones para la supervivencia al fuego (en las raíces, en la corteza, el desarrollo de mayor tolerancia a la sequía, etc.), estrategias o adaptaciones de regeneración tras el fuego (rebrotadoras y no rebrotadoras,

germinadoras y serotinia), y los cambios en las comunidades vegetales tras un incendio (las especies, la diversidad, la competitividad, etc.).

Actualmente, el calentamiento global y la acción humana aumentan la recurrencia de los incendios a nivel mundial. Sin embargo, los esfuerzos en la investigación de la propagación y efectos de los incendios se han centrado prioritariamente en las plantas superiores, lo cual es lógico al ser mayoritarias en los ecosistemas terrestres. Comparativamente, la atención prestada a las plantas no vasculares ha sido mucho menor. Es por ello que resulta relevante estudiar con detalle el efecto del fuego en plantas no vasculares, no sólo para evaluar las consecuencias del fuego sobre ellas, sino también para arrojar alguna luz sobre la mejora de su conservación.

El fuego y los briófitos

Los briófitos son organismos eucariotas del reino Plantae que pertenecen al grupo histórico de las criptógamas no vasculares. Dentro de la superdivisión Bryophyta se encuentran los musgos, las hepáticas y los antoceros (Vanderpoorten & Goffinet, 2009). (No obstante, en este trabajo sólo se estudian los musgos y las hepáticas, puesto que los estudios revisados no consideraron a los antocerotes).

Carecen de organización tisular y no tienen órganos, sino unas estructuras homólogas a las raíces, tallos y hojas, que se denominan rizoides, cauloides y filoides respectivamente. Tampoco poseen sistemas para transportar agua y nutrientes, los cuales absorben a través de su superficie o sintetizan por fotosíntesis. En cuanto a su ciclo de vida, ocurre mediante la alternancia de generaciones entre el gametofito (que es la generación principal, independiente y más longeva, y produce los órganos reproductores y los gametos) y el esporofito (que depende del gametofito y produce las esporas). La reproducción puede ser sexual (por gametos) o asexual (por esporas), y depende del agua tanto para la fecundación del gameto femenino por el masculino, como para la germinación de las esporas.

A pesar de dicha necesidad hídrica, se pueden encontrar distribuidos por prácticamente todo el mundo. Principalmente aparecen en zonas húmedas,

sombrías y con cierta estabilidad climática, aunque se trata de organismos considerablemente cosmopolitas que se pueden observar tanto en zonas de alta montaña como en praderas, bosques templados y latitudes tropicales, entre otros. Algunos incluso colonizan ambientes extremos, desiertos y polos entre ellos. Respecto al sustrato, pueden anclarse directamente en la tierra, y también sobre rocas, troncos de árboles u otras superficies duras.

Estos organismos son agentes importantes porque forman parte de la cobertura criptogámica, la cual, a escala global, es responsable del 8% del ciclo del carbono y de una proporción importante de la fijación del nitrógeno, especialmente en simbiosis con cianobacterias. Además, contribuyen a fijar el suelo, evitando su erosión, regulan su temperatura, y facilitan el posterior establecimiento de las plantas vasculares (Calabria et al., 2016; Mayz-Figueroa, 2004; Perazzo & Rodriguez, 2019; Urdiroz et al., 1997).

Los briófitos son muy sensibles a los incendios, ya que carecen de estructuras o mecanismos de protección, lo que provoca que sean prácticamente eliminados por el fuego en la mayoría de los casos. Pese a ello, se encuentran entre los primeros en recolonizar las zonas quemadas, preparando el medio para que se establezcan otras comunidades (Pharo et al., 2013; Smith et al., 2014; Urdiroz et al., 1997).

No obstante, los estudios realizados sobre el efecto del fuego en este grupo vegetal son escasos. Una búsqueda comparativa en Google Scholar realizada a fecha de redacción de este documento muestra casi un 80% menos resultados para la búsqueda *effect of fire on bryophytes* que para *effect of fire on vascular plants*.

OBJETIVOS

Esta revisión bibliográfica tiene como finalidad recopilar información existente de investigaciones de campo sobre el efecto del fuego en los briófitos.

En ella, se observa si los incendios producen cambios en la abundancia, diversidad, y riqueza de especies de musgos y hepáticas. También se enfoca

en el proceso de recuperación de dicha vegetación hasta llegar a niveles previos a la perturbación, considerando la sucesión de especies que se produce y el tiempo en el que ésta ocurre. El marco de estudio son diversos ecosistemas terrestres (bosques de varios tipos, desiertos, tundra, etc.) a lo largo del planeta (desde Australia hasta Canadá, Polonia y Argentina, entre varios países más), con el fin de compararlos y poder detectar potenciales similitudes y diferencias. Asimismo, se analizan incendios de distinta severidad, para ver si ese factor produce un efecto diferencial en las características de la población y en la recuperación de estos organismos.

MATERIALES Y MÉTODOS

La información de este trabajo se ha recopilado mediante una búsqueda de publicaciones científicas en la base de datos Google Scholar. Los artículos se recopilaron utilizando distintas combinaciones de términos que figuraban en sus títulos, resúmenes o en las palabras clave, en los idiomas tanto inglés como español.

Las palabras clave utilizadas en cada una de las las búsquedas han sido: *“fire”*, *“plants”*, *“vegetation”*, *“fire and plants”*, *“fire on earth”*, *“effect of fire in plants”*, *“effect of fire in vegetation”*; *“bryophyte”*, *“wildfire”*, *“fire”*, *“forest fire”*, *“effect”*, *“fire”*, *“biological soil crust”*, *“biocrust”*; *“consequences”*, *“fire”*, *“bryophytes”*; *“briófitos”*, *“incendio”*, *“fuego”*, *“no vascular”*; *“consecuencias”*, *“fuego”*, *“briófitos”*.

No se establecieron límites de fechas de publicación de los estudios, siendo el más antiguo hallado de 1984 y el más reciente de 2023. Tampoco se establecieron límites geográficos, lo que llevó a estudiar una diversidad de ecosistemas, a saber: bosques boreales y hemiboreales, bosques templados, bosques subtropicales, ecosistema mediterráneo y sub-mediterráneo, desiertos, montañas, estepas, praderas, pantanos, humedales y tundra. Sin embargo, la búsqueda sí estuvo restringida por la accesibilidad a los documentos impuestas por las instituciones y servicios de publicación. Todos

los artículos pasaron una verificación preliminar antes de ser seleccionados para la revisión.

El número final de estudios analizados y empleados para el apartado de resultados y discusión de esta revisión ha sido de 33. Es pertinente considerar que la cantidad de estudios analizados sobre cada ecosistema es dispar, desde 1 hasta más de 5 según el caso, debido que los artículos se escogieron según la disponibilidad de los mismos en la literatura científica y no por un mínimo predeterminado por ecosistema (Figura 1).

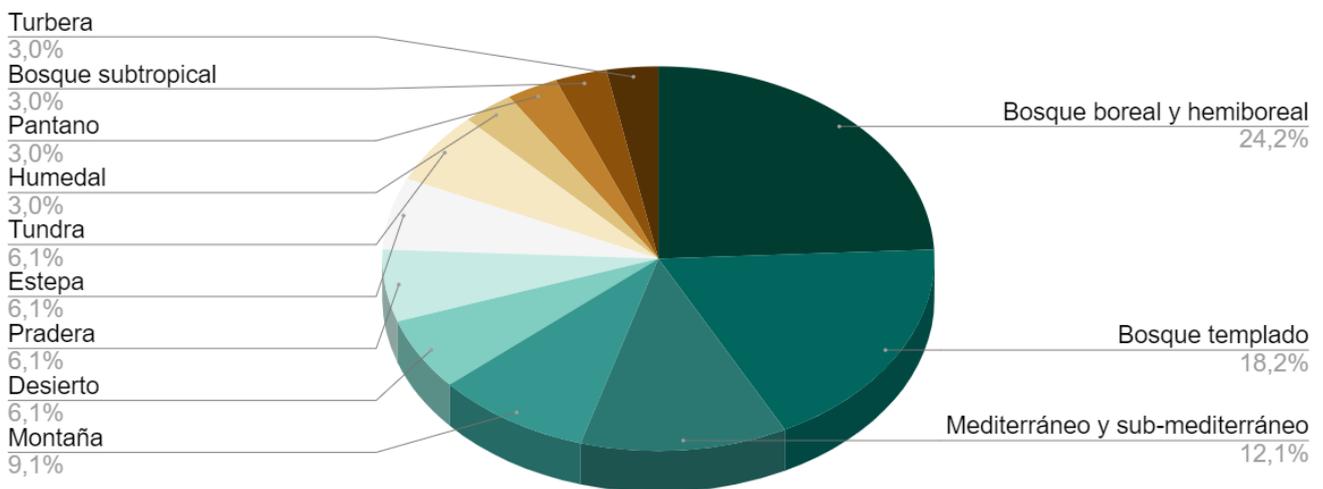


Figura 1. Representación gráfica de la distribución ecosistémica de los estudios sobre el efecto del fuego en briófitos considerados para esta revisión bibliográfica.

(Colores escogidos de acuerdo con el ajuste apto para daltónicos de “ColorBrewer”)

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las fuentes estudiadas muestran los efectos del fuego sobre los briófitos en distintas zonas del planeta. Los resultados se tratarán según el principal factor distintivo: los ecosistemas en donde viven estas plantas. Complementariamente, se estudiará el efecto de la severidad del fuego en este grupo de criptógamas.

El efecto del fuego en los briófitos de distintos ecosistemas

Los ecosistemas estudiados, en orden descendente de número de estudios encontrados, son los siguientes: bosque boreal y hemiboreal (8), bosque templado (6), mediterráneo y sub-mediterráneo (4), montaña (3), desierto (2), pradera (2), estepa (2), tundra (2), humedal (1), pantano (1), bosque subtropical (1), y turbera (1).

Geográficamente, los estudios se sitúan en los siguientes puntos del planeta:

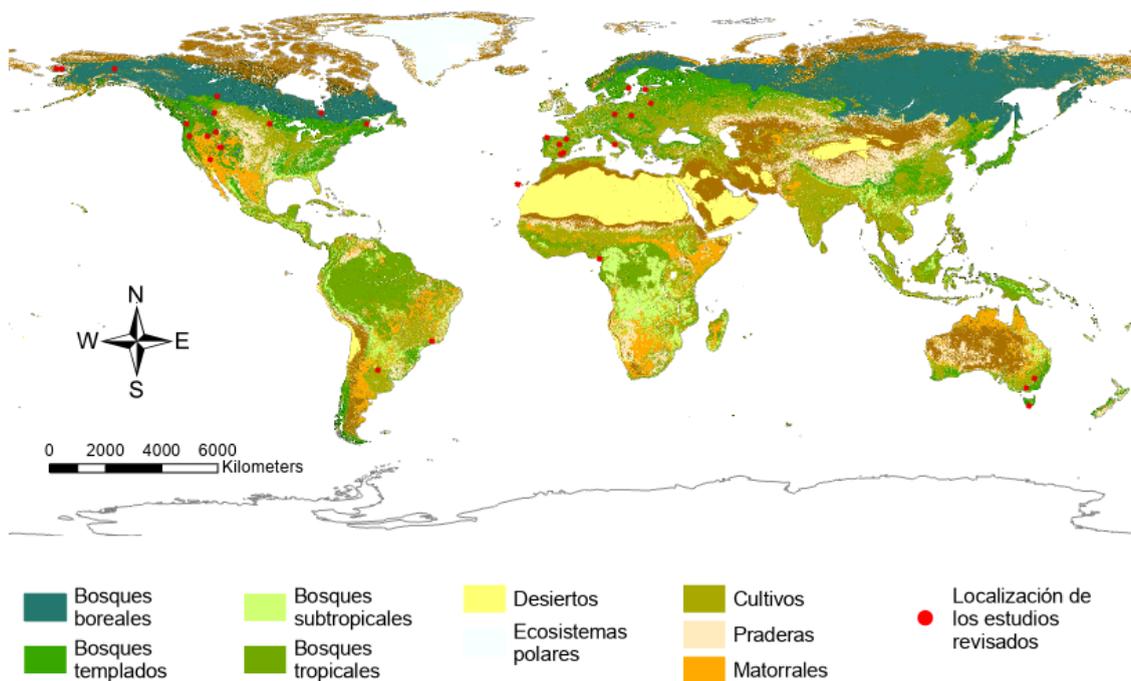


Figura 2. Mapa de los ecosistemas principales del planeta junto con las localizaciones de los estudios sobre el efecto del fuego en briófitos considerados para esta revisión bibliográfica.

| Proyección: GCS WGS84 | Fuente de datos: USGS, The Nature Conservancy, Esri | Programa: ArcGIS Pro |

Bosque boreal y hemiboreal

Los bosques boreales son ecosistemas en los que diversas especies están bien adaptadas al fuego, como es el caso de *Pinus sp.*, especies resistentes o resilientes ante dicha perturbación. Los briófitos son muy abundantes y

diversos en los bosques boreales, pero también muy sensibles al fuego, llegando a perecer incluso en incendios de baja intensidad (Adámek et al., 2016; Dzwonko et al., 2018; Hylander & Johnson, 2010; Marozas et al., 2007).

En los últimos años, este ecosistema está presentando una creciente frecuencia de incendios debido al calentamiento global, y se considera que los musgos de los bosques boreales requieren entre 120-140 años para recuperarse completamente, por lo que es importante considerar los efectos del fuego en estas criptógamas (Gorshkov et al., 1996; Pinno & Errington, 2016).

Las zonas de las investigaciones revisadas estuvieron dominadas por pinos y píceas (*Pinus sylvestris*, *Pinus banksiana*, *Picea abies* y *Picea mariana*), y encontraron una media de 22 especies de musgos y 6 de hepáticas por estudio. De ellas se pudo concluir que, tras un incendio, las especies briófitas pioneras y las favorecidas por el fuego colonizaron la zona en la primera década, como los musgos *Polytrichum* sp. y *Ceratodon purpureus*, y la hepática *Marchantia polymorpha*. Tras ese tiempo, la cobertura de briófitos aumentó y la comunidad se recuperó y se estabilizó, aunque la composición de especies cambió respecto a la existente antes del fuego, por ejemplo de *Pleurozium* sp. a *Sphagnum* sp. Asimismo, se vio que la mayoría de especies de estas plantas no vasculares tuvo una mayor frecuencia en las zonas no quemadas, y que los bosques más antiguos recuperados tras el fuego presentaron una mayor riqueza de especies que los bosques jóvenes quemados recientemente (Hylander & Johnson, 2010; Lecomte et al., 2005; Marozas et al., 2007; Orumaa et al., 2022; Pinno & Errington, 2016; Schmalholz et al., 2011).

Cabe mencionar que un estudio realizado por Hylander y Johnson (2010) encontró que algunos individuos pueden sobrevivir en refugios contra incendios, principalmente en zonas rocosas; sin embargo, la posterior riqueza de especies del área no se vio correlacionada con ello.

Bosque templado

Los bosques templados son ecosistemas en los que el fuego juega un papel importante en la riqueza y composición de briófitos y donde, por lo general, el tiempo transcurrido tras el incendio tiene un impacto notable en la composición

de la comunidad que se acaba formando (Adámek et al., 2016; Pharo et al., 2013).

Los estudios hallados sobre estos ecosistemas abarcan ambos hemisferios e indicaron que prácticamente todos los briófitos fueron eliminados por el fuego. Después, a partir de los 7 meses y hasta aproximadamente 2 años tras el fuego aparecieron especies pioneras, como los musgos *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica* y la hepática *Marchantia polymorpha*. Esas especies pioneras solían ser específicas de las zonas quemadas y sobrevivieron durante un tiempo limitado. Entre 5 y 7 años después del incendio la cobertura de briófitos se recuperó, mas la composición de la comunidad fue diferente, con especies generalistas, de amplio rango ecológico, o incluso especies nuevas que no aparecían en zonas no quemadas. A partir de ese momento, se siguió dando un fenómeno de sucesión, y con el tiempo la comunidad incorporó especies características del ecosistema. Una media de 36 musgos y 31 hepáticas fueron considerados en los estudios citados, incluyendo tanto a especies pioneras como características del lugar (Adámek et al., 2016; De las Heras et al., 1991; Dzwonko et al., 2018; Kantvilas & Jarman, 2012; Pharo et al., 2013; Viera et al., 2003).

A pesar de ello, es relevante considerar que en el estudio de Kantvilas y Jarman (2012), tras el incendio las hepáticas perdieron casi la mitad de especies en las zonas quemadas en comparación con las no quemadas, y apenas tuvieron especies anteriormente no presentes en la comunidad. Igualmente, la colonización tras un incendio puede llevarse a cabo por briófitos y por plantas vasculares simultáneamente, y se dan casos en los que las herbáceas acaban colonizando la zona de los briófitos. Asimismo, hay estudios con evidencias de la importancia de las zonas no quemadas a la hora de proporcionar hábitats adecuados y aumentar la riqueza de especies de briófitas de este ecosistema (De las Heras et al., 1991; Dzwonko et al., 2018; Kantvilas & Jarman, 2012; Pharo et al., 2013).

Montaña

Los ecosistemas de montaña también se ven involucrados en incendios, y las perturbaciones causadas por el fuego afectan a las especies de briófitas

(Wienskoski & Santos, 2022). Ese efecto se ha mostrado diverso en diferentes estudios.

Uno de ellos, realizado en zonas en *Polylepis* de Argentina, mostró que el fuego calcinó y redujo considerablemente la abundancia de los briófitos. Aproximadamente un año tras el incendio, en las zonas quemadas hubo una cobertura briofítica menor del 5%, en comparación con casi el 20% de las zonas no quemadas. Mientras tanto, en ese mismo lapso de tiempo se dio la casi completa recuperación de las plantas vasculares (Perazzo & Rodriguez, 2019).

Un segundo trabajo fue llevado a cabo en Brasil, donde los briófitos más abundantes del territorio antes del incendio fueron los musgos *Cladastomum ulei*, *Anomobryum julaceum* y *Bryum argenteum* (entre otros) y las hepáticas *Cephaloziella granatensis*, *Kurzia capillaris*, y *Telaranea diacantha*. En cuanto al efecto del fuego en la comunidad briofítica de esas montañas, se estudiaron tres zonas quemadas en tres años diferentes. Vieron que la zona con mayor riqueza era la que se quemó más recientemente, en la cual se estarían mostrando los efectos de la perturbación intermedia. Asimismo, las especies que aparecieron tras el incendio fueron algunas de las que ya habitaban el lugar antes de la perturbación, principalmente los musgos *Anomobryum julaceum*, *Bryum argenteum*, *Cladastomum ulei* y la hepática *Cephaloziella granatensis*, ya que son generalmente capaces de adaptarse a la desecación (Wienskoski & Santos, 2022).

El tercer estudio, que tuvo lugar en uno de los volcanes más altos de África, el monte Camerún, observó que el fuego incrementó la cobertura de briófitos, la cual se componía por *Racomitrium subsecundum*, *Grimmia abyssinica*, *Ceratodon purpureus*, *Leptodontium pungens*, *Bryum argenteum* y *Campylopus* sp. En ese caso, se hipotetizó que las criptógamas se podrían estar favoreciendo de la ausencia de plantas vasculares, cuya cobertura suele generar una competencia negativa muy notoria con los briófitos. Asimismo, se consideró que las variables climáticas tuvieron una influencia significativa en el crecimiento de los musgos muestreados (Doležal et al., 2022).

Mediterráneo y sub-mediterráneo

El ecosistema mediterráneo, caracterizado por una media de 15°C con un largo periodo de sequía (de junio a septiembre en el hemisferio norte) y 700 mm repartidos sobre todo en dos periodos (primavera y otoño), se ve notablemente afectado por los incendios (De las Heras et al., 1994).

En cuanto a los briófitos de este ecosistema, en condiciones normales se encontraron los géneros *Brachythecium* y *Homalothecium*, entre otros. No obstante, tras el fuego, la cobertura briofítica presente fue completamente eliminada, hasta que 10-12 meses después estas criptógamas comenzaron a recolonizar la tierra quemada. Inicialmente, lo hicieron formando céspedes de especies pioneras exclusivas de esa etapa, como *Funaria hygrometrica* y *Weissia controversa*. Seguidamente, se dio un estadio de competición, donde otras especies, *Bryum* sp., desplazaron a las pioneras, estableciéndose, y aumentando la cobertura briofítica. Además, tras la perturbación se llegaron a encontrar especies de musgos que no se habían observado en la zona antes de la misma, por ejemplo *Tortula intermedia* y *Trichostomum brachydontium*. Tras ello, se establecieron especies características de la zona, sobreponiéndose a las anteriores y formando una comunidad de briófitos perennes de larga vida y con la mayor cobertura y riqueza vista durante las décadas que duró el proceso (Castoldi et al., 2013; De las Heras et al., 1994; Esposito et al., 1999; Urdiroz et al., 1997).

Desierto

El desierto es un ecosistema aparentemente pobre para los briófitos, pero algunos, como el desierto de Mojave (EEUU), pueden llegar a ser el hábitat de más de una veintena de especies de musgos xerófitos de la familia Pottiaceae (por ejemplo, los géneros *Tortula* y *Pterygoneurum*) y, en limitadas ocasiones, también de la hepática *Riccia cavernosa*. Aunque los briófitos no parecen tener adaptaciones específicas al fuego, se ha observado que parte de la recolonización de estos organismos en el desierto puede deberse a la supervivencia de sus propágulos bajo la arena (a escasos centímetros de profundidad la temperatura baja alrededor de 50 °C respecto a la superficie durante un incendio) (Johansen et al., 1984; Smith et al., 2014).

Los estudios realizados en este ambiente árido observaron que la recolonización de briófitos tras los incendios sucedía tardíamente. De hecho, se registró una baja abundancia de especies pioneras al poco tiempo del incendio, y los géneros pioneros típicos de otros ecosistemas, como *Funaria hygrometrica*, *Ceratodon purpureus*, y *Marchantia polymorpha* del bosque templado, apenas estuvieron presentes. La especie colonizadora principal y la que persistió a lo largo del tiempo en este caso fue *Pterygoneurum ovatum*. Asimismo, se observó que las especies de zonas no quemadas adyacentes no colonizaron las áreas quemadas. A los 3 años del incendio, la cobertura de musgos fue significativamente más baja en zonas quemadas que en las zonas no quemadas. La aparición de nuevos musgos comenzó un lustro después del fuego, aunque eso pudo ser causado por una pluviosidad anormalmente alta en los años anteriores y por la existencia previa en el sustrato de esporas de briófitos de procedencia desconocida. Sin embargo, generalmente, la recuperación más prominente de la cobertura briofítica del desierto se empezó a observar a los 30 años de la perturbación (Johansen et al., 1984; Smith et al., 2014).

Estepa

El impacto del fuego en las comunidades de briófitos de las estepas ha sido estudiado por dos trabajos que fueron realizados en zonas de *Artemisa* 10-12 años después de un incendio.

Por un lado, uno de los estudios mostró que, más de una década después, los impactos del fuego en el ecosistema aún eran notables. La riqueza de briófitos fue un 65% menor en las zonas quemadas en comparación con las áreas no quemadas, y especialmente los distintos musgos del género *Syntrichia* tuvieron una disminución de abundancia a largo plazo con la capacidad de impactar la funcionalidad del ecosistema (Root et al., 2017).

Por otro lado, Hilti y colaboradores (2004) observaron que el número de especies de musgos y su diversidad disminuyó en las zonas quemadas respecto a las no quemadas (pero no obtuvieron datos de sus abundancias). Los musgos *Ceratodon purpureus* y *Funaria hygrometrica*, colonizadores de ambientes quemados, se expandieron en las zonas quemadas, mientras que

los musgos anteriormente dominantes como *Tortula ruralis* vieron disminuída su abundancia en comparación con las áreas no quemadas (Hilty et al., 2004).

Praderas

En cuanto a los efectos de los incendios en los briófitos de las praderas, se ha revisado un caso de una pradera situada sobre antiguos materiales de origen glaciar del hemisferio norte, y otro de una pradera templada del hemisferio sur, y sus estudios muestran resultados opuestos.

La pradera glaciar, situada al oeste de Washington (EEUU), presentó de forma natural una amplia cobertura briofítica (de más del 50%) en la que predominaron musgos perennes, por ejemplo *Rhytidiadelphus triquetrus* y *Kindbergia oregana*. No obstante, tras ser incendiada, se observó una reducción general de la cobertura briofítica (que apenas sobrepasaba el 30%) y de la riqueza de especies frente a la zona no quemada. Asimismo, se produjo una modificación de especies respecto a aquellas presentes en la pradera antes de la perturbación, debido a la expansión de musgos colonizadores y adaptados al fuego, como *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum juniperinum*, *Pleurozium subulatum* y la hepática *Cephaloziella divaricata* (Calabria et al., 2016).

La pradera templada, por su parte, se encuentra en el sureste de Australia, y suele tener alrededor de 20 especies de musgos y unas 5 de hepáticas, pero cada una con baja cobertura (de menos del 10%). En este caso, tras el incendio, se observó un incremento en la cobertura y la riqueza de especies en las zonas quemadas en comparación con las no quemadas, y particularmente en un área quemada recientemente y con mayor frecuencia. Especies como el musgo *Eccremidium arcuatum* y la hepática *Lophocolea semiteres*, ausentes o prácticamente ausentes en zonas no quemadas, pasaron a ser los briófitos predominantes en las áreas afectadas por la perturbación. El musgo pionero *Ceratodon purpureus* también se encontró por primera vez en las zonas recientemente incendiadas, pero en menor proporción que los anteriores. Los autores del estudio consideraron que la menor incidencia de luz en las zonas no quemadas a causa de las plantas herbáceas, y la mayor incidencia de luz en las zonas quemadas por la ausencia de éstas, así como la mayor

disponibilidad de nutrientes en esa última área, pudo ser la razón detrás del incremento de briófitos en las áreas afectadas por el fuego (O'Bryan et al., 2009).

Tundra

La tundra se ve también afectada por los incendios, aunque su efecto en la vegetación no está demasiado estudiado. Dos investigaciones realizadas en ese ecosistema mostraron que la estructura y composición de la vegetación después del fuego fue significativamente diferente. El primer caso, estudiado por Racine y colaboradores (2004) en una zona originalmente cubierta al 25% por musgos *Sphagnum*, mostró que el fuego elimina la cobertura de briófitos de la tundra, y que ésta se recupera lentamente (24 años después del incendio no había llegado a los niveles de cobertura briofítica anteriores al mismo). Además, las especies que aparecieron tras la perturbación fueron distintas o adicionales a las que había en primer lugar, con especies como *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum sp.* y *Marchantia polymorpha*.

Un segundo estudio fue realizado por Narita y colaboradores (2015) en un área con un 15% de cobertura briofítica inicial compuesta solo por *Sphagnum*. Esta registró un aumento en la cobertura y riqueza briofítica en las zonas quemadas durante los primeros años tras un incendio. Observaron briófitos como *Ceratodon purpureus* (con casi un 30% de cobertura) y *Polytrichum sp.* (con algo menos de un 10% de cobertura) en las zonas quemadas, a diferencia de las no quemadas. En total, se calculó un 20% más de cobertura briofítica en zonas recuperadas tras el fuego que en áreas que no habían sido incendiadas, debido a la mayor abundancia de los mencionados musgos adaptados al fuego. De todas formas, a lo largo del tiempo, sí hubo un declive de las especies sucesionales en las zonas quemadas, lo cual no se registró completamente debido a la brevedad de este estudio.

Otros ecosistemas

Un estudio realizado por Christy y colaboradores (2014) mostró el efecto de un incendio en los briófitos de un humedal durante más de una década. Observaron que el fuego acabó con la práctica totalidad de la cobertura de

Polytrichum commune y *Sphagnum capillifolium*, los cuales formaban la gran mayoría de la cobertura briofítica. La recuperación de dicha cobertura comenzó, generalmente, con la hepática *Marchantia polymorpha*, que a los 3 años fue sustituida por el musgo *Ceratodon purpureus* y este, a su vez, reemplazado por *Polytrichum juniperinum* al cabo de 7 años. Aproximadamente una década después de la perturbación, y aunque fuera a menor nivel que antes del incendio, *Polytrichum commune* y *Sphagnum capillifolium* también aparecieron en el área, y 12 años tras el incendio la cobertura de briófitas se vio recuperada, lo cual fue de manera proporcional al gradiente de humedad de la zona.

El efecto del fuego en los briófitos de los pantanos ha sido escasamente estudiado, siendo la de Benscoter (2006) una de las pocas investigaciones al respecto. Dicha investigación se realizó en un pantano dominado por *Picea mariana* y una cobertura briofítica considerablemente alta formada únicamente por musgos, como *Polytrichum strictum*, *Aulacomnium palustre* y otras 3 especies del género *Sphagnum*. Se observó que, tras el incendio, la colonización sucedió principalmente por *Polytrichum strictum*, el cual a veces apareció acompañado, en menor medida, por *Sphagnum* sp. De hecho, *Sphagnum* sp. no se encontró más que junto a *P. strictum*, lo que al autor le sugiere que este último produjo un cambio en el hábitat, permitiendo el establecimiento de *Sphagnum* sp. Asimismo, en comparación con las zonas no quemadas, en la zona quemada la cobertura de *P. strictum* fue más alta y la de *Sphagnum* sp. más baja, y se sugirió que al cabo del tiempo dicha proporción se podría invertir, aunque el estudio no duró lo suficiente para comprobarlo.

Los bosques subtropicales, especialmente si son húmedos, no tienen tendencia a sufrir incendios, y estas perturbaciones producen una destrucción de hábitat intensa, degradación de la tierra, y cambios en la composición nativa de las especies. En relación al efecto del fuego en los briófitos de los bosques subtropicales, se consideró una investigación realizada por Cedrés-Pedromou y colaboradores (2023), en zona de laurisilva predominada por hepáticas del género *Frullania* y *Scapania*, y el musgo *Fissidens*. La investigación descubrió que, tras el incendio, los briófitos de este ecosistema no mostraron patrones concretos de recolonización y sucesión de especies. Más bien, la recuperación

de la cobertura y la riqueza de las especies dependió, generalmente, de los grupos filogenéticos de los briófitos, de la estructura forestal y de las condiciones ambientales. La temperatura, la elevación, la neblina y, en cierta medida, la precipitación, jugaron un papel más importante en la recolonización por musgos y su riqueza que el tiempo transcurrido tras el incendio. Los musgos pioneros observados tras el fuego fueron, entre otros, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum juniperinum*, *Leucodon canariensis* y *Homalothecium mandonii*. En cuanto a las hepáticas, estas sí mostraron cierta correlación con el tiempo transcurrido tras el incendio, y no se vieron tan influidas por las variables climáticas.

En cuanto a las turberas, un estudio realizado por Rowe y colaboradores (2017) analizó el impacto de un fuego producido dos años antes en los briófitos de un pantano bajo en nutrientes de *Picea mariana*. El estudio observó que la cobertura briofítica anterior a la perturbación, compuesta principalmente del género *Sphagnum*, disminuyó notablemente con el incendio, en comparación con la zona no quemada. Después, las especies colonizadoras, principalmente musgos colonizadores como *Polytrichum strictum*, *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Pohlia nutans*, *Ptychostomum pseudotriquetrum* se establecieron y aumentaron la cobertura briofítica. Asimismo, se encontró una única especie de hepática, *Marchantia polymorpha*, la cual se situó generalmente en sustratos cercanos al agua. De esa manera, la zona mostró una mayor heterogeneidad espacial como consecuencia del fuego.

Efecto de la severidad del fuego en los briófitos

Además del ecosistema, otro factor relevante que influye en la abundancia, riqueza de especies y composición de las comunidades de briófitos es la severidad del incendio. Según la intensidad y el tiempo que dure el incendio en cierta zona, el efecto que tiene en los briófitos y el área varía. Generalmente, en los estudios revisados la severidad se clasificó en alta, moderada o baja, y se comparó tanto con las zonas no quemadas como con el resto de severidades (Lecomte et al., 2005).

En los bosques boreales, la vegetación y su recuperación se vio muy afectada por la severidad de los incendios. Las zonas de severidad baja favorecieron la persistencia de briófitos y una riqueza de especies mayor que las zonas de severidad alta (Hollingsworth et al., 2013; Pinno & Errington, 2016).

Los bosques templados, por su parte, al inicio de la recolonización mostraron más briófitos pioneros en zonas quemadas con alta intensidad. Un par de años después, fueron las zonas con severidad moderada las que presentaron una mayor riqueza de especies. Eso se correlacionó con la hipótesis de la perturbación intermedia, la cual predice que la diversidad de las especies se maximiza a niveles de perturbación moderados. La severidad fue capaz de explicar la variación de la riqueza de especies de bosques templados en más de la mitad de los casos (Dzwonko et al., 2018; O'Bryan et al., 2009; Pharo et al., 2013).

Respecto a los desiertos, las zonas con mayor severidad de incendios presentaron una mayor riqueza de especies que las zonas no tan severamente quemadas (Smith et al., 2014).

En los ecosistemas mediterráneos, la cobertura y composición de las especies, además de su reproducción, estuvieron determinadas en gran medida por la severidad del incendio. Los briófitos pioneros dominaron las zonas donde la intensidad del fuego fue mayor, y la reproducción por esporas también sucedió más en esas zonas, mientras que la reproducción por propágulos ocurrió en zonas de severidad menor (Esposito et al., 1999).

En el caso de un estudio sobre la severidad de los incendios en las montañas y su impacto en los briófitos, no se observó ningún efecto de la variación de este factor. No obstante, los autores apuntaron que podría deberse a que la intensidad más baja detectada ya era demasiado alta para la supervivencia y/o recuperación de las especies del lugar (Perazzo & Rodriguez, 2019).

En cuanto a las turberas, un estudio mostró que la cobertura de musgos colonizadores es mayor en este ecosistema cuanto mayor haya sido la intensidad del fuego (Rowe et al., 2017).

Por lo tanto, entre los estudios revisados que consideraron la severidad es posible concluir que, salvo excepciones (el bosque boreal), cuanto mayor es la severidad mayor es la recolonización por especies pioneras y la cobertura briofítica tras el incendio. Además, la riqueza de especies suele ser más alta en las zonas con severidad media, pues obtienen las especies pioneras pero también algunas de las especies briófitas forestales, lo cual se correlaciona con la hipótesis de la perturbación intermedia.

CONCLUSIÓN

En conclusión, el fuego y su severidad afecta de maneras diversas a los briófitos de distintos ecosistemas en cuanto a su cobertura, riqueza y composición de especies se refiere.

Según los estudios revisados, tras los incendios, los bosques boreales y templados, las turberas, los pantanos, así como en los ecosistemas mediterráneos, presentaron especies pioneras que son luego sucedidas por otras más características de la zona, aunque se observaron algunos cambios en la comunidad. Frecuentemente, esas especies pioneras post-incendio fueron: *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum* sp. (musgos) y/o *Marchantia polymorpha* (hepática). Hay científicos que piensan que “los musgos pioneros post-incendio pueden colonizar muchos ecosistemas diferentes ya que apenas tienen limitaciones en su dispersión, lo cual se debe al número y tamaño de las esporas y las estructuras de reproducción asexual que forman” (Grover, 2023, comunicación personal). Luego, en las montañas, la cobertura de briófitos aumentó o se redujo en distintas zonas del planeta. Respecto a los desiertos, carecieron de las mencionadas especies pioneras típicas y necesitaron alrededor de tres décadas para empezar a recuperar la cobertura de estas criptógamas. En las estepas la riqueza de especies pareció o bien reducirse o bien mantenerse tras el fuego. Asimismo, hubo praderas que sufrieron una reducción en la población de briófitos, mientras que otras praderas aparentaron beneficiarse de la perturbación. La tundra registró un aumento de cobertura inicial debido a las especies adaptadas al fuego, pero la recuperación en su totalidad requirió más de una veintena de años. Con

respecto a los humedales, el fuego eliminó prácticamente todas las especies de briófitas y su recuperación fue lenta, a la vez que proporcional al grado de humedad. Finalmente, en los bosques subtropicales las condiciones climáticas son las que más parecieron influenciar la recuperación de esta vegetación.

En cuanto a la severidad de los incendios y su influencia, generalmente las zonas más severamente quemadas presentaron un mayor número de especies y una mayor cobertura a lo largo del tiempo que las áreas menos severamente quemadas. En algunos casos, las zonas moderadamente quemadas fueron las que más riqueza y abundancia tuvieron, debido a la mezcla presente de especies pioneras y características del ecosistema, lo cual concordó con la hipótesis de perturbación intermedia.

Con todo ello, se ha tratado de dar una visión general sobre el efecto del fuego en los briófitos. No obstante, en vistas al cambio climático y considerando la reducida bibliografía de la que se ha podido disponer, sería importante realizar un mayor número de estudios sobre el impacto de los incendios en estas criptógamas esenciales en los ecosistemas mundiales.

CONCLUSION

In conclusion, fire and its severity affects bryophytes of different ecosystems in diverse ways when it comes to their coverage, richness and species composition.

*After wildfires, boreal and temperate forests, woodlands, peatlands, swamps, as well as mediterranean ecosystems, exhibit pioneer species that are then succeeded by others more typical of the area, although significant changes in the communities can be found. The most frequent post-fire pioneer species described in the literature are *Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Polytrichum* sp. (mosses) and/or *Marchantia polymorpha* (liverwort). As for mountains, the bryophyte coverage increased or decreased in different areas of the planet. Regarding deserts, no pioneer species exist in them, and it takes approximately 3 decades to start recovering the cover of these cryptogams. In the steppes, species richness seemed to either be maintained or reduced after*

a fire. Some prairies suffered a reduction of bryophyte population, while other prairies seemed to benefit from the disturbance. Tundra registered an increase in initial coverage due to species adapted to fire, yet then needed more than 20 years to fully recover. When it comes to wetlands, fire eliminated almost all bryophyte species and their recovery was slow, proportional to the degree of moisture. Finally, in subtropical forests climatic conditions appeared to be the ones that affected the recovery of this vegetation the most.

As for fire severity and its influence, generally, the areas that were more heavily burned had a higher number of species and coverage over the years than less severely burned areas. Besides, in some occasions, moderately burned areas had the highest species richness and abundance, due to the cohabitation of pioneer species and ecosystem specific species, which correlates with the intermediate disturbance hypothesis.

The aim of this review was to give a general vision of the effect of fire on bryophytes. Nevertheless, in view of climate change and considering the reduced literature available on the topic, it would be important to conduct a higher number of studies about the impact of wildfires on these essential cryptogams of the world's ecosystems.

BIBLIOGRAFÍA

- Adámek, M., Hadincová, V., & Wild, J. (2016). Long-term effect of wildfires on temperate *Pinus sylvestris* forests: Vegetation dynamics and ecosystem resilience. *Forest Ecology and Management*, 380, 285-295. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.051>
- 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*, 110(16), 6442-6447. <https://doi.org/10.1073/pnas.1211466110>
- Belcher, C. M. (2013). *Fire Phenomena and the Earth System: An Interdisciplinary Guide to Fire Science*. John Wiley & Sons.
- Benscoter, B. W. (2006). Post-fire bryophyte establishment in a continental bog. *Journal of Vegetation Science*, 17(5), 647-652. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02488.x>
- Bond, W. J., & Keane, R. (2017). Fires, ecological effects of. *Reference Module in Life Sciences*. Doi: 10.1016/B978-0-12-809633-8.02098-7. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809633-8.02098-7>
- Bond, W. J., & Wilgen, B. W. van. (2012). *Fire and Plants*. Springer Science & Business Media.
- Bowman, D. M. J. S., Balch, J. K., Artaxo, P., Bond, W. J., Carlson, J. M., Cochrane, M. A., D'Antonio, C. M., DeFries, R. S., Doyle, J. C., Harrison, S. P., Johnston, F. H., Keeley, J. E., Krawchuk, M. A., Kull, C. A., Marston, J. B., Moritz, M. A., Prentice, I. C., Roos, C. I., Scott, A. C., ... Pyne, S. J. (2009). Fire in the Earth System. *Science*, 324(5926), 481-484. <https://doi.org/10.1126/science.1163886>
- Calabria, L. M., Petersen, K., Hamman, S. T., & Smith, R. J. (2016). Prescribed Fire Decreases Lichen and Bryophyte Biomass and Alters Functional Group Composition in Pacific Northwest Prairies. *Northwest Science*, 90(4), 470-483. <https://doi.org/10.3955/046.090.0407>
- Castoldi, E., Quintana, J., Mata, R., & Molina, J. (2013). Early post-fire plant succession in slash-pile prescribed burns of a sub-Mediterranean managed forest. *Plant Ecology and Evolution*, 146(3), Article 3. <https://doi.org/10.5091/plecevo.2013.848>
- Cedrés-Perdomo, R. D., Hernández-Hernández, R., Emerson, B. C., & González-Mancebo, J. M. (2023). Multiple responses of bryophytes in a chronosequence of burnt areas in non-fire prone subtropical cloud forests. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 58, 125702. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2022.125702>
- Christy, J. A., McCain, C. N., Greene, S. E., & Lippert, J. D. (2014). Fire Effects in a Montane Wetland, Central Cascade Range, Oregon. *Madroño*, 61(2), 201-217. <http://www.bioone.org/doi/abs/10.3120/0024-9637-61.2.201>
- De las Heras, J., Montes, J., & Herranz, J. (1994). Stages of Bryophyte Succession After Fire in Mediterranean Forests (SE Spain). *International Journal of Wildland Fire - INT J WILDLAND FIRE*, 4. <https://doi.org/10.1071/WF9940033>
- De las Heras, Martínez Sanchez, J J, & Herranz Sanz, J M. (1991). Impacto Ecológico de los Incendios Forestales. *Al-Basit: Revista de estudios albacetenses*, 29, 105-117.
- DeBano, L. F., Neary, D. G., & Ffolliott, P. F. (1998). *Fire Effects on Ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Doležal, J., Dančák, M., Kučera, J., Majeský, L., Altman, J., Řeháková, K., Čapková, K., Vondrák, J., Fibich, P., & Liancourt, P. (2022). Fire, climate and biotic interactions shape diversity patterns along an Afrotropical elevation gradient. *Journal of Biogeography*, 49(7), 1248-1259. <https://doi.org/10.1111/jbi.14378>

- Dzwonko, Z., Loster, S., & Gawroński, S. (2018). *Effects of fire severity on understory community regeneration and early succession after burning of moist pine forest* [PDF]. <https://doi.org/10.14471/2018.38.003>
- Esposito, A., Mazzoleni, S., & Strumia, S. (1999). Post-fire bryophyte dynamics in Mediterranean vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 10(2), 261-268. <https://doi.org/10.2307/3237147>
- Gorshkov, V., Bakkal, I., & Stavrova, N. (1996). Postfire recovery of forest litter in Scots pine forests in two different regions of boreal zone. *Silva Fennica*. 1996. 30(2-3): 209-219., 30. <https://doi.org/10.14214/sf.a9233>
- Hilty, J. H., Eldridge, D. J., Rosentreter, R., Wicklow-Howard, M. C., & Pellant, M. (2004). Recovery of biological soil crusts following wildfire in Idaho. *Journal of Range Management*, 57(1), 89-96. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2004\)057\[0089:ROBSCF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2004)057[0089:ROBSCF]2.0.CO;2)
- Hollingsworth, T. N., Johnstone, J. F., Bernhardt, E. L., & Iii, F. S. C. (2013). Fire Severity Filters Regeneration Traits to Shape Community Assembly in Alaska's Boreal Forest. *PLOS ONE*, 8(2), e56033. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056033>
- Hylander, K., & Johnson, S. (2010). In situ survival of forest bryophytes in small-scale refugia after an intense forest fire. *Journal of Vegetation Science*, 21(6), 1099-1109. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01220.x>
- Johansen, J. R., St. Clair, L. L., Webb, B. L., & Nebeker, G. T. (1984). Recovery Patterns of Cryptogamic Soil Crusts in Desert Rangelands Following Fire Disturbance. *The Bryologist*, 87(3), 238-243. <https://doi.org/10.2307/3242798>
- Kantvilas, G., & Jarman, S. (2012). Lichens and bryophytes in Tasmanian wet eucalypt forest: Floristics, conservation and ecology. *Phytotaxa*, 59, 1-31. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.59.1.1>
- Lecomte, N., Simard, M., Bergeron, Y., Larouche, A., Asnong, H., & Richard, P. J. H. (2005). Effects of fire severity and initial tree composition on understory vegetation dynamics in a boreal landscape inferred from chronosequence and paleoecological data. *Journal of Vegetation Science*, 16(6), 665-674. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02409.x>
- Marozas, V., Racinskas, J., & Bartkevicius, E. (2007). Dynamics of ground vegetation after surface fires in hemiboreal Pinus sylvestris forests. *Forest Ecology and Management*, 250(1), 47-55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.008>
- Mayz-Figueroa. (2004) Fijación biológica del nitrógeno. *Revista UDO Agrícola* 4(1), 1-20. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=2221548>
- McLauchlan, K. K., Higuera, P. E., Miesel, J., Rogers, B. M., Schweitzer, J., Shuman, J. K., Tepley, A. J., Varner, J. M., Veblen, T. T., Adalsteinsson, S. A., Balch, J. K., Baker, P., Battlori, E., Bigio, E., Brando, P., Cattau, M., Chipman, M. L., Coen, J., Crandall, R., ... Watts, A. C. (2020). Fire as a fundamental ecological process: Research advances and frontiers. *Journal of Ecology*, 108(5), 2047-2069. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13403>
- Narita, K., Harada, K., Saito, K., Yuki, S., Fukuda, M., & Tsuyuzaki, S. (2015). Vegetation and Permafrost Thaw Depth 10 Years after a Tundra Fire in 2002, Seward Peninsula, Alaska. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 47. <https://doi.org/10.1657/AAAR0013-031>
- O'Bryan, K. E., Prober, S. M., Lunt, I. D., & Eldridge, D. J. (2009). Frequent fire promotes diversity and cover of biological soil crusts in a derived temperate grassland. *Oecologia*, 159(4), 827-838. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1260-2>
- Orumaa, A., Köster, K., Tullus, A., Tullus, T., & Metslaid, M. (2022). Forest fires have long-term effects on the composition of vascular plants and bryophytes in Scots pine forests of hemiboreal Estonia. *Silva Fennica*,

- 56(1).
https://silvafennica.fi/article/10598/large_tables/article10598_table1.html
- Perazzo, A., & Rodriguez, J. M. (2019). Impacto del fuego sobre la vegetación no vascular del suelo: Un caso de estudio en los bosques de *Polylepis australis* (Rosaceae) del centro de Argentina. *Lilloa*, 67-80. <https://doi.org/10.30550/j.lil/2019.56.2/6>
- Pharo, E. J., Meagher, D. A., & Lindenmayer, D. B. (2013). Bryophyte persistence following major fire in eucalypt forest of southern Australia. *Forest Ecology and Management*, 296, 24-32. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.01.018>
- Pinno, B. D., & Errington, R. C. (2016). Burn Severity Dominates Understory Plant Community Response to Fire in Xeric Jack Pine Forests. *Forests*, 7(4), Article 4. <https://doi.org/10.3390/f7040083>
- Racine, C., Jandt, R., Meyers, C., & Dennis, J. (2004). Tundra Fire and Vegetation Change along a Hillslope on the Seward Peninsula, Alaska, U.S.A. *Arctic Antarctic and Alpine Research - ARCT ANTARCT ALP RES*, 36, 1-10. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2004\)036\[0001:TFAVCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0001:TFAVCA]2.0.CO;2)
- Resco de Dios, V. (2020). *Plant-Fire Interactions: Applying Ecophysiology to Wildfire Management* (Vol. 36). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-41192-3>
- Root, H. T., Brinda, J. C., & Dodson, E. K. (2017). Recovery of biological soil crust richness and cover 12–16 years after wildfires in Idaho, USA. *Biogeosciences*, 14(17), 3957-3969. <https://doi.org/10.5194/bg-14-3957-2017>
- Rowe, E. R., D'Amato, A. W., Palik, B. J., & Almendinger, J. C. (2017). Early response of ground layer plant communities to wildfire and harvesting disturbance in forested peatland ecosystems in northern Minnesota, USA. *Forest Ecology and Management*, 398, 140-152. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.05.012>
- Schmalholz, M., Hylander, K., & Frego, K. (2011). Bryophyte species richness and composition in young forests regenerated after clear-cut logging versus after wildfire and spruce budworm outbreak. *Biodiversity and Conservation*, 20(12), 2575-2596. <https://doi.org/10.1007/s10531-011-0092-2>
- Scooter, G. W. 1972 'Fire as an Ecological Factor in Boreal Forest Ecosystems in Canada', Servicio Forestal del departamento de agricultura de EEUU: *Fire in the Environment Symposium Proceedings*, Denver, Colorado, 1-5 mayo 1972, pp. 15-24.
- Scott, A. C., Bowman, D. M. J. S., Bond, W. J., Pyne, S. J., & Alexander, M. E. (2013). *Fire on Earth: An Introduction*. John Wiley & Sons.
- Scott, A. C., & Glasspool, I. J. (2006). The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(29), 10861-10865. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604090103>
- Smith, R. J., Abella, S. R., & Stark, L. R. (2014). Post-fire recovery of desert bryophyte communities: Effects of fires and propagule soil banks. *Journal of Vegetation Science*, 25(2), 447-456. <https://doi.org/10.1111/jvs.12094>
- Urdiroz, A., Eder, A., & Otano, M. (1997). *Estudio del impacto de los incendios en medios forestales y su recuperación: Brioflora de un carrascal mediterráneo*. <https://dadun.unav.edu/handle/10171/8355>
- Vanderpoorten A. & Goffinet B. (2009). *Introduction to bryophytes*. Cambridge University Press, England.
- Viera F. J., & Pena Vázquez, A. (2003). Evolución de la flora briofítica colonizadora de matorrales quemados de Galicia (N.O. de España). *Nova Acta Científica Compostelana*, 12, 95-109.
- Wienskowski, M. B., & Santos, N. D. dos. (2022). Post-fire effects on bryophytes in High-Altitude Fields. *Acta Botanica Brasílica*, 36. <https://doi.org/10.1590/0102-33062021abb0250>

Fotografía de la portada y de esta última página:

Reproducida de “Liverwort '*Monoclea forsteri*' and Mosses in Enner Glynn, Nelson, New Zealand” por Rebecca Bowater. 2020. (Flickr, acceso en abril 2023 <https://www.flickr.com/photos/152088905@N05/50534778691/in/pool-mosses_liverworts/>). Todos los derechos reservados. Reproducido con permiso de la autora.

Trabajo de fin de grado realizado en:



Alumna originaria de:

