

Curso 2010/11
CIENCIAS Y TECNOLOGÍAS/10
I.S.B.N.: 978-84-15287-30-8

GUSTAVO JOSÉ MORALES MORALES

**Análisis del impacto del fuego
en la composición específica, estructura y función
del pinar canario a lo largo de una cronosecuencia
de incendios en la isla de La Palma (Canarias)**

Directores

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



SOPORTES AUDIOVISUALES E INFORMÁTICOS
Serie Tesis Doctorales

A mi familia,

Agradecimientos

Para que un trabajo de investigación de esta envergadura llegue a buen puerto, es necesario, por un lado el factor económico y por otro lado el factor humano.

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

En el segundo de los casos, primero que nada, tengo que agradecer a mis directores Antonio y José María por la oportunidad que me brindaron al confiar en mí para llevar a cabo este proyecto.

También agradecer al jefe y los miembros de la Unidad Insular de Medio Ambiente del Cabildo Insular de La Palma, especialmente a Feluco, Ñemo y Julio. Sin ellos y su apoyo logístico, el trabajo en La Palma hubiera sido mucho más complicado.

A los Guardas de los Tiles, por ayudarnos en todo momento, especialmente al Cordobés, gracias a sus potajes y sus quesillos nos hacía sentir como si estuviéramos en casa.

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

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

A Jorge, Xandra, Rocío y Roxana, con los que compartimos duros momentos de trabajos y gratos momentos de risas y de los cuales, una vez nos hicimos "COLEGAS!", el frío pasó a ser una leyenda urbana.

A Javier, compañero de infatigables jornadas de trabajo bajo el sol, la lluvia (ya fuera de agua o de polvos de talco...) o la nieve, hiciese frío o calor, sin olvidar las incontables tardes que pasamos delante del televisor viendo fútbol. De esas tardes sólo espero dos cosas: que hayas aprendido algo de fútbol y que aunque solo sea un poquito, sientas simpatía por el color blanco.

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

Al pinar por dejarse hacer un sinfín de maldades para que lo podamos entender un poco más y así ayudar a conservarlos. También a los que durante este trabajo dieron su vida por la ciencia, es decir, a todos los artrópodos capturados; pido para ellos un minuto de silencio.

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

Sin duda alguna agradecer el apoyo incondicional de mi familia: Papá, Mamá, Alberto, Ernesto y a las recientes incorporaciones: Sirenia, Aridia y Adrián (bienvenido al mundo). Aunque muchas veces no entendieran el por qué de pasar tantas penurias, siempre estaban ahí para dar palabras de ánimo.

A Celia, sobran las palabras, simplemente gracias.

Todos y cada uno de ellos ha puesto su grano de arena en esta tesis.

Gustavo José Morales Morales,
San Cristóbal de La Laguna, Julio de 2010.

Índice

Capítulo 1: Introducción

1.	Los incendios forestales como perturbaciones naturales	1
2.	Los incendios en Canarias y el pinar canario	3
3.	Origen y evolución del género <i>Pinus</i>	8
4.	El pino canario.....	9
4.1.	Ecología trófica del pinar canario.	12
5.	Objetivos de la tesis	14

Capítulo 2: Área de estudio

1.	Área de estudio	19
2.	Diseño experimental	19
2.1.	Creación de la cronosecuencia de incendios	19
2.2.	Establecimiento de las parcelas permanentes	23
3.	Descripción general de las parcelas	24
3.1.	Zona Control.....	25
3.2.	Incendio de 1987.....	26
3.3.	Incendio de 1990.....	27
3.4.	Incendio de 1994.....	28
3.5.	Incendio de 1998.....	30
3.6.	Incendio de 2000.....	31
3.7.	Incendio de 2005.....	33

Capítulo 3: Efecto del fuego sobre la estructura del pinar y la vegetación del sotobosque

1.	Introducción	39
2.	Área de estudio	41

3.	Método	41
3.1.	Diseño del muestreo y toma de datos	41
3.2.	Análisis estadísticos	42
4.	Resultados	45
4.1.	Efectos sobre los parámetros estructurales del pinar	45
4.2.	Efecto del fuego sobre la riqueza y composición del sotobosque	50
5.	Discusión	61
5.1.	Efectos del incendio sobre la estructura del pinar canario	61
5.2.	Efectos del incendio sobre el sotobosque	63

Capítulo 4: Efecto del fuego sobre la producción primaria neta (PPN)

1.	Introducción	73
2.	Área de estudio	75
3.	Método	75
3.1.	Diseño del muestreo y toma de datos	75
3.2.	Análisis estadísticos	77
4.	Resultados	78
4.1.	Variaciones de la PPN a lo largo de la cronosecuencia	78
4.2.	Variaciones interanuales de la PPN a lo largo del periodo de estudio (2004-2007)	83
4.3.	Variaciones estacionales entre los distintos incendios de la cronosecuencia	95
4.4.	Relación de la PPN total y sus fracciones con las características estructurales de las parcelas de la cronosecuencia de incendios.	100
5.	Discusión	101
5.1.	Variación de la PPN a lo largo de la cronosecuencia	101
5.2.	Variación interanual de la PPN y de sus fracciones componentes	106
5.3.	Variación intraanual de la PPN y de sus fracciones componentes	108

5.4. Correlaciones	109
--------------------------	-----

Capítulo 5: Efecto del fuego sobre la evolución de la necromasa acumulada y de la descomposición del mantillo

1. Introducción	115
2. Área de estudio	120
3. Método	120
3.1. Diseño del muestreo y toma de datos	120
3.2. Análisis estadístico	123
4. Resultados	123
4.1. Evolución de la necromasa acumulada	124
4.2. Evolución de la pérdida de peso a lo largo de la descomposición	132
4.3. Cambios en la concentración de N y P a lo largo de la descomposición	139
4.4. Evolución del contenido en fibras a lo largo de la descomposición	143
5. Discusión	148
5.1. Efectos del fuego sobre la necromasa acumulada en el suelo ...	148
5.2. Efectos del fuego sobre la descomposición	149
5.3. Efectos del fuego sobre la concentración de N y P a lo largo de la descomposición	153
5.4. Efectos del fuego sobre la evolución del contenido en fibras a lo largo de la descomposición	155

Capítulo 6: Efecto del fuego sobre la comunidad de artrópodos del mantillo

1. Introducción	161
2. Área de estudio	163
3. Método	163
3.1. Diseño del muestreo y toma de datos	163
3.2. Análisis estadístico	165
4. Resultados	168

4.1. Efecto del fuego sobre la riqueza y abundancia de invertebrados del mantillo	168
4.2. Variación Intraanual de la riqueza de especies a lo largo de la cronosecuencia	173
4.3 Composición de la comunidad de invertebrados del mantillo	177
5. Discusión	185
Capítulo 7: Discusión final y conclusiones	
1. Discusión final	195
2. Conclusiones	207
Referencias	211

Capítulo 1:

Introducción



1. Los incendios forestales como perturbaciones naturales

Se suele definir como una perturbación a cualquier evento aislado en el tiempo que altera la estructura del ecosistema, comunidad o población y cambia la disponibilidad de recursos o las condiciones físicas del medio (White y Pickett, 1985), siendo las principales creadoras de heterogeneidad espacial (Platt, 1975; Loucks *et al.*, 1985; Collins y Glenn, 1988; White y Jentsch, 2001), e iniciando los procesos de sucesión y dinámica de los ecosistemas (Mani Sangye, 2005).

Entre las perturbaciones más habituales se encuentran los incendios forestales, las erupciones volcánicas, las tormentas, las inundaciones, las plagas de insectos o patógenos, y los herbívoros, cuyos impactos dependen de su extensión, duración y frecuencia (White y Pickett, 1985). Por lo tanto, la estructura y composición de los ecosistemas están fuertemente influidas por la actuación de perturbaciones en el pasado y el presente y de los procesos desencadenados por ellas.

El fuego está considerado como el agente perturbador más importante en muchos ecosistemas, incluyendo los bosques (Jonson, 1992; Granström, 2001), los matorrales (Hobbs y Atkins, 1990), las praderas (Hartnett, 1991; Pyne *et al.*, 1996) y las sabanas (Swaine, 1992).

La aparición de los incendios forestales se remonta hasta el Devónico Medio, hace 390 millones de años, con la aparición de *Archaeopteris*, un protohelecho que formaba parte de la vegetación de copa de los primeros bosques (Rowe y Jones, 2000). Desde entonces, fenómenos naturales como los rayos asociados a tormentas, la actividad volcánica, la caída de piedras que generan chispas o, simplemente, la combustión espontánea de la materia orgánica en condiciones de gran sequedad, han estado continuamente generando incendios sobre el planeta.

La frecuencia de incendios naturales varía entre los distintos biomas del planeta, así, por ejemplo, se estima que son extremadamente raros en la selva tropical, con una recurrencia de más de cien años en la tundra y en la taiga, apenas unas décadas en sabanas y bosques mediterráneos o sólo un par de años en praderas semiáridas.

Sin embargo, esta frecuencia natural de incendios, se ve alterada hace aproximadamente unos 0,8 millones de años, con la expansión de *Homo erectus* y sus descendientes por África y Eurasia, pero sobre todo, con la expansión del *Homo sapiens sapiens*, hace aproximadamente 100.000 años, que introduce el uso del fuego de forma intencionada (Goudie, 1981).

El uso del fuego por los hombres prehistóricos fue el primer impacto cultural sobre el medio ambiente de la historia de la humanidad y, con ello, se inició una alteración y diversificación del ecosistema que dura hasta hoy (Simmons, 1989). Actualmente, se queman más de 1.000 millones de hectáreas al año, mayoritariamente en las sabanas tropicales, aunque también de manera importante en los bosques tropicales y boreales. Las zonas mediterráneas y del sur de Europa son, igualmente, áreas con una alta incidencia de incendios, quemándose unas 0,6 millones de hectáreas anuales (Rodríguez de Sancho, 2006).

La evolución de los ecosistemas donde la recurrencia del fuego es mayor, ha llevado a especies y comunidades enteras a desarrollar estrategias que, no sólo les permiten sobrevivir al fuego, sino que convierten a éste en pieza fundamental para completar su ciclo vital (Mutch, 1970; Naveh, 1990).

Básicamente, existen tres estrategias principales de adaptación al fuego: 1) especies que resisten al fuego, protegiéndose con características como gran porte, tronco recto, acículas largas, longevidad de los individuos y grandes espesores de corteza y/o capacidad de rebrotar del tronco o de las raíces debido al mantenimiento de yemas en estado de dormancia, como es el caso del pino canario (“sprouters” o “resprouter species”; Whelan, 2002), 2) especies que pierden los individuos vivos y, por tanto, están obligados a producir suficientes plántulas desde el banco de semillas, muchas veces protegidas en piñas serótinas, para mantener la comunidad (“obligate seeder species”; Keeley y Zedler, 1998), siendo *Pinus halepensis* el mejor ejemplo entre los pinos mediterráneos, y 3) las especies que evitan el fuego en forma de bulbos o semillas suficientemente enterradas en el suelo (“fire ephemerals”; Whelan, 2002), entre ellos muchas plantas anuales y algunos geófitos.

El alcance y la duración de los efectos que produce un incendio en una zona van a depender, sobre todo, de la intensidad del fuego, es decir, de la cantidad de calor emitido por unidad de superficie y tiempo. Esta intensidad va a variar mucho a escala de paisaje, debido a la topografía (Takaoka y Sasa, 1996), a los cambios microclimáticos durante el incendio (Gómez-Tejedor *et al.*, 1999) o a la cantidad de combustible acumulado (Miller y Urban, 2000), lo que produce un mosaico de manchas con diferentes condiciones ambientales y bióticas después del incendio (Turner *et al.*, 1994; Certini, 2005).

Los incendios se han clasificado tradicionalmente según el tipo de fuego en tres categorías: a) fuegos de suelo, que transcurren bajo la superficie y pueden estar activos durante largos periodos de tiempo y recorrer muchos kilómetros sin ser detectados (por ejemplo, fuegos de turberas), b) fuegos de superficie, que son aquellos que se desplazan por la superficie del terreno, afectando al matorral y los residuos superficiales (por ejemplo, fuegos de sotobosque) y c) fuegos de copa, que se producen cuando el fuego alcanza las copas de los árboles desplazándose a través de éstas (Brooks *et al.*, 2004).

Independientemente del tipo de fuego que se produzca, la parte del bosque que siempre se ve afectada es la que corresponde a los estratos inferiores, desde el suelo hasta el sotobosque asociado. Es esta la parte del ecosistema donde se producen la mayoría de los procesos cruciales para su funcionamiento. De ahí la importancia de estudiar el efecto del fuego en esta fracción.

2. Los incendios en Canarias y el pinar canario

En el caso de las Islas Canarias, debido a su condición volcánica, el fuego siempre ha estado presente en los ecosistemas, como atestigua el carbón presente en los paleosuelos y ha sido un factor importante en la evolución biológica, dando lugar a una excelente adaptación al fuego de muchas especies vegetales (Höllermann, 1993).

Con la llegada de los primeros aborígenes a las islas en algún momento del primer milenio antes de Cristo (del Arco *et al.*, 1997; Rando *et al.*, 1999; Cabrera, 2001), se

produce un cambio en la frecuencia de incendios de las islas, pasando de tener solo incendios naturales, provocados por erupciones volcánicas o por rayos de las tormentas, a tener también incendios culturales, provocados para favorecer la ganadería introducida por los propios aborígenes, la cual, además, supuso un impacto en la naturaleza canaria desprovista evolutivamente de defensas contra la depredación de los ovicápridos. (Fernández-Palacios *et al.*, 2007; de Nascimento *et al.*, 2009).

La conquista del archipiélago, supuso un duro golpe para su paisaje vegetal, ya que la necesidad de madera con fines domésticos e industriales (caña de azúcar), así como la de tener espacios abiertos para los asentamientos, terrenos de cultivo y de pastoreo, provocó una intensa actividad taladora y roturadora (Fernández-Palacios *et al.*, 2006, González Navarro, 2002). El aprovechamiento forestal siguió hasta mediados del siglo XX quedando, muy mermadas las masas de bosque, llegando incluso a la casi total desaparición del monte verde en algunas islas, lo que llevó a una mayor explotación de los pinares para la obtención de leña, carbón, aperos de labranza y brea para el calafateado de los barcos, uso que se mantuvo hasta bien entrado el siglo XX.

Solo con el abandono de la actividad agrícola y del pastoreo en las zonas altas de las islas, la decadencia y desaparición de la industria naval y la sustitución de la leña por el gas butano, a mediados del siglo XX, empezó a observarse una recuperación de la masa forestal de las islas. A esto se unió una política de reforestación del Servicio Forestal del Estado y una normativa legal para proteger muchos espacios naturales. Sin embargo, esta política de reforestación no respetó los límites de la distribución potencial del pinar, y tampoco aplicó tratamientos progresivos de aclareo, llegando a unas plantaciones actuales con densidades de hasta 2.000 pies por hectárea, muy alejadas de los 200-400 pies por hectárea de un pinar natural (Fernández-Palacios *et al.*, 2007).

El resultado de tal gestión es que, las plantaciones de pino canario y de otros pinos exóticos en las islas, poseen una estructura claramente artificial, extremadamente homogénea, con individuos coetáneos del mismo tamaño, perfectamente alineados,

carentes de regeneración y de una estructura adecuada de edades, donde prácticamente no existe sotobosque y, cuando lo hay, es muy pobre en especies. A esto hay que añadirle los efectos creados por dos causas: la acumulación extrema de biomasa tras el abandono del aprovechamiento de los montes y la política de extinción de incendios que ha supuesto, en gran medida, la exclusión del fuego de los ecosistemas (Grillo *et al.*, 2008). Este segundo factor, paradójicamente, no hizo más que empeorar la situación y, dado que no es posible eliminar completamente los factores de ignición, llegó un momento en que las condiciones de acumulación y continuidad del combustible determinaron un comportamiento de fuego tan extremo que no fue posible controlarlo ni con las mejores dotaciones contra incendios. Nace así un nuevo tipo de incendios forestales, los conocidos como grandes incendios forestales.

En la figura 1.1, basada en argumentos de Grillo *et al.* (2008), se representa esquemáticamente este efecto. Se pueden distinguir claramente dos periodos según el comportamiento del fuego. En el primero, el alto número de incendios afecta a un área considerable, pero dentro de unos rangos previsibles. Durante este periodo, los incendios son de poca superficie y comportamiento variado según las condiciones de la zona, entre baja y alta intensidad. Sin embargo, una vez que se realizan los grandes avances en los mecanismos de extinción (en la década de los setenta del siglo pasado), la eficacia de éstos es tal que, aún manteniéndose un alto número anual de incendios, las hectáreas afectadas quedan muy reducidas. Esto lleva a la progresiva acumulación de combustibles forestales que da lugar a la aparición de los grandes incendios forestales en este segundo periodo.

Los grandes incendios se definen como incendios que, de manera continuada, muestran un comportamiento que queda fuera de la capacidad de extinción, ya sea por elevadas longitudes de llama, altas velocidades de propagación o por la presencia de actividad de copas (Grillo *et al.*, 2008). Estos incendios, a diferencia de los descritos para el primer periodo, son mucho más extensos y virulentos, predominando la alta intensidad.

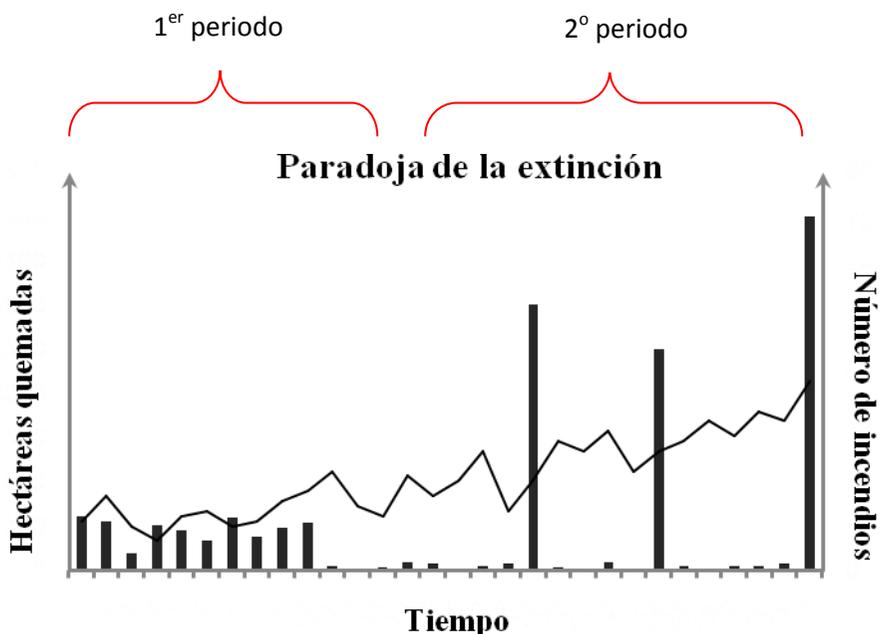


Figura 1.1. Esquema general de la evolución de los incendios en muchos de los países ricos durante el último siglo. Las barras representan hectáreas totales quemadas anualmente y la línea, el número anual de incendios (basado en contenidos de Grillo *et al.* (2008)).

Las estadísticas de incendios en la Comunidad Autónoma de Canarias (Fig. 1.2) muestran un patrón similar al del segundo periodo mencionado anteriormente, con un elevado número de incendios que, sólo cada cierto tiempo, se traduce en un elevado número de hectáreas afectadas. La mayoría de las hectáreas quemadas, representadas con las barras mayores, se corresponden con un solo incendio de grandes dimensiones en una de las islas.

En Canarias, el 99,3% del total de incendios registrados son pequeños incendios forestales, mientras que únicamente el 0,7% son grandes incendios forestales. Sin embargo, estos últimos suponen el 75% del total de la superficie quemada en el archipiélago (Grillo *et al.*, 2008). Desde el año 1983 hasta el 2006 el número de siniestros en Canarias ha seguido una tendencia ascendente, si bien en estos últimos

años se han registrado los incendios más severos, como por ejemplo el incendio de Garafía en el 2005, con una superficie forestal quemada de 1.879 ha (MMA, 2005) o los acaecidos en Gran Canaria y Tenerife en el año 2007, quemándose unas 18.672,90 ha y unas 16.820,63 ha forestales respectivamente (MMA, 2007).

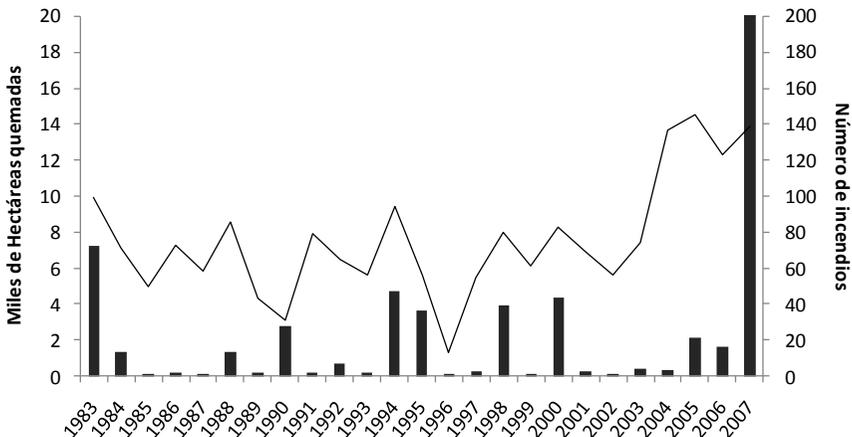


Figura 1.2. Evolución de los incendios forestales en Canarias en el periodo comprendido entre 1983 y 2007. Las barras representan hectáreas totales quemadas anualmente y la línea, el número de incendios anuales.

Entre las islas que presentan pinar, La Palma es la más afectada por grandes incendios forestales, lo que es lógico, teniendo en cuenta que es también la isla que presenta el mayor porcentaje de este tipo de bosque. En la figura 1.3 se representan las estadísticas de incendios desde 1983 hasta 2007 para esta isla, según datos del Gobierno de Canarias, donde se pueden apreciar, al menos, cinco grandes incendios que afectaron a más de 1.500 ha cada uno durante este periodo.

Dado que la mayoría de la superficie forestal de Canarias (60% aprox.) está formada por los bosques de pino canario y que, además, este ecosistema es el que se ve más afectado por los incendios forestales, se hace necesario el estudio de los efectos que tienen los incendios forestales sobre él y los procesos que se van sucediendo hasta su recuperación.

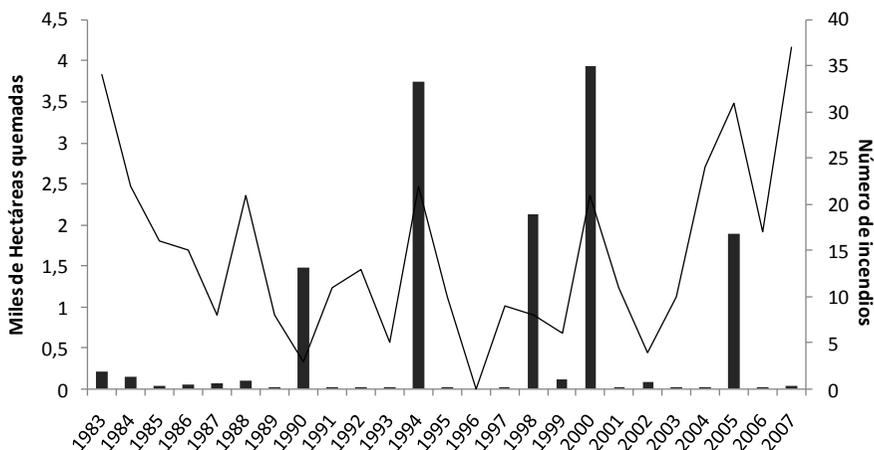


Figura 1.3. Evolución de los incendios forestales en La Palma durante el periodo comprendido entre 1983 y 2007. Las barras representan hectáreas totales quemadas anualmente y la línea, el número de incendios anuales.

3. Origen y evolución del género *Pinus*

Las coníferas más antiguas del registro fósil datan de finales del Carbonífero (hace unos 290 M.a.). Se cree que sus acículas adaptadas a la sequía evolucionaron en el Devónico, una época de aridez generalizada (Margulis y Schwartz, 1985; Peter, 2001). En el Mesozoico se desarrolló el orden de las pinales que se difundió por todo el mundo, con sus seis familias y unas 600 especies, representando el grupo de gimnospermas que ha alcanzado “mayor éxito” (Strasburger, 1994; Peter, 2001).

Los primeros fósiles del género (*Pinus belgica*) aparecen aproximadamente durante el Cretácico temprano, hace unos 130 millones de años, en latitudes intermedias del paleocontinente Laurasia, en lo que actualmente es el noreste de Estados Unidos y oeste de Europa. Es al final del Eoceno, hace unos 34 millones de años, cuando quedan definidas las líneas evolutivas que originarían la mayoría de especies

actuales, entre ellas, las que darán lugar a los pinos mediterráneos, incluyendo al pino canario, en la ribera de lo que era el Mar de Tethys (Millar, 1993).

Durante el Cuaternario, se produjeron las glaciaciones que hicieron que las zonas climáticas de Europa, junto con su vegetación, se desplazaran hacia el sur. Debido a este desplazamiento, la primitiva distribución continua de muchos taxones se fraccionó y varias especies vegetales desaparecieron totalmente de esas partes del mundo. Otras encontraron una posibilidad de sobrevivir en los lugares más favorables, como las Islas Atlánticas, el este y sur de África o el este de Asia. Muchas especies arbóreas de laurisilva y el pino canario se encuentran entre las especies que lograron refugiarse en las Islas Canarias (Peter, 2001).

Pinus es el género de coníferas con mayor número de especies en el mundo, más de 100, de las cuales 12 se encuentran de manera natural en Europa. Es el género de árboles más extendido en el hemisferio norte (Price *et al.*, 1998), existiendo tan sólo una especie autóctona en el hemisferio sur (*P. merkusii* en el sudeste asiático y Sumatra).

4. El pino canario

El pino canario, *Pinus canariensis* Chr. Sm. ex DC., es una especie endémica de las Islas Canarias, siendo la única especie de pino nativa de las islas. Inicialmente se pensó que esta especie estaba estrechamente emparentada con el pino chir (*P. roxburghii*), que se distribuye por las regiones occidentales del Himalaya, debido a que ambos presentan tres acículas por vaina y guardan un extraordinario parecido morfológico (Bramwell, 1974; Delgado González, 1986; Peter, 2001). Sin embargo, estudios recientes basados en isoencimas y en ADN de cloroplastos, han demostrado que el pino canario se encuentra más emparentado con el resto de pinos mediterráneos, siendo *P. pinea* la especie más afín (González-Andrés *et al.*, 1999; Wang *et al.*, 1999).

Los primeros fósiles de un antecesor del pino canario datan del Mioceno y muestran que se extendía por toda la ribera del Mar de Tethys, desde España hasta Turquía (Kasapligil, 1976; Millar, 1993; Morla *et al.*, 2002), estando en la actualidad

restringida su distribución a las Islas Canarias. En este archipiélago, el fósil más antiguo encontrado data de hace 13 millones de años, en la isla de Gran Canaria (García-Talavera *et al.*, 1995). Se podría considerar por tanto, que el pino canario es un paleoendemismo cuya distribución fue más amplia en el pasado y que actualmente se encuentra confinado en las Islas Canarias.

El pino canario, normalmente alcanza una altura de 15 a 25 metros, pudiendo llegar hasta los 50-60 metros en casos excepcionales (Fig. 1.4). Su longevidad está en torno a los 250-300 años, conociéndose casos que llegan a los 500-600 años. Presenta una raíz principal pivotante fuerte y otras secundarias que se extienden vigorosamente, permitiéndole vivir incluso sobre coladas volcánicas. Su corteza es casi lisa durante los primeros años de crecimiento, aunque luego se resquebraja y adquiere un grosor de hasta 8 cm, sirviéndole de protección contra el fuego. La madera del pino canario muestra un marcado contraste entre la albura o parte exterior y el duramen o parte interior. La primera es blanda y de color blanco amarillento; la segunda, conocida como tea, es muy resinosa y de color rojo acaramelado. La tea es prácticamente incorruptible y siempre ha sido muy apreciada en construcción, tanto de interiores (vigas, techumbre, escaleras, suelos), como de exteriores (canales de agua, balcones, contraventanas, terrazas) (Sánchez-Pinto, 2007).

Las acículas miden de 20 a 30 cm de longitud y 1 milímetro de grosor y persisten sobre el árbol de 2 a 3 años (Blanco *et al.*, 1989; Peter, 2001). Es una especie monoica, con las flores masculinas y las femeninas situadas en el mismo ejemplar. Las flores masculinas son de tamaño pequeño y se agrupan en racimos en el extremo de las ramas, mientras que las piñas o flores femeninas son mucho más grandes y pueden aparecer solitarias o en grupos de 2-3 en las axilas de las ramas. Las semillas o piñones están provistas de alas membranosas que facilitan su dispersión por el viento.



Figura 1.4. Ejemplar de pino canario de gran tamaño de la zona de Garafía en La Palma.

Gracias a que sus antepasados evolucionaron en ambientes propensos a los incendios, el pino canario presenta una serie de adaptaciones que lo hacen tolerante al fuego; su gruesa corteza (Fig. 1.5), de hasta 8 cm de grosor, acículas gruesas y largas, crecimiento en altura y autopoda, que separa la copa del suelo para evitar la propagación del fuego hacia la copa, así como un porcentaje variable de piñas serótinas (Fig. 1.5), que sólo se abren tras un incendio, asegurando así un banco de semillas aéreo. Además, el pino canario es el único pino europeo y uno de los pocos de su género, capaz de rebrotar a partir de yemas epicórnicas a lo largo de todo el tronco y ramas.



Figura 51. Características del pino canario que le confiere resistencia al fuego. De izquierda a derecha: corteza gruesa y agrietada, agujas y piñas y corteza de la que crecen plantas epifíticas.

4.1. Ecología trófica del pinar canario

Hasta el presente, los estudios sobre el pinar canario, se han centrado, sobre todo, en las características del pino: sus acículas (Jiménez *et al.*, 2000; Climent *et al.*, 2002), sus piñas (Gil *et al.*, 2002), la germinación de sus semillas (Escudero *et al.*, 1999), la regeneración (Méndez, 2010), su arquitectura radical (Climent *et al.*, 2005), sus adaptaciones al fuego (Climent *et al.*, 2004) o su duramen (Climent *et al.*, 1993; Climent *et al.*, 1998; Esteban *et al.*, 2005) y, pese a la importancia que han tenido los incendios en Canarias, hace relativamente poco que se han empezado a estudiar sus efectos sobre el ecosistema en conjunto. Höllermann (2000), después de un estudio de 15 años en La Palma sobre el efecto de los incendios a varios niveles del ecosistema de pinar, el propio pino canario, el sotobosque y las características del suelo, concluye que el impacto del fuego y las consecuencias geoecológicas después del mismo, no son perjudiciales a largo plazo. También se ha estudiado el efecto de

la intensidad del fuego sobre la composición específica del sotobosque del pinar (Arévalo *et al.*, 2001). La mayoría de estos estudios tienen sus réplicas en otros pinares del mundo, sin embargo y, pese a la importancia que se le ha dado en otros ecosistemas, el pinar canario adolece de estudios relacionados con el reciclado de la materia orgánica que genera el propio ecosistema, los intercambios de nutrientes entre los diferentes estratos y las interrelaciones existentes entre ellos. De los trabajos relacionados, destaca el de Fernández-Palacios *et al.* (1992), donde se realizó una evaluación de la producción primaria neta en el pinar canario junto al resto de ecosistemas zonales canarios.

Respecto al análisis del impacto del fuego en las características biogeoquímicas del pinar existen también algunos estudios recientes, en los que se observa, a corto plazo, un aumento del nitrógeno (Durán *et al.*, 2008) y del fósforo (Notario *et al.*, 2004) disponibles. Sin embargo, estudios a largo plazo han encontrado una disminución del fósforo disponible un año después del incendio, que tarda unos 17 años en recuperarse (Durán *et al.*, 2008). Así mismo, se ha encontrado una disminución en varias formas de nitrógeno que, 20 años después del incendio, todavía no habían recuperado sus valores pre-incendio (Durán *et al.*, 2009a). Por tanto, aunque a corto plazo el fuego parece tener efectos positivos en la disponibilidad de nutrientes, la disminución de estos a largo plazo, puede tener efectos determinantes en la recuperación del ecosistema. Además, los aumentos iniciales de nutrientes se distribuyen de manera heterogénea, lo que puede tener un impacto a largo plazo de la estructura y dinámica de la vegetación (Rodríguez *et al.*, 2009a; Rodríguez *et al.*, 2009b).

Debido a la poca información relacionada con la ecología trófica del pinar canario y más concretamente con su evolución después de un incendio, se hace necesario realizar un estudio que implique a los distintos estratos del ecosistema que permiten un reciclaje o una renovación de la cantidad de energía captada por el sistema, ya que, dichos valores, van a controlar en última instancia la cantidad y calidad de vida que es posible sostener bajo unas condiciones ambientales determinadas.

En esta era de cambio climático, donde la temperatura tiende a incrementarse, favoreciendo que se den las condiciones climáticas para que se produzca un mayor número de incendios en el mundo (IPCC, 2007), los estudios sobre el impacto de los fuegos en los ecosistemas tenderán a tener una mayor relevancia. Con esta tesis se pretende dar un paso más en el conocimiento de los efectos que produce el fuego en los ecosistemas y, más concretamente, en el ecosistema de pinar canario, lo que favorecerá una mejor planificación y conservación de este bosque.

5. Objetivos de la tesis

Para analizar el impacto del fuego a corto, medio y largo plazo sobre la ecología trófica del pinar canario, nos hemos planteado los siguientes objetivos:

1) Estudiar el efecto de los incendios sobre la estructura y composición florística del pinar canario (Capítulo 3).

El fuego ejerce un efecto directo sobre la estructura del ecosistema, provocando la mortalidad de algunos individuos del estrato arbóreo, la quema de las copas y reduciendo, en general, la vegetación del sotobosque. Todo esto produce una serie de cambios ambientales en el medio (Carlton y Bazzaz, 1998), como el aumento de la radiación lumínica que llega al suelo, por la eliminación de la bóveda; un aumento en el espacio disponible, por la mortalidad de algunos individuos; un aumento de nutrientes en el suelo (Notario *et al.*, 2004; Durán *et al.*, 2008), gracias al aporte de las cenizas del material consumido, así como una mayor exposición a los factores ambientales, que provocan cambios bruscos en la humedad y la temperatura del suelo.

La eliminación de la vegetación del sotobosque unida a los cambios ambientales, favorecen un reemplazo temporal de la composición específica (Arévalo *et al.*, 2001), cuya magnitud y duración dependerá del tiempo que tarde el ecosistema en recuperar su características ambientales pre-incendio.

2) Estudiar el efecto de los incendios sobre la producción primaria neta (PPN) en el pinar canario (Capítulo 4).

La producción primaria neta del pinar está básicamente compuesta por acículas, ramas y otros órganos del pino, constituyendo, junto con la renovación de raíces, la mayor proporción de nutrientes y materia orgánica incorporados al suelo anualmente (Cole *et al.*, 1981; Meentemeyer *et al.*, 1982). El paso de un incendio elimina todas las acículas de los pinos, reduciendo así el aporte de hojarasca al suelo. Esta disminución de los nutrientes que retornarían al suelo, puede causar una reducción en la disponibilidad de nutrientes para los árboles, alterando el ciclo de nutrientes del ecosistema y afectando a la productividad del lugar a largo plazo (Kimmins, 2004; Blanco *et al.*, 2005). Además, el pino canario presenta una marcada estacionalidad en cuanto a la caída de acículas, presentando dos picos bien diferenciados (Fernández-Palacios *et al.*, 1992). Esta estacionalidad también se verá afectada por el incendio, ya que si se produce justo antes de alguno de estos picos, variará el momento de reintroducción de nutrientes al ecosistema. Con este capítulo se pretende conocer cuál es la dinámica de la PPN en el pinar y cómo evoluciona desde el incendio, tanto en cantidad como en estacionalidad, para ver en qué momento se recuperan los parámetros pre-incendio.

3) Estudiar el efecto a largo plazo de los incendios sobre la descomposición del mantillo del pinar canario (Capítulo 5).

La producción primaria neta genera un aporte constante de mantillo al suelo de los bosques. Este mantillo se va acumulando, haciendo que los nutrientes queden, de alguna manera, secuestrados en esta capa hasta que puedan liberarse mediante la descomposición de la materia orgánica. El paso de un incendio por una zona que lleva mucho tiempo sin quemarse y, por consiguiente, con un gran acúmulo de materia orgánica, puede modificar la tasa de descomposición del mantillo, así como la liberación de nutrientes. Estos cambios en la dinámica del mantillo pueden influir los patrones de disponibilidad de nutrientes y productividad de la zona a largo plazo (Knicker, 2007). En este capítulo se estudia la evolución de la descomposición del mantillo a lo largo de una cronosecuencia de incendios, tanto a nivel de nutrientes,

como el nitrógeno y fósforo, como a nivel de sus componentes estructurales: celulosa, hemicelulosa y lignina.

4) Estudiar el efecto del fuego sobre la fauna macroinvertebrada presente en el mantillo (Capítulo 6).

Los macroinvertebrados son esenciales en la fijación, transformación y generación de nutrientes y energía en el suelo del bosque y en la estructura de las cadenas tróficas, a las que sirven de vínculo (Didham *et al.*, 1996; Scheu y Schulz, 1996; González y Seastedt, 2001). El paso de un incendio afecta irremediablemente a las comunidades de artrópodos que habitan en el mantillo, influyendo indirectamente en los procesos de descomposición y, por consiguiente, de liberación de nutrientes. Como pieza clave en el ciclo de la ecología trófica, es necesario saber cómo evoluciona la comunidad de artrópodos después de un incendio, qué cambios ocurren en dicha comunidad y cuánto tiempo tarda en recuperarse para volver a ejercer su papel en el ecosistema.

Capítulo 2:

Área de estudio



1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la isla de La Palma (Islas Canarias). Su superficie es de 708 Km² y su punto más alto es el Roque de los Muchachos con 2.423 m de altitud. Todas las zonas muestreadas estuvieron situadas en el área de distribución de *Pinus canariensis*, a una altitud entre los 1.200 y los 1.800 m, con una precipitación media anual en torno a 600 mm y una temperatura media que según el área de distribución de esta especie puede ser de 12,5°C en el norte y centro de la isla, o de 16°C en la zona sur de la isla (Climent *et al.*, 2004). Los suelos son de origen volcánico y predominan los leptosoles, vertisoles y andisoles (IUSS Working Group, 2006).

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

2. Diseño experimental

2.1. Creación de la cronosecuencia de incendios

El punto de partida para este trabajo ha sido la construcción de una cronosecuencia de incendios con diferentes antigüedades. Aunque el uso de cronosecuencias como método de estudio posee algunas desventajas, como pueden ser las posibles diferencias entre las parcelas de estudio con respecto al uso histórico, las condiciones microclimáticas o edáficas, o la disponibilidad de propágulos, (Pickett,

1989; Bakker *et al.*, 1996), las cronosecuencias han demostrado ser un método adecuado en el estudio de sucesiones ecológicas (Debussche *et al.*, 1996; Foster y Tilman, 2000; Palik *et al.*, 2001; Bermúdez *et al.*, 2007). A pesar de las posibles desventajas, se justifica el uso de una cronosecuencia en este trabajo puesto que es el mejor método para estudiar la evolución del ecosistema de pinar canario a largo plazo después de un incendio.

Las fuentes consultadas para la recopilación de la información sobre la incidencia de los incendios forestales en La Palma fueron:

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

Toda la información recopilada nos permitió obtener una relación de los incendios, de los que se tiene constancia, ocurridos en la isla de La Palma en las últimas décadas (Tabla 2.1), y que han supuesto el punto de partida para la elaboración de la cronosecuencia final.

Tabla 2.1. Relación de los incendios ocurridos en La Palma desde 1970 hasta la actualidad.

Año del incendio	Municipios afectados	Hectáreas afectadas
1970	S.C. de La Palma, Breña Alta, El Paso	?
1974	El Paso	?
1975	San Andrés, Barlovento, Garafía, Puntagorda, Tijarafe	10.800
1978	Mazo, Fuencaliente	2.000
1978	El Paso	3.123
1981	S.C. de La Palma, Puntallana, San Andrés	1.500
1981	El Paso	500
1984	El Paso	15
1986	El Paso	20
1987	El Paso	21
1988	Garafía, Puntagorda, Tijarafe	7.500
1990	Fuencaliente	250
1990	El Paso	1.236
1994	Tijarafe, Puntagorda	1.100
1994	S.C. de La Palma, Puntallana El Paso, Las Breñas	875
1994	Barlovento, Garafía, San Andrés S.C. de La Palma, Puntallana	1.609
1998	El Paso, Mazo, Fuencaliente	1.450
1998	San Andrés, Mazo, El Paso, Fuencaliente	650
2000	Garafía, Tijarafe, Puntagorda	3.422
2002	Fuencaliente	90
2005	Garafía	1.879

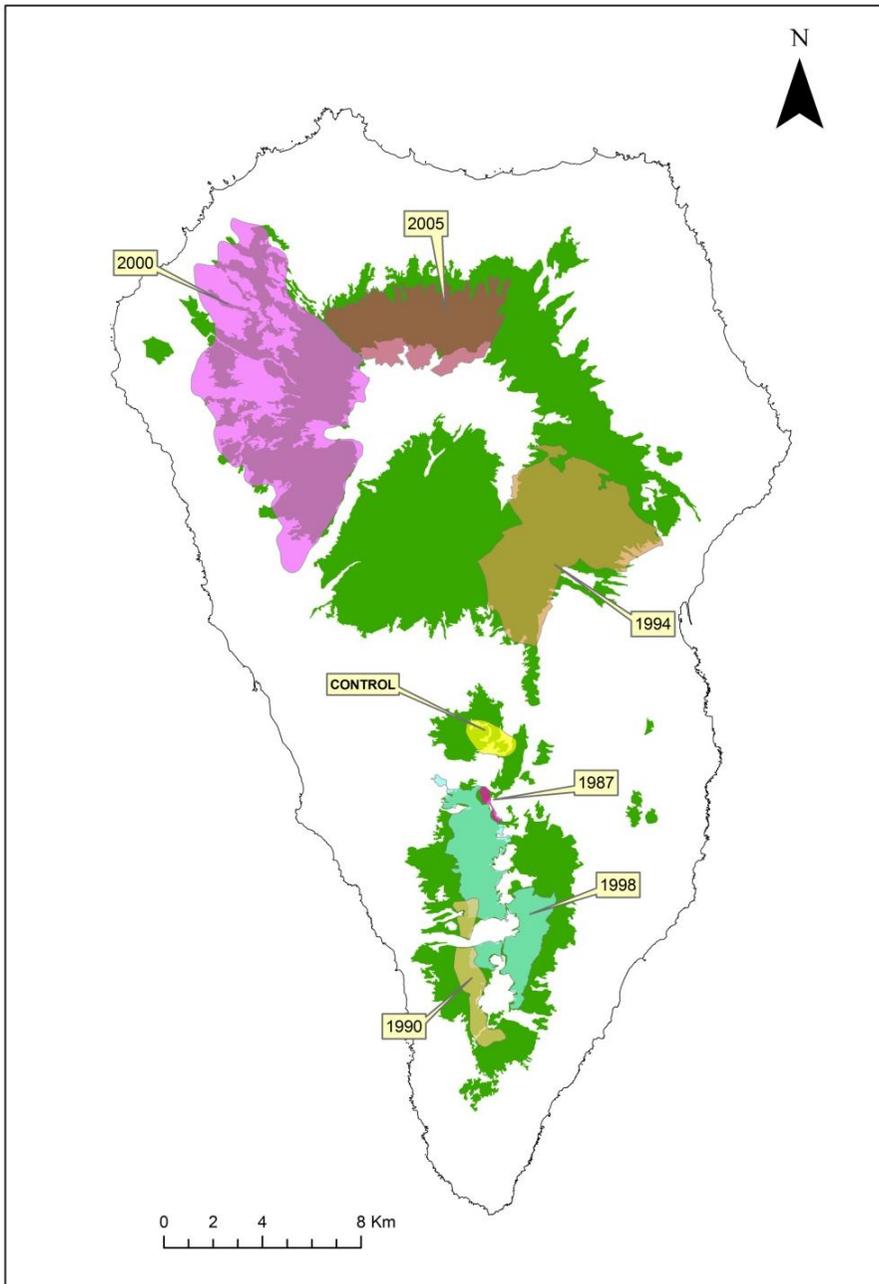


Figura 2.1. Localización de los incendios utilizados para crear la cronosecuencia de este estudio. Los polígonos que representan el incendio de 1987 y el de 1990 son aproximados.

Así pues, finalmente se eligieron incendios de los años 1987, 1990, 1994, 1998 y 2000, así como una zona control que no se ha quemado en, al menos, los últimos 50 años. Ninguna de las zonas ha sido afectada por incendios posteriores ni sometidas a tratamientos silvícolas (Pérez de Paz *et al.*, 1994) y la influencia humana ha sido mínima. Una vez iniciado el estudio de la cronosecuencia, en el año 2005 se produjo un incendio en el término municipal de Garafía afectando a unas 2.000 ha de pinar. Este incendio, se incorporó a la cronosecuencia de incendios ya que nos permitió conocer los primeros momentos del pinar después de un incendio.

2.2. Establecimiento de las parcelas permanentes

En cada zona incendiada se establecieron cuatro parcelas de 25 x 25 metros (Fig. 2.2) atendiendo a los siguientes requisitos: 1) que la información existente respecto a la historia de sus fuegos fuera precisa y fiable, 2) deberían estar lo más alejadas posible de factores de perturbación antrópica, 3) que fueran accesibles y su topografía no debe comprometer en exceso la posibilidad de trabajar en ellas, 4) deberían recoger la mayor variabilidad ambiental posible.

Por problemas de extensión de los incendios, en el incendio de 1987 se establecieron solo dos parcelas, y en el incendio de 2005 se establecieron tres parcelas. En el incendio de 1998 se establecieron cuatro parcelas, pero en septiembre de 2006 el Cabildo Insular de La Palma realizó tareas de aclareo en una de las parcelas, por lo que fue descartada.

En cada parcela se midió la orientación, altitud, inclinación y la cobertura de la bóveda utilizando un densiómetro esférico (Lemon, 1957). Se contabilizó el número de pinos vivos y a cada uno se le midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) y la altura de aquellos diez árboles con mayor DAP. Se realizó también una estimación visual de la cobertura de mantillo, de suelo descubierto y de rocas con diámetro mayor a 2,5 cm.



Figura 2.2. Ejemplo de parcela de 25 x 25 m empleada en el estudio. En este caso se trata de la parcela 2005-A.

3. Descripción general de las parcelas

A continuación se describe brevemente la fisionomía de las zonas de estudio, así como las especies vegetales acompañantes. La información sobre los datos bióticos y abióticos de cada una de las parcelas se resume en la tabla 2.2. Para cada incendio se hizo una representación gráfica de las parcelas donde se refleja la disposición de los individuos adultos (aquellos con DAP > 2,5 cm) en función de sus coordenadas cartesianas. Los individuos adultos se representaron de forma que el tamaño del punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro de cada pie de pino.

3.1. Zona Control

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



Figura 2.3. Localización de las parcelas de la zona control.

(término municipal de El Paso). Alrededor de la zona existen malpaíses de coladas poco evolucionadas que han actuado a modo de cortafuegos naturales. Como especies acompañantes del pino canario, aparece individuos de porte arbóreo de *Erica arborea* y como especies características del sotobosque encontramos *Adenocarpus foliolosus* y *Cystus simphytifolius* acompañados por algunas leguminosas herbáceas como *Vicia disperma* o *Tuberaria guttata*, gramíneas como *Aira caryophyllea* y el helecho *Anogramma leptophylla*.

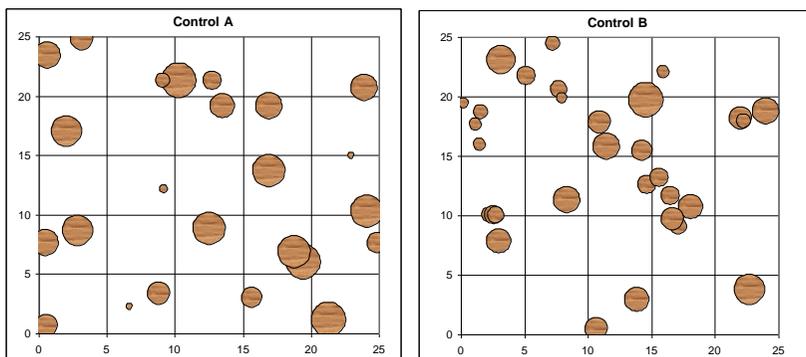


Figura 2.4. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes a la zona control. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DAP sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.

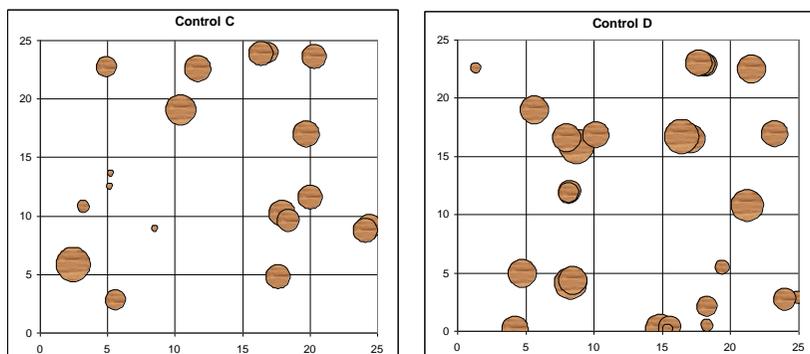


Figura 2.4. Continuación. Cartografía de los adultos en la zona control.

3.2. Incendio de 1987

Esta área fue afectada tanto por el incendio ocurrido en 1987 como por el de 1998 en el municipio de El Paso. En esta segunda ocasión, una de las laderas adyacentes a la pista de La Barquita fue respetada por el fuego. De esta manera, a causa de las características de esta pequeña zona, y a modo de excepción, solo es posible colocar dos parcelas como

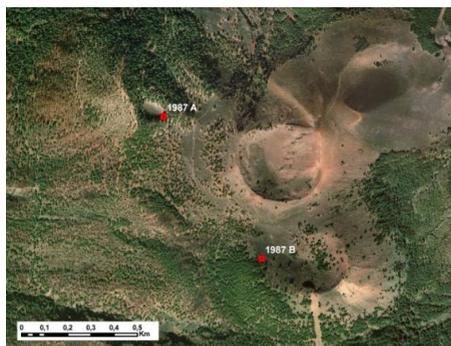


Figura 2.5. Localización de las parcelas del incendio de 1987.

representativas del incendio de 1987. Son parcelas con pendiente y tendentes a sotavento; pareció oportuno establecerlas por conocer con certeza los límites entre las superficies quemadas en cada uno de los incendios, lo que permite efectuar la comparación entre ambos escalones de la cronosecuencia sabiendo que las condiciones climáticas o edafológicas de los dos bloques de parcelas son prácticamente idénticas. Como especie del sotobosque aparecen algunos ejemplares de *Cistus symphytifolius*.

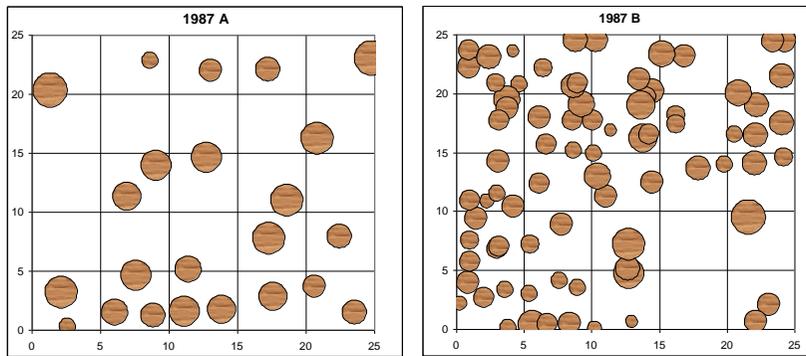


Figura 2.6. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1987. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DAP sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.

3.3. Incendio de 1990

Las parcelas pertenecientes al incendio de 1990 se encuentran adyacentes a la pista forestal que conduce desde El Paso hasta Fuencaliente, pasando por el paraje conocido como Los Campanarios (El Paso) hasta el Llano de Los Cestos (Fuencaliente). Debido a que las parcelas en esta zona están situadas muy distantes entre sí, existe una gran variabilidad entre ellas, apareciendo parcelas con pedregosidad moderada y con un manto de pinocha irregular, mientras que en



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

otras la pedregosidad es muy escasa con un espesor de pinocha leve que deja zonas de suelo expuesto que superan el 25% de la superficie de la parcela.

Como especies acompañantes aparecen algunos arbustos como *Cistus symphytifolius*, *Chamaecytisus proliferus*, *Adenocarpus foliolosus* o *Micromeria herpyllomorpha* además de varias especies de herbáceas, como *Trifolium campestre*,

Vicia disperma, *Cardamine hirsuta*, *Geranium molle*, *Geranium purpureum*, *Tuberaria guttata*, *Wahlenbergia lobelioides*, *Polycarpha divaricata* y *Polycarpha smithii*. También se pueden encontrar otras especies como el endemismo palmero *Lotus hillebrandii* o el helecho *Pteridium aquilinum*.

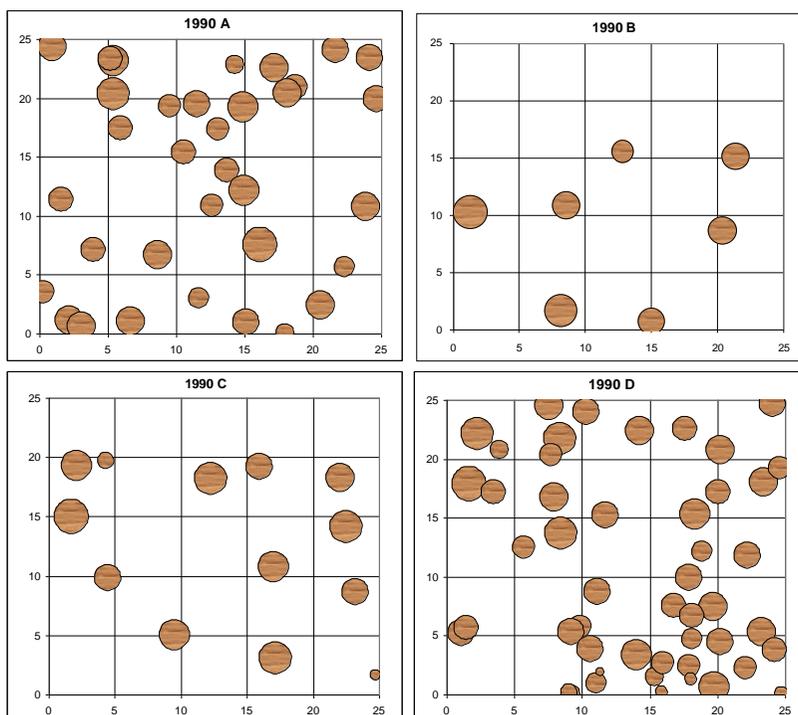


Figura 2.8. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1990. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DAP sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.

3.4. Incendio de 1994

Este incendio se localiza en la zona del Pico de Las Nieves colocándose las parcelas a lo largo de dos pistas forestales. Las parcelas A y B se encuentran en una pista forestal que conduce al Refugio de Puntallana (municipio de Puntallana), mientras que las parcelas C y D se encuentran en la pista que conduce hasta el Pico de Las Nieves (municipio de Santa Cruz). Se trata de un terreno accesible y practicable. En

general, en toda la zona se observa la colocación, en lo alto de los taludes que miran hacia la pista, de barreras confeccionadas con ramas secas de codeso, con el fin de evitar el desprendimiento de los taludes. La pedregosidad consiste en su mayoría en pequeños fragmentos acompañados de algunas bombas volcánicas de mayores proporciones.

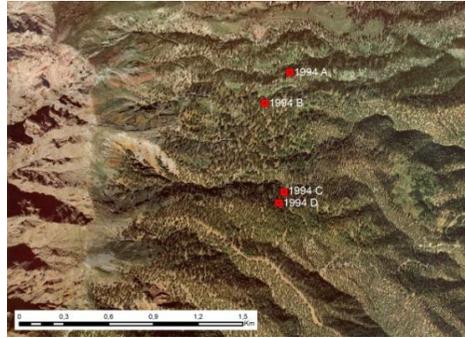


Figura 2.9. Localización de las parcelas del incendio de 1994.

Como especies acompañantes aparecen algunos ejemplares de las arbustivas *Adenocarpus foliolosus* y *Cistus symphytifolius*.

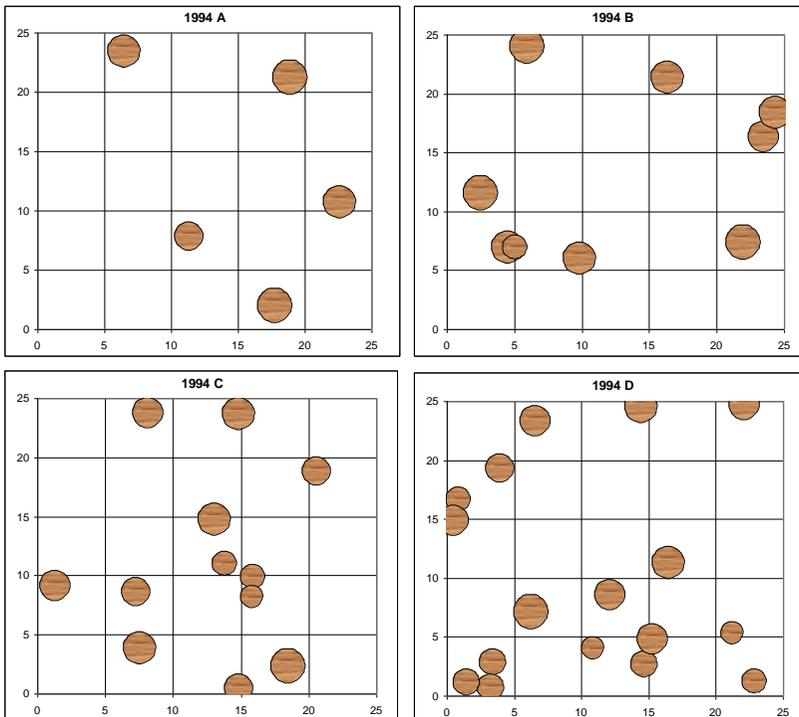


Figura 2.10. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1994. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DAP sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.

3.5. Incendio 1998

Las parcelas de este incendio, se situaron en dos localidades distintas. Las parcelas A y B se situaron en la pista conocida como “El Cabrito”, en el término municipal de Mazo. En esta zona se producen reiteradamente conatos y pequeños incendios accidentales debidos a la caída a tierra



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

de alguno de los típicos globos encendidos lanzados durante de las fiestas tradicionales del pueblo de Mazo. Para la parcela C, como ya se mencionó anteriormente, se ha optado por los alrededores de la Montaña de la Barquita y la Montaña del Gallo, en el municipio de El Paso.

En general, la cantidad de mantillo acumulada es considerable si bien en la parcela C, se aprecian resquicios de suelo libre. La pedregosidad es moderada, formada por fragmentos de pequeño tamaño. Como especies acompañantes del sotobosque, destacan *Cistus symphytifolius* y *Adenocarpus foliolosus*, además otras especies herbáceas como *Ornithopus compressus*, *Tuberaria guttata*, *Wahlenbergia lobelioides*, *Polycarpha divaricata*, *Silene gallica*, *Trifolium arvense*, *Trifolium campestre*, *Vicia disperma*, *Bystropogon origanifolius*, apareciendo también leguminosas como *Vicia disperma* y gramíneas como *Aira caryophylla*.

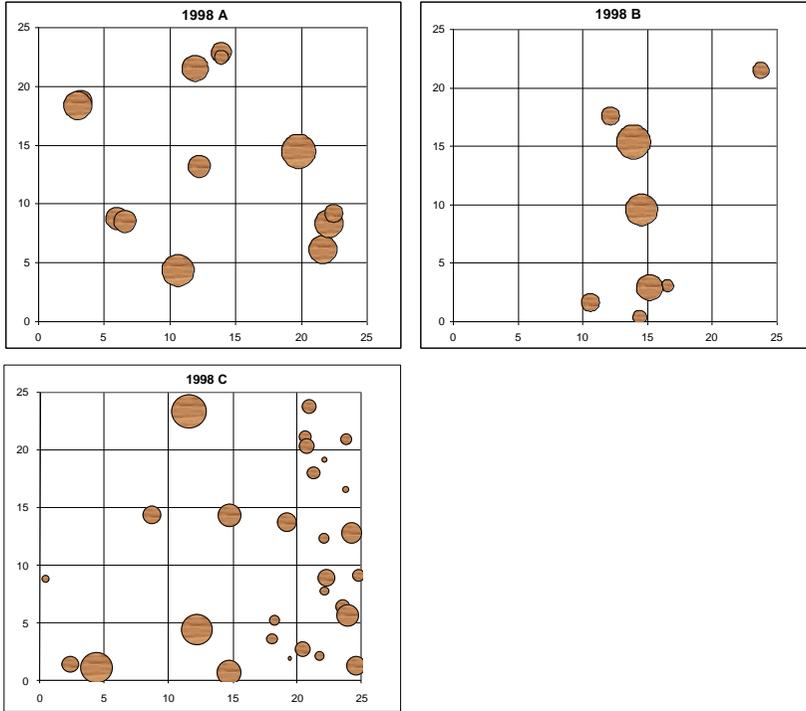


Figura 2.12. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 1998. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DAP sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.

3.6. Incendio de 2000

Las parcelas de estudio correspondientes al incendio del año 2000 se sitúan sobre el Lomo de La Ciudad, en el municipio de Garafía. Tras los tres años transcurridos desde el incendio hasta el periodo de muestreo, los signos del fuego son aún evidentes en troncos ennegrecidos y, principalmente en el caso de los individuos de menor

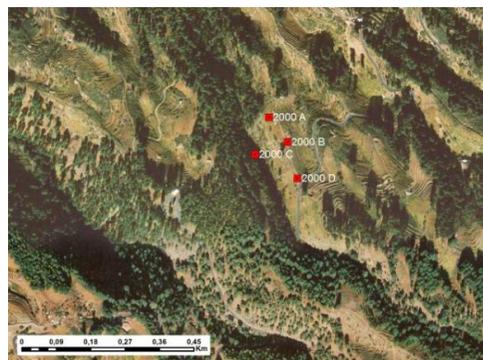


Figura 2.13. Localización de las parcelas del incendio de 2000.

diámetro, se observan muchas ramas aún secas, así como ejemplares que han perdido la parte superior de la copa.

El mantillo recubre el suelo formando una capa uniforme, acompañada de múltiples fragmentos de ramas de distintos tamaños. Como especies acompañantes aparecen *Adenocarpus viscosus* y *Cistus symphytifolius* respecto al estrato arbustivo, así como el helecho *Pteridium aquilinum*, además aparecen las herbáceas *Asphodelus ramosus* y *Vicia* spp. Otras especies presentes son *Andryala webbi*, *Asphodelus ramosus*, *Micromeria herpyllomorpha*, *Sonchus oleraceus*, *Trifolium campestre*, *Andryala webbi* o *Geranium purpureum*.

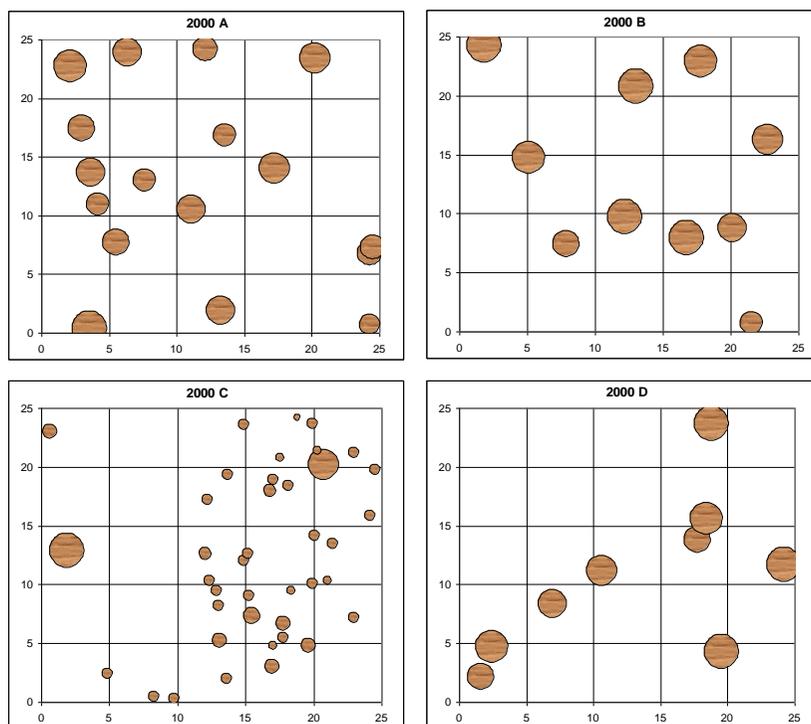


Figura 2.14. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 2000. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DAP sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.

3.7. Incendio de 2005

Las parcelas de estudio del incendio de septiembre de 2005 se encuentran en la zona norte de la isla (municipio de Garafía), concretamente en las laderas del Lomo del Lance. Dada la escarpada orografía del terreno, se han situado cerca de la carretera que lleva hasta el Roque de los Muchachos (LP-113) desde la carretera general del norte (LP-1). Todas se encuentran en

el margen izquierdo de la carretera en sentido ascendente, a unos 50 m de la misma (Fig. 2.15).



Figura 2.15. Localización de las parcelas del incendio de 2000.

La cobertura de pinocha es nula en el momento del establecimiento de la parcela, quedando el suelo completamente descubierto, excepto en la parcela C donde debido a la caída de las acículas soflamadas por el incendio, aparece algo de cobertura de pinocha. No se apreciaron individuos vivos en el sotobosque, aunque sí restos quemados de troncos de *Adenocarpus foliolosus*.

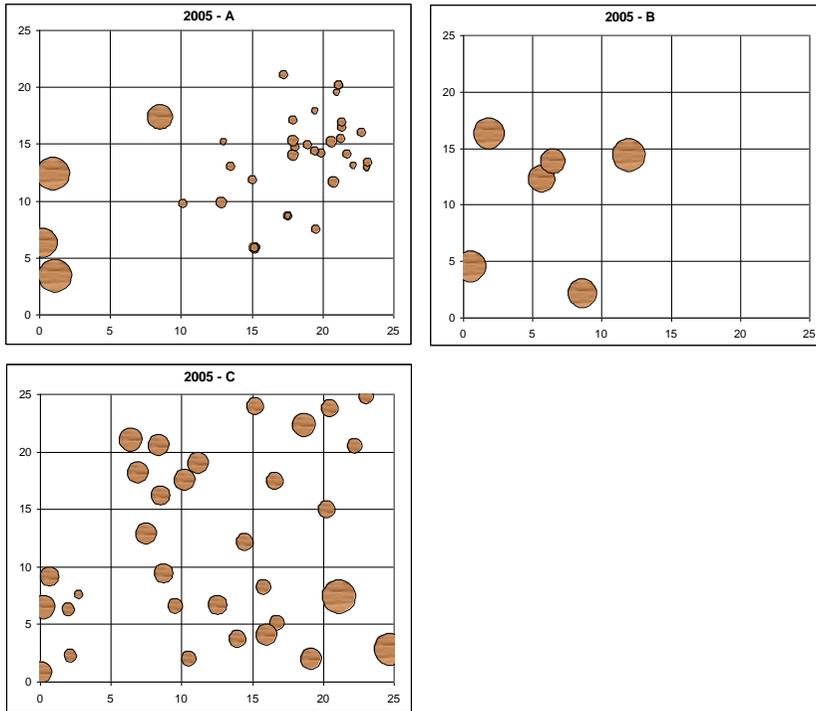


Figura 2.16. Cartografía de los adultos en las parcelas correspondientes al incendio de 2005. Se representan solo los individuos de *P. canariensis* cuyo DAP sea superior a 2,5 cm. El punto correspondiente al tronco es proporcional al diámetro del individuo.

Tabla 2.2. Características de las parcelas utilizadas en el estudio. Los valores son el promedio de cada parámetro. Alt.=altitud, Edad sust.=edad del sustrato, Or.=orientación, Exp.=exposición (sv=sotavento, bv=barlovento), Incl.=inclinación media, DAP=diámetro a la altura del pecho. *Clases de cobertura: 1: trazas, 2: 0-1%, 3: 1-2%, 4: 2-5%, 5: 5-10%, 6: 10-25%, 7: 25-50%, 8: 50-75%, 9: >75%.

Parcela	Coordenadas UTM (28R)		Altitud (m)	Edad sust. (miles años)	Or.	Exp.	Incl. (°)	Densidad arbórea (Ind/ha)	Altura bóveda (m)	DAP medio ± error std. (cm)	Área basal (m ² /ha)	Cobertura bóveda (%)	Cobertura mantillo *
	X	Y											
Control A	0221924	3170465	1.132	0,5-20	N	sv	6	384	14,70	30,72 ± 3,41	36,52	63	9
Control B	0221965	3169908	1.238	0,5-20	NO	sv	30	496	9,10	21,89 ± 2,33	25,04	52	9
Control C	0221962	3170254	1.153	0,5-20	SO	sv	7	320	16,50	33,54 ± 4,19	36,63	65	9
Control D	0222144	3169800	1.282	0,5-20	SO	sv	21	448	12,40	22,48 ± 2,12	22,06	43	8
1987 A	0221517	3167587	1.522	< 20	S	sv	21	368	18,80	43,74 ± 3,09	61,38	74	9
1987 B	0221941	3166975	1.684	< 20	SO	sv	21	1.264	15,30	25,01 ± 1,13	71,93	75	9
1990 A	0220522	3164017	1.274	0,5-20	SE	sv	5	560	19,80	31,62 ± 1,45	47,13	69	9
1990 B	0221115	3159652	1.257	0,5-20	N	sv	24	112	21,60	48,11 ± 4,98	21,67	61	9
1990 C	0221681	3157903	1.062	0,5-20	SO	sv	5	208	20,20	40,19 ± 4,36	30,11	69	8
1990 D	0220941	3163285	1.275	0,5-20	O	sv	17	784	14,00	21,84 ± 1,21	33,73	52	9
1994 A	0224397	3182641	1.852	400-800	NE	bv	9	80	21,20	56,90 ± 3,89	20,72	45	9
1994 B	0224420	3180460	1.874	400-800	N	bv	15	144	17,10	49,13 ± 3,05	28,14	44	9
1994 C	0224357	3181828	1.898	400-800	SE	bv	8	192	19,40	47,83 ± 3,35	36,37	64	9
1994 D	0224324	3181754	1.909	400-800	SE	bv	20	272	22,20	43,72 ± 2,68	43,30	69	9
1998 A	0223256	3160190	1.214	20-125	SE	bv	15	224	15,50	39,28 ± 4,72	32,23	70	9
1998 B	0223848	3161753	1.219	20-125	E	bv	22	128	16,90	37,10 ± 9,45	20,12	64	9
1998 C	0221903	3166932	1.659	20-125	SO	sv	13	1008	15,80	25,09 ± 1,46	60,24	68	9
2000 A	0213887	3187821	1.208	400-800	NO	bv	9	272	18,70	37,34 ± 2,63	32,15	53	9
2000 B	0213936	3187756	1.224	400-800	NE	bv	21	160	20,30	44,93 ± 3,36	26,64	56	9
2000 C	0213851	3187723	1.226	400-800	NO	bv	4	640	9,40	15,04 ± 2,86	27,36	39	9
2000 D	0213962	3187660	1.204	400-800	SO	bv	18	144	19,50	47,61 ± 3,19	26,56	55	9
2005 A	0215340	3187045	1.509	400-800	NO	bv	30	576	5,62	9,04 ± 2,22	12,27	31	2
2005 B	0215381	3186949	1.535	400-800	NO	bv	21	112	16,19	45,46 ± 5,29	19,65	29	4
2005 C	0215084	3187178	1.457	400-800	NO	bv	23	512	12,48	21,96 ± 2,02	24,46	15	9

Capítulo 3:

Efecto del fuego sobre la estructura del pinar y la vegetación del sotobosque



1. Introducción

El fuego juega un papel fundamental en los ecosistemas al ser un agente perturbador natural, produciendo heterogeneidad ambiental y liberación de recursos, lo que facilita la regeneración (Grubb, 1977; Kutiel y Shaviv, 1992; Carlton y Bazzaz, 1998). Es difícil definir los efectos que produce el fuego sobre el ecosistema ya que actúa de manera heterogénea a lo largo de su recorrido. En general, un incendio produce un cambio en los procesos químicos, físicos y microbianos del suelo, así como una perturbación drástica en el sotobosque. Estos cambios serán más o menos acusados según sea la intensidad del fuego, es decir, según la cantidad de calor emitido por unidad de superficie y tiempo. Debido a la dificultad para medir la intensidad del fuego tras un incendio, se suele adoptar una clasificación simplificada que lo divide en fuego superficial y fuego de copa (Turner *et al.*, 1994). Este último puede ajustarse un poco más según el grado de afección de la copa (Pausas *et al.*, 2003).

La intensidad del fuego varía normalmente mucho a escala de paisaje, debido a la topografía (Takaoka y Sasa, 1996), a los cambios micro-climáticos ocurridos durante el incendio (Gómez-Tejedor *et al.*, 1999) y a la cantidad de combustible acumulada (Miller y Urban, 2000). Como resultado, se produce un mosaico de manchas con diferentes condiciones ambientales y bióticas (Turner *et al.*, 1994). Un fuego de alta intensidad puede actuar sobre el ritmo de sucesión, la proporción C:N, o ralentizar la tasa de mineralización con la consiguiente pérdida de nutrientes. Sin embargo, un fuego de baja intensidad puede crear las condiciones para un posterior aumento de la abundancia de la flora herbácea, así como aumentar la disponibilidad de nutrientes para las plantas. MacKenzie *et al.* (2004) observaron a lo largo de una cronosecuencia de incendios de baja intensidad, que éstos no tenían efecto sobre el área basal del *Pinus ponderosa*, ni sobre el grosor del suelo del bosque, constituido por material no descompuesto y materiales húmicos. Por otra parte, González-Tagle *et al.* (2008) observaron diferencias significativas en la estructura de un bosque mixto de pinos y robles en México tras los incendios. Por su parte, en Europa, los estudios acerca de los efectos que producen los incendios de alta intensidad sobre la

estructura del pinar son difíciles de llevar a cabo ya que es frecuente que los fuegos produzcan una destrucción o reemplazamiento total de los individuos (Fernandes *et al.*, 2008).

En la actualidad el pinar canario soporta una alta frecuencia de incendios, factor que ha jugado un papel importante en la función y estructura del ecosistema, aunque es raro que la misma zona se vea afectada por otro incendio en menos de 20 años (del Arco *et al.*, 1992). Sobre el régimen natural de los incendios en los pinares canarios (frecuencia, extensión e intensidad) no se sabe mucho, aunque probablemente la frecuencia de los incendios en condiciones naturales era más baja que la actual (Fernández-Palacios *et al.*, 2007). De todas formas, el fuego siempre ha jugado un papel importante en el funcionamiento y la estructura de estos bosques. A pesar de este hecho, existen pocos estudios sobre el comportamiento de la estructura del pinar canario, así como de la abundancia, riqueza y diversidad de la comunidad vegetal tras los incendios. La mayoría de los estudios están centrados en las características del pino canario y su resistencia al fuego (Climent *et al.*, 1996; Climent *et al.*, 2004; Fernandes *et al.*, 2008). Arévalo *et al.* (2001) observaron en su estudio llevado a cabo en Tenerife sobre el efecto de la intensidad del fuego en el sotobosque de pino canario, que a los 3,5 años la diferencia de cobertura de copa entre las parcelas control y las parcelas que sufrieron incendios de alta intensidad fue de sólo un 20% en las parcelas a barlovento y de un 10% en las parcelas a sotavento. Además, estos mismos autores, concluyeron que tanto en zonas con incendios de copa como en zonas con incendios de superficie aumenta el número de especies ruderales. Estudios llevados a cabo después del incendio ocurrido en Tenerife en el año 2007 revelan que la distribución de las plántulas de pino canario viene determinada por la liberación del banco de semillas y por la intensidad del fuego de copa (Otto *et al.*, 2009) y aunque La Palma es la isla que mayor número de incendios soporta, sólo un autor, Höllermann (2000), hace referencia a lo que sucede en sus pinares, donde incluso en zonas que han sufrido incendios de alta intensidad es difícil encontrar un pino adulto muerto. Además, Méndez (2010), concluye en su trabajo que la regeneración del pino canario en la isla de La Palma no depende

necesariamente de los incendios, sino de otros factores que impliquen la desaparición de los individuos adultos, como podrían ser los vientos huracanados.

Este capítulo se centra en estudiar la variación del pinar a lo largo de una cronosecuencia de incendios mediante el análisis de la estructura, la composición específica y la riqueza de la comunidad vegetal. Se estudia la comunidad de plantas superiores de porte arbóreo, arbustivo y herbáceo ya que suponemos que los distintos estratos de vegetación tendrán diferente comportamiento ante el incendio. Las hipótesis de partida son: 1) los incendios no suponen ningún efecto importante en la estructura de un pinar maduro y 2) los incendios producen un cambio en la riqueza de las especies del sotobosque a corto plazo ya que la perturbación favorecerá inicialmente a las especies ruderales y luego, a medida que pase el tiempo, el cerramiento de la bóveda debido a la recuperación de la copa de los pinos afectados disminuirá la cantidad de luz que llega al sotobosque, favoreciendo a las especies características del pinar maduro.

2. Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en las 28 parcelas de las que consta la cronosecuencia de incendios establecida para este trabajo y que abarcan toda la isla de La Palma, desde Garafía hasta Fuencaliente (ver capítulo 2).

3. Método

3.1. Diseño del muestreo y toma de datos

Se realizó un único muestreo en cada una de las zonas afectadas por los incendios de la cronosecuencia, así como en la zona tomada como control, exceptuando las parcelas del incendio del 2005, donde se volvió a muestrear la vegetación a los dos y a los cuatro años siguientes al incendio.

En cada parcela se contabilizó el número de individuos arbóreos de *Pinus canariensis* existentes para obtener la densidad arbórea y se calculó el área basal de todos los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 2,5 cm. Se midió así

mismo la altura de los árboles dominantes (aquéllos con mayor DAP). La cobertura de la bóveda se midió con un densiómetro convexo de Lemmon (Robert E. Lemmon, Forest Densimeters Inc.) en las cuatro esquinas de cada parcela y se expresó en porcentajes según las siguientes categorías: 1) trazas (<1%) 2) $\geq 1\%$ 3) 1-2% 4) 2-5% 5) 5-10% 6) 10-25% 7) 25-50% 8) 50-75% 9) > 75%. Siguiendo las mismas categorías, se estimó la de cobertura del suelo, de las rocas y del mantillo.

Se registró la presencia/ausencia y la cobertura, según las categorías anteriores, de todas las especies de plantas vasculares del sotobosque que aparecieron dentro de cada una de las parcelas de estudio. Estas se identificaron a nivel de especie siempre que fue posible y se les asignó una forma de vida, así como su condición de endémicas, nativas no endémicas o exóticas.

3.2. Análisis estadísticos

Debido a que los datos de vegetación del sotobosque a los 0,1, 1,6 y 3,8 años después del incendio de 2005 fueron recogidos en las mismas parcelas, están relacionados espacialmente, por lo que no pueden incluirse en el mismo análisis con muestras que sí son independientes entre sí (los demás incendios de la cronosecuencia). Para solventar este problema realizamos el análisis por separado; por un lado se estudió, el efecto del fuego a lo largo de la cronosecuencia de incendios, y por otro lado, se estudio el efecto del fuego a lo largo del seguimiento del incendio ocurrido en el año 2005. En ambos casos, los datos no cumplen los requisitos necesarios para el uso de pruebas paramétricas (normalidad y homocedasticidad), con lo que para estudiar las diferencias entre los incendios de la cronosecuencia se utilizó el test de Kruskal-Wallis, mientras que para los análisis del seguimiento se usó el test de Friedman para muestras relacionadas. Así mismo, se usó la prueba de Monte Carlo para asignar los niveles de significación. El método de Monte Carlo, se basa en pruebas aleatorias repetidas para obtener una estimación objetiva del valor de la probabilidad (p). Esta prueba está especialmente indicada por el programa utilizado, en el caso en que el volumen de datos sea pequeño, disperso, no balanceado o con muchos datos repetidos (SPSS 2006).

Para ver entre qué incendios se producen las diferencias significativas, se utilizó el test a *posteriori* de Tukey no paramétrico (Zar, 1984) para las comparaciones dos a dos entre los distintos incendios de la cronosecuencia, mientras que para el caso del seguimiento se utilizó el test a *posteriori* de Wilcoxon.

Las representaciones gráficas de los datos se realizaron mediante diagramas de cajas, que son diagramas basados en la mediana y que proporcionan una visión general de la simetría, el sesgo y la dispersión de los datos de la distribución. Además, reflejan directamente cinco parámetros; el límite inferior, el primer cuartil, la mediana, el tercer cuartil y el límite superior e, indirectamente, el rango y el rango intercuartílico.

Para analizar las posibles diferencias en la composición de especies entre los distintos incendios realizamos una primera aproximación con un análisis de clasificación o análisis *cluster*. Para ello, partimos de la matriz de datos inicial de cobertura de especies sobre la que aplicamos una transformación de la raíz cuadrada de x , para luego obtener una matriz de similitud, usando el índice cuantitativo de Bray-Curtis, a partir de la cual se realizó la clasificación:

$$S_{jk} = 100 \frac{\sum_{i=1}^p 2\min(Y_{ij}, Y_{ik})}{\sum_{i=1}^p (Y_{ij} + Y_{ik})}$$

En donde S_{jk} es la similitud entre las muestras j y k , representando Y_{ij} la cobertura de la especie i en la muestra j , Y_{ik} es la cobertura de la especie i en la muestra k y \min es la mínima de las dos coberturas.

Este análisis permite poner de manifiesto grupos “naturales” de muestras en función de la similitud entre ellas en cuanto a su composición de especies (Bray y Curtis, 1957).

Además, se realizó un análisis de ordenación para estudiar los gradientes florísticos existentes a lo largo de la cronosecuencia de incendios en la vegetación del sotobosque. Se llevó a cabo un primer paso donde se empleó el análisis de correspondencia corregido (DCA) para estudiar la organización de la vegetación sin la

contribución de variables predictoras bióticas o abióticas (Hill y Gauch, 1980). Se utilizaron todas las especies determinadas a nivel de género y específico, exceptuando *Lotus hillebrandii*, puesto que aparece mayoritariamente en el año 1990 con unas coberturas tan que producen interferencia a la hora de analizar los datos. Se usó la transformación de la raíz cuadrada de la cobertura para que se viera mejor el efecto de las especies que están en menor proporción, así como se quitó peso a las especies con mayores coberturas, para que no afectarán tanto en la distribución del gradiente.

En un segundo paso, se aplicó el método del análisis canónico de correspondencia (CCA) para relacionar la variación florística observada con variables predictoras bióticas o abióticas (ter Braak y Smilauer, 1998). Como variables bióticas se incluyeron, el porcentaje de cobertura de copa, el DAP y la altura media de los diez pinos con mayor DAP de cada parcela. Por otro lado, como variables abióticas se utilizaron la altitud, exposición, tiempo transcurrido desde el incendio, pendiente, coordenadas geográficas de cada parcela con respecto a la isla que en el CCA se representan con las variables Norte-Sur y Este-Oeste y la precipitación media de la zona donde están situadas las parcelas. Para este análisis no se pudieron usar los valores de temperatura media de la zona al no poder contar con una secuencia continua de datos de al menos un año de duración.

El CCA es un análisis directo de gradientes que incluye la información de las variables predictoras en la construcción de los ejes de la ordenación. La representación de las variables aparece en forma de vectores que parten del origen de las coordenadas, cuya longitud nos da idea de su importancia, cuya dirección nos da idea de su correlación con los diferentes ejes de composición específica y cuyo ángulo nos da idea de la correlación existente con las demás variables (Fernández-Palacios y de los Santos, 1996). Al igual que en el DCA, se asume que la distribución de las especies es unimodal en relación con las variables ambientales.

4. Resultados

A continuación se exponen los resultados más relevantes obtenidos en relación a la influencia del fuego sobre las características estructurales y composición del sotobosque a lo largo de la cronosecuencia de incendios.

4.1. Efectos sobre los parámetros estructurales del pinar

El análisis estadístico de los parámetros relacionados directamente con los individuos adultos de pino canario detectó que, tanto la altura arbórea, como la cobertura de la bóveda presentan diferencias entre los incendios, (Kruskal–Wallis $p < 0.05$). En general, los valores de la altura arbórea parecen seguir una distribución unimodal (Fig. 3.1 A), presentando los valores más bajos en ambos extremos de la cronosecuencia, con 13,17 m en la zona control (>50 años) y 11,43 m en la zona recién quemada, y los valores más altos a los nueve y a los trece años después del incendio, con 19,9 y 18,9 m de altura respectivamente. Sin embargo, el test a posteriori no detecta diferencias a lo largo del tiempo transcurrido desde el incendio en relación con la altura arbórea (test de Tukey, $p > 0.05$).

En cuanto a la cobertura arbórea, sí se aprecian diferencias significativas entre los incendios, más concretamente entre las zonas quemadas hace cinco y 16 años, con valores de 69 % y 74,62 % respectivamente, con el incendio más reciente con una media del 25,82 % (test de Tukey, $p < 0.05$). Aunque no de manera significativa, también se aprecia un aumento de dicha cobertura durante los tres primeros años después de incendio, estabilizándose en torno al 60 % a lo largo del resto de la cronosecuencia (Fig. 3.1B).

Con respecto a los parámetros de DAP medio, área basal y densidad arbórea, no se aprecian diferencias significativas con respecto al tiempo transcurrido desde el incendio (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$). La gráfica de DAP presenta una distribución parecida a la de la altura arbórea, aunque en este caso los datos presentan una mayor variabilidad. Los valores más altos de DAP medio se dan en la zona quemada hace nueve años, con 49,39 cm de media, siendo la zona recién quemada la que presenta los valores más bajos con 25,36 cm (Fig. 3.1C).

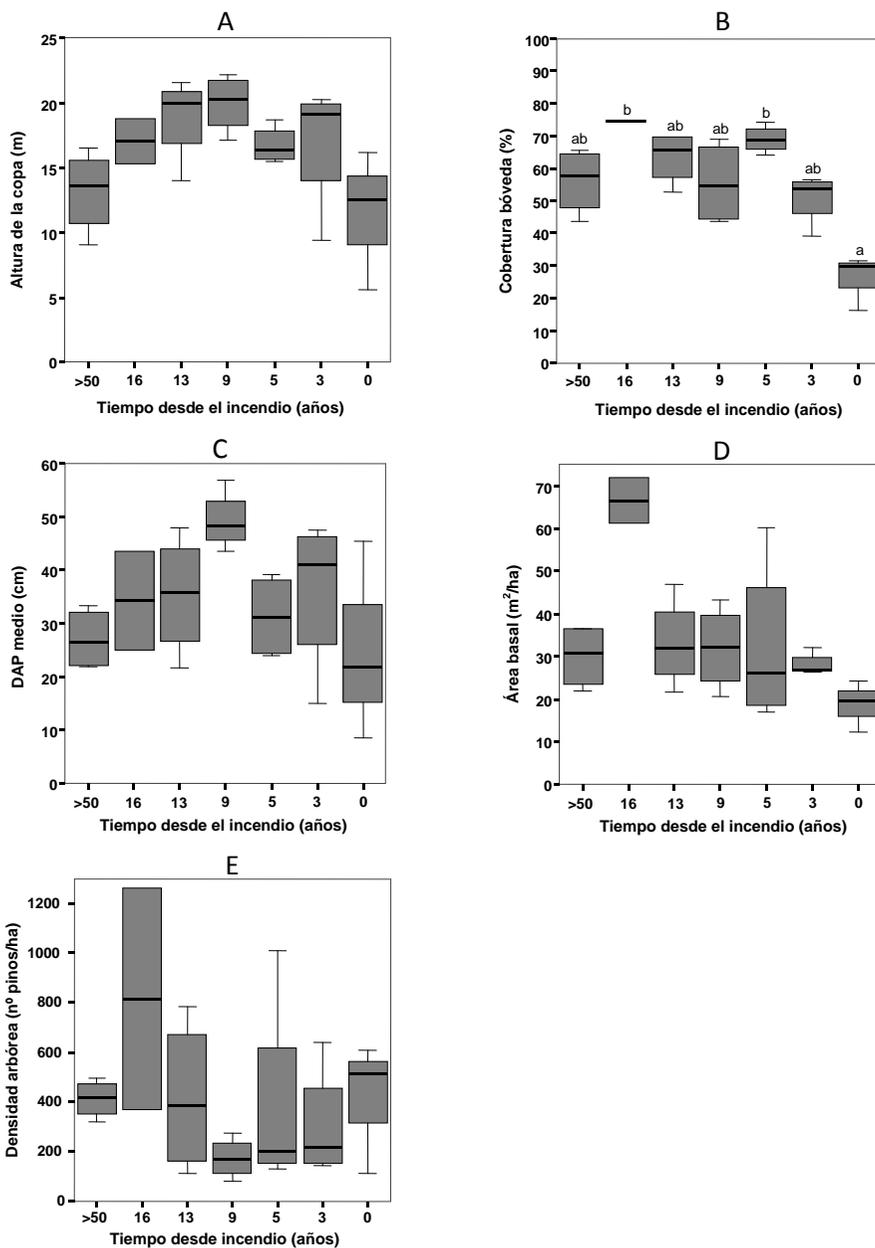


Figura 3.1. Efecto del fuego sobre los diferentes parámetros estructurales. A) Altura de la copa, B) Cobertura de la bóveda, C) DAP, D) Área basal y E) Densidad arbórea. Las letras distintas representan diferencias entre los incendios.

Por otro lado, el área basal se comporta de manera similar a la cobertura de la bóveda, con una tendencia a aumentar a medida que pasa el tiempo desde el incendio. La zona quemada hace 16 años, presenta valores de área basal muy por encima del resto de zonas estudiadas, con $66,25 \text{ m}^2/\text{ha}$ (Fig. 3.1D), mientras que los valores más bajos se dan en el incendio más reciente con $18,79 \text{ m}^2/\text{ha}$.

La densidad arbórea parece tender a disminuir a corto medio plazo después del incendio pero la gran variabilidad entre parcelas del mismo incendio (Fig. 3.1E), como sucede en los incendios ocurridos hace cinco y 16 años, donde algunas parcelas superan los 1.000 individuos/ha mientras que otras no llegan a los 200 ó los 400 ind./ha respectivamente, hacen difícil diferenciar algún tipo de tendencia a lo largo de la cronosecuencia. No se observaron pinos muertos dentro de las parcelas muestreadas, y aunque algunos presentaban ramas partidas o cicatrices en el tronco, no llegó a morir ningún individuo adulto durante el tiempo de estudio.

En relación con el resto de parámetros estructurales de las parcelas estudiadas, se observa como el análisis sólo reveló diferencias significativas con aquellos parámetros relacionados directamente con el desfronde (Kruskall-Wallis, $p < 0,01$). Sin embargo, no es posible determinar entre qué incendios se dan las diferencias con el test *a posteriori*. Aún así se ve un claro efecto del fuego sobre la cobertura de mantillo que presenta valores mínimos después del incendio, pero que a los tres años ya tiene coberturas superiores al 85 % (Fig. 3.2 A). Todo lo contrario sucede con la cobertura de suelo desnudo presentando los valores más altos en el incendio más reciente para disminuir drásticamente a partir de los tres años de transcurrido el incendio (Fig. 3.2 B). La gráfica de la cobertura de rocas presenta una gran variación para la mayoría de los incendios de la cronosecuencia, por lo que no se observaron diferencias significativas a lo largo de la misma (Fig. 3.2 C).

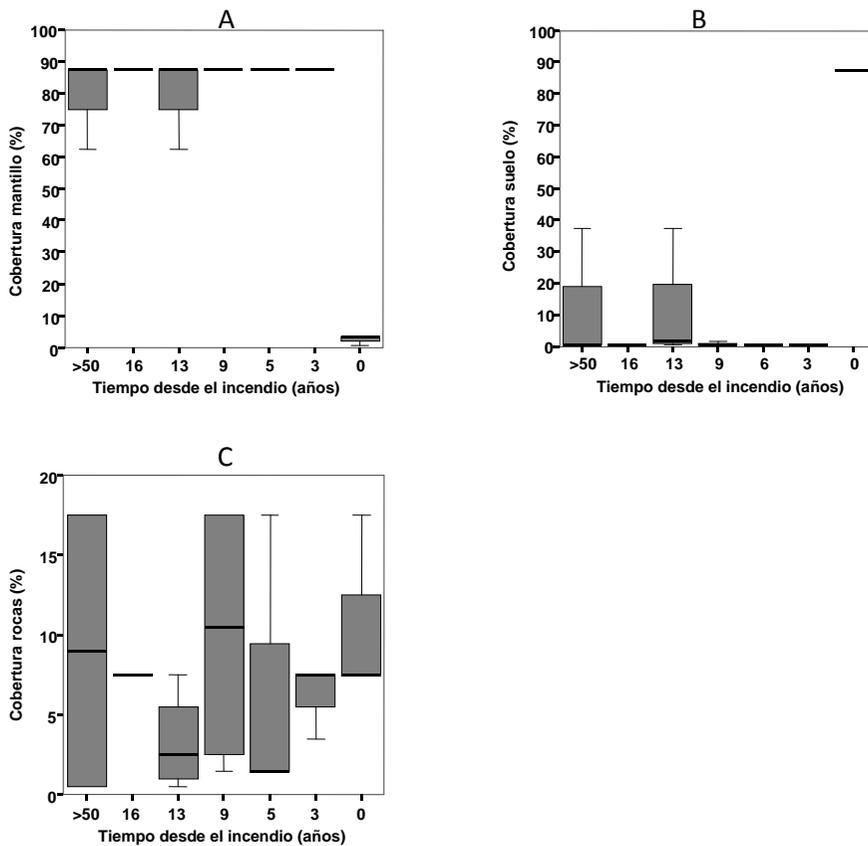


Figura 3.2. Efecto del fuego sobre la cobertura, en porcentaje, de mantillo (A), de suelo (B) y de rocas (C).

Los resultados de la correlación de Spearman muestran como el tiempo desde el incendio, la orientación, la pendiente y la edad geológica de la zona están relacionadas con algunas variables bióticas que se ven afectadas directamente por el incendio, como la cobertura de bóveda y la cobertura de mantillo (Tabla 3.1). Por otra parte, muchas de las variables bióticas que dan información sobre la estructura del pinar están relacionadas entre sí indicando que cambios provocados por el fuego en unas pueden afectar indirectamente a las otras.

4.2. Efecto del fuego sobre la riqueza y composición del sotobosque

En general y observando todos los muestreos realizados, la riqueza de especies de plantas vasculares sigue un patrón unimodal con un aumento progresivo justo después del incendio, hasta los 3,8 años donde alcanza los valores más altos, para volver a descender en el resto de la cronosecuencia (Fig. 3.3). Según el test de Friedman, aparecen diferencias significativas entre los muestreos durante el seguimiento del incendio más reciente, aunque no fue posible apreciar entre qué muestreos se producen dichas diferencias significativas mediante el test a *posteriori* utilizado (test de Wilcoxon, $p > 0,05$). Aún así, sí que se observa un aumento progresivo de la riqueza de especies desde el primer muestreo, justo después del incendio, con una media de 2,30 especies por parcela hasta una un máximo de 20,33 especies pasados 3,8 años del incendio (Fig. 3.3A). En cuanto a la cronosecuencia de incendios, el test de Kruskal-Wallis también muestra diferencias significativas, confirmadas en este caso por el test a *posteriori* (test de Tukey, $p < 0,05$) (Fig. 3.3B). Concretamente, estas diferencias aparecen entre el incendio ocurrido hace tres años, que presenta una riqueza de especies media de 7,75 especies y el ocurrido hace nueve años, con tan solo 1,25 especies por parcela (625 m²).

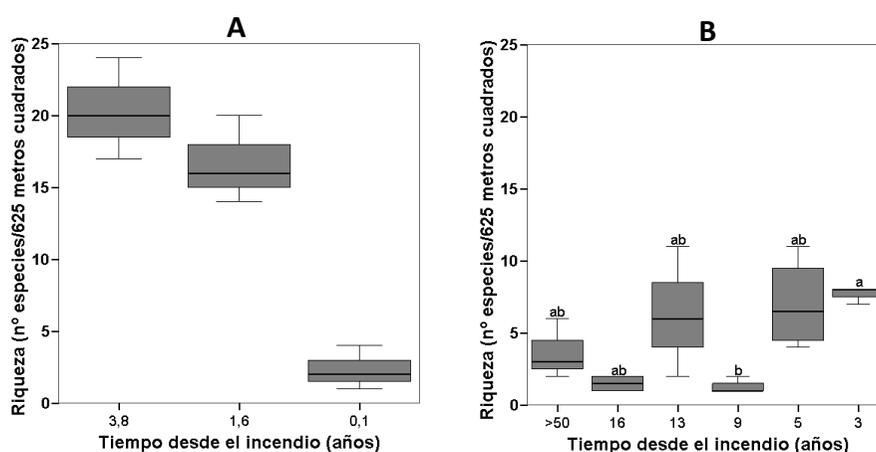


Figura 3.3. Valores de riqueza a lo largo del seguimiento del incendio de 2005 (A) y de la cronosecuencia de incendios (B). Las letras distintas representan diferencias entre los incendios.

En cuanto al origen de las especies se refiere, en general se observó una mayor riqueza de especies nativas con respecto a especies exóticas, con una media de 4,77 y 1,90 especies respectivamente para el total de los muestreos (Fig. 3.4 y 3.5). En ambos casos la riqueza siguió un patrón similar y en concordancia con el de la riqueza total, con un aumento inicial hasta los 3,8 años después del incendio y un posterior descenso progresivo con el tiempo.

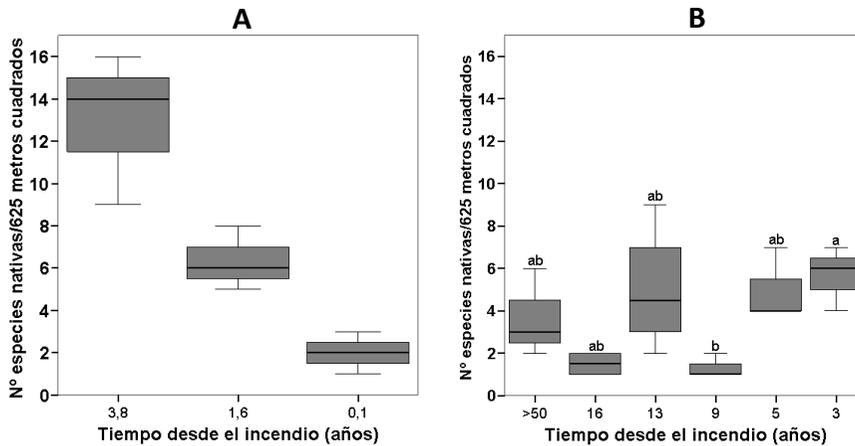


Figura 3.4. Valores de riqueza de especies nativas a lo largo del seguimiento del incendio de 2005 (A) y de la cronosecuencia (B) de incendios. Las letras distintas indican diferencias entre los incendios.

Las especies nativas, que incluyen las endémicas (insulares o archipelágicas) y las autóctonas no endémicas, aparecen desde el primer muestreo con una media de dos especies por parcela, aumentando su número a medida que pasa el tiempo desde el incendio y alcanzando su máximo a los 3,8 años con una media de 13 especies por parcela (Fig. 3.4 A). A pesar del aumento experimentado durante los tres muestreos del seguimiento del incendio más reciente, confirmado con la presencia de diferencias significativas según el test de Friedman, el test *a posteriori* no detectó estas diferencias (test de Wilcoxon, $p > 0,05$). No ocurrió lo mismo en el caso de los muestreos de la cronosecuencia (Fig. 3.4 B), en los que las diferencias significativas detectadas por el test de Kruskal-Wallis fueron confirmadas por el test *a posteriori* (test de Tukey, $p > 0,05$). Estas diferencias, se dan una vez más entre el incendio

ocurrido hace tres años, que presenta el valor medio de riqueza más alto de la cronosecuencia con 5,75 especies por parcela, y el ocurrido hace nueve años, con 1,25 especies por parcela, que es valor más bajo de toda la cronosecuencia de incendios (test de Tukey, $p < 0,05$).

Por su parte, las especies exóticas, aunque siguen un patrón similar a las nativas a lo largo del tiempo de estudio, disminuyen hasta la total desaparición al final de la cronosecuencia (Fig. 3.5). Así mismo, su establecimiento no se produce justo después del incendio como ocurre con las especies nativas, sino que aparecen por primera vez en el muestreo realizado a los 1,6 años (Fig. 3.5 A). En este caso, la diferencia del valor medio de riqueza entre los 1,6 y los 3,8 años no es tan llamativo, 5 y 7,33 especies por parcela respectivamente, no observándose diferencias significativas entre los muestreos del seguimiento (test de Friedman, $p > 0,05$). Tampoco se observan diferencias significativas entre los incendios de la cronosecuencia (test de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$), aunque sí se puede apreciar una disminución de especies exóticas a medida que pasa el tiempo desde el incendio, llegando incluso a desaparecer por completo en algunas de las zonas (Fig. 3.5 B).

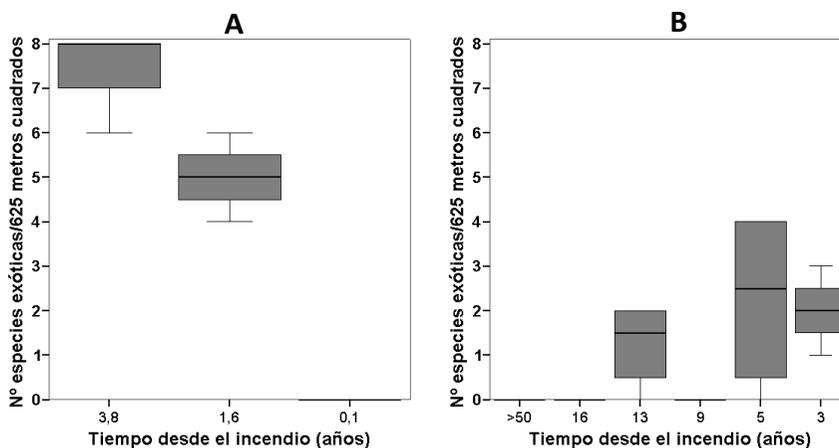


Figura 3.5. Valores de la riqueza de especies exóticas a lo largo del seguimiento del incendio de 2005 (A) y de la cronosecuencia de incendios (B).

Se detectaron tendencias claras en los patrones de riqueza de las formas de vida analizadas a lo largo de la cronosecuencia de incendios (Fig. 3.6 y 3.7). En general, hay un aumento en todas ellas desde que se produce el incendio hasta pasados 3,8 años, para luego disminuir y mantenerse constantes a lo largo del resto de la cronosecuencia.

Las especies leñosas, se detectan a lo largo de toda la cronosecuencia de incendios con una media de 2,35 especies por parcela (Fig. 3.6). Se observa como a lo largo del seguimiento del incendio de 2005 hay un aumento de especies leñosas que alcanza su máximo a los 3,8 años después del incendio con 6,33 especies por parcela (Fig. 3.6 A) y, aunque según el análisis estadístico hay diferencias significativas entre los años de seguimiento (test de Friedman), en el test a *posteriori* no se aprecia entre qué muestreos se dan dichas diferencias (test de Wilcoxon, $p > 0,05$). En el caso de la cronosecuencia de incendios (Fig. 3.6 B), no se detectan diferencias significativas (test de Kruskal-Wallis), dándose el máximo de especies a los 13 años después del incendio con una media de tres especies por parcela, mientras que el mínimo se produce a los nueve años con una media de 1,25 especies por parcelas.

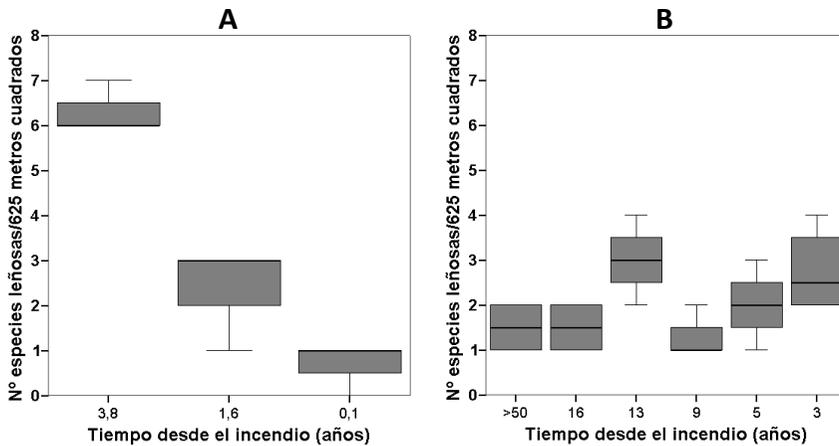


Figura 3.6. Valores de la riqueza de especies leñosas a lo largo del seguimiento del incendio de 2005 (A) y de la cronosecuencia de incendios (B).

Las herbáceas son la forma de vida dominante en cuanto a número de especies a lo largo de toda la cronosecuencia de incendios, con una media de 4,87 especies por

parcela (Fig. 3.7). En este caso, los valores más altos de riqueza se dan a los 1,6 años desde el incendio, con una media de de 14,33 especies por parcela, aunque a los 3,8 años se mantiene la riqueza en torno a las 14 especies por parcela (Fig. 3.7 A). Una vez más, aunque el test de Friedman muestra diferencias significativas entre los muestreos, el test a *posteriori* no detecta entre cuáles de ellos se producen dichas diferencias (test de Wilcoxon, $p > 0,05$). A medida que avanzamos en la cronosecuencia de incendios (Fig. 3.7 B), se observa como el valor de riqueza de especies herbáceas va disminuyendo desde una media de cinco especies por parcelas a los tres y a los cinco años después del incendio, hasta una media de dos especies por parcela en el caso de la zona control o, en casos extremos, incluso hasta su completa desaparición como en los incendios ocurridos hace nueve y 16 años. Sin embargo, el test de Kruskal-Wallis no detecta diferencias significativas en el número de especies herbáceas a lo largo de la cronosecuencia.

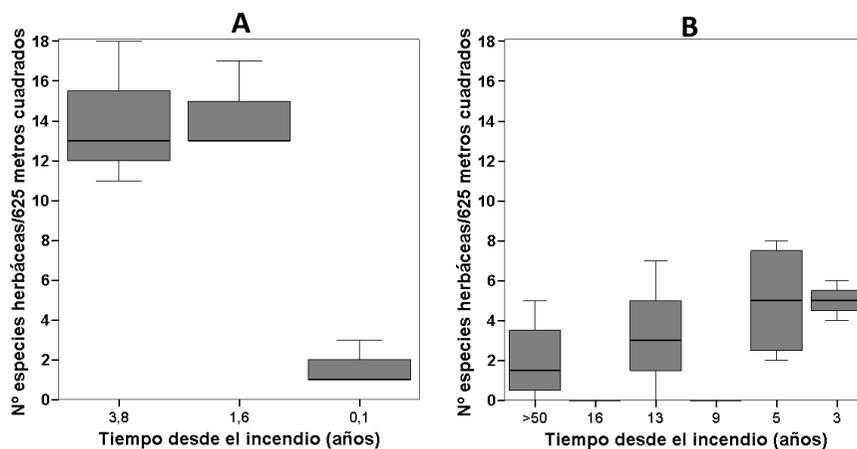


Figura 3.7. Valores de la riqueza de especies herbáceas a lo largo del seguimiento del incendio de 2005 (A) y de la cronosecuencia de incendios (B).

Los resultados del análisis de correlaciones de Spearman entre la riqueza de especies, según su origen y forma de vida, y las variables estructurales de las parcelas de seguimiento del incendio del año 2005, muestran la presencia de correlaciones significativas de todos los grupos de especies con el tiempo desde el

incendio (Coef. correlación=0,873; $p<0,01$) (Tabla 3.2). Estas correlaciones son positivas en todos los casos, es decir, que la riqueza de especies aumenta al aumentar el tiempo desde el incendio (hasta los cuatro años del comienzo del mismo), y presentan valores altos de correlación, siendo superiores a 0,9 en la riqueza de especies nativas, exóticas y leñosas. El resto de parámetros estructurales no presenta correlaciones significativas con la riqueza de ninguno de los grupos de especies.

Tabla 3.2. Coeficiente de correlación de Spearman entre la riqueza de especies con respecto a las variables estructurales de las parcelas de seguimiento del incendio de 2005. $n=9$; * = $p<0,05$; ** = $p<0,01$. Solo se representan los valores significativos.

	Riqueza (nº especies/625 m ²)				
	Especies Totales	Especies Nativas	Especies Exóticas	Especies Leñosas	Especies Herbáceas
Tiempo desde el incendio	0,873(**)	0,949(**)	0,946(**)	0,919(**)	0,700(*)
Altitud	-	-	-	-	-
Cobertura bóveda	-	-	-	-	-
Área basal	-	-	-	-	-
Altura arbórea	-	-	-	-	-
Densidad arbórea	-	-	-	-	-
DAP(cm)	-	-	-	-	-

Sin embargo, este mismo análisis con los incendios de la cronosecuencia (sin incluir el incendio de 2005), muestra correlación negativa entre la riqueza de especies exóticas y el tiempo desde el incendio (Coef. correlación=-0,590; $p<0,01$) (Tabla 3.3) indicando que a medida que pasa el tiempo el número de exóticas disminuye. Así mismo, aparecen correlaciones negativas entre la altitud y la riqueza de especies totales, la de especies nativas, la de especies exóticas y la de especies herbáceas. Por último, también aparece una correlación negativa aunque de menor magnitud entre el área basal y la riqueza de especies totales y la de especies exóticas.

Tabla 3.3. Coeficiente de correlación de Spearman entre la riqueza de especies con respecto a las variables estructurales de las parcelas de la cronosecuencia de incendios. n=21; * = p< 0,05; ** = p<0,01. Solo se representan los valores significativos.

	Riqueza (nº especies/625 m ²)				
	Especies Totales	Especies Nativas	Especies Exóticas	Especies Leñosas	Especies Herbáceas
Tiempo desde el incendio	-	-	-0,590(**)	-	-
Altitud	-0,708(**)	-0,686(**)	-0,565(**)	-	-0,715(**)
Área basal	-0,449(*)	-	-0,475(*)	-	-
Cobertura bóveda	-	-	-	-	-
Altura arbórea	-	-	-	-	-
Densidad arbórea	-	-	-	-	-
DAP(cm)	-	-	-	-	-

El análisis de clasificación jerárquico, muestra tres grupos claros de incendios en el fenograma (Fig. 3.8). Por un lado separa el incendio más reciente (muestreado sólo un mes después del mismo) de todos los demás, con el menor coeficiente de similitud de Bray-Crustis. A continuación, los otros dos muestreos del mismo incendio, pasados 1,6 y 3,6 años, forman un grupo independiente y separado a su vez del resto de incendios de la cronosecuencia. Finalmente, se agrupan todos los demás incendios, desde tres años después del incendio, hasta la zona control, quemada hace más de 50 años. En este último grupo, los incendios se agrupan cronológicamente, con mayor similitud entre los incendios más cercanos en el tiempo.

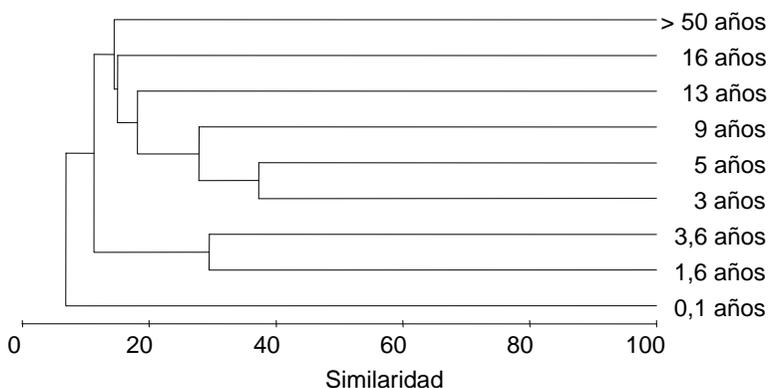


Figura 3.8. Fenograma resultante del análisis de clasificación jerárquico. Se muestra la relación entre la composición específica de cada uno de los incendios según el índice de similitud cuantitativo de Bray-Curtis.

Los resultados obtenidos en el análisis de correspondencia corregido (DCA) muestran cómo los dos primeros ejes explican conjuntamente el 23,1 % de la varianza de los datos. Se observa una variación en la cantidad de especies según su procedencia a lo largo del eje 1, eje que se corresponde con el tiempo que ha pasado desde el incendio (Fig. 3.9). El hecho de que la longitud del eje 1 sea de siete unidades de desviación estándar, indica un reemplazamiento total en la composición de especies del sotobosque entre el incendio más reciente y la zona control. La mayoría de las especies exóticas se encuentran en las zonas quemadas hace menos de cuatro años. Una vez superado este tiempo empiezan a desaparecer quedando sólo las especies nativas, sobre todo las nativas herbáceas.

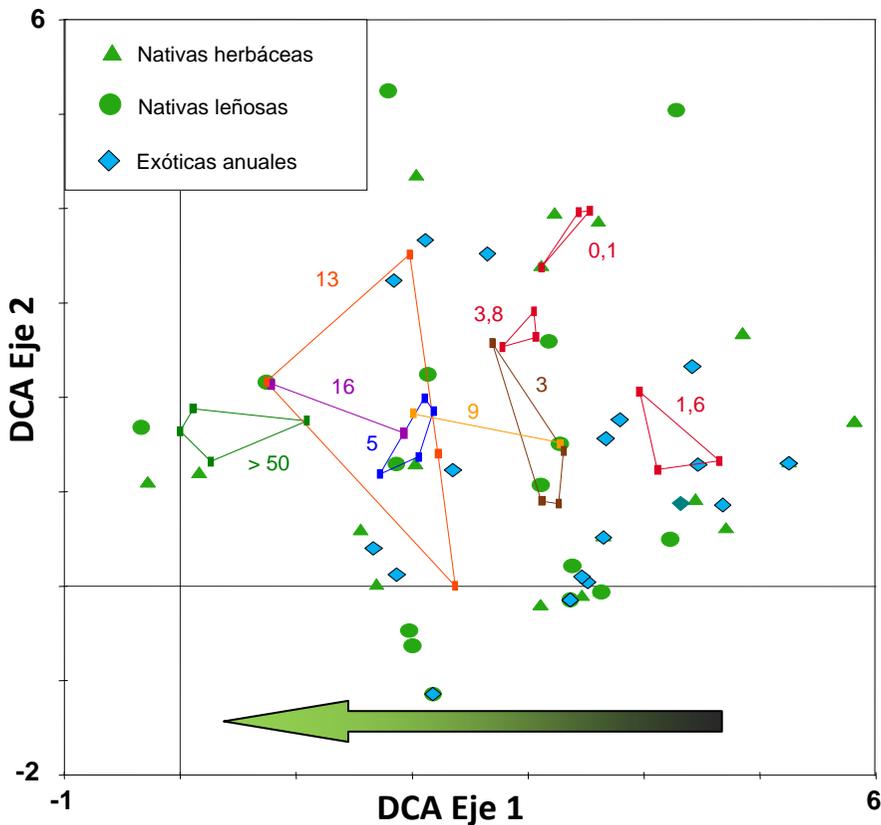


Figura 3.9. Diagrama del análisis de correspondencia corregido (DCA) de la vegetación del sotobosque, según su procedencia. El porcentaje de la varianza acumulada explicada por los dos ejes es del 23,1%. Las líneas unen parcelas incendiadas en la misma fecha y los números representan el tiempo desde el último incendio. La flecha representa el aumento en el tiempo desde el último incendio.

En cuanto a la distribución de las especies según su forma de vida, el DCA muestra un claro aumento de las especies leñosas, en verde, a medida que pasa el tiempo desde el incendio (Fig. 3.10). Las herbáceas anuales (en azul), muy abundantes en los muestreos del incendio más reciente, se hacen más raras a medida que pasa el tiempo del incendio, mientras que las especies herbáceas perennes, en rojo, no muestran un patrón definido, encontrándose a lo largo de toda la cronosecuencia de incendios.

58

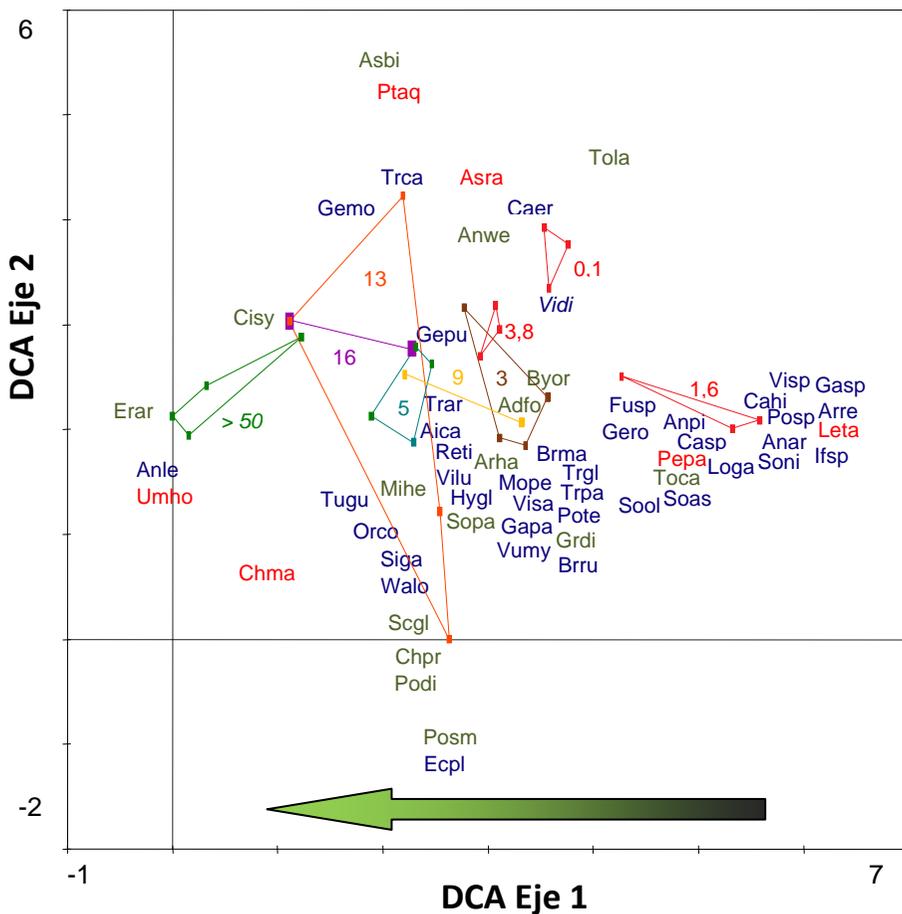


Figura 3.10. Diagrama del análisis de correspondencia corregido (DCA). Se representan la abundancia de especies en cuanto a su forma de vida y las zonas de estudio según el tiempo transcurrido desde el incendio. Las especies leñosas están en verde, las especies herbáceas anuales en azul y las herbáceas perennes en rojo. Los autovalores para el primer y segundo ejes son 0,761 y 0,384 respectivamente. La inercia total fue 4,953. La flecha representa el aumento en el tiempo desde el último incendio. El significado de las abreviaciones de las especies se muestran en el apéndice 3.1.

Los resultados obtenidos en el análisis canónico de correspondencia (CCA) muestran que los dos primeros ejes explican sólo un 22,9 % de la variación (Fig. 3.11). El eje 1 presenta un autovalor de 0,710 dando a entender que este eje es el que mejor explica el gradiente de distribución. Sólo dos variables (cobertura de copa y tiempo desde el incendio) fueron seleccionadas significativamente (test de permutaciones de Monte Carlo, $p < 0,01$). El tiempo desde el incendio muestra una clara correlación con el eje 1 mientras que la cobertura de la copa no muestra una asociación con ninguno de los dos ejes. Se observa también que los parámetros bióticos van en la misma dirección y están correlacionadas con el eje 2, aunque no de forma significativa (Tabla 3.4).

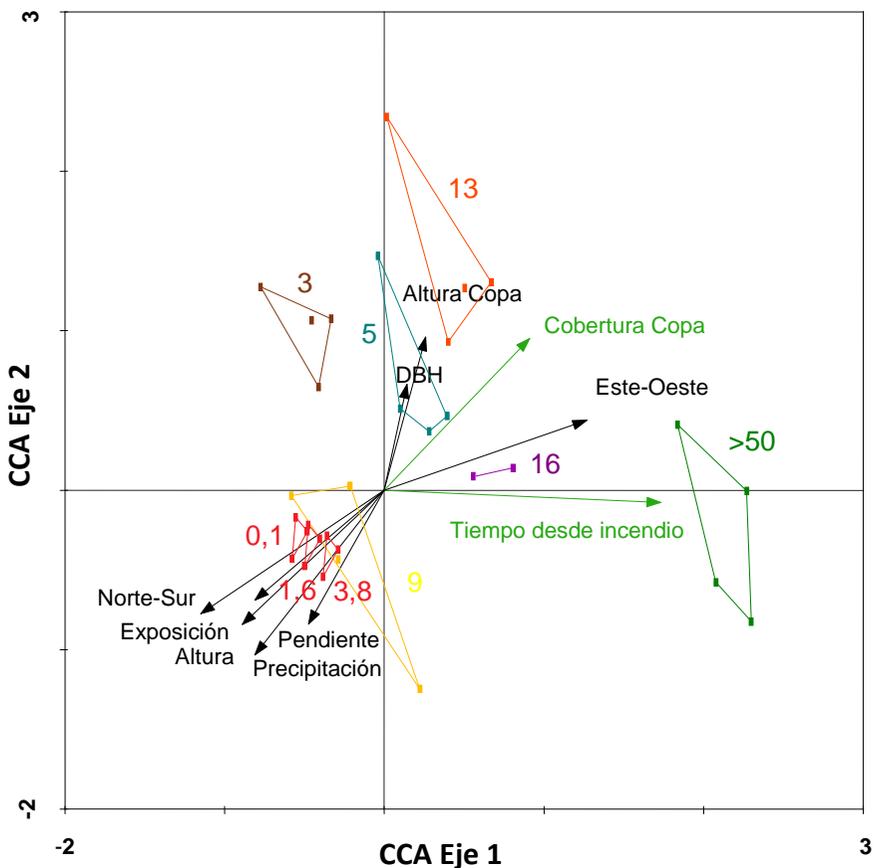


Figura 3.11. Diagrama del análisis canónico de correspondencia (CCA), representando la relación variables ambientales-tiempo desde el incendio. Se muestran todas las variables bióticas y abióticas utilizadas en el análisis. Las flechas verdes indican las variables con significación y las negras indican las variables no significativas. Los paralelogramos unen parcelas quemadas en el mismo incendio.

Tabla 3.4. Resultados del análisis canónico de correspondencia (CCA) de las relaciones especies-hábitats para la vegetación del sotobosque. Significación de los test de Monte Carlo para las variables predictoras: **= $p < 0,01$, ns = no significativo, -- = variable omitida por el test.

	Eje 1	Eje 2
Autovalores	0,710	0,471
% de variancia acumulada	13,7	22,9
Correlación especies-habitats	0,969	0,955
Permutaciones de Monte Carlo	<i>F</i>	
Tiempo desde el incendio	4,41**	
% Cobertura Copa	2,44**	
DAP	1,36 ns	
Altura Copa	1,38 ns	
Exposición	0,85 ns	
Altura	1,44 ns	
Precipitación	1,56 ns	
Norte-Sur	0,86 ns	
Este-Oeste	1,54 ns	
Pendiente	--	

5. Discusión

5.1. Efectos del incendio sobre la estructura del pinar canario

Los efectos que produce un incendio sobre la masa forestal pueden ir desde modificaciones en la estructura de edades (Leopold *et al.*, 1963) o en la regeneración (Climent *et al.*, 2004), hasta modificaciones en la densidad y DAP de los árboles (Smirnova *et al.*, 2008). Esto es cierto para aquellos ecosistemas en los que el paso de un incendio de copa produce la casi total eliminación de la masa forestal de la zona como ocurre en muchos pinares del Mediterráneo, donde la regeneración depende exclusivamente de las semillas que se liberan después del incendio (Tapias *et al.*, 2001). En el caso del pino canario, debido a las adaptaciones que presenta frente a los incendios (véase capítulo 1), no se dan la mayoría de estos efectos.

Al igual que ocurre en otros estudios (Höllermann, 1993; Otto *et al.*, 2009), a lo largo de la cronosecuencia estudiada, no se observan árboles muertos debido al incendio, en parte gracias a la capacidad que presenta el pino canario para rebrotar. Otras especies de pino, como *Pinus leiophylla*, *P. echinata*, *P. merkusii* y *P. rigida* (Climent *et al.*, 2007), también comparten la capacidad rebrotadora pero con la salvedad de que el porcentaje de pinos que rebrotan tras un fuego de copa es mucho menor, con un 15-25 % en el caso del *P. leiophylla* (Barton, 2002). La nula mortalidad encontrada, hace que se mantenga constante el área basal de la masa forestal a lo largo de la cronosecuencia, así como que no encontremos diferencias en cuanto a la altura y al DAP de los pinos, puesto que el incendio no genera una variación en la estructura de edades del pinar. Por otro lado, en pinares canarios situados en ambientes más extremos o marginales, como es el caso del pinar de Inagua en Gran Canaria, presentan una tasa de mortalidad mayor a la observada en este estudio (observación personal), posiblemente debido al estrés que ya padecen por las escasas precipitaciones que ocurren allí.

El hecho de que un fuego no afecte a la densidad y al área basal de un bosque se da también en otros tipos de bosques como los robledales. Fry (2008) no encuentra

diferencias en la estructura de un bosque de robles después de una quema prescrita, y Barton (2002) obtiene unos porcentajes de rebrote del 89,8 % en *Quercus hypoleucoides* y del 100 % *Quercus arizonica* 4,5 años después de un incendio de copa. De todas maneras, el tipo de fuego, la intensidad, la frecuencia y la temporada del incendio puede influir la mortalidad de las especies rebrotadoras (Whelan, 2002) Por los resultados obtenidos en este capítulo el tipo de fuego y la intensidad no parecen afectar a la mortalidad de los individuos adultos de *P. canariensis*. No hay ningún estudio que analice el posible efecto de la frecuencia de incendios en este tipo de pinar. Efectos similares a los observados en robledales por Peterson y Reich (2001), donde más de dos fuegos cada diez años incrementa la mortalidad y disminuyen su densidad y área basal, pudieran ocurrir también en el pinar canario.

El mayor efecto que produce un fuego de alta intensidad sobre el pinar canario es la eliminación total o parcial de la cobertura arbórea, al quemarse o soflamarse las acículas del pino. En el caso de un incendio de copa, la eliminación es total. Para la mayoría de los pinares dominados por pinos que no tienen la capacidad de rebrotar, esto supone la pérdida total de los individuos adultos, como por ejemplo en *Pinus pinaster* (Tapias, 2004), teniendo que regenerarse el dosel desde las semillas, lo que requiere varias décadas. Sin embargo, el pino canario rebrota a las pocas semanas después del fuego (del Arco *et al.*, 1992), hecho facilitado por el acúmulo de carbohidratos y el mantenimiento de yemas durmientes (Climent, 2004). En aquellos pinares donde sí aparece la capacidad rebrotadora, aunque en menor porcentaje que en el pinar canario, el efecto del fuego genera un cambio en la composición específica de la cobertura del dosel, permitiendo que otras especies arbóreas como los robles, con una mayor capacidad regeneradora que los pinos, pasen a ser las especies que dominen la cobertura arbórea (Waldropa y Broseb, 1999; Barton, 2002; Franklin *et al.*, 2006). Este cambio en la dominancia de la cobertura arbórea, no se da en el pinar canario ya que es un pinar de bóveda monoespecífica y solamente se podría dar en las zonas de transición entre monte verde y pinar, donde aparecen otras especies de porte arbóreo, como la *Myrica faya* o *Erica arborea* que también tienen la capacidad de rebrotar, pero no tan rápidamente como el pino canario ya

que lo hacen desde la base del tronco puesto que toda la parte aérea suele quedar totalmente quemada.

Como ya hemos comentado, el fuego de alta intensidad elimina todas las acículas de los pinos, incluidas aquéllas que forman parte del mantillo del suelo. Este mantillo, supone una protección contra la erosión del suelo, ayuda a la regulación de su temperatura, provee hábitat y sustrato para la biota edáfica y puede ser la mayor fuente de nutrientes rápidamente mineralizables (Neary *et al.*, 1999; Durán *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2009a). La recuperación de la materia orgánica del suelo después de un incendio empieza con la recuperación de la vegetación, y es generalmente rápida gracias a la alta producción primaria neta de la sucesión ecológica secundaria (Certini, 2005).

En parte, gracias a las adaptaciones que presenta el pino canario para resistir el fuego, algunos de sus individuos pueden alcanzar tallas colosales, algo que no ocurre en otro tipo de pino adaptado al fuego como es el pino carrasco (*Pinus halepensis*) cuya estrategia de vida consiste en un rápido crecimiento juvenil, una reproducción ultra-precoz y abundante, y una longevidad escasa agravada por la nula resistencia de los árboles adultos al fuego (Climent *et al.*, 2007).

Los resultados obtenidos, nos llevan a rechazar la primera hipótesis de este capítulo sobre la falta de efecto del fuego en la estructura del pinar. Como hemos visto sí que hay un efecto importante en cuanto a la cobertura arbórea, la cual desaparece por completo, aunque la capacidad de rebrotar del pino canario hace que este efecto se compense en torno a los cinco años después de producido el incendio.

5.2. Efectos del incendio sobre el sotobosque

Los resultados generales obtenidos en este capítulo, revelan un claro aumento en la riqueza de especies durante los primeros años después de producido el incendio, coincidiendo con la apertura de la bóveda, para luego empezar a disminuir hacia valores más propios de pinares maduros. Resultados similares se han obtenido en pinares canarios de la isla de Tenerife (Arévalo *et al.*, 2001), en otros pinares del

mundo (Bergeron, 2000; Capitanio y Carcaillet, 2008), así como en otros ecosistemas forestales (Purdie y Slatyer, 1976; Trabaud, 1987; Guo, 2001).

El incendio ocurrido en el año 2005 supuso la total eliminación de la vegetación del sotobosque, lo que se tradujo en una disminución de la riqueza específica de la zona. Sin embargo, apenas un mes después, la riqueza alcanzó valores similares a la de los incendios acaecidos hace más de cinco años, que presentan un bajo número de especies. Aunque en total en este estudio encontramos unas 60 especies distintas formando parte en algún momento del sotobosque del pinar, éstas se distribuyen de forma heterogénea y es difícil encontrar más de diez especies simultáneamente en un área de 625 m². La diferencia entre el incendio reciente y los incendios más antiguos, a partir de cinco años, se produce fundamentalmente en las especies que componen su sotobosque.

La colonización de una zona después de un incendio, está dominada por especies pioneras que son mayoritariamente herbáceas anuales o bienales que tienden a desaparecer una vez se han recuperado las condiciones pre-incendio (García-Domínguez y Fernández-Palacios, 2009; de Las Heras *et al.*, 2005; Nuzzo *et al.*, 1996). Estas especies son las que producen el aumento de la riqueza total encontrado en los primeros años después del incendio en la mayoría de los estudios. En nuestro caso, este pico en la riqueza de herbáceas aparece acompañado además por un pico en la riqueza de especies leñosas. Esto podría explicarse por las adaptaciones al fuego de algunas de las especies de este ecosistema, como la inducción de la germinación debido al fuego (*Adenocarpus foliolosus*, *Chamaecytisus proliferus*, *Cistus symphitifolius*) o la capacidad de rebrotar (*Erica arborea*) (Höllermann, 2000). Sin embargo, no hay muchos datos acerca de estas posibles adaptaciones para el resto de las especies. Entre las leñosas, *Adenocarpus foliolosus* es la especie que presenta un mayor crecimiento en cobertura a lo largo del tiempo, lo que se traduce en una menor incidencia de luz que llega al suelo y una mayor competencia entre especies. Esto podría explicar el descenso en la riqueza del resto de leñosas y de herbáceas a partir de los cuatro años después del incendio.

En muchos casos se ha visto que el fuego fomenta un aumento a corto plazo de la abundancia de las especies exóticas (Crawford *et al.*, 2001; Floyd *et al.*, 2006), especialmente tras incendios de alta intensidad (Hunter *et al.*, 2006) ya que la competencia de las especies nativas se puede ver reducida inicialmente por las nuevas condiciones ambientales (Harrod y Reichard, 2001). En nuestro caso, todas las especies exóticas fueron herbáceas anuales y su pico de riqueza coincidió con el de la riqueza total, es decir, aproximadamente un tercio de las herbáceas que contribuyeron al pico de los 3,8 años tras el incendio fueron especies introducidas. Uno de los mayores problemas derivados de estas especies es que pueden modificar el régimen de incendios perjudicando a las especies nativas, como es el caso de *Bromus tectorum* en el oeste de EE.UU. que ha aumentado el riesgo de incendio al cambiar la continuidad del combustible, creando un manto continuo que permite un mayor avance del fuego (Veblen, 2003).

Cuanto más tiempo tarda en regenerarse la copa, más tiempo está la zona expuesta a la colonización tras el fuego (Keeley, 2006). La capacidad de rebrotar desde el tronco y las ramas que presenta el pino canario, hace que la bóveda se cierre relativamente rápido, limitando el tiempo disponible para la proliferación de las especies exóticas bajo el dosel. La tendencia de estas especies una vez alcanzado su pico es a desaparecer del ecosistema, pero el tiempo que tarda en ocurrir esto, así como el que lleguen o no a desaparecer por completo, dependerá de otros factores relacionados con la disponibilidad de propágulos (Levine *et al.*, 2003). Así la cercanía a pistas forestales o a otro tipo de zonas perturbadas facilitará la existencia de mayor número de especies.

Independientemente de la intensidad del fuego, éste va a tener un efecto significativo en la comunidad vegetal del sotobosque. Inmediatamente después del fuego, se produce un aumento de la intensidad de luz que incide sobre el suelo, una disminución de la competitividad entre especies debido a la reducción del número y cobertura de individuos, así como un aumento en la disponibilidad de nutrientes (Durán *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2009a), lo que puede llevar a un cambio no sólo en la riqueza de especies del sotobosque, sino también en su composición (Ducey *et al.*, 1996; Arévalo *et al.*, 2001; Kuenzi *et al.*, 2008; Sabo *et al.*, 2009). Este cambio

puede afectar incluso a la composición específica de la bóveda, como ya hemos apuntado en el apartado anterior para otros pinares del mundo, donde la eliminación de los pinos permite que las especies arbóreas rebrotadoras se impongan, produciendo un cambio en la estructura del ecosistema.

Al mes de producirse el incendio encontramos que los mayores valores de frecuencia y cobertura se dan en la especie nativa *Vicia disperma*, una herbácea anual, aunque también aparecen dos especies nativas perennes (*Tolpis laciniata* y *Asphodelus ramosus*) con menores valores de frecuencia y cobertura. La presencia de estas dos especies en tan corto plazo puede ser debido a su estrategia de supervivencia al fuego, en el caso del género *Asphodelus*, un geófito, cuyo bulbo está protegido de las altas temperaturas por la capacidad aislante del suelo (Höllermann, 2000; Whelan, 2002). Con el paso del tiempo, se van sumando nuevas especies herbáceas (tanto nativas como introducidas) capaces de aprovechar los nuevos recursos disponibles. En este punto destaca una especie introducida, *Cardamine hirsuta*, que es invasora en otras partes del mundo (Yatsu, 2003) y cuyos valores de cobertura fueron de hasta el 25 % en este estudio.

Cerca del cuarto año tras el incendio, empiezan a ganar en importancia las especies leñosas y se produce un cambio desde una dominancia de especies herbáceas hacia una codominancia de herbáceas y leñosas. Este cambio en la dominancia de especies coincide con los resultados obtenidos en otro estudio de dinámica de vegetación en una cronosecuencia de incendios (MacKenzie *et al.*, 2004). En este mismo estudio se constata un aumento progresivo de la cobertura de especies arbustivas en general a medida que pasa el tiempo desde el incendio, lo que coincide con los resultados de los incendios más antiguos de nuestra cronosecuencia, donde los mayores valores de frecuencia y cobertura, son obtenidos por especies leñosas nativas de porte arbóreo o arbustivo más específicas del sotobosque como son *Adenocarpus foliolosus*, *Cistus sympyitifolius* o *Erica arborea*. En este estadio de recuperación, las especies herbáceas aparecen de forma puntual y siempre en bajas coberturas.

A la vista de los resultados obtenidos podemos concluir que la riqueza de especies es máxima poco después del incendio y, posteriormente, la sucesión ecológica continúa

mediante la eliminación progresiva de especies ruderales hasta alcanzar el estado maduro dominado por especies más características del pinar, confirmando la segunda hipótesis planteada en este estudio.

Apéndice 3.1. Especies vegetales registradas en las parcelas de estudio. E= especie endémica; N= especie nativa no endémicas; I= especie introducida; L= especie leñosa; HA= especie herbácea anual; HP= especies herbácea perenne. Ch= Caméfito; G= Geófito; H= Hemicriptófito; MPh= Macrofanerófito; NPh= Nanofanerófito; Th= Terófito; Además, hubo ocho especies que no pudieron ser identificadas. Nomenclatura y status según Izquierdo *et al.* (2004).

Especie	Abreviatura	Familia	Endemicidad	Forma de vida	Biotipo
<i>Adenocarpus foliolosus</i>	Adfo	Fabaceae	E	NPh	L
<i>Aira caryophylla</i>	Aica	Poaceae	N	Th	HA
<i>Anagallis arvensis</i>	Anar	Primulaceae	I	Th	HA
<i>Andryala pinnatifida</i>	Anpi	Primulaceae	E	Th	HA
<i>Andryala webbii</i>	Anwe	Asteraceae	E	Ch	L
<i>Anogramma leptophylla</i>	Anle	Gymnogrammaceae	N	Th	HA
<i>Arabis recta</i>	Arre	Brassicaceae	N	Th	HA
<i>Argyranthemum haouarytheum</i>	Arha	Asteraceae	E	NPh	L
<i>Aspalthium bituminosum</i>	Asbi	Fabaceae	N	Ch	L
<i>Asphodelus ramosus</i>	Asra	Asphodelaceae	N	G	HP
<i>Briza maxima</i>	Brma	Poaceae	I	Th	HA
<i>Bromus rubens</i>	Brru	Poaceae	N	Th	HA
<i>Bystropogon origanifolius</i>	Byor	Lamiaceae	E	NPh	L
<i>Campanula erinus</i>	Caer	Campanulaceae	N	Th	HA
<i>Cardamine hirsuta</i>	Cahi	Brassicaceae	I	Th	HA
<i>Carduus sp.</i>	Casp	Asteraceae	--	Th	HA
<i>Chamaecytisus proliferus</i>	Chpr	Fabaceae	E	MPh	L
<i>Cheilanthes marantae</i>	Chma	Sinopteridaceae	N	H	HP
<i>Cistus symphytifolius</i>	Cisy	Cistaceae	E	NPh	L
<i>Echium plantagineum</i>	Ecpl	Boraginaceae	I	Th	HA
<i>Erica arborea</i>	Erar	Ericaceae	N	MPh	L
<i>Fumaria sp.</i>	Fusp	Fumariaceae	--	Th	HA
<i>Galium parisiense</i>	Gapa	Rubiaceae	I	Th	HA
<i>Galium spurium</i>	Gasp	Rubiaceae	I	Th	HA
<i>Geranium molle</i>	Gemo	Geraniaceae	I	Th	HA
<i>Geranium purpureum</i>	Gepu	Geraniaceae	I	Th	HA
<i>Geranium robertianum</i>	Gero	Geraniaceae	I	Th	HA
<i>Greenovia diplocycla</i>	Grdi	Crassulaceae	G	Ch	L
<i>Hypochoeris glabra</i>	Hygl	Asteraceae	I	Th	HA
<i>Ifloga spicata</i>	Ifsp	Asteraceae	N	Th	HA
<i>Leontodon taraxacoides</i>	Leta	Asteraceae	N	H	HP

Especie	Abreviatura	Familia	Endemicidad	Forma de vida	Biotipo
<i>Logfia gallica</i>	Loga	Asteraceae	N	Th	HA
<i>Lotus hillebrandii</i>	Lohi	Fabaceae	E	Ch	L
<i>Micromeria herpyllomorpha</i>	Mihe	Lamiaceae	E	Ch	L
<i>Moehringia pentandra</i>	Mope	Caryophyllaceae	I	Th	HA
<i>Ornithopus compressus</i>	Orco	Fabaceae	I	Th	HA
<i>Pericallis Papyracea</i>	PePa	Asteraceae	E	H	HP
<i>Plantago sp.</i>	Plsp	Plantaginaceae	--	--	--
<i>Polycarpha divaricata</i>	Podi	Caryophyllaceae	E	Ch	L
<i>Polycarpha smithii</i>	Posm	Caryophyllaceae	E	Ch	L
<i>Polycarpon tetraphyllum</i>	Pote	Caryophyllaceae	N	Th	HA
<i>Pteridium aquilinum</i>	Ptaq	Hypolepidaceae	N	H	HP
<i>Reichardia tingitana</i>	Reti	Asteraceae	N	Th	HA
<i>Scrophularia glabrata</i>	Scgl	Scrophulariaceae	E	Ch	L
<i>Silene gallica</i>	Siga	Caryophyllaceae	I	Th	HA
<i>Solanum nigrum</i>	Soni	Solanaceae	I	Th	HA
<i>Sonchus asper</i>	Soas	Asteraceae	I	Th	HA
<i>Sonchus oleraceus</i>	Sool	Asteraceae	I	Th	HA
<i>Sonchus palmensis</i>	Sopa	Asteraceae	E	NPh	L
<i>Tolpis calderae</i>	Toca	Asteraceae	E	Ch	L
<i>Tolpis laciniata</i>	Tola	Asteraceae	E	Ch	L
<i>Trisetum paniceum</i>	Trpa	Poaceae	N	Th	HA
<i>Trifolium arvense</i>	Trar	Fabaceae	I	Th	HA
<i>Trifolium campestre</i>	Trca	Fabaceae	I	Th	HA
<i>Trifolium glomeratum</i>	Trgl	Fabaceae	I	Th	HA
<i>Tuberaria guttata</i>	Tugu	Cistaceae	N	Th	HA
<i>Umbilicus horizontalis</i>	Umho	Crassulaceae	N	G	HP
<i>Vicia disperma</i>	Vidi	Fabaceae	N	Th	HA
<i>Vicia lutea</i>	Vilu	Fabaceae	N	Th	HA
<i>Vicia sativa</i>	Visa	Fabaceae	I	Th	HA
<i>Vicia sp.</i>	Visp	Fabaceae	--	Th	HA
<i>Vulpia myurus</i>	Vumy	Poaceae	N	Th	HA
<i>Wahlenbergia lobelioides</i>	Walo	Campanulaceae	N	Th	HA

Capítulo 4:

Efecto del fuego sobre la producción primaria neta (PPN)



1. Introducción

La producción primaria neta puede definirse como la tasa a la que la vegetación de un ecosistema fija el carbono de la atmósfera (producción primaria bruta) menos la tasa a la que es devuelto a la atmósfera por las propias plantas (respiración) (McGuire *et al.*, 1993). Los patrones de producción primaria neta terrestres, pueden cambiar en respuesta a cambios climáticos, concentraciones de CO₂, desastres naturales y otros factores (Meyer, 1988; Eamus y Jarvis, 1989; Bazzaz, 1990; McGuire *et al.*, 1993; Melillo *et al.*, 1993; Peng *et al.*, 1995a; Peng *et al.*, 1995b). La caída de hojarasca, o desfronde, es una de las mayores fuentes naturales mediante la cual se produce el retorno de la materia orgánica y de los nutrientes al suelo (Alvera, 1980). Esta caída provoca una gran acumulación de restos orgánicos en superficie, dando lugar a la formación del mantillo.

En el caso de un incendio, éste puede suponer una eliminación total o parcial, según su intensidad, de las acículas de los pinos, reduciendo la productividad de éstos, además de una pérdida de nutrientes por volatilización. El fuego tiene la capacidad de alterar el ciclo del carbono en el ecosistema (Harden *et al.*, 2000; Johnson y Curtis, 2001), así como de consumir el carbono almacenado (Hubbard *et al.*, 2004). En estudios previos sobre la cantidad de N y P presentes en las acículas de pino canario, Durán *et al.* (2009a) encontraron que las cantidades eran menores en el incendio más reciente, indicando la existencia de una limitación por parte de estos nutrientes en suelos recién quemados.

El estudio de la evolución de la producción primaria neta de un pinar después de un incendio se ha centrado fundamentalmente en pinares sometidos a quemaduras prescritas (Kim *et al.* 2009), en estudios que utilizan modelos de simulación para calcular la producción primaria neta bajo condiciones de cambio climático o de incendios (Peng y Apps 1999; Amiro *et al.* 2000) o en el uso de datos de satélite para estudiar el efecto del fuego en la PPN (Hicke *et al.* 2003), por lo que no son abundantes los estudios referidos a la evolución de la PPN en pinares quemados tras incendios naturales.

En ecosistemas donde la disponibilidad de nutrientes en el suelo es limitada, tanto la caída de hojarasca como su descomposición son cruciales en el reciclado de nutrientes (Gray y Schlesinger, 1981; Arianoutsou, 1989). No obstante, los conocimientos acerca de cómo se acumula la hojarasca durante el desarrollo de la copa después de un incendio o acerca de cómo se descompone ésta con el paso del tiempo son escasos, lo que justificaría un estudio que integrara la caída de hojarasca con la disponibilidad de nutrientes en bosques en recuperación tras incendios forestales (Arunachalam *et al.*, 1998).

El ecosistema de pinar canario también presenta una limitación en cuanto a nutrientes en el suelo (Durán *et al.*, 2008) y sin embargo, al contrario de lo que ocurre en otros ecosistemas, no existen estudios que analicen la evolución de la caída de hojarasca después de un incendio en el pinar canario.

La evaluación de la Producción Primaria Neta se simplifica cuando los bosques analizados se encuentran en un estado maduro o próximo a la madurez, puesto que el incremento de biomasa con el paso del tiempo, es decir la Producción Neta del Ecosistema (PNE), va a ser muy pequeño o nulo, pudiendo asumirse que todo la materia vegetal que se produce a lo largo del año, o bien muere quedando a disposición de los descomponedores y necrófagos (incorporándose a la cadena del detritus), o bien es consumido por los herbívoros (incorporándose a la cadena del pasto o ramoneo).

Si además, la carga en herbívoros que soporta el ecosistema es escasa, hecho frecuente en las islas oceánicas, como La Palma, que suelen carecer de los grandes ungulados herbívoros de los continentes (salvo los que hayan sido introducidos por los humanos), que no han podido colonizarlas por no poder superar las importantes barreras de mar que las separan de éstos, la evaluación de la PPN se simplifica aún más, pudiendo equipararse ésta a la cantidad de materia orgánica que muere y es depositada sobre el suelo a lo largo del año (Fernández-Palacios *et al.*, 1992).

Aunque las cabras (*Capra hircus*) introducidas por los auaritas fueron abundantes en el pasado prehistórico de La Palma, en la actualidad estos herbívoros son muy

escasos, estando limitados en gran medida, al igual que los arruís (*Ammotragus lervia*) recientemente introducidos, al pinar del interior de la Caldera de Taburiente, que no fue muestreado en este trabajo. Así pues, los únicos herbívoros que interactúan en el sistema son los insectos fitófagos, unas pocas especies de aves granívoras y los conejos (*Oryctolagus cuniculus*), carga herbívora que podemos considerar despreciable frente a la producción del pinar.

En el presente capítulo se analiza la respuesta de la regeneración de la copa del pinar después de un incendio en función de la caída de hojarasca, determinando el tiempo necesario que tiene que pasar después de producido un incendio hasta que ésta vuelva a alcanzar los valores del estado pre-incendio. Para ello vamos a estudiar la evolución del desfronde tanto a lo largo de la cronosecuencia de incendios así como su evolución estacional dentro de cada una de las zonas de estudio, con el fin de aceptar o rechazar las hipótesis de partida que son: 1) El incendio producirá un efecto a corto plazo en la PPN disminuyendo sus valores; 2) La PPN volverá a los valores pre-incendio a medida que pase el tiempo desde el mismo; 3) En los primeros años después del incendio habrá un desfase en cuanto a la estacionalidad en la caída de las distintas fracciones que componen la PPN; 4) A largo plazo, serán las características de cada localidad las que determinen la PPN en vez de la antigüedad del incendio.

2. Área de estudio

El trabajo de campo se llevó a cabo en las 27 parcelas de las que consta la cronosecuencia de incendios establecida para este trabajo y que abarcan toda la isla de La Palma, desde Garafía hasta Fuencaliente (ver capítulo 2: Área de estudio).

3. Métodos

3.1. Diseño del muestreo y toma de datos

Con el fin de recoger el desfronde de los pinos, se usaron cinco colectores de hojarasca colocados al azar dentro de cada una de las parcelas en estudio. Dichos

colectores están formados por una cesta de malla plástica circular (50 cm de diámetro, superficie = 0,1963 m², ≈30-40 cm de profundidad, luz = 1 mm), sostenida sobre un armazón metálico a 45 cm sobre el suelo (Newbould, 1970) (Fig. 4.1). En la base de la malla se colocó una piedra para evitar que el viento le diera la vuelta y perdiera el contenido. Este método minimiza la pérdida de mantillo por el viento, lluvia o depredación por fauna del suelo (Delgado García, 2003). La frecuencia de la recogida del desfronde ha sido trimestral completándose tres años de estudio en las parcelas de los incendios más antiguos (1987, 1990, 1994, 1998, 2000 y Control) y dos años de muestreo en las parcelas del incendio más reciente (2005). Tras recoger el desfronde de la cesta, éste es medido en bolsas plásticas que son transportadas al laboratorio. Allí las muestras se separan en cada una de las fracciones que conforman la PPN: tejido fotosintético (hojas), reproductivo (frutos, flores) y de sostén (ramas y corteza de pino) y se secan en una estufa a 35° C hasta peso constante, luego se pesan con balanza de precisión ($\pm 0,01$ g), llevando un registro separado de cada una de las fracciones. Los datos de cada bandeja se convirtieron a t peso seco/ha año para los cálculos.

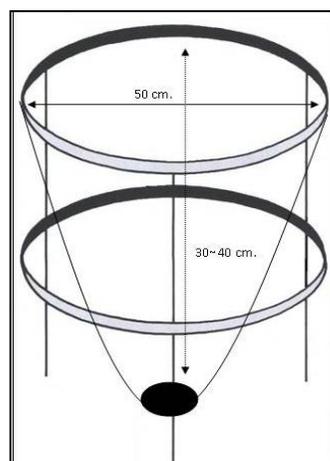


Figura 4.1. Esquema del colector de hojarasca utilizado.

El método utilizado para estimar la PPN de las parcelas se basa realmente en cuantificar las diferentes fracciones de la necromasa que mueren y caen al suelo (donde es recogido por las bandejas) a lo largo del periodo de estudio, cantidad que como hemos comentado en un ecosistema insular maduro (carentes de grandes herbívoros que desvíen a la cadena del consumo una parte significativa de la biomasa producida) puede equipararse con la producción. Sin embargo, es necesario tener en cuenta una serie de consideraciones:

a) aunque, como hemos visto, el montante total de la necromasa caída sí pueda equipararse a la producción del pinar, los ritmos estacionales (picos y valles) que

detecta el método son ritmos referidos a las caídas de la necromasa, y no a los pulsos de producción.

b) estos ritmos pueden deberse a i) razones fenológicas, como por ejemplo la pérdida de acículas propia del desvestirse de los pinos para soportar mejor el estrés hídrico del verano, ii) razones meteorológicas, que responden a la caída de biomasa ligada a la incidencia de tormentas con precipitaciones y vientos, que en Canarias inciden en invierno, y que hacen que se desprenda de los árboles fracciones biomasa que aún no hayan cerrado su ciclo vital, como por ejemplo acículas verdes o piñas sin abrir, o iii) al sencillo hecho de que material que el fuego soflama (acículas, piñas, ramas, etc.) necesitan de la llegada de las primeras tormentas para caer.

c) las bandejas son especialmente apropiadas para recoger la pinocha, la lluvia de semillas, las piñas, las ramitas y trozos pequeños de corteza, pero no así ramas ni trozos de corteza grandes, por lo que el método infraestima la fracción de sostén de la PPN y, consecuentemente, la propia PPN.

d) la producción de las especies acompañantes del estrato herbáceo y del sotobosque, así como de las plántulas y brinzales del propio pino, que se desarrollan por debajo de la altura de las bandejas (aproximadamente de 0,5 m de altura) evidentemente no queda registrada en esta aproximación, por lo que de nuevo nos enfrentamos a una infraestima, aunque cabe considerar que esta será muy baja, especialmente en pinares desprovistos de sotobosque, como son la mayor parte de los analizados.

e) El método de evaluación no considera el crecimiento de las raíces, por lo que realmente se está estimando la PPN aérea.

3.2. Análisis estadísticos

Se usaron test no paramétricos puesto que al aplicar a los datos la prueba de Kolmogorof-Smirnov, éstos no cumplieron el principio de normalidad necesario para pruebas paramétricas. Para ver si existían diferencias estadísticamente significativas a lo largo de la cronosecuencia de incendios, se utilizó el test de Kruskal-Wallis, que

compara la igualdad de las medianas entre los distintos años de estudio. Así mismo se usó la prueba de Monte Carlo para asignar los niveles de significación. Se utilizó el test a *posteriori* de Tukey no paramétrico (Zar, 1984) para hacer las comparaciones dos a dos entre los distintos incendios de la cronosecuencia.

Para analizar las variaciones entre los años del seguimiento del desfronde en cada uno de los incendios de la cronosecuencia, se utilizó el test de Friedman para k muestras relacionadas en los incendios donde el seguimiento fue de tres años, y el test de Wilcoxon para dos muestras relacionadas en el incendio ocurrido en Garafía en el 2005, donde el seguimiento fue sólo de dos años.

Las representaciones gráficas de los datos se realizó mediante diagramas de cajas (ver capítulo 3).

Se calculó el valor anual de la producción primaria neta global para el pinar de La Palma usando los datos de toda la cronosecuencia de incendios.

Mediante el Coeficiente de Correlación de Spearman, se estudió la asociación o interdependencia entre la PPN y las distintas las variables ambientales y estructurales de las zonas de estudio. Todos los análisis se ejecutaron con el programa estadístico SPSS v.15.0.1 (SPSS, 2006).

4. Resultados

En este apartado se exponen los resultados más relevantes obtenidos en los análisis estadísticos de la PPN y sus fracciones tanto a lo largo de la cronosecuencia de incendios como durante el periodo de estudio.

4.1. Variaciones de la PPN a lo largo de la cronosecuencia

El análisis estadístico de la PPN demostró la existencia de diferencias significativas a lo largo de la cronosecuencia de incendios en cuanto a los valores medios de producción primaria neta total (todas las fracciones de tejido combinadas) (Kruskal-Wallis, g.l.=6, $p < 0,01$).

Con la excepción de la zona quemada hace 17 años, que presenta unas características de fertilidad mucho más alta respecto a las otras zonas estudiadas (ver capítulo 2), la PPN muestra una distribución unimodal, aumentando la cantidad de desfronde ligeramente a medida que pasa el tiempo del incendio hasta un máximo situado a siete años después del incendio y disminuyendo después (Fig. 4.2). El incendio que registra los mayores valores de PPN total es el del año 1987 con una media de $9,74 \pm 1,31$ t/ha año, mientras que los valores más bajos se obtuvieron en el incendio más reciente con una media de $4,05 \pm 0,70$ t/ha año. Si se excluye la parcela del año 1987 del análisis, no se observan diferencias significativas entre las edades de la cronosecuencia (Kruskal-Wallis, g.l.=5; $p=0,41$). El valor promedio de PPN obtenido para el pinar de la isla de La Palma se sitúa en torno a $5,49 \pm 0,66$ t/ha año.

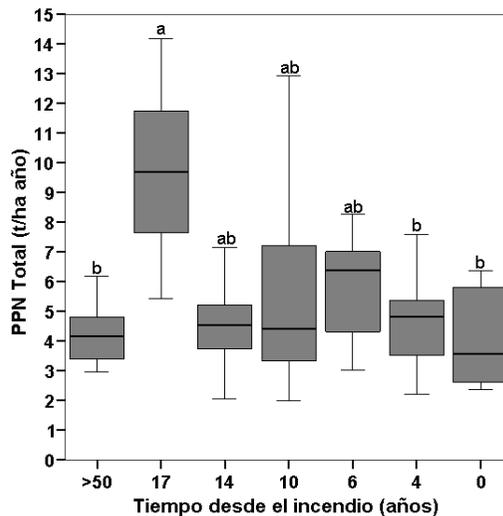


Figura 4.2: Variación de la producción primaria neta a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre los años (test de Tukey, $p<0,05$).

La fracción que más aporta a la PPN en el pinar, incluyendo todos los años de la cronosecuencia, es la fotosintética con un promedio de $3,35$ t/ha año, seguida de la fracción sostén con $1,22$ t/ha año y de la reproductora con $0,92$ t/ha año (Tabla 4.1).

Tabla 4.1. Evaluación de la PPN total y sus fracciones (t de peso seco/ha año) en los distintos años desde el incendio que componen la cronosecuencia. Los datos representan la media \pm error típico.

Año Incendio	Años transcurridos desde el último incendio	Fracción			PPN Total
		Fotosintética	Sostén	Reproductiva	
Control	>50	3,08 \pm 0,27	0,76 \pm 0,13	0,37 \pm 0,10	4,21 \pm 0,28
1987	17	5,57 \pm 0,31	2,51 \pm 0,70	1,66 \pm 0,63	9,74 \pm 1,31
1990	14	3,40 \pm 0,24	0,61 \pm 0,11	0,58 \pm 0,20	4,58 \pm 0,40
1994	10	3,04 \pm 0,37	0,99 \pm 0,20	1,50 \pm 0,52	5,53 \pm 0,91
1998	6	3,86 \pm 0,31	0,84 \pm 0,13	1,05 \pm 0,46	5,75 \pm 0,59
2000	4	3,08 \pm 0,26	1,10 \pm 0,13	0,37 \pm 0,23	4,54 \pm 0,44
2005	0	1,44 \pm 0,51	1,74 \pm 0,32	0,88 \pm 0,47	4,05 \pm 0,70
Media		3,35 \pm 0,32	1,22 \pm 0,25	0,92 \pm 0,37	5,49 \pm 0,66

La fracción fotosintética (pinocha) presenta diferencias significativas entre los incendios de la cronosecuencia (Kruskal-Wallis, g.l.=6, $p < 0,001$). Estas diferencias se deben a la alta producción de esta fracción en el incendio de 1987 (hace 17 años) como vimos para la PPN total. Si repetimos el análisis eliminando los datos de este incendio, seguimos teniendo diferencias significativas (Kruskal-Wallis $p < 0,05$) que en este caso se dan entre el incendio más reciente y los ocurridos hace 6 y 14 años (test de Tukey, $p < 0,05$). De cualquier manera, se observa un patrón en el cual a medida que pasa el tiempo de incendio, aumenta la cantidad de acículas que caen hasta llegar a un máximo a los seis años después del incendio, con una producción de 3,40 t/ha año, a partir de donde el desfronde se mantiene más o menos constante en torno a las 3 t/ha año (Fig. 4.3).

Por otra parte, la fracción de sostén (ramas y corteza) también presenta diferencias significativas entre los distintos años de la cronosecuencia (Kruskal-Wallis, g.l.=6, $p < 0,01$). En esta ocasión, aunque el año 1987 una vez más es el que presenta los valores más altos de esta fracción, las diferencias significativas no se producen con el incendio más reciente, sino que esta vez son con el incendio de 1990 (ocurrido hace 14 años) (Fig. 4.4). Eliminando los datos del incendio ocurrido hace 17 años, las diferencias se producen entre el incendio más reciente y el ocurrido hace 14 años

(test de Tukey, $p < 0,05$). El patrón que sigue esta fracción es opuesto al de la fracción fotosintética, ya que la mayor cantidad de sostén se produce en el incendio más reciente, con 1,74 t/ha año, para luego disminuir y estabilizarse, con valores próximos a 1 t/ha año, entre el quinto y el sexto año después de haberse producido el incendio (Fig. 4.4).

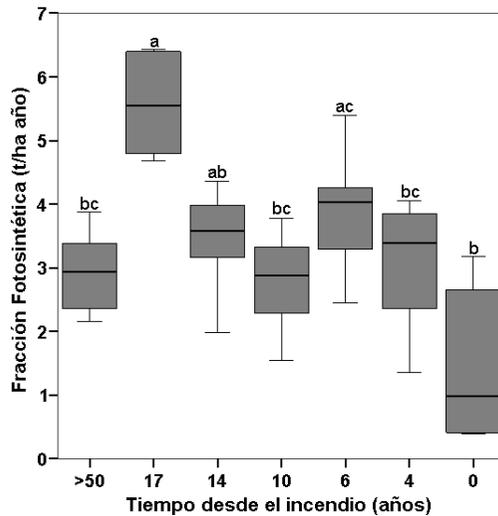


Figura 4.3. Variación de la fracción fotosintética a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre los años (test de Tukey, $p < 0,05$).

En cuanto a la fracción reproductora, que está constituida casi exclusivamente por las piñas, no se observan diferencias significativas entre los distintos incendios de la cronosecuencia (Kruskal-Wallis, g.l.=6 $p > 0,05$), ni siquiera eliminando el incendio de 1987 (Kruskal-Wallis, g.l.=5 $p > 0,05$), apareciendo una gran variabilidad en los datos sin un patrón definido a lo largo de la cronosecuencia (Fig.4.5).

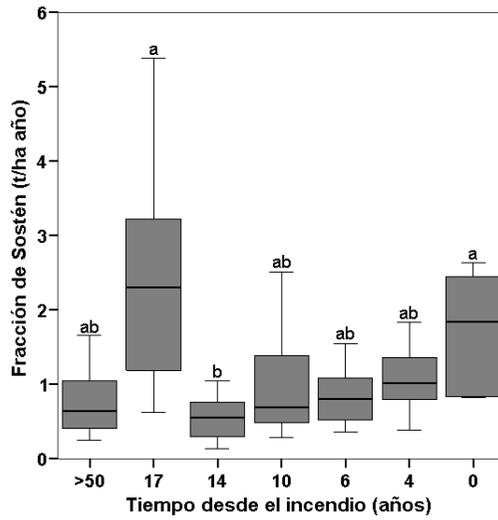


Figura 4.4. Variación de la fracción de sostén a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre los años (test de Tukey, $p < 0,05$).

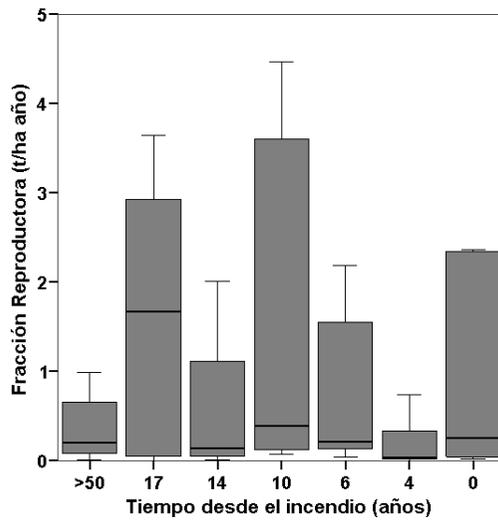


Figura 4.5. Variación de la fracción reproductora a lo largo de la cronosecuencia de fuegos.

La aportación porcentual de las diferentes fracciones que componen la producción primaria neta varía a lo largo de la cronosecuencia, aunque siempre es el tejido fotosintético la fracción más abundante, excepto en el incendio más reciente donde el mayor aporte se debe a la fracción de tejido de sostén con un 47,43%. La fracción reproductora es la que menos aporta a la PPN total en la mayoría de los años, aunque en el incendio más reciente, a los seis y a los diez años desde el incendio es la segunda fracción en importancia, con un 20,17%, un 17,86% y un 20,81% respectivamente, estando estos dos últimos años por delante de la sostén que aporta un 14,50% y un 18,47% respectivamente (Fig. 4.6). En cuanto a la aportación porcentual de la fracción de sostén, se observan diferencias significativas entre el incendio reciente, donde se produce la mayor caída de este tejido y el ocurrido hace 14 años donde se dan los aportes más bajos con tan sólo un 12,68% (test de Tukey, $p < 0,05$).

4.2. Variaciones interanuales de la PPN a lo largo del periodo de estudio (2004-2007)

El análisis de la PPN producida en cada uno de los años de estudio por separado, reveló que no existen diferencias significativas ni en la PPN total ni en ninguna de las fracciones por separado, para ninguno de los incendios de la cronosecuencia (Tabla 4.2), exceptuando para el incendio ocurrido en el año 1990, hace 14 años. En este incendio sí se observaron diferencias significativas en cuanto a la variación en la caída de la fracción fotosintética y la fracción sostén aunque luego el test a posteriori no encuentra dichas diferencias entre los tres años (año 1-2: $Z = -1,826$ $p > 0,05$; año 1-3: $Z = -1,826$ $p > 0,05$; año 2-3: $Z = -0,73$ $p > 0,05$). En todo caso es llamativo que en el incendio más reciente se produzca en el primer año un mayor aporte de las fracciones fotosintética y reproductora, mientras que en el segundo año es la fracción sostén la que mayor cantidad genera, siendo menor el aporte de la fracción fotosintética y casi nulo el aporte de la fracción reproductora, aunque ninguna de estas diferencias es significativa (Fig. 4.7, 4.8, 4.9 y 4.10).

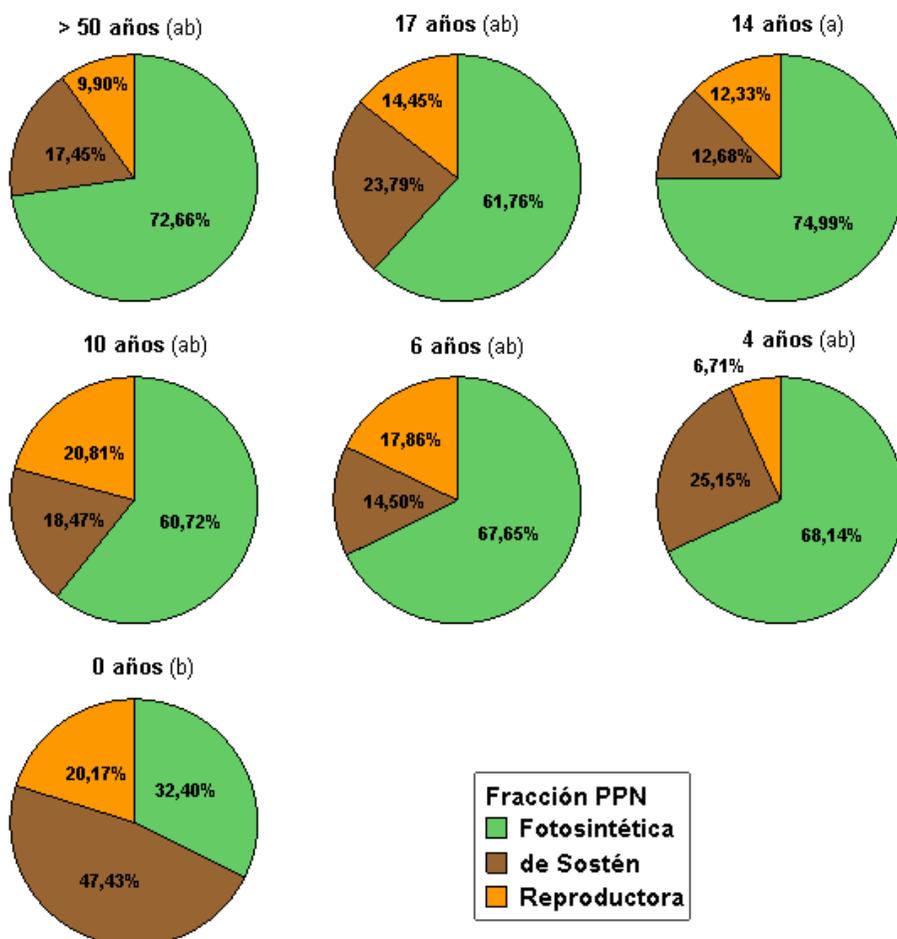


Figura 4.6. Aportación porcentual de cada una de las fracciones componentes de la PPN a lo largo del tiempo que ha pasado de los incendios de la cronosecuencia. Las diferentes letras indican diferencias significativas entre los incendios de la cronosecuencia (test de Tukey, $p < 0,05$).

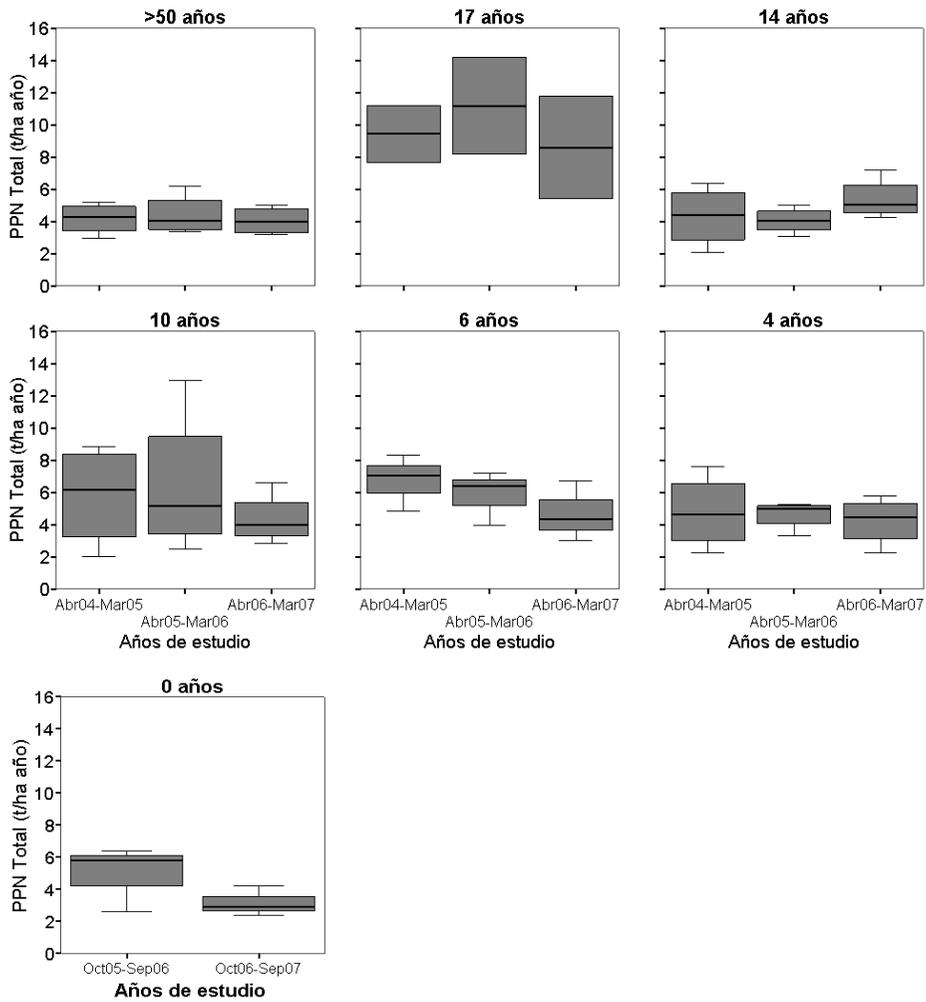


Figura 4.7. Variación de la PPN total entre los tres años de estudio (2004-2007), dos años en el caso del incendio más reciente (2005-2007), en cada uno de los incendio de la cronosecuencia.

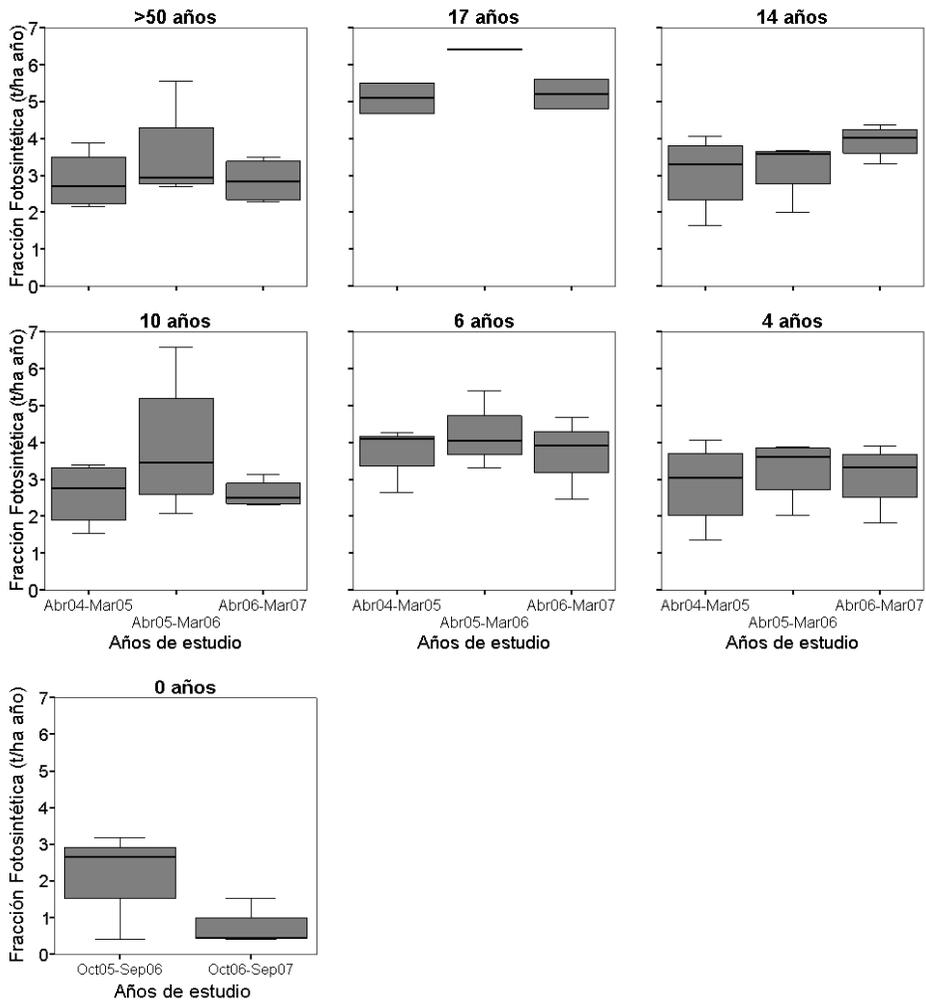


Figura 4.8. Variación de la fracción fotosintética entre los tres años de estudio (2004-2007), dos años en el caso del incendio más reciente (2005-2007), en cada uno de los incendios de la cronosecuencia.

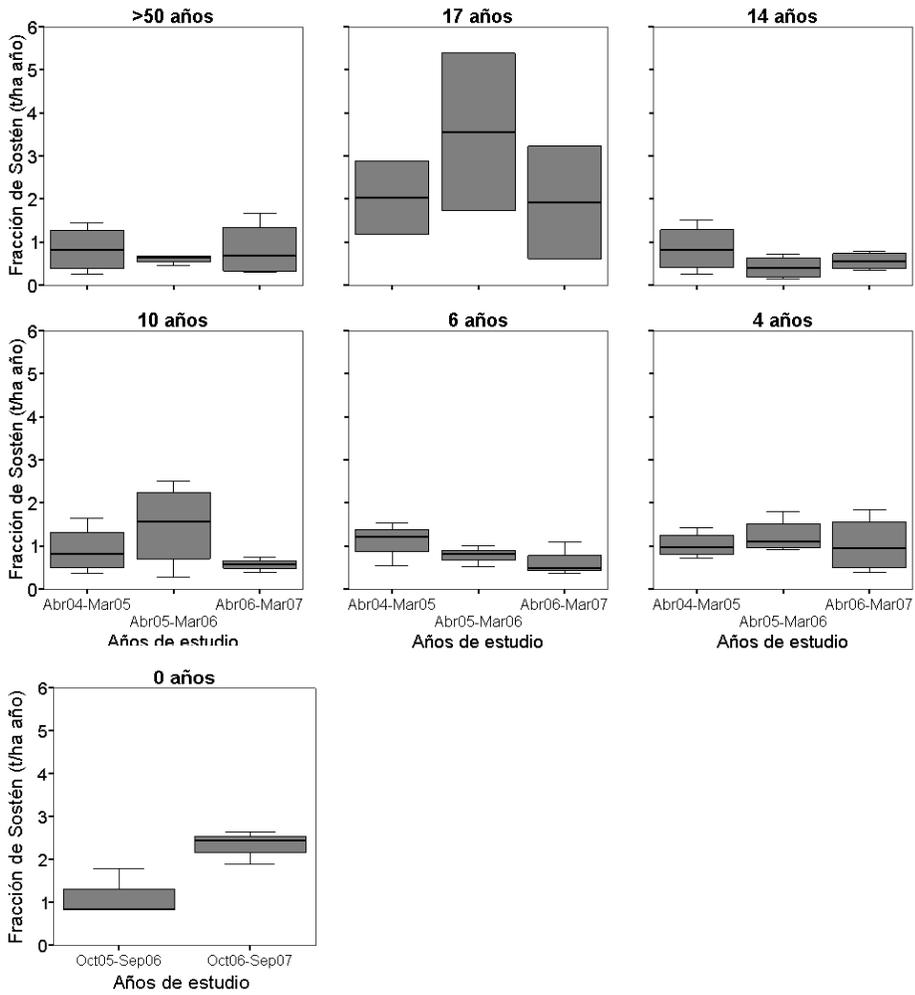


Figura 4.9. Variación de la fracción de sostén entre los tres años de estudio (2004-2007), dos años en el caso del incendio más reciente (2005-2007), en cada uno de los incendio de la cronosecuencia.

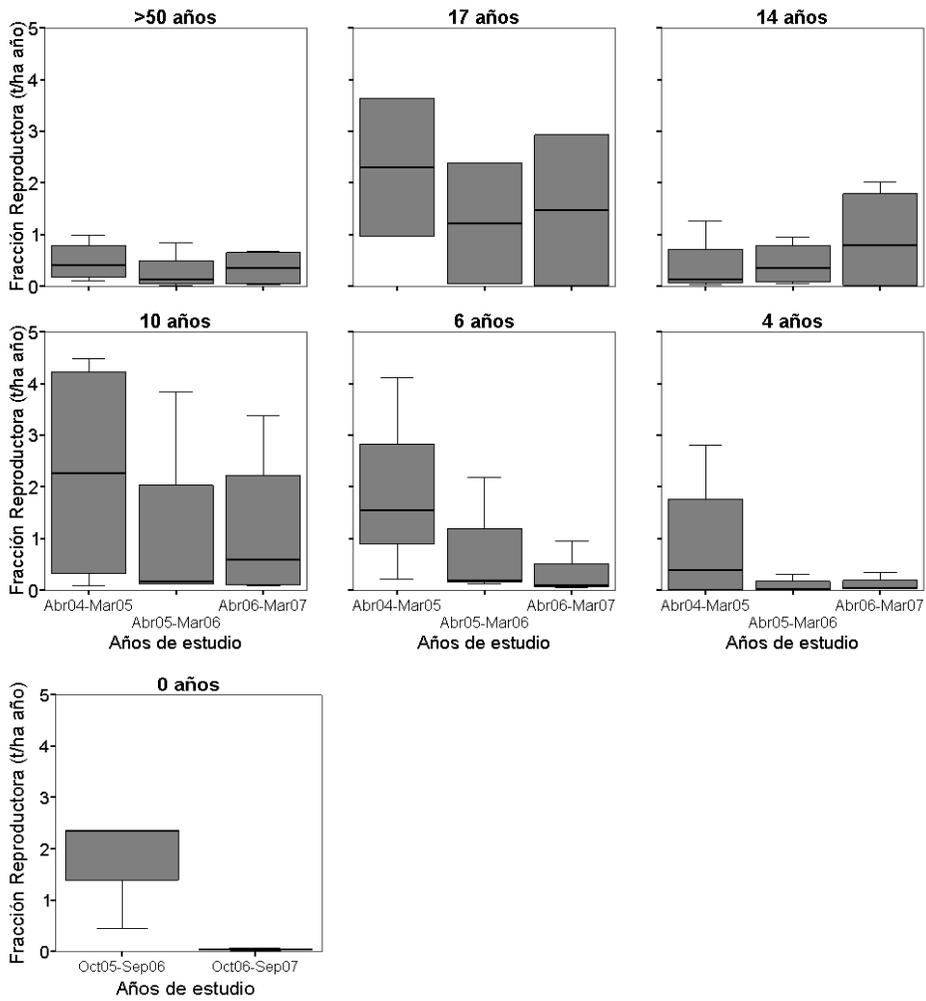


Figura 4.10. Variación de la fracción reproductora entre los tres años de estudio (2004-2007), dos años en el caso del incendio más reciente (2005-2007), en cada uno de los incendio de la conrosecuencia.

Tabla 4.2. Comparación entre los distintos años de muestreo (2004-2007 ó 2005-2007 para el incendio más reciente) en cada uno de los incendios de la cronosecuencia. Q=estadístico del test de Friedman, excepto para el año 2005 donde se usó un test de Wilcoxon por sólo haber dos años de estudio. Sig= significación del test de Monte Carlos (95%, 10.000 permutaciones), ^a =resultados del test de Wilcoxon. Los valores en negrita corresponden a los resultados significativos ($p < 0,05$).

Año incendio	Fracción											
	Fotosintético			Sostén			Reproductor			PPN Total		
	n	Q	Sig.	n	Q	Sig.	n	Q	Sig.	n	Q	Sig.
Control	4	2	0,44	4	0	1	4	2	0,43	4	0,5	0,93
1987	2	3	0,50	2	3	0,50	2	3	0,50	2	3	0,49
1990	4	6,5	0,04	4	6,5	0,04	4	0,5	0,93	4	3,5	0,27
1994	4	3,5	0,27	4	1,5	0,64	4	2	0,43	4	1,5	0,65
1998	3	0,67	0,94	3	2,67	0,36	3	4,67	0,20	3	4,67	0,20
2000	4	1,5	0,65	4	0	1	4	2	0,43	4	1,5	0,65
2005	3	-1,07 ^a	0,50	3	-1,60 ^a	0,25	3	-1,60 ^a	0,25	3	-1,07 ^a	0,50

Las diferencias más notables en cuanto a las fracciones que componen la PPN se producen entre los años de estudio del último incendio. Mientras que el primer año (octubre 05-septiembre 06) el mayor aporte es debido a la caída de acículas, con un 36,88%, seguido de la fracción reproductora con un 31,75%, el segundo año (octubre 06-septiembre 07) el mayor aporte es debido a la fracción sostén, con un 75,46%, seguida de la fotosintética con un 23,02% y viéndose la reproductora reducida drásticamente a un 1,52% (Fig 4.11). Aún así, el análisis estadístico de las fracciones entre los dos años, no encuentra diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

Sin embargo, para el resto de incendios no se aprecian cambios tan bruscos entre los tres años de estudio en cuanto a las proporciones de caída de cada una de las fracciones que componen la PPN. Sí es cierto que el primer año de estudio, de abril 04 a marzo 05, la proporción de caída de la fracción fotosintética es menor en todos los incendios con respecto a los otros dos años de estudio, aunque estas diferencias no son significativas (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). El bajón observado por la fracción

fotosintética se ve compensado en parte por la fracción reproductora que en este primer año de estudio presenta las mayores proporciones con respecto a la PPN, menos en el incendio de hace 14 años (Fig.4.12).

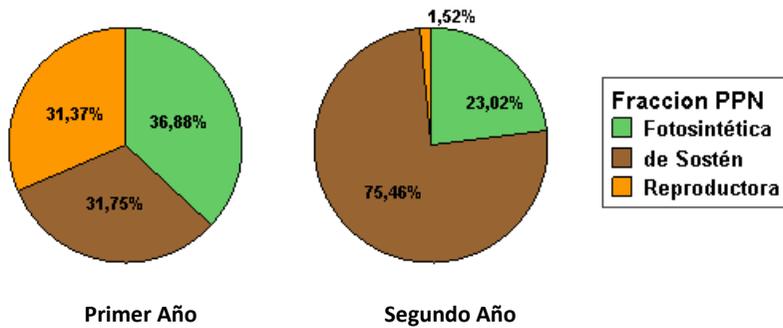


Figura 4.11. Aportación porcentual de cada una de las fracciones que componen la PPN en los dos años de estudio del incendio más reciente de la cronosecuencia.

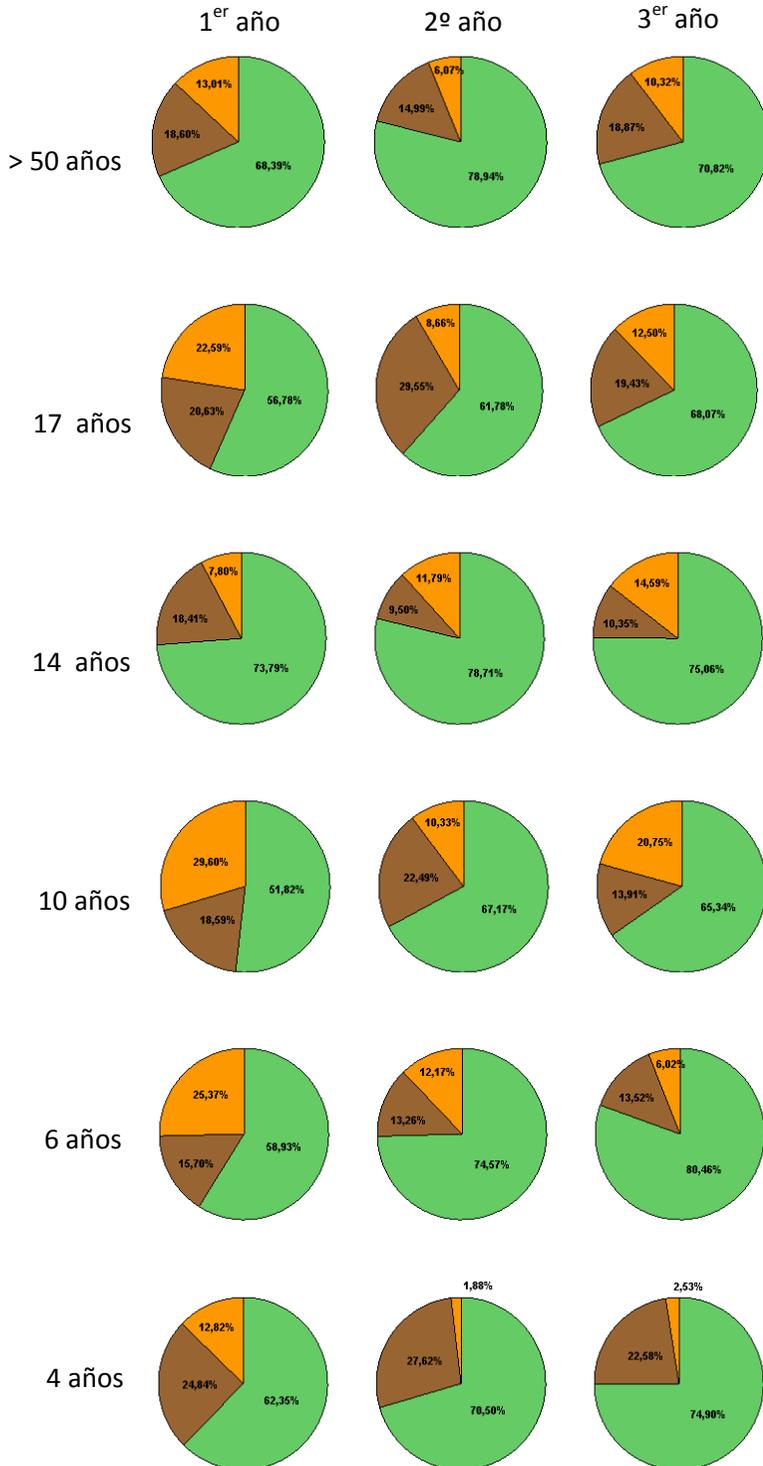


Figura 4.12. Aportación porcentual de cada una de las fracciones que componen la PPN en los tres años de estudio de los incendios más antiguos que componen la cronosecuencia.

Si comparamos las fracciones de producción en cada año de estudio por separado entre los incendios de la cronosecuencia, observamos que durante el primer año de muestreo, cuando todavía no había ocurrido el incendio del 2005, no se dan diferencias significativas entre los distintos incendios (Kruskal-Wallis, g.l.=5 $p>0,05$), ni para la PPN total, ni para ninguna de sus fracciones (Fig. 4.13).

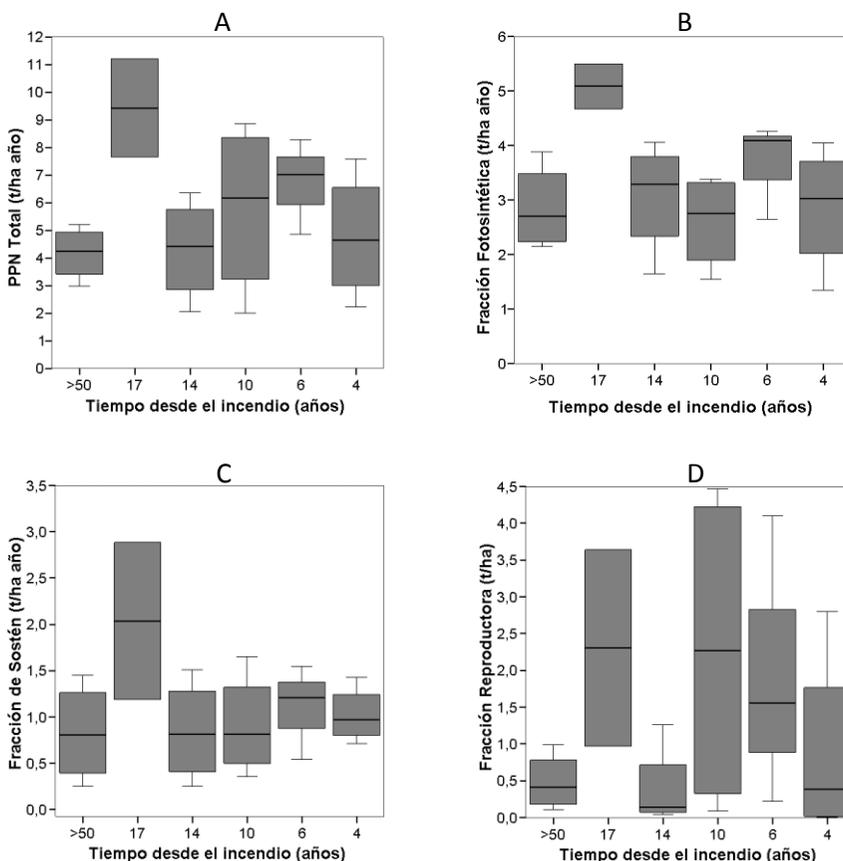


Figura 4.13. Variación de la PPN total (a) y las diferentes fracciones del desfronde, fotosintética (b), de sostén (c) y reproductora (d), en el primer año de estudio (abril 04 a marzo 05) para cada uno de los incendios de la cronosecuencia.

El análisis estadístico inicial de los datos correspondientes al segundo año de muestreo, que corresponde con el primer año de estudio del incendio del 2005, reveló que únicamente existen diferencias significativas a lo largo de la cronosecuencia en cuanto a la fracción sostén se refiere (Kruskal-Wallis, $p > 0,011$), pero al aplicar el test *a posteriori*, dichas diferencias dejan de ser significativas (Test de Tukey, $p > 0,05$). Sí se aprecia una tendencia de la fracción fotosintética a aumentar desde el último incendio hacia el resto de la cronosecuencia, mientras que la fracción reproductora experimenta un efecto contrario a la fotosintética, con un aumento de su caída en el incendio más reciente (Fig.4.14).

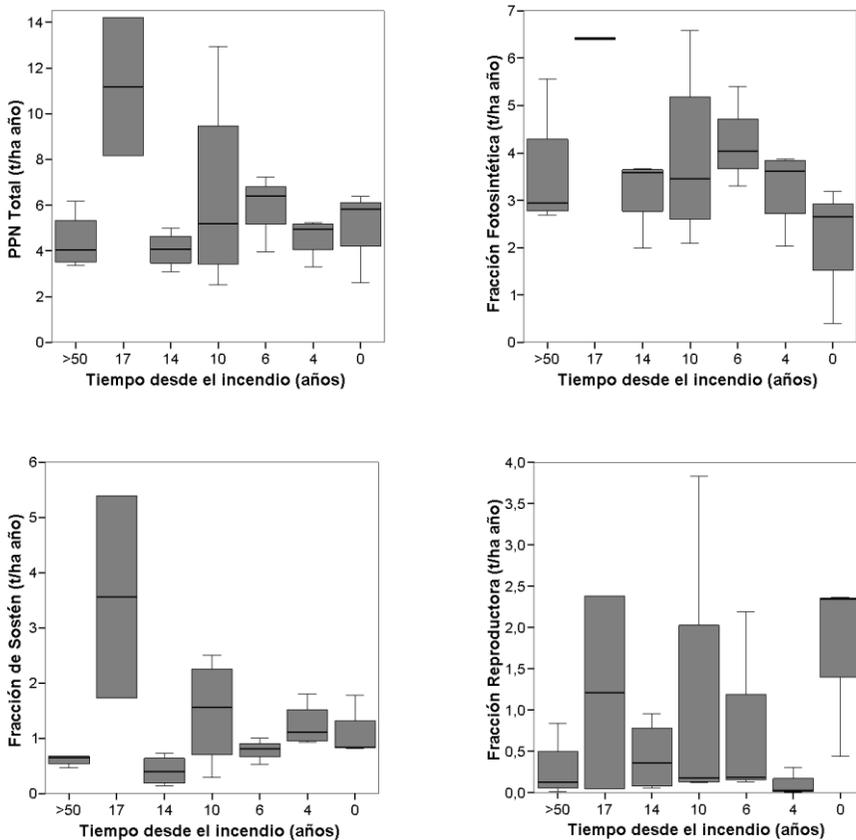


Figura 4.14. Variación de la PPN total y las diferentes fracciones del desfronde en el segundo año de estudio (abril 05 a marzo 06, octubre 05 a septiembre 06 para el incendio más reciente) en cada uno de los incendios de la cronosecuencia.

A los tres años del seguimiento, correspondiente con el segundo año de estudio del incendio del 2005, se observan diferencias significativas en la fracción fotosintética (test de Tukey, $p < 0,05$), a lo largo de la cronosecuencia, con los valores más bajos en el incendio más reciente. Sin embargo, en esta fecha la fracción sostén en el año 0 junto con la del incendio de hace 17 años son las que presentan los valores más altos, apareciendo una tendencia descendente de la fracción sostén a medida que pasa el tiempo desde el incendio, alterada por el incendio ocurrido hace 17 años (Fig. 4.15).

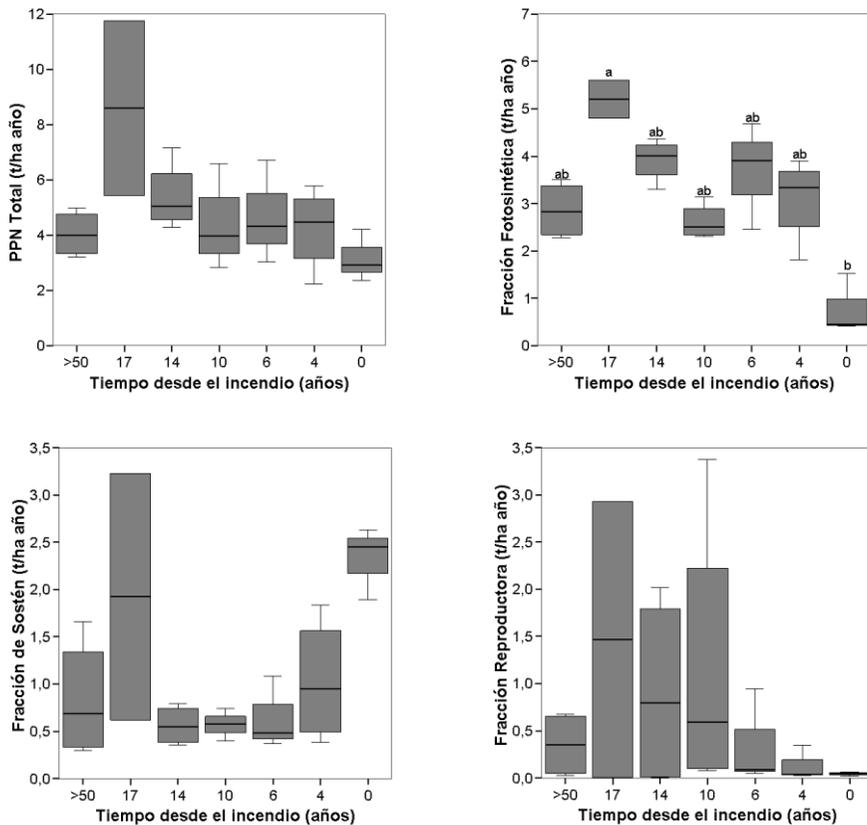


Figura 4.15. Variación de la PPN Total y las diferentes fracciones del desfronde en el tercer año de estudio (abril 06 a marzo 07, octubre 06 a septiembre 07 para el incendio más reciente) para cada uno de los incendios de la cronosecuencia. Barras con la misma letra no son diferentes significativamente ($p < 0,05$).

4.3. Variaciones estacionales entre los distintos incendios de la cronosecuencia

La distribución estacional a lo largo de los años del estudio de la PPN total se mantuvo constante en los incendios más antiguos de la cronosecuencia, con aumentos de desfronde en primavera y verano, para disminuir en otoño e invierno, es decir, puede observarse claramente la existencia a lo largo de los tres años de seguimiento de un pico estival y de un valle invernal en la evolución del desfronde (Fig.4.16). Este patrón se alteró, sin embargo, para el último incendio, produciéndose las mayores capturas en los primeros meses del año en ambos años de muestreo.

Las distintas fracciones de desfronde mostraron pautas estacionales diferenciadas a lo largo de toda la cronosecuencia, pero cada fracción mostró el mismo patrón en los incendios más antiguos pero diferente con el incendio del 2005.

La fracción fotosintética sigue un patrón similar a la PPN total a lo largo del estudio, algo de esperar en la medida que es su componente mayoritario, con un máximo de caída de acículas en la estación estival (primavera-verano) y un descenso pronunciado en la estación invernal (otoño-invierno) (Fig. 4.17). En el caso del incendio más reciente, se produce un desfase en cuanto al patrón observado en el resto de la cronosecuencia, produciéndose la mayor caída de acículas en la estación de otoño, inmediatamente después del incendio, llegando al mínimo en otoño del siguiente año. Durante el segundo año el patrón se revierte sincronizándose con el resto de años de la cronosecuencia, pero en cantidades muy inferiores en cuanto al desfronde en época estival.

La fracción sostén, caracterizada fundamentalmente por ramas y trozos de corteza, presenta su máximo de caída durante el otoño e invierno y sus mínimos durante el verano a lo largo del tiempo de estudio y para todos los años de la cronosecuencia, sin apreciarse un desfase del incendio más reciente como ocurre con la fracción fotosintética (Fig.4.18). En el último año de estudio se produce una variación con respecto a los años anteriores alcanzándose el máximo de caída de sostén en la recolección perteneciente al invierno.

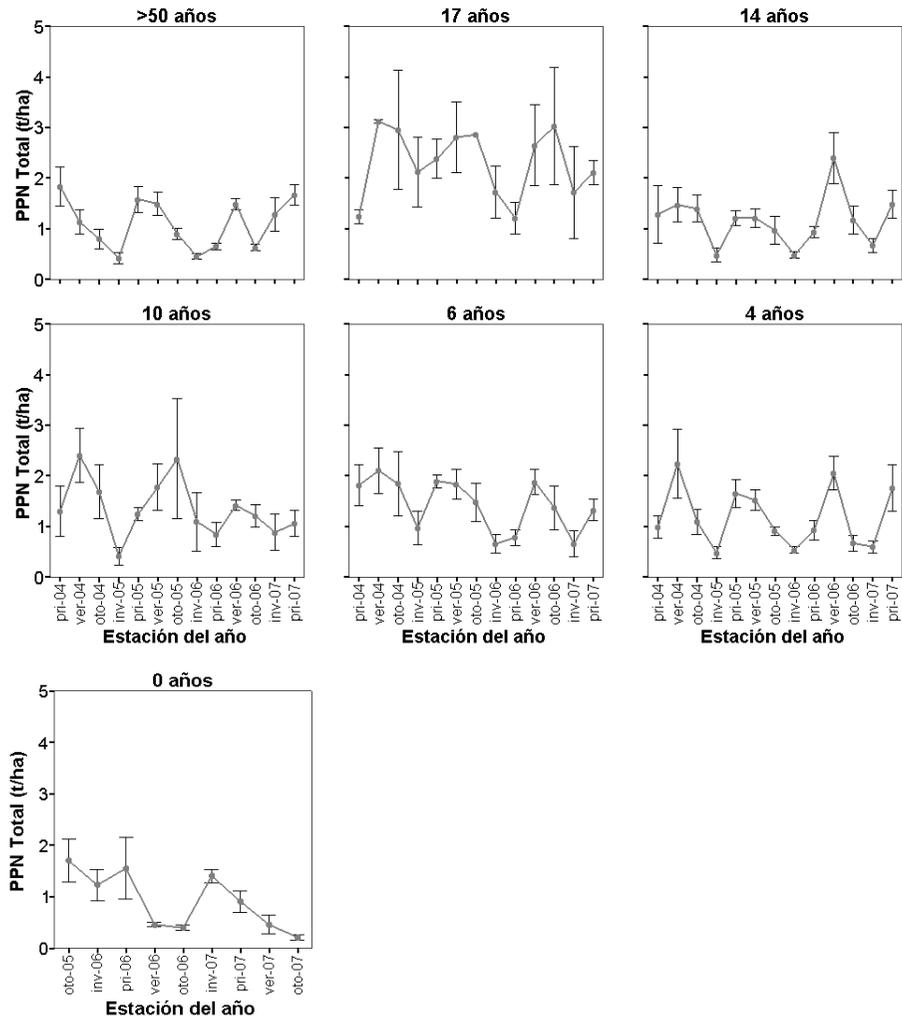


Figura 4.16. Variación de la PPN total durante las estaciones anuales a lo largo de los años de recogida del desfronde. Los datos representan la media \pm error típico.

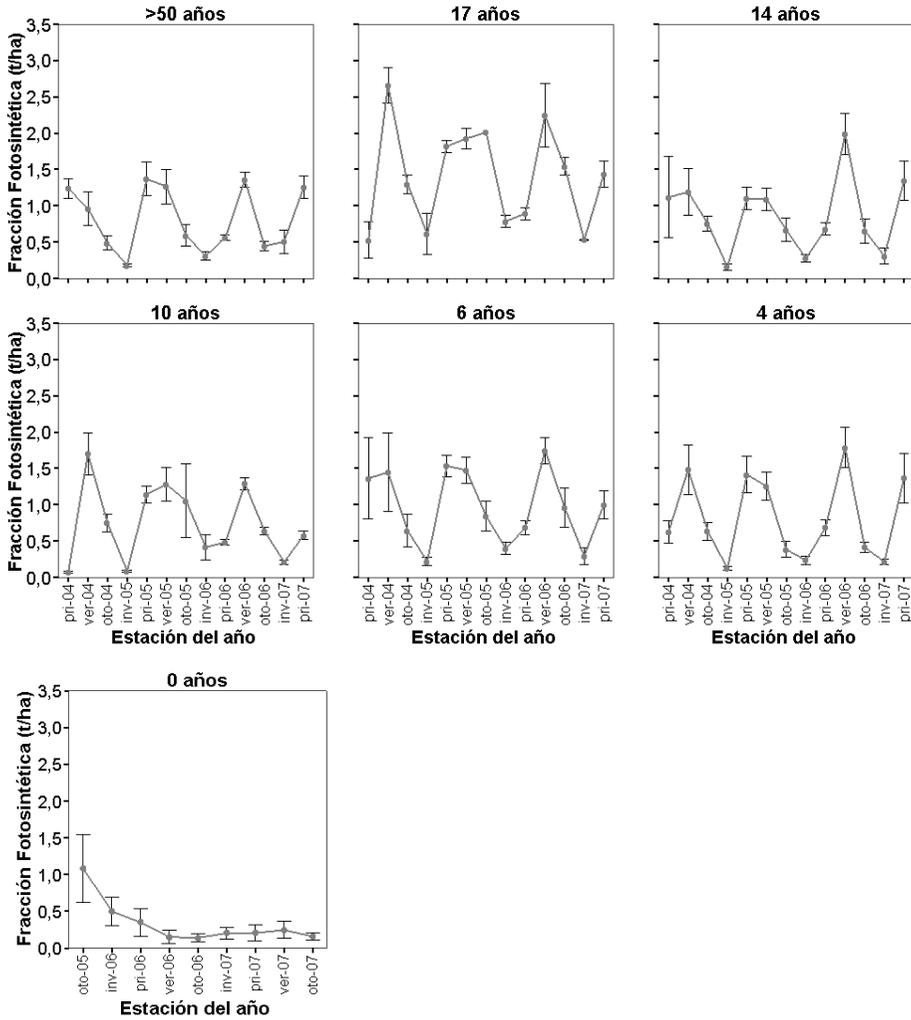


Figura 4.17. Variación de la fracción fotosintética durante las estaciones anuales a lo largo del periodo de recogida del desfronde. Los datos representan la media \pm error típico.

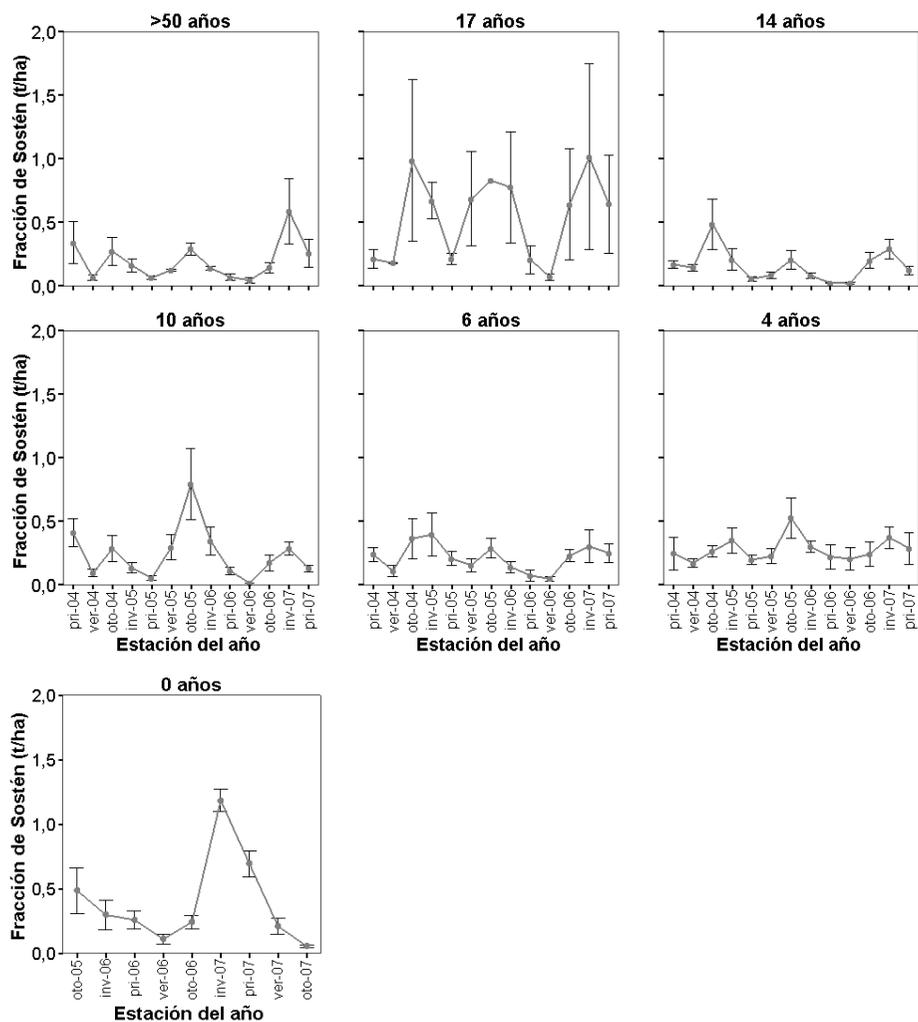


Figura 4.18. Variación de la fracción sostén durante las estaciones anuales a lo largo del periodo de recogida del desfronde. Los datos representan la media \pm error típico.

Por último, la fracción reproductora es la que tiene un patrón menos definido a lo largo de la cronosecuencia, aunque presenta una tendencia según la cual los mayores valores corresponden con la caída que se produce en verano y otoño. En cada incendio de la cronosecuencia las mayores caídas de tejido reproductor se producen en las mismas fechas, durante los tres años de estudio. Sin embargo, en el incendio más reciente se produce un gran aporte de la fracción reproductora durante la primavera del primer año, siendo casi nula dicha aportación en el segundo año de estudio (Fig. 4.19).

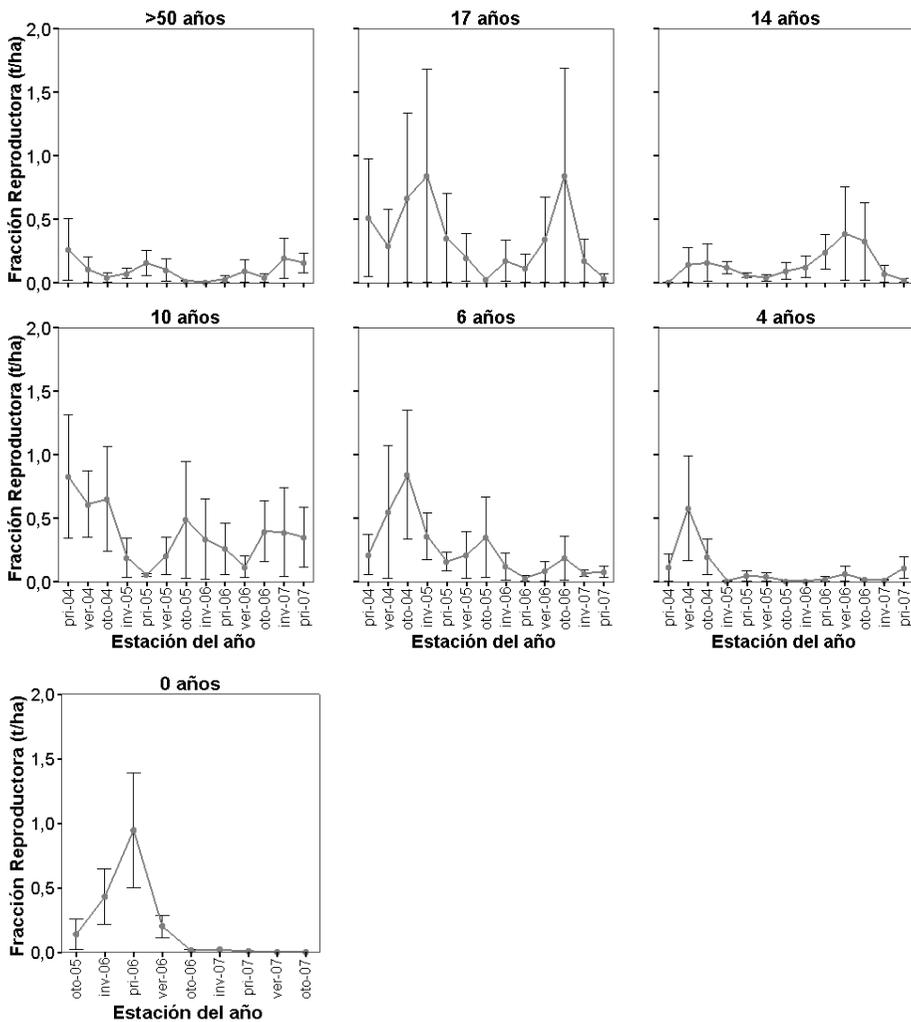


Figura 4.19. Variación de la fracción reproductora durante las estaciones anuales a lo largo del periodo de recogida del desfronde. Los datos representan la media \pm error típico.

4.4. Relación de la PPN total y sus fracciones con las características estructurales de las parcelas de la cronosecuencia de incendios

En cuanto a la relación entre la producción primaria neta y las diferentes características estructurales de las zonas de estudio, únicamente la cobertura de la bóveda presenta una correlación significativa con la PPN total (coef. correlación=0,681; $p<0,01$), siendo las correlaciones de la PPN con el resto de parámetros estructurales no significativas (Tabla 4.3).

Lo mismo sucede para las correlaciones entre los parámetros estructurales de las zonas de estudio y las diferentes fracciones de la producción primaria neta, donde la cobertura de la bóveda únicamente presenta correlación significativa con la fracción fotosintética (coef. correlación=0,662; $p<0,01$), mientras que la edad geológica de la zona incendiada está relacionada con la caída de fracción sostén (coef. correlación=0,413; $p<0,05$).

Tabla 4.3. Coeficiente de Correlación de Spearman entre la PPN y sus fracciones con respecto a las variables estructurales de la parcela. $n=24$; * = $p<0,05$; ** = $p<0,01$. Sólo se representan los valores significativos.

	Fracción			PPN total
	Fotosintética	de Sostén	Reproductora	
Tiempo desde el incendio	-	-	-	-
Pendiente	-	-	-	-
Altitud	-	-	-	-
Exposición	-	-	-	-
Edad geológica	-	0,413*	-	-
Cobertura bóveda	0,662**	-	-	0,681**
Área basal	-	-	-	-
Altura arbórea	-	-	-	-
Densidad arbórea	-	-	-	-

5. Discusión

5.1. Variación de la PPN a lo largo de la cronosecuencia

Los valores de PPN aérea obtenidos en la cronosecuencia a lo largo de tres años de estudio dejan algunos elementos de interés. En primer lugar, destaca el hecho de que una de las edades de la cronosecuencia, la correspondiente al incendio de 1987 (o lo que es lo mismo, 17 años después del último incendio sufrido) presenta unos valores de producción que llegan a duplicar las estimaciones del resto de las edades (ver Tabla 1), incluidas las del incendio más reciente y del más antiguo (control). Este hecho condiciona por completo los resultados que hemos obtenido, pues hace que existan diferencias significativas entre la PPN obtenida para las diferentes las edades, sin que existan cuando esta edad se elimina del análisis. Las causas de la elevada PPN que se obtiene en esta localidad, abrumadoramente superior a la del resto de edades, nos son desconocidas, aunque es evidente que están ligadas bien a la calidad del hábitat que ocupa este pinar o a la historia de la localidad, pero en ningún caso al tiempo transcurrido desde el último incendio. La base de esta diferencia estriba tanto en el compartimento fotosintético de la PPN como en el de sostén, no aportando la fracción reproductora significativamente más que el resto de las parcelas. Como vimos en el capítulo anterior, esta misma localidad presenta los valores de DAP y de cobertura de la bóveda más elevados, valores que son también debidos a la alta fertilidad de la localidad y que están obviamente correlacionados con la PPN.

La variación de la fracción fotosintética de la PPN a lo largo de la cronosecuencia muestra un patrón similar al conjunto de la PPN aérea, aunque con diferencias entre localidades aún más marcadas que en el caso anterior. Es decir, existen diferencias significativas en la PPN entre las localidades analizadas, pero estas diferencias no responden al lapso de tiempo transcurrido desde el último incendio, sino de nuevo a la fertilidad del suelo. No obstante, y a diferencia del caso anterior, la pinocha caída sí parece aumentar los primeros años tras el incendio para luego estabilizarse a partir del sexto año tras el incendio. De nuevo la localidad 1987 (pista de La Barquita) produce la mayor cantidad de pinocha, claramente por encima del resto, y

la recién quemada la menor, algo lógico si consideramos que en su mayor parte las acículas desaparecieron quemadas tras el incendio y en los primeros años el pinar está empezando a vestirse de nuevo, lenta pero ininterrumpidamente, de acículas.

Por su parte, la fracción de sostén de la PPN, es decir, las ramas, ramitas y trozos de corteza, muestra una tendencia contraria a la observada con la pinocha, es decir tiende a disminuir, aunque no significativamente, con el tiempo transcurrido desde el último incendio, una tendencia solo rota por las parcelas de 1987 que los valores más altos de PPN de sostén.

Los valores altos de producción de tejido de sostén recogidos en el incendio más reciente (1,74 t/ha año), deben de interpretarse como el efecto del fuego pasado que provoca la caída al invierno siguiente de las partes del pino soflamadas el año anterior, por lo que en realidad no es tejido de sostén producido en el tiempo de estudio, sino recogido en el tiempo de estudio, que ya había sido producido y afectado por el fuego. Precisamente este hecho hace que la composición en fracciones de la PPN del incendio más reciente difiera de la mostrada por el resto de los incendios, pues en el primero el aporte de tejido de sostén es mayor que el de tejido fotosintético, patrón que sólo ocurre en este caso, es decir, inmediatamente tras el incendio, por las razones que hemos visto. Por último, la evolución de la fracción reproductora de la PPN a lo largo de la cronosecuencia ni presenta diferencias significativas entre localidades ni muestra correlación alguna con los parámetros analizados.

Aunque cabría esperar una disminución significativa en cuanto a la PPN justo después del incendio, debido a la eliminación de la mayor parte de la cobertura arbórea, sin embargo, este efecto se ve mitigado desde la primera recogida de material, al cuarto mes después del incendio. El hecho de que no existan diferencias en la PPN total entre el incendio más reciente y el resto de incendios de la cronosecuencia, se puede explicar si observamos cómo se comportan cada una de las fracciones por separado a lo largo de la cronosecuencia.

Al contrario de lo que ocurre con la PPN total, el fuego sí produce un efecto sobre las fracciones fotosintética y de sostén. El tejido fotosintético, disminuye porque el fuego consume las copas de los pinos, aunque estos efectos se ven mitigados en un corto espacio de tiempo, cuatro años después del incendio, gracias a la alta capacidad rebrotadora que presenta esta especie, aproximadamente tres meses después del incendio se empiezan a ver los rebrotes a lo largo del tronco y las ramas (Höllermann, 2000; observación personal). Por el contrario, el aporte del tejido de sostén es mayor en los primeros años después del incendio que en los incendios más antiguos porque queda más expuesto a los vientos ya que se pierde la protección de la bóveda y las ramas que han muerto debido al fuego se desprenden en un proceso similar a la autopoda.

Estos patrones opuestos que presentan las fracciones fotosintéticas y de sostén después de un incendio, hacen que se compensen unas a las otras de manera que no se puede apreciar ningún efecto a nivel de PPN total.

El aporte de materia debido al desfronde es fundamental para el reciclaje de los nutrientes en el ecosistema. La cantidad media de materia aportada por el desfronde en los pinares de La Palma, es mayor que la descrita en otros estudios similares para pinares en el continente europeo (Tabla 4.4).

Tabla 4.4. Producción primaria neta (t/ ha año) de distintas especies de pino.

Especies	PPN Total	País	Autor
<i>Pinus brutia</i>	3,4	Líbano	Dannaoui, 1981
<i>Pinus halepensis</i>	1,5	Grecia	Radea, 1989
<i>Pinus halepensis</i>	4,1	Francia	Rapp, 1984
<i>Pinus halepensis</i>	5,3	Grecia	Marmari, 1991
<i>Pinus halepensis</i>	2,5-3,4	España	García-Plé <i>et al.</i> , 1995
<i>Pinus pinaster</i>	1,42	Grecia	Kavvadias <i>et al.</i> , 2001
<i>Pinus pinaster</i>	1,8	España Central	Hernández <i>et al.</i> , 1992
<i>Pinus pinaster</i> ssp. <i>mediterranea</i>	4,6	SE de Francia	Kurz <i>et al.</i> , 2000
<i>Pinus pinea</i>	0,8	Francia	Rapp, 1984
<i>Pinus pinea</i>	2,4	España	Hernández <i>et al.</i> , 1992
<i>Pinus pinea</i>	4	Líbano	Dannaoui, 1981
<i>Pinus sylvestris</i>	3,3	NE de la Península Ibérica	Pausas, 1997
<i>Pinus sylvestris</i>	4,8	Inglaterra	Kendrick, 1958
<i>Pinus canariensis</i>	8,2	Tenerife (pinar a barlovento)	Fernández-Palacios <i>et al.</i> , 1992
<i>Pinus canariensis</i>	5,5	La Palma	Este trabajo

Sin embargo, este valor es inferior que el observado para el mismo tipo de pinar en la isla de Tenerife, con 8,23 t/ ha año (Fernández-Palacios *et al.*, 1992) aunque se trataba de un pinar a barlovento, caracterizado por una biomasa importante y un sotobosque denso.

Pausas *et al.* (1994) sugieren que la variación en la cantidad de desfronde en *Pinus sylvestris* es mayor a latitudes bajas que a latitudes altas debida a la mayor heterogeneidad espacial y temporal (por ejemplo, en el clima y topografía) en

latitudes bajas en Europa. El mismo patrón es encontrado por Berg *et al.* (1993) a lo largo de un transecto a través de pinares de distintas especies por toda Europa. Los datos obtenidos para el pinar de La Palma (que oscilan entre 4,21 y 9,74 tn/ha año para diferentes estaciones de pinar maduro) están en concordancia con esta teoría puesto que no solamente son los pinares más meridionales de los incluidos en la tabla, sino porque además la propia naturaleza volcánica y abrupta orografía del territorio insular hace que se den una serie de variaciones dentro de las parcelas analizadas en términos de altitud, exposición, pendiente y antigüedad del sustrato, que hacen oscilar en gran medida la PPN evaluada.

La fracción que mayor aportación realiza a la PPN es la correspondiente a las acículas con un 65,18 %, superior a la observada para la isla de Tenerife, 55 % (Fernández-Palacios *et al.*, 1992), pero inferiores a las estimadas para otros bosques de pinos europeos (Dannaoui, 1981; Rapp, 1984; Radea, 1989; Marmari, 1991). Estas diferencias se podrían explicar desde el punto de vista de las características de las estaciones de estudio, tanto climáticas como de calidad del suelo. Varios estudios han encontrado una relación entre las condiciones de sequía durante la estación de crecimiento y la caída de acículas en diferentes bosques de coníferas (Kumar Das y Ramakrishnan, 1985; Hennessey *et al.*, 1992). El hecho de que las temperaturas de las Islas Canarias, aún siendo clima mediterráneo, sean más suaves, con unos intervalos entre estación seca y húmeda menos acusados que en el continente, podría explicar la diferencia entre las proporciones de caída de acículas del pinar canario respecto a los pinares de Europa. Por otro lado, también hay estudios que relacionan el desfronde con la calidad del suelo. En los estudios realizados por Berg *et al.* (1993) y Albrektson (1988) sobre el desfronde en pino escocés, *Pinus sylvestris*, se observa como la caída de acículas es menor en zonas deficientes en nutrientes. Según Durán *et al.* (2008) los suelos en los que se encuentran los pinares en La Palma presentan una deficiencia en nutrientes, sobre todo en nitrógeno, por lo que también podría estar influyendo en la cantidad de desfronde que ocurre en el pinar canario.

5.2. Variación interanual de la PPN y de sus fracciones componentes

Los valores que adquieren los diferentes componentes de la PPN en los tres años de seguimiento deberían en principio de ser un reflejo de las condiciones climáticas de dichos años, salvo las del incendio más reciente que en realidad, al menos durante los primeros años, presenta un patrón más independiente del clima y más ligado a las consecuencias del incendio. Por ejemplo, ello se evidencia en la caída de piñas serótinas o del tejido foliar y de sostén soflamado por el fuego y que tenderá a ocurrir con las tormentas del primer invierno, pero con una drástica reducción en el aporte reproductor los siguientes años debido a que la producción de nuevas piñas es un proceso que comienza tras el incendio y lógicamente requiere de más tiempo. Los pinares con edades tras el último incendio que superen ese lapso aportarán siempre tejido reproductor a la PPN, aunque en cantidad variable dependiendo de las condiciones del año en curso.

106

De hecho, en las parcelas que representan al incendio más reciente, el primer año después del incendio, se recoge una mayor proporción de tejido foliar y reproductor de la PPN con respecto al segundo año, cuando es el tejido de sostén el que más aporta de las tres fracciones. La cantidad de tejido fotosintético del primer año se debe a las acículas que quedaron soflamadas. En muchos pinos, el fuego no consume todas las acículas, pero las que quedan mueren por el efecto térmico y van cayendo poco a poco durante los primeros meses después del incendio, ayudadas por la acción del viento. Durante el segundo año el tejido fotosintético disminuye, ya que no quedan acículas soflamadas y las acículas generadas por los rebrotes aún no están maduras. En el caso de la fracción reproductora, la alta proporción durante el primer año se debe a la apertura de las piñas serotinas después del fuego. El calor generado por el fuego elimina el sellado resinoso de estas piñas, provocando una liberación masiva de semillas a corto plazo.

Por otro lado, los efectos sobre el tejido de sostén son similares a los del fotosintético. Parte de las ramas más gruesas, son quemadas pero no consumidas completamente, mientras que algunas ramas finas que no son alcanzadas

directamente por el fuego pueden quedar soflamadas. Igual que en el caso de las acículas, estas ramas caerán con el tiempo en un proceso similar a la autopoda (Climent *et al.*, 2004), aunque lleva más tiempo desprenderse de las ramas que de las acículas. En este caso los vientos también ayudan a desprender las ramas lo que explica que los mayores valores se alcancen en invierno especialmente durante el segundo año después del incendio.

Por otra parte, años de inviernos ricos en tormentas aportarán mayor fracción de sostén a la PPN (aunque también de piñas que caen aún verdes), mientras que en años cálidos la proporción de tejido reproductor, es decir piñas y piñones debería de ser mayor, pues éstas se abren liberando los piñones con la sequedad ambiental. Los valores más altos de tejido reproductor caídos durante el primer año de estudio respecto al segundo y al tercero, han de interpretarse en esta clave.

La variabilidad observada entre los dos primeros años después del fuego en el incendio reciente contrasta con la estabilidad observada para el resto de incendios. A partir del incendio ocurrido hace cuatro años, los valores se mantienen constantes tanto entre los años de estudio, como a lo largo de la cronosecuencia, sin ninguna tendencia clara.

Los altos porcentajes de tejido reproductor y sostén observados para el primer y segundo año de estudio respectivamente del incendio más reciente, son altos incluso con respecto al resto de incendios. Sin embargo, el aporte de tejido fotosintético por las acículas soflamadas durante el primer año, aunque destaca dentro del mismo incendio, sigue siendo muy inferior a la producción fotosintética de zonas con la copa desarrollada.

En nuestro análisis no se obtienen diferencias significativas en los valores de la PPN obtenidos para ninguna de las edades de la cronosecuencia durante los tres años de seguimiento, ni, salvo con una excepción, en sus componentes constituyentes, lo cual básicamente habla de la existencia de cierta una estabilidad interanual, propia de ecosistemas maduros.

A la vista de los resultados, damos respuesta a las dos primeras hipótesis de partida, las cuales se cumplen en el caso de la fracción fotosintética, que sufre una disminución drástica a corto plazo después del incendio, recuperándose y estabilizándose aproximadamente tras cuatro años de ocurrido el incendio. Sin embargo, para las fracciones de sostén y reproductora no se cumple lo esperado sino que ocurre justo lo contrario, un aumento a corto plazo que luego se recupera aproximadamente a los cuatro años. Es decir, para estos tejidos se rechaza la primera hipótesis pero se cumple la segunda. Por último, en el caso de la PPN total no se encontró variación alguna debida al fuego, probablemente debida a la compensación de las pérdidas de tejido fotosintético con las ganancias en tejido de sostén y reproductor. Por lo tanto, se rechazan ambas hipótesis para el conjunto de la PPN.

5.3. Variación intraanual de la PPN y de sus fracciones componentes

108

La evolución de la PPN a lo largo del lapso temporal del estudio muestra un perfil de picos y valles típico de los ecosistemas sometidos a cambios estacionales importantes en las condiciones de temperatura y precipitación, como ocurre en Canarias debido a su clima mediterráneo caracterizado por veranos secos e inviernos húmedos. En la estacionalidad de la PPN aérea total los picos estivales detectados en los tres años de seguimiento están claramente relacionados con la caída de acículas debida al stress hídrico del verano, al igual que pasa con otros pinares de Canarias (Fernández-Palacios *et al.*, 1992) o pinares propios de climas mediterráneos (Pausas *et al.*, 1993; Berg *et al.*, 1993). El valle invernal, producido por el menor desfronde, está en parte compensado por el pico que presenta la fracción de sostén en esta época, ligada a la caída de ramas y corteza debido a los vientos y las tormentas invernales (Fernández-Palacios *et al.*, 1992), que son especialmente intensas en La Palma por su ubicación occidental en el archipiélago, lugar por el que entran las borrascas atlánticas que proveen a Canarias de precipitaciones. Como ya comentamos este pico no es fenológico, sino meteorológico, es decir se recoge material en las bandejas que aún no ha concluido su ciclo vital (acículas verdes, piñas

cerradas), no reflejando en ningún caso un pulso de producción, al contrario de lo que ocurre con el pico fenológico estival.

En el último incendio, este patrón de picos y valles, sufre una desincronización con respecto al resto de las edades de la cronosecuencia, produciéndose un pico invernal de la PPN. Las razones que provocan este pico no son las habituales del ciclo producción y senescencia de acículas sino que se debe a la caída desde las ramas de las acículas soflamadas por el incendio. Estas acículas caen en los primeros meses después del incendio, que al producirse mayoritariamente en verano (Höllermann, 2000), implica su caída en otoño o invierno. Por su parte, en la fracción de sostén no se produce este desfase, manteniéndose los picos y valles de producción en la misma época del año independientemente del tiempo transcurrido desde el incendio.

En lo que a la fracción reproductora respecta no se produce ningún patrón estable a lo largo de la cronosecuencia, por lo que no se puede hablar de un desfase. La producción de tejido reproductor está ligada a la maduración de las piñas, que ocurre en un ciclo bianual, no teniendo que estar sincronizado entre las distintas zonas, sino que depende de otros factores intrínsecos a cada pino. Los resultados demuestran que nuestra tercera hipótesis se cumple en el caso de la PPN total y en la fracción fotosintética, pero no así en el tejido de sostén, que mantiene su estacionalidad, y el reproductor, que no tiene una estacionalidad definida.

5.4. Correlaciones

Es importante considerar que si los efectos del fuego sobre un determinado parámetro existen sólo durante un determinado periodo de años (por ejemplo, cinco años) el hecho de que nuestra cronosecuencia sea muy alargada en el tiempo va a enmascarar este efecto, pues a partir de esa edad va a ser la calidad de la localidad, y no los efectos del fuego, la que determine el valor del parámetro analizado. Por ejemplo, parece evidente que la fracción fotosintética de la PPN aumentará durante los seis primeros años tras un incendio, para luego estabilizarse en un abanico de valores que dependerá de la productividad de la localidad y no del tiempo

transcurrido desde el incendio. Es evidente que una correlación lineal que tenga en cuenta el valor que se adquiere en todas las edades será no significativa (por la alta variabilidad de la calidad de las localidades analizadas), pero la misma correlación limitada al plazo en el que el fuego sí ejerce un efecto, será significativa y positivamente correlacionada con el tiempo transcurrido tras el incendio. En otras palabras, el efecto del fuego sobre la PPN, si acaso observable en forma de un incremento continuado de la misma en los primeros seis años tras un incendio, se diluye por completo pasado ese tiempo, siendo entonces la PPN controlada por las características propias de la localidad. Como hemos visto en capítulos anteriores, éste patrón es el habitual en la explicación de la variación de casi todos los parámetros analizados.

Aunque se ha detectado la existencia de diferencias significativas entre la PPN que se ha estimado en las diferentes edades de la cronosecuencia, lo cierto es que el análisis de las correlaciones evidencia que la PPN del pinar no está correlacionada con el tiempo transcurrido desde el incendio, y aunque parece observarse una tendencia hacia un aumento de la PPN con el paso del tiempo desde el último incendio, el escaso valor que ésta obtiene en las parcelas de la cronosecuencia que representan los incendios de 1990 y el control, impiden la existencia de una correlación significativa. De hecho, al margen de la correlación que presenta la fracción de sostén con la edad del sustrato, que consideramos un artefacto del diseño experimental, lo cierto es que el único parámetro de los analizados correlacionado positiva y significativamente con la PPN total y con su fracción fotosintética, es la cobertura de la bóveda, dándonos a entender que ambas son el resultado de la fertilidad de la parcela, especialmente alta en las parcelas del incendio de 1987, como ya quedó demostrado para los valores de biomasa y área basal. Que tanto la PPN total como la fracción fotosintética de la misma presenten correlación con la cobertura de la bóveda es lógico en la medida que es precisamente la fracción fotosintética constituye el componente mayoritario de la PPN. Al contrario que los resultados obtenidos por Berg *et al.* (1993), no encontramos una relación entre el desfronde de acículas y el área basal de las zonas de estudio, aunque en nuestro caso coincide que la zona con mayor desfronde

(incendio de hace 17 años) es la que mayor área basal presenta (ver capítulos 2 y 3). Pausas *et al.* (1993) observaron que en los bosques de *Pinus sylvestris* de la zona este del Pirineo, la cantidad de desfronde era mayor en las zonas orientadas al sur que en las orientadas al norte. Sin embargo, en nuestro caso no ocurre lo mismo, no existiendo relación entre la exposición de las parcelas con las distintas fracciones de la PPN, ni con la PPN total.

Los resultados obtenidos nos permiten aceptar la cuarta hipótesis planteada en este capítulo puesto que la producción primaria está directamente relacionada con la cobertura de la bóveda, que si bien está muy relacionada con el fuego en los primeros años después del incendio, en el resto de la cronosecuencia depende de otras características de la localidad.

Por último, es importante tener en cuenta a la hora de valorar estos resultados que la metodología utilizada en este estudio está diseñada especialmente para la captura de hojas, pero no de ramas, corteza o piñas, pues pueden rebotar en las bandejas y caer fuera. Por tanto, no se puede obtener un valor real de PPN total ya que no es posible obtener datos muy precisos de la fracción de sostén ni de la fracción reproductora. Sin embargo como apuntaron en su estudio Berg *et al.* (1993), aparece una fuerte relación entre la fracción fotosintética y la PPN total, por lo que la fracción fotosintética puede servir como un buen indicador de la PPN total.

Capítulo 5:

Efecto del fuego sobre la evolución de la necromasa acumulada y de la descomposición del mantillo



1. Introducción

La producción primaria neta es la causante del mayor aporte de materia orgánica al suelo de los ecosistemas. Su acumulación contribuye a la formación del humus, a la retención de carbono y al aumento de la fertilidad de los suelos (Descheemaeker *et al.*, 2006). La composición química de este material, la temperatura y la humedad del suelo, así como la cantidad y calidad de la población microbiana edáfica, determinan la velocidad de renovación de la capa del suelo y del material orgánico neto acumulado (Berg *et al.*, 1993).

La descomposición de la materia orgánica es un proceso fundamental en los ecosistemas, mediante el cual los nutrientes esenciales retenidos en los restos vegetales se liberan al suelo. Además, una característica reconocida de los bosques de coníferas, es que debido a que las tasas de descomposición son lentas, se produce una acumulación transitoria de mantillo en el suelo (Zhang *et al.*, 1990; Xu y Hirata, 2002; Lin *et al.*, 2003).

En ausencia de fuegos, los procesos de descomposición se producen mayoritariamente mediante agentes biológicos que liberan los nutrientes lentamente. Sin embargo, cuando una zona se ve afectada por un incendio, el fuego actúa como un descomponedor instantáneo, pudiendo producir una degradación del suelo, y una pérdida de materia orgánica y nutrientes a largo plazo (Kutiel y Naveh, 1987; Bormann *et al.*, 2008). Los efectos a corto plazo de los fuegos sobre los suelos forestales son bien conocidos (Palese *et al.*, 2004), pero existe poca información sobre los efectos a largo plazo (Wan *et al.*, 2001). Estos pueden ir desde la eliminación de nutrientes por volatilización o la formación de carbón, hasta llegar incluso a su completa oxidación, en función de la severidad del fuego (Certini, 2005).

Además, el interés del efecto del fuego sobre la fertilidad del suelo forestal se ha incrementado últimamente debido a la preocupación de que el cambio global pueda aumentar la frecuencia e intensidad de los fuegos forestales en los ecosistemas (Scholze *et al.*, 2006; Westerling *et al.*, 2006).

Los fuegos son por tanto un importante factor del ciclado y almacenaje de carbono y nutrientes en el ecosistema, y se ha postulado que la supresión del fuego por acción humana podría tener importantes efectos en los patrones de acumulación del carbono en los ecosistemas, y que podría explicar parte del reservorio perdido de carbono que aparece en el balance global de este elemento (Houghton *et al.*, 2000, Tilman *et al.*, 2000). A largo plazo, los fuegos afectan más a la tasa de descomposición que a la producción primaria, con lo que parece ser un proceso que contribuye a la acumulación de carbono en los ecosistemas mientras más tiempo transcurre desde el último fuego (Wardle *et al.*, 2003). Sin embargo, el fuego también convierte la biomasa vegetal en formas de carbono negro, que es resistente al ataque microbiano y persiste en el suelo por miles de años (Harden *et al.*, 2000). También se ha sugerido que debido a su resistencia, el carbono negro puede servir como un importante reservorio de C a largo plazo que puede ayudar a contrarrestar la emisión de CO₂ por los humanos a la atmósfera (Schmidt y Nowak, 2000; Lehmann, 2007). Sin embargo, el carbón negro no es biológicamente inerte y puede tener importantes consecuencias para los procesos biológicos. Wardle *et al.* (2008) encontraron que el carbón negro aceleraba la tasa de descomposición del humus en bosques boreales. Esta menor calidad de la materia orgánica puede explicar el descenso en las tasas de mineralización neta encontradas por Durán *et al.* (2009a) en las parcelas quemadas de la isla de La Palma.

Aunque se ha especulado bastante acerca del efecto del fuego a largo plazo sobre la acumulación de carbono, a una escala de tiempo menor (varias decenas de años) prácticamente se desconoce el efecto del fuego sobre la tasa de descomposición, encontrándose en algunos casos resultados contradictorios.

Así, mientras que existe una idea generalizada del efecto del fuego durante el incendio, no ocurre lo mismo cuando hablamos de los efectos a posteriori. De hecho, podemos encontrar estudios con diferentes resultados: 1) una reducción de la tasa de descomposición en zonas quemadas, (Raison *et al.*, 1986; Cortina y Vallejo, 1994); 2) la tasa de descomposición es comparable entre sitios quemados y no quemados (Grigal y McColl, 1977); y 3) un aumento en la tasa de descomposición en zonas

quemadas (Stark, 1977; Bisset y Parkinson, 1980). Sin embargo, en ninguno de estos estudios se ha utilizado una cronosecuencia comparable de sitios quemados en diferentes años que permita seguir la evolución de la tasa de descomposición, y así poder evaluar si los cambios en la tasa de descomposición pueden contribuir a explicar la acumulación de C y materia orgánica en el suelo del pinar canario.

La estructura de las células vegetales se divide de forma clásica en contenido celular y pared celular. Debido a la naturaleza principalmente lábil del contenido celular, y a su riqueza en nutrientes esenciales, la descomposición de este componente suele ser rápida y confinada a los primeros meses del proceso de descomposición. A más largo plazo, es la descomposición de la pared celular y sus derivados la responsable de proporcionar C a los microorganismos descomponedores, y por tanto, la fracción que va a regular la actividad microbiana y con ella la liberación de nutrientes.

El nitrógeno (N) es uno de los elementos que más frecuentemente está limitando la producción primaria en ecosistemas terrestres, en parte porque existen mecanismos de retroalimentación positivos entre la baja disponibilidad de N, la baja calidad de la hojarasca y las bajas tasas de descomposición (Vitousek y Howarth, 1991).

Debido a que la mayoría de los requerimientos anuales de nitrógeno son suministrados por la descomposición del material vegetal en el suelo (Schlesinger, 1997), los estudios sobre la dinámica de este nutriente en el material vegetal en descomposición son esenciales para entender las posibles causas de la limitación por la baja disponibilidad de N en ecosistemas terrestres.

El fósforo (P) es el segundo elemento en importancia a la hora de limitar el crecimiento de los productores primarios. Muchos autores piensan que detrás de la limitación por N se encuentra una limitación por P que evita el que los fijadores de N, sean simbiotes o libres, introduzcan cantidades apreciables de N en los ecosistemas, y reviertan la limitación por N. El P es en suelos muy antiguos el nutriente más limitante de la producción primaria, ya que su disponibilidad disminuye a escala geológica. El P, sin embargo, está retenido en el ecosistema por mecanismos de tipo geoquímico, que lo hace menos susceptible de pérdidas ante

perturbaciones como el fuego, por lo que esperaríamos que fuera un elemento menos limitante en los pinares incendiados de la isla de La Palma.

La dinámica de estos dos nutrientes en los residuos vegetales nos va a dar una idea muy precisa de la demanda de ambos nutrientes por los microorganismos del suelo en una cronosecuencia de fuegos, información que hasta ahora mismo es prácticamente inexistente en la bibliografía.

Aunque la descomposición de la fracción lábil se produzca antes que la de la fracción más recalcitrante, es bastante probable que el contenido celular y la pared interactúen para producir compuestos más recalcitrantes que determinen el proceso de descomposición. De hecho, varios mecanismos han sido propuestos como responsables de este proceso, entre ellos el trasvase de polifenoles solubles a la fracción de lignina, o la precipitación de proteínas formando parte un complejo lignino-húmico que sería el primer paso en la formación del humus (Gallardo y Merino 1992). En realidad, aunque esta fracción de la hojarasca resistente al ataque con ácido se le sigue llamando "lignina", sus características son bien distintas a las del carbohidrato original (Preston *et al.*, 2006).

Existen pocos trabajos que examinen los cambios en la pared celular de las acículas en descomposición en una cronosecuencia de fuegos. El fuego supone cambios drásticos en la disponibilidad de recursos para plantas y microorganismos del suelo (Durán *et al.*, 2008; Rodríguez *et al.*, 2009a). En fuegos recientes, la hojarasca reciente podría ser una fuente fácil de carbono para los microorganismos del suelo, lo que llevaría a una rápida descomposición de los esqueletos carbonados, al menos en los primeros estadios del proceso. Sin embargo, esta hojarasca no es una fuente de nutrientes imprescindible para los microorganismos, ya que inmediatamente tras el fuego existe una alta disponibilidad de nutrientes.

La oportunidad de observar la evolución de las fracciones de la pared celular por separado nos permitirá observar la variación en la demanda de C y nutrientes en la cronosecuencia de fuego, y conocer mejor cómo esta perturbación determina las reservas a largo plazo de carbono y nutrientes.

En ecosistemas insulares maduros, como es el caso del pinar canario, la mayoría de la producción primaria neta pasa a formar parte del mantillo del suelo generándose un gran acumulo de materia orgánica en relativamente poco tiempo. Al ser un ecosistema adaptado al fuego, es de esperar que el sistema de descomposición también esté adaptado a los incendios haciendo que los factores que intervienen en otros ecosistemas menos especializados tengan un menor peso a la hora de descomponer la materia orgánica.

El objetivo de este capítulo es por una parte, analizar la recuperación tras un incendio de la necromasa acumulada sobre el suelo, y por otra parte estudiar el efecto del fuego en la descomposición del mantillo de acículas de pino (pinocha) a lo largo de una cronosecuencia de incendios. Para ello hemos planteado unas hipótesis de partida que son: 1) La necromasa acumulada después de un fuego se recuperará rápidamente debido a las bajas tasas de descomposición esperadas en este tipo de ecosistemas y a la pronta recuperación de la cobertura arbórea. 2) Las tasas de descomposición de la pinocha y de la celulosa serán más altas en las parcelas recién quemadas, al estar más expuesta a los factores ambientales y por el aumento de nutrientes en el suelo después del fuego, que permite la descomposición más rápida del C lábil por parte de los microorganismos descomponedores. Estas tasas irán disminuyendo a medida que transcurre el tiempo tras el último fuego. 3) La descomposición avanzará en primavera y otoño y se parará en verano debido al stress hídrico, e invierno debido al stress térmico. 4) En el incendio más reciente, la retención de N será mayor que en el resto de la cronosecuencia debido a las pérdidas del mismo durante el incendio y siempre superior que la del P, que permanece constante a lo largo de la cronosecuencia, ya que no es un elemento limitante del sistema. 5) La relación N:P será mayor al inicio del proceso de descomposición, debido a la retención del N por parte de los microorganismos, para luego disminuir a valores más o menos constantes. 6) En los primeros meses después del incendio se producirá un aumento de las fibras neutro detergentes, especialmente lignina ya que existe una alta disponibilidad de nutrientes y demanda de C que aumenta la formación de compuestos recalcitrantes.

2. Área de estudio

La recogida de datos de necromasa se llevó a cabo en las 24 parcelas de la que consta la cronosecuencia de incendios establecida a lo largo de toda la isla de La Palma (ver capítulo 2). Sin embargo para el estudio de la descomposición se utilizaron 23 de las 24 parcelas debido a que en la parcela 1990 C siempre hubo pérdida de material optándose por no incluirla en los análisis.

3. Método

3.1. Diseño del muestreo y toma de datos

Para obtener la cantidad de necromasa acumulada sobre el suelo se optó por la colocación al azar de tres cuadrados de un 1 x 1 m en cada una de las parcelas de estudio. La toma de datos se realizó cuatro veces al año, una por cada estación, utilizando en cada muestreo tres cuadrados nuevos tomados aleatoriamente dentro de la parcela. De cada cuadrado se recogió todo el material depositado hasta el horizonte mineral y se separó en sus constituyentes (necromasa fotosintética, de sostén y reproductora) para pesarlos por separado *in situ*. A su vez se recogió una submuestra de 200 g aproximadamente de cada uno de los constituyentes para llevarlo al laboratorio y secarlos en estufa a 35° C hasta peso constante con el fin de obtener el peso seco de la submuestra y así poder calcular el peso seco de la muestra obtenida en campo. Los datos de peso seco fueron llevados a t/ha. A su vez, también se midió la profundidad que alcanzaba el mantillo. Para ello se tomaron 3 puntos al azar en cada una de las parcelas, donde con un metro de carpintero se midió la distancia desde el horizonte orgánico hasta la capa más superficial de la pinocha. El estudio fue llevado a cabo durante el año 2007 en todos los incendios de la cronosecuencia.

Para llevar a cabo el estudio de descomposición, se utilizaron medidas directas de pérdida de peso de necromasa mediante el método de bolsas de hojarasca (*litterbag*), ya que desde un punto comparativo es el más adecuado, por ser

fácilmente estandarizable y por ser el más empleado en estudios de descomposición de hojarasca (Gallardo, 2001).

Para ello se tomaron 5 g de pinocha (acículas de *Pinus canariensis*) recién caída y se introdujeron en bolsas de 15 x 15 cm hechas de nylon con una luz de malla de 2 mm. Además, para realizar los controles se utilizó papel de filtro (constituido básicamente por celulosa) con un peso conocido que fue introducido en el mismo tipo de bolsas. Se distribuyeron al azar 6 filas de bolsas, en cada parcela de estudio, dividiéndose éstas en 3 filas de pinocha y 3 de control. El experimento se realizó desde julio de 2004 hasta febrero de 2007 en el caso de los incendios más antiguos, con un total de 31 meses de seguimiento, y entre octubre de 2005 y febrero de 2007 en el caso del incendio más reciente, con un total de 28 meses de seguimiento. Cada fila se compuso de 8 bolsas de descomposición colocándose, por tanto, un total de 48 bolsas de nylon en cada parcela. Las bolsas se situaron justo debajo de la pinocha en contacto con el suelo. La recogida del material se realizó cada tres o cuatro meses, levantando la pinocha e introduciendo las bolsas dentro de otras bolsas plásticas (*ziplock*) para su posterior traslado al laboratorio. Una vez aquí, las bolsas se secaron en estufa a 35° C hasta peso constante. La diferencia entre el peso inicial y el peso seco final es el valor en términos absolutos de la descomposición de mantillo ocurrida en ese intervalo de tiempo. No obstante, y para estandarizar los valores de las distintas muestras, se obtuvieron los porcentajes de la descomposición, en función del peso inicial medido.

Para la comparación de las tasas de descomposición entre los distintos incendios de la cronosecuencia, nuestros cálculos se basan en el modelo de descomposición exponencial simple (Olson, 1963) mediante la estimación de la constante “k” de la ecuación:

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

En donde W_t es el peso del material a descomponer en el tiempo t , W_0 el peso inicial del material, k es la constante de descomposición (años^{-1}) y t es el tiempo en años.

Como propone Olson (1963), a partir de la tasa de descomposición, podemos obtener otros parámetros descriptivos, como el tiempo necesario para que se descomponga el 50% y el 95% del mantillo inicial, $t_{50\%}$ y $t_{95\%}$ respectivamente, mediante la ecuación:

$$t_{50\%} = 0,693/k$$

$$t_{95\%} = 3/k$$

Para el análisis de la evolución de los nutrientes (N y P) en el mantillo a lo largo del proceso de descomposición, se utilizó el material de cinco de las ocho bolsas recogidas durante el experimento, en concreto las bolsas correspondientes a los meses 3º, 7º, 14º, 23º y 31º en el caso de los incendios más antiguos, y 4º, 8º, 16º, 22º y 28º en el caso del incendio de 2005. Una vez secas y pesadas las muestras de material de las bolsas, se someten a un proceso de molido en un molino de bolas y se guardan en bolsas hasta su posterior digestión y análisis de nutrientes.

El método usado para el proceso de digestión es el planteado por Allen *et al.* (1986), por ser un método más rápido que los convencionales. Tras la digestión se determinaron las concentraciones de N por el método colorimétrico de Azul de indofenol (Sims *et al.*, 1995) modificado, con ayuda de microplacas y un lector y de P por el método de Azul de molibdeno (Allen *et al.*, 1986). Los resultados se expresaron en gramos de nutriente por kilogramo de tejido vegetal seco.

En el caso del estudio de la evolución de las fibras vegetales a lo largo de la cronosecuencia de incendios, se utilizó el método postulado por Goering y van Soest (1970), modificado. Este método consta de una serie de pasos para la obtención de los valores de las distintas fibras que componen las muestras; primero se separa la fibra neutro detergente (FND) del contenido celular. Para ello se hierve la muestra vegetal con un detergente neutro a reflujo, obteniéndose un residuo compuesto por celulosa, hemicelulosa y lignina. Después, este residuo se vuelve a hervir con una solución detergente en medio ácido, el cual disuelve la hemicelulosa, obteniéndose un residuo formado principalmente por celulosa y lignina, que son las fibras ácido detergente (FAD). Luego el residuo de FAD se mezcla con H_2SO_4 para oxidar todos los

compuestos orgánicos obteniendo un nuevo residuo compuesto por lignina y sílice. Por último, la lignina se separa del sílice por incineración en un horno mufla a 500° C durante tres horas.

La diferencia entre FND y FAD nos va a dar el valor de hemicelulosa de la muestra, mientras que la diferencia entre FAD y la lignina nos va proporcionar el valor de celulosa en la muestra. Todos los valores de las fibras se expresaron en porcentaje de fibra en la muestra analizada.

3.2. Análisis estadístico

Para estudiar si existen o no diferencias entre los datos obtenidos para cada uno de los incendios de la cronosecuencia, tanto en la necromasa acumulada como en los diferentes experimentos realizados con las muestras de descomposición, primero se aplicó un test de Kolmogorof-Smirnov para ver si dichos datos se ajustaban a la normalidad. Al no ser así, se recurrió al uso de análisis no paramétricos, en concreto se utilizó el test de Kruskal Wallis, que compara la igualdad de las medianas. Así mismo, se uso la prueba de Monte Carlo para asignar los niveles de significación. El método de Monte Carlo se basa en pruebas aleatorias repetidas para obtener una estimación objetiva del p valor. Esta prueba está especialmente indicada por el programa utilizado, en el caso en que el volumen de datos sea pequeño, disperso, no balanceado o con muchos datos repetidos (SPSS, 2006).

Se utilizó el test a posteriori de Tukey para hacer las comparaciones dos a dos entre los distintos incendios de la cronosecuencia, para ver entre cuales hay diferencias significativas (Zar, 1984).

Todos los análisis se ejecutaron con el programa estadístico SPSS v.15.0.1 (SPSS, 2006).

4. Resultados

En este apartado se exponen los resultados obtenidos para cada uno de los experimentos realizados por separado.

4.1. Evolución de la necromasa acumulada

Se observó un gradiente a lo largo de la cronosecuencia de incendios en la necromasa acumulada (expresada como la media anual y considerando todas las fracciones de tejido juntas) sobre el suelo (Kruskal Wallis, $p < 0,001$) (Fig. 5.1 A). Las diferencias más notables se dieron entre el incendio más reciente y el ocurrido hace 20 años, con 3,35 y 20,95 t/ha respectivamente. Sin embargo, los resultados arrojados por el análisis a posteriori indican que las diferencias significativas se dan entre el incendio más reciente y el ocurrido hace 13 años (Test de Tukey, $p < 0,05$). Esta diferencia en la cantidad de necromasa total acumulada se ve reflejada también en la profundidad que alcanza la capa de mantillo a lo largo de la cronosecuencia (Fig. 5.1 B), dándose diferencias significativas nuevamente entre los 1,5 y los 13 años después del incendio (Test de Tukey $p < 0,05$), con valores medios de profundidad de mantillo de 0,77 cm y 6,51 cm respectivamente.

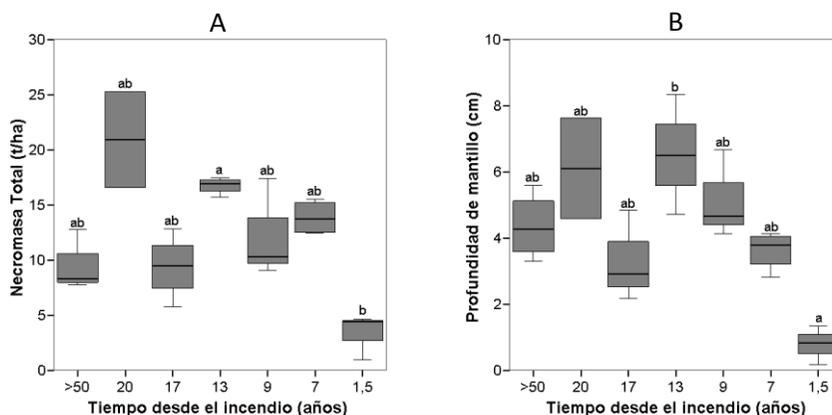


Figura 5.1. Evolución de la necromasa acumulada, en t/ha (A) y de la profundidad de mantillo, en cm (B) a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Las letras distintas indican diferencias significativas en la cronosecuencia de incendios.

A pesar de la tendencia global no significativa a partir del séptimo año desde el incendio, sí se aprecia un incremento de la necromasa total y de la profundidad de pinocho a medida que pasa el tiempo hasta alcanzar un valor máximo sobre los 13 años después del incendio para luego empezar a disminuir.

En todos los incendios de la cronosecuencia, la fracción más abundante de la necromasa fue la fotosintética, seguida de la fracción de sostén y de la reproductora (Tabla 5.1). En el caso de la fracción fotosintética también aparece un gradiente a lo largo de la cronosecuencia (Fig. 5.2 A), con los valores más bajos en el incendio más reciente para aumentando a medida que pasa el tiempo alcanzando valores similares a los del resto de la cronosecuencia sobre los siete años. En esta fracción las diferencias más grandes, en cuanto a valores, entre incendios coinciden con los resultados del test a posteriori, siendo significativamente distintos el incendio más reciente y el ocurrido hace 20 años (Test de Tukey, $p < 0,05$).

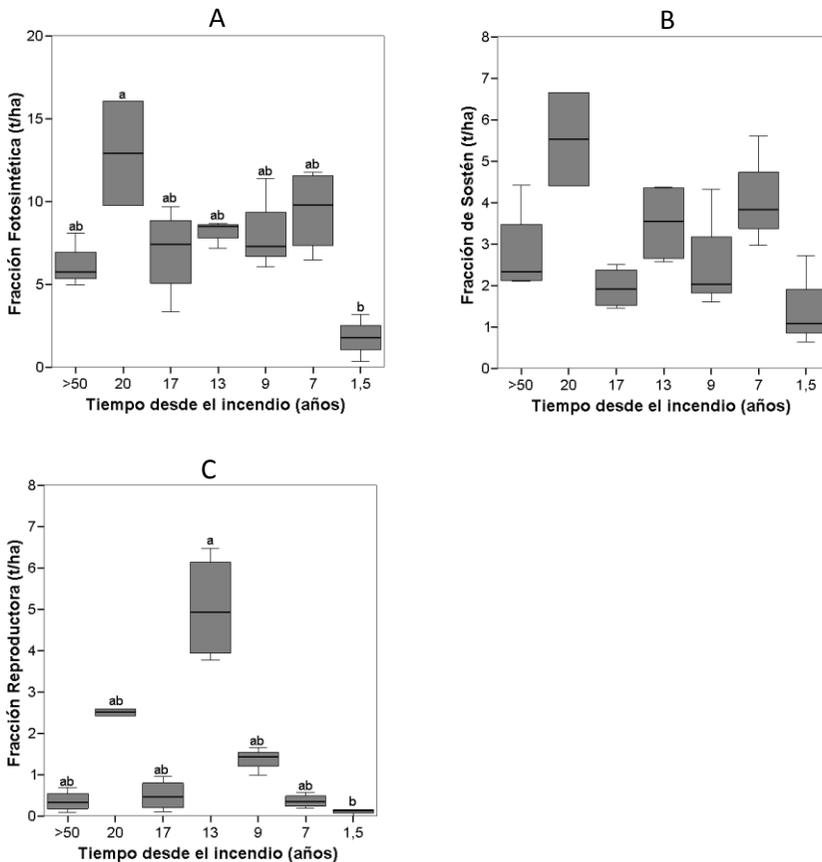


Figura 5.2. Evolución de la fracciones fotosintética (a), de sostén (b) y reproductora (c), en t/ha, constituyentes de la necromasa acumulada a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Las letras distintas indican diferencias significativas en la cronosecuencia de incendios.

En cuanto a la fracción de sostén, aunque el test de Kruskal-Wallis muestra diferencias significativas entre los distintos años de la cronosecuencia (Fig. 5.2 B), los análisis a posteriori no reflejan dichas diferencias (Test de Tukey, $p > 0,05$), aunque al igual que ocurre con la fracción reproductora, se aprecia un gradiente ascendente desde el incendio más reciente hasta los tiempos intermedios donde permanecen más o menos constantes al igual que la zona control, una vez pasados más de 50 años desde el incendio.

La fracción reproductora (Fig. 5.2 C) presenta diferencias significativas a lo largo de la cronosecuencia (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$). Estas diferencias se presentan entre los 1,5 años y los 13 años del incendio, siendo este último con diferencia el que presenta mayores valores con 5,03 t/ha. El material reproductor presenta un aumento en cuanto a su acumulación en el suelo desde el incendio más reciente hasta los 13 años después del incendio, teniendo a partir de este punto un descenso a medida que aumenta el tiempo desde el incendio.

Tabla 5.1. Valores de la necromasa acumulada y sus fracciones tisulares (t/ha) a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Los datos representan medias \pm error típico.

Tiempo desde incendio	Fracciones (t/ha)			Necromasa Total
	Fotosintética	de Sostén	Reproductora	
>50	6,13 \pm 0,48	2,79 \pm 0,40	0,35 \pm 0,07	9,28 \pm 0,84
20	12,91 \pm 1,26	5,53 \pm 0,69	2,50 \pm 0,58	20,95 \pm 1,99
17	6,95 \pm 0,77	1,94 \pm 0,30	0,49 \pm 0,09	9,40 \pm 0,89
13	8,21 \pm 0,41	3,50 \pm 0,35	5,03 \pm 0,75	16,75 \pm 1,19
9	8,24 \pm 0,87	2,64 \pm 0,49	1,35 \pm 0,35	12,24 \pm 1,23
7	9,45 \pm 0,86	4,05 \pm 0,52	0,35 \pm 0,07	13,86 \pm 0,90
1,5	1,77 \pm 0,47	1,47 \pm 0,35	0,10 \pm 0,04	3,35 \pm 0,70
Media	7,45 \pm 0,38	3,02 \pm 0,19	1,43 \pm 0,22	11,91 \pm 0,62

Por otra parte, las proporciones de cada una de las fracciones de la necromasa que se acumulan en el suelo permanecen constantes independientemente del tiempo que haya pasado desde el incendio exceptuando a los siete años, donde la proporción de la fracción reproductora con respecto al total de la necromasa es baja y a los 13 años donde la fracción reproductora es muy alta, haciendo que aparezcan diferencias significativas entre estos incendios y el resto (Test de Tukey, $p < 0,05$, Fig. 5.3).

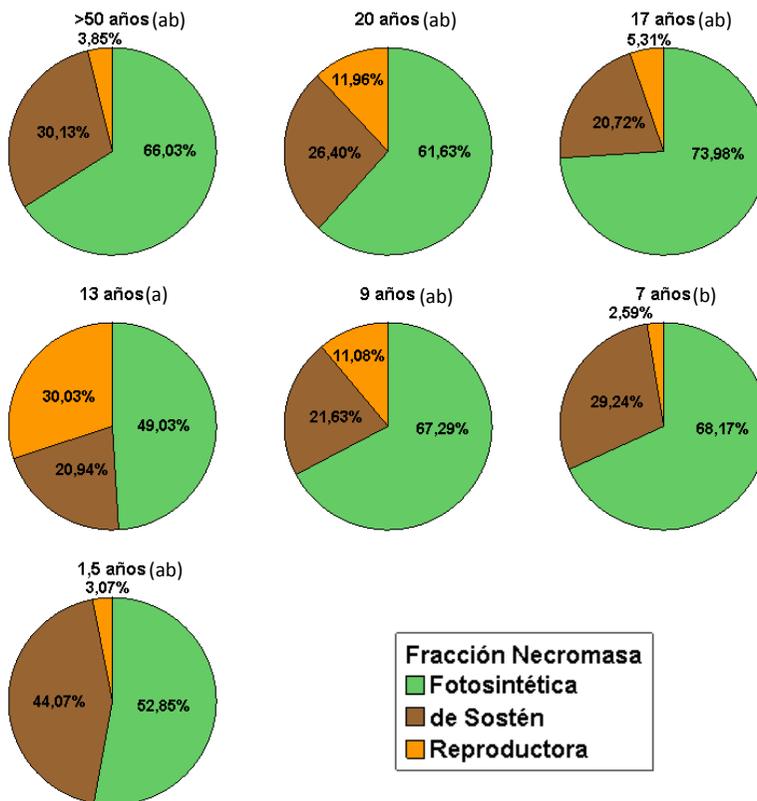


Figura 5.3. Porcentaje de cada una de las fracciones tisulares que componen la necromasa del suelo. Las letras distintas representan diferencias significativas en la cronosecuencia de incendios.

En lo que a la evolución intraanual de la necromasa acumula en cada uno de los incendios se refiere, esta presenta unas variaciones estacionales claras. La mayor acumulación se produce en los meses otoñales para todos incendios, exceptuando el incendio del año 1987, que presenta su máximo en los meses primaverales (Fig. 5.4).

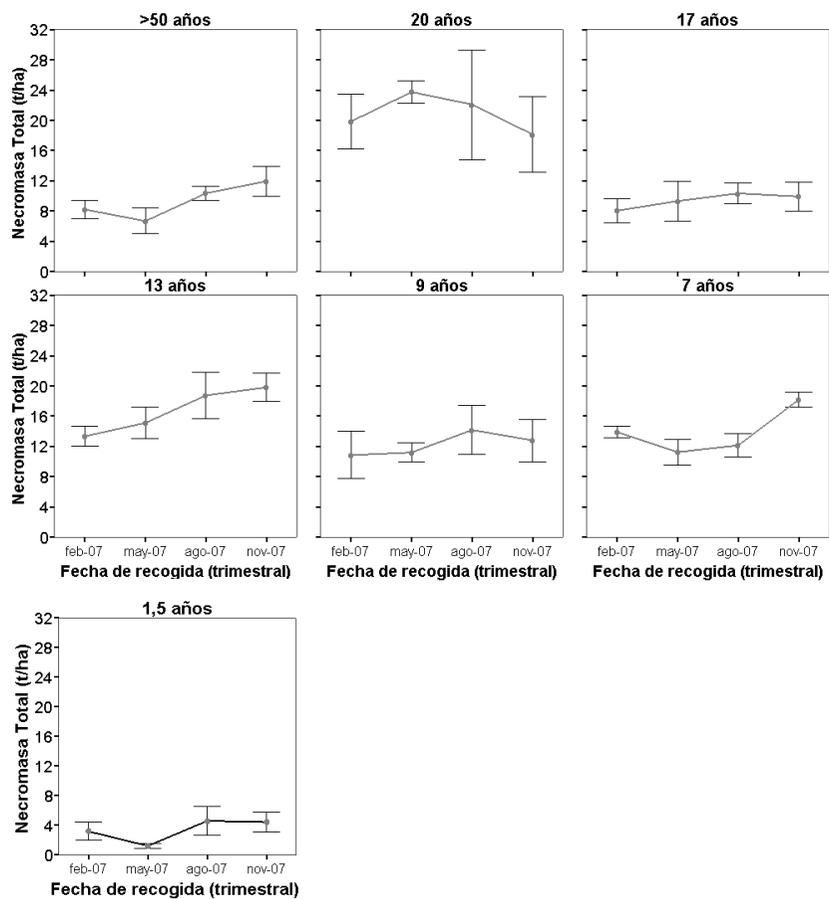


Figura 5.4. Variación estacional en la necromasa total del suelo (todas las fracciones juntas) en cada uno de los incendios de la cronosecuencia. Los datos son medias ± error típico.

Las distintas fracciones de necromasa exhibieron pautas estacionales diferenciadas. Mientras que la fracción fotosintética sigue una pauta similar a la de la necromasa total, con un pico de acumulación en otoño (Fig. 5.5), las fracciones de sostén y reproductora no presentan un patrón estacional definido (Fig. 5.6 y 5.7).

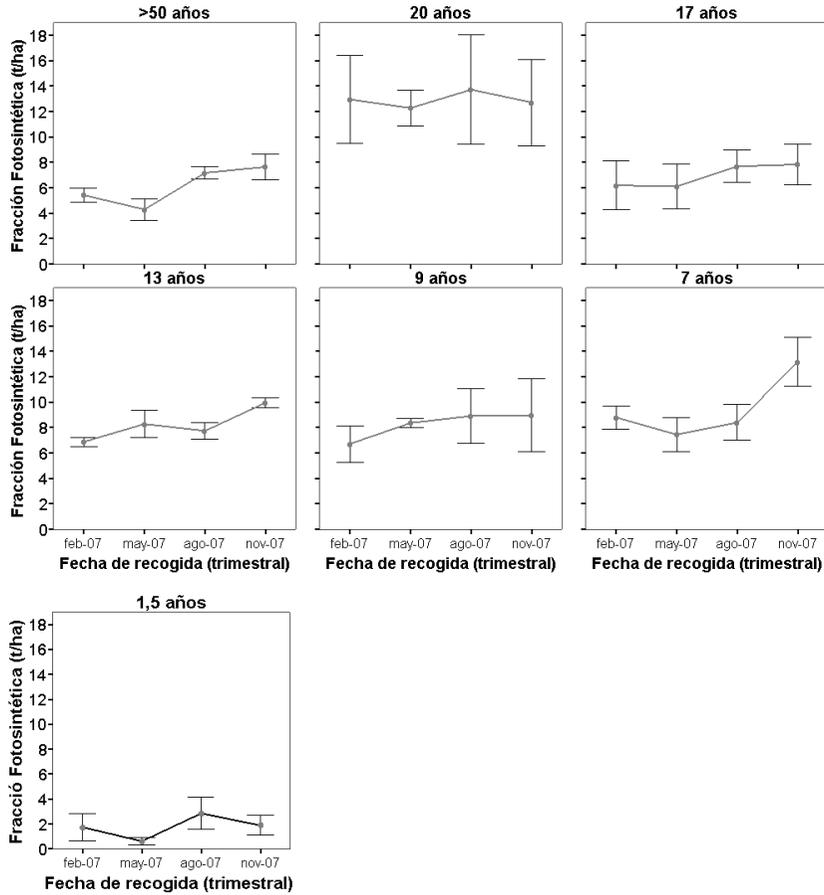


Figura 5.5. Variación estacional de la fracción fotosintética del suelo en cada uno de los incendios de la cronosecuencia. Los datos son medias \pm error típico.

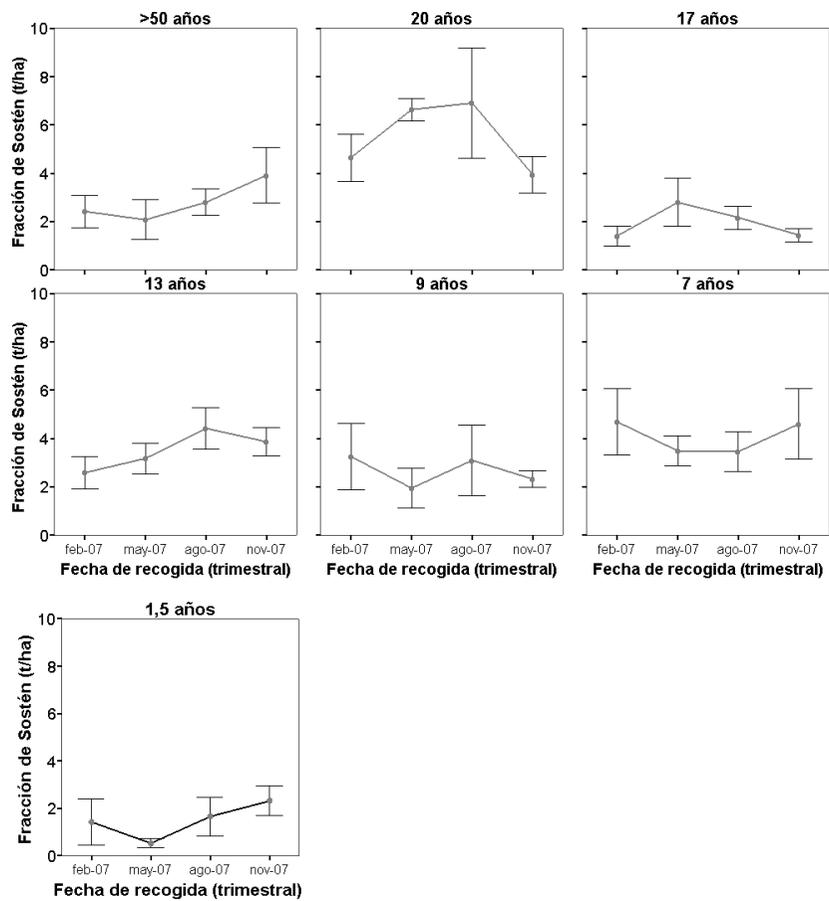


Figura 5.6. Variación estacional de la fracción de sostén del suelo en cada uno de los incendios de la cronosecuencia. Los datos son medias \pm error típico.

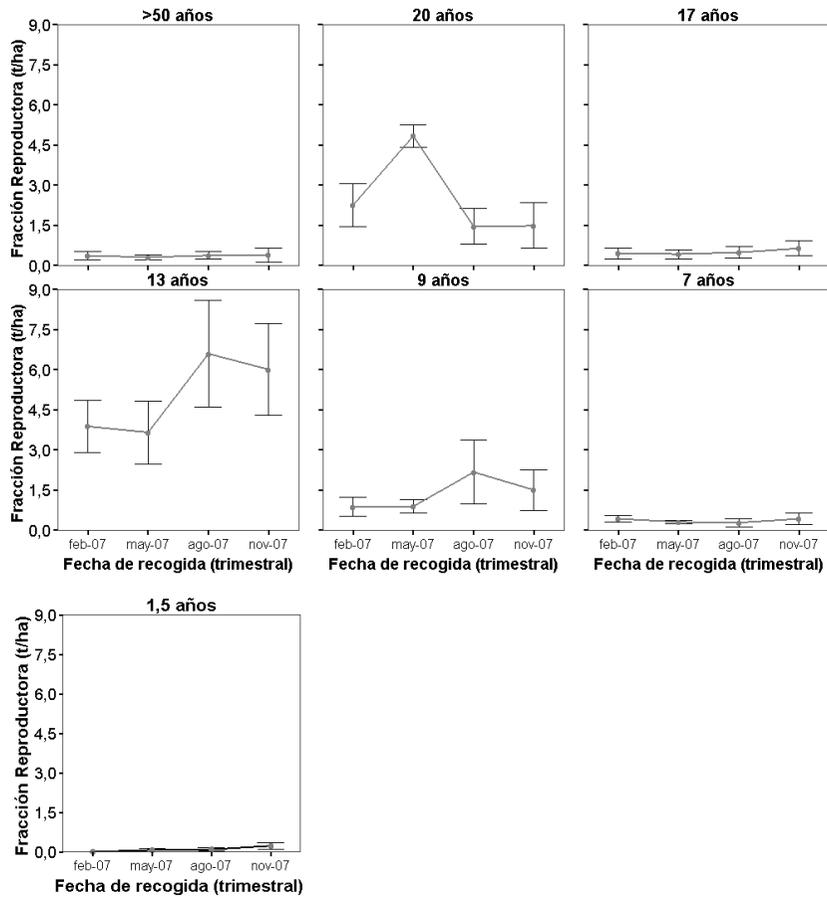


Figura 5.7. Variación estacional de la fracción reproductora del suelo en cada uno de los incendios de la cronosecuencia. Los datos son medias \pm error típico.

Por último, cabe destacar que en este estudio no se ha tenido en cuenta la porción de necromasa que no llega al suelo, formando el mantillo aéreo que queda retenido en las ramas bajas de los pinos comenzando aquí su descomposición.

4.2. Evolución de la pérdida de peso a lo largo de la decomposición

Los resultados obtenidos muestran que la máxima diferencia en cuanto a la pérdida de peso en las bolsas de pinocha, se da entre los incendios del 2000 y 2005, con 69,70% y un 69,34% de peso remanente respectivamente, y la zona no quemada (control), con un 46,46% de peso remanente al final de los casi tres años de seguimiento (Tabla 5.2). Aparece un gradiente a partir del cuarto año donde se observa una mayor decomposición del mantillo, a medida que pasa el tiempo desde el incendio, aunque esta sólo es diferente significativamente entre los incendios más recientes (2000 y 2005) con la zona control (test de Tukey, $p < 0,01$). En los años intermedios hay algunas variaciones pero en general no se aprecian grandes diferencias (Fig. 5.8 A). Sin embargo, en las bolsas de celulosa, la pérdida de peso es más dispar según los incendios (Fig. 5.8 B), pero se observa como el menor peso remanente se obtiene en el año 2005 contrariamente a lo que sucede con el mantillo (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Valores del porcentaje de peso remanente de mantillo y de celulosa (control) al término del experimento tras casi tres años de seguimiento. Se representan los promedios y el error típico.

Año incendio	% Peso remanente	
	celulosa	mantillo
control	26,24 ± 8,97	46,47 ± 3,05
1987	15,18 ± 7,47	57,47 ± 3,53
1990	38,68 ± 8,54	67,03 ± 6,53
1994	22,83 ± 6,04	60,33 ± 3,92
1998	23,22 ± 8,95	61,57 ± 4,58
2000	54,19 ± 6,07	69,70 ± 1,96
2005	6,32 ± 4,76	69,34 ± 2,50

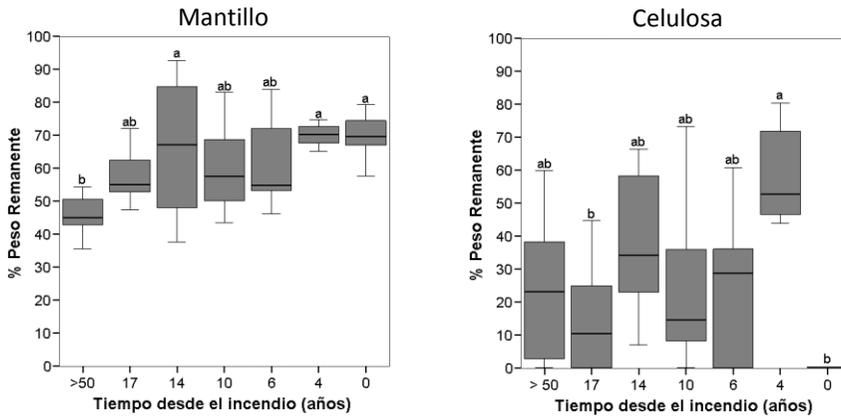


Figura 5.8. Porcentaje de peso remanente del mantillo y de la celulosa, al final del seguimiento a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Las letras distintas indican la existencia de diferencias significativas.

El seguimiento de la descomposición del mantillo a lo largo del tiempo de estudio, señala un claro gradiente desde el incendio más reciente al más lejano, en el cual la pendiente va haciéndose más acentuada a medida que pasa el tiempo del incendio. La pérdida de peso en el incendio más reciente sigue un patrón distinto al resto de la cronosecuencia, con una etapa de mayor pérdida de peso durante los primeros meses, quedando un 63,28% a los cinco meses y una segunda etapa donde el peso se mantiene más o menos estable. Por el contrario, en el resto de incendios, transcurrido los primeros cinco meses aún queda cerca del 80% de peso remanente, aunque, se mantiene una pérdida de peso continua. Cuanto más tiempo ha transcurrido desde el incendio, mayor pendiente alcanzada por la curva llegando a los valores mínimos de peso remanente, 47,29%, en la zona no quemada al final del periodo de estudio (Fig. 5.9).

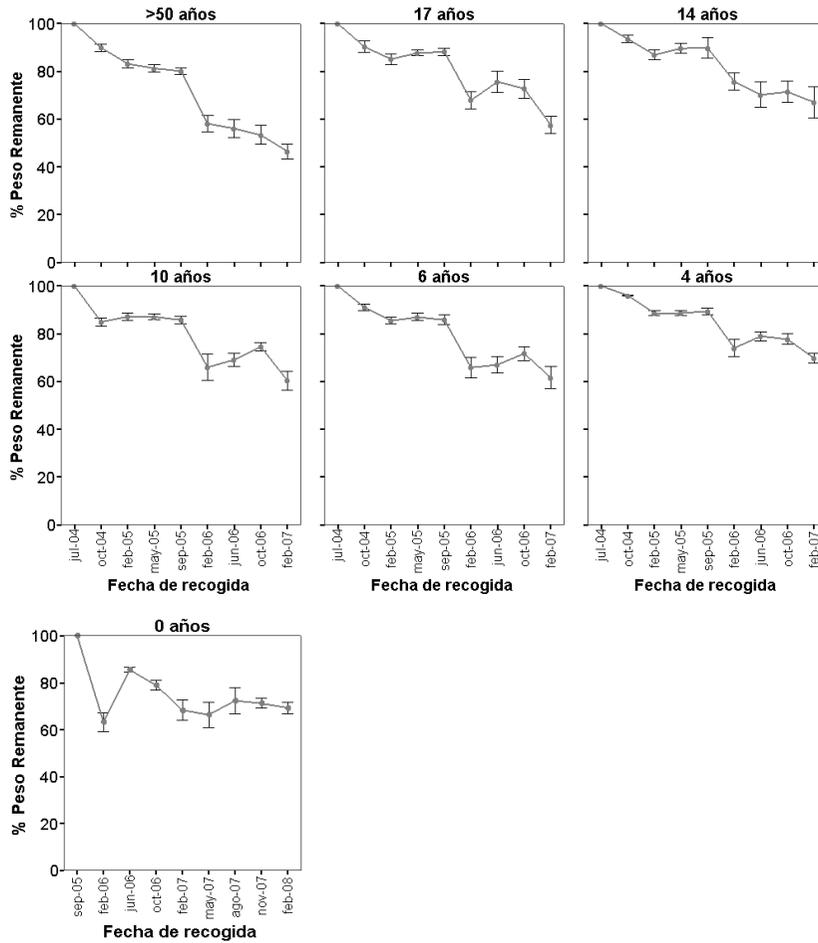


Figura 5.9. Evolución del peso remanente (%) de mantillo en cada uno de los incendios de la cronosecuencia a lo largo del tiempo de estudio. Los valores son media ± error típico.

En la evolución de las bolsas control (Fig. 5.10), rellenas con celulosa, se observa un cambio brusco en la pendiente entre el incendio más reciente y el resto de la cronosecuencia al principio de la descomposición. En el incendio más reciente, en los primeros meses, justo después del incendio, se produce una gran pérdida de peso quedando sólo el 20% del peso inicial, para luego mantenerse estable. Por el contrario, en los incendios más antiguos, la pendiente en los primeros meses de muestreo no es tan brusca, manteniéndose alrededor del 70% del peso inicial,

siendo la pérdida de peso continua a lo largo de todo el estudio. Mientras que a los cuatro años después del incendio queda cerca del 50% del peso, a partir de aquí este porcentaje disminuye hasta un máximo de 15,86 % de peso remanente en el incendio de 1987, hace 17 años (Fig. 5.10).

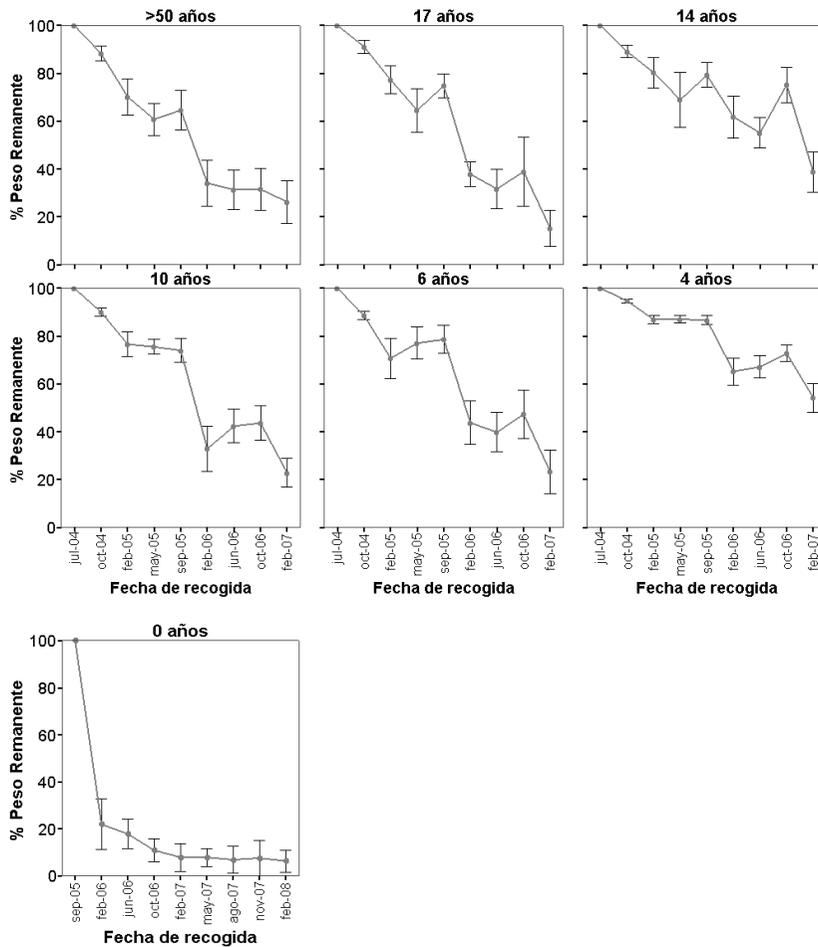


Figura 5.10. Evolución del peso remanente (%) de celulosa en cada uno de los incendios de la cronosecuencia a lo largo del tiempo de estudio. Los valores son la media \pm error típico.

Como era de esperar, la constante de descomposición, “k”, fue mayor en las bolsas de celulosa que en las bolsas de mantillo, tanto en el primer año como al final del experimento. Las mayores tasas obtenidas para la celulosa se dan en el año 2005 con $2,63 \text{ año}^{-1}$ el primer año y $2,05 \text{ año}^{-1}$ al final del estudio, mientras que los valores más altos obtenidos para el mantillo, se dan en el incendio del 2005 con $0,25 \text{ años}^{-1}$ para el primer año y en el control con $0,30 \text{ años}^{-1}$ de máxima al final del experimento (Tabla 5.3). A lo largo de la cronosecuencia, se produce un cambio en la evolución de la tasa de descomposición de mantillo. Durante el primer año de estudio, la tasa de descomposición es mayor en el incendio más reciente que en la zona no quemada, mientras que durante el segundo año, se invierte la tendencia del primer año, observándose las tasas más altas en la zona no quemada y las más bajas en el incendio más reciente. Este cambio en la tasa de descomposición, no ocurre con la celulosa, donde la tasa es más constante, no observándose diferencias significativas entre los incendios (Kruskall-Wallis $p > 0,05$) (Fig. 5.11).

Tabla 5.3. Valores de la tasa de descomposición k (años^{-1}), durante el primer año de estudio y al final del mismo. Para el incendio más reciente la k final está calculada a los 2,3 años, mientras que para el resto de incendios, la k final está calculada a 2,5 años. Se representan los valores promedio \pm el error típico.

Año incendio	k (1 ^{er} año)		k (2,5 años)	
	celulosa	mantillo	celulosa	mantillo
Control	$0,47 \pm 0,24$	$0,17 \pm 0,01$	$0,74 \pm 0,31$	$0,30 \pm 0,03$
1987	$0,25 \pm 0,01$	$0,10 \pm 0,02$	$0,79 \pm 0,19$	$0,22 \pm 0,00$
1990	$0,19 \pm 0,02$	$0,11 \pm 0,04$	$0,36 \pm 0,12$	$0,17 \pm 0,06$
1994	$0,27 \pm 0,08$	$0,12 \pm 0,01$	$0,65 \pm 0,16$	$0,21 \pm 0,01$
1998	$0,22 \pm 0,07$	$0,12 \pm 0,03$	$1,06 \pm 0,70$	$0,20 \pm 0,04$
2000	$0,13 \pm 0,02$	$0,09 \pm 0,01$	$0,25 \pm 0,04$	$0,14 \pm 0,01$
2005	$2,63 \pm 0,65$	$0,25 \pm 0,04$	$2,05 \pm 0,66$	$0,16 \pm 0,03$

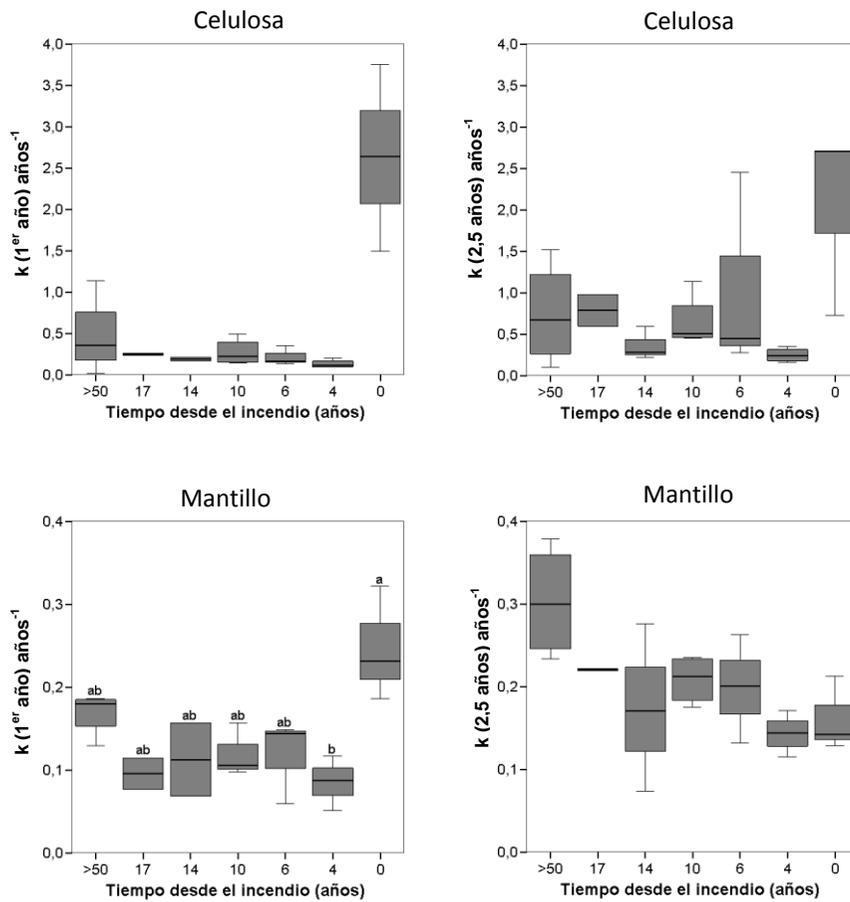


Figura 5.11. Tasa de descomposición k (años⁻¹), al primer año y al final del experimento (2,5 años), de la celulosa y del mantillo, a lo largo de la cronosecuencia de incendios.

No se observaron diferencias significativas a lo largo de la cronosecuencia, en cuanto al tiempo requerido para la pérdida del 50 % ó del 95 % del peso, ni para el mantillo ni para la celulosa, (Kruskall-Wallis, $p > 0,05$) (Tabla 5.4), si bien en el mantillo se puede apreciar un gradiente exponencial tanto en $t_{50\%}$ como en $t_{95\%}$ en el que a medida que el incendio es más reciente la pérdida de peso es más lenta (Fig. 5.12). Por el contrario, la celulosa no se aprecia un patrón definido.

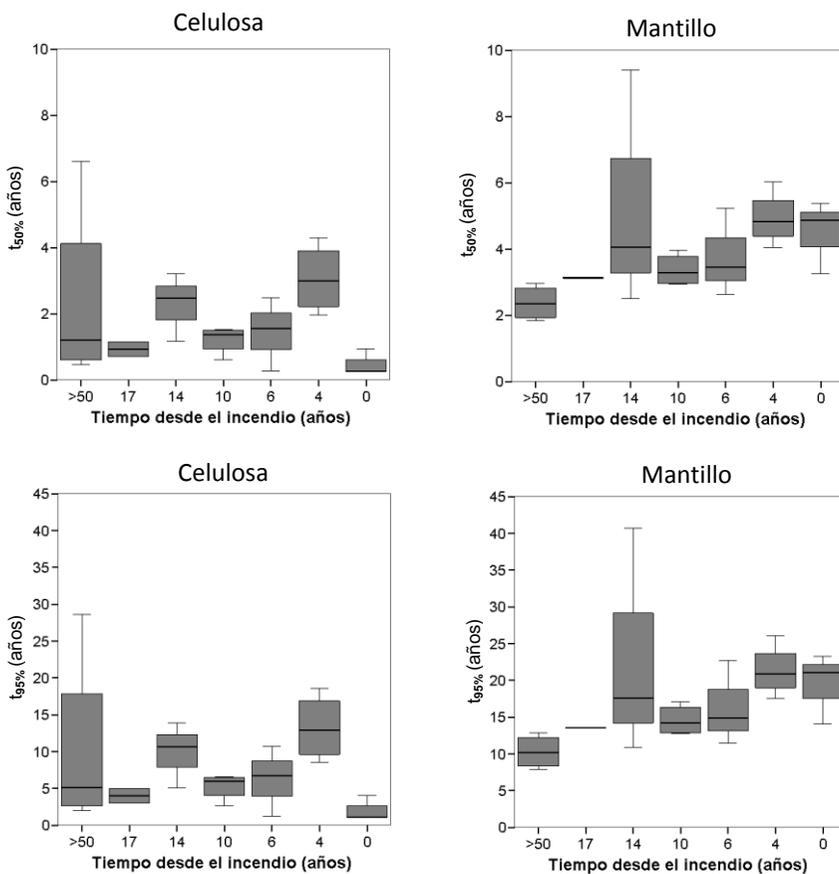


Figura 5.12. Variación del tiempo requerido para distintos grados de descomposición ($t_{50\%}$ y del $t_{95\%}$ de pérdida de peso) a lo largo de la cronosecuencia de incendios en la celulosa y en el mantillo.

Tabla 5.4. Valores del tiempo requerido para la descomposición ($t_{50\%}$ y $t_{95\%}$ de pérdida de peso) del mantillo y de la celulosa.

Año Incendio	$t_{50\%}$		$t_{95\%}$	
	celulosa	mantillo	celulosa	mantillo
Control	2,36 ± 1,44	2,38 ± 0,27	10,23 ± 6,22	10,29 ± 1,16
1987	0,93 ± 0,22	3,14 ± 0,02	4,04 ± 0,97	13,58 ± 0,07
1990	2,28 ± 0,60	5,32 ± 2,09	9,88 ± 2,59	23,05 ± 9,04
1994	1,22 ± 0,21	3,37 ± 0,25	5,28 ± 0,92	14,60 ± 1,06
1998	1,44 ± 0,64	3,78 ± 0,77	6,24 ± 2,76	16,35 ± 3,33
2000	3,06 ± 0,52	4,93 ± 0,41	13,25 ± 2,25	21,33 ± 1,77
2005	0,49 ± 0,23	4,50 ± 0,64	2,11 ± 1	19,47 ± 2,77
media	1,68 ± 0,55	3,92 ± 0,63	7,29 ± 2,39	16,95 ± 2,74

4.3. Cambios en la concentración de N y P a lo largo de la descomposición

Para obtener los valores iniciales de N, P y N/P se utilizaron distintas muestras de pinocha en el incendio más reciente y en el resto de la cronosecuencia, lo que hace que los valores iniciales difieran ligeramente. En el caso del incendio del 2005, estos valores fueron: 6,73 g N/kg hoja seca, 1,34 g P/kg hoja seca y una relación N/P de 5,01. En el resto de la cronosecuencia, los valores iniciales fueron: 7,77 g N/kg hoja seca, 1,36 g P/kg hoja seca y una relación N/P de 5,73.

Salvo en la parcela del fuego más reciente (2005) se observa un descenso de la concentración de N en la pinocha durante los primeros meses del proceso de descomposición, descenso que en el caso de la parcela quemada en 1998 se observa algo más tarde (Fig. 5.13). En la parcela quemada en 2005 este periodo coincide con un aumento de la concentración de nitrógeno.

La concentración de N en la hojarasca (Fig. 5.13) desciende en todos los fuegos intermedios (1987, 1990, 1994 y 1998) al final del periodo de estudio, sin embargo prácticamente no experimenta variación en las parcelas control y en los fuegos recientes de 2000 y 2005. Por el contrario, la concentración de P (Fig. 5.14) en la hojarasca muestra una tónica similar en toda la cronosecuencia de fuegos. Tan solo

en un fuego (año 1990) se observa al final del periodo de estudio un incremento de la concentración de P, pero asociado a una varianza muy alta (Fig. 5.14).

La relación N/P en la hojarasca (Fig. 5.15) se incrementa en términos generales en todas las parcelas a lo largo del proceso de descomposición, aunque es en los fuegos intermedios donde este incremento es menor e incluso se observa un pequeño descenso de la relación en los últimos meses de estudio. Destaca especialmente los incrementos del cociente observados en las parcelas recientemente quemadas (2000 y, sobre todo, 2005) (Fig. 5.15).

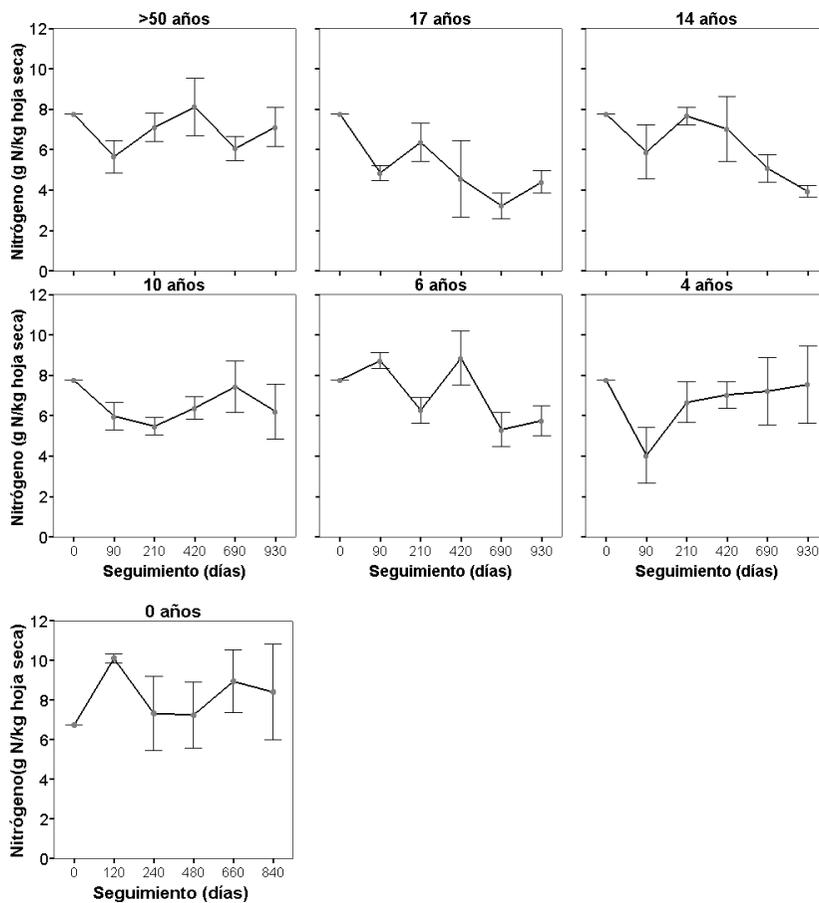


Figura 5.13. Evolución de la concentración de nitrógeno expresada en g/kg hojarasca seca a lo largo del periodo de seguimiento de la descomposición de la pinocha en las diferentes edades de la cronosecuencia analizada. Los valores representan la media ± error típico.

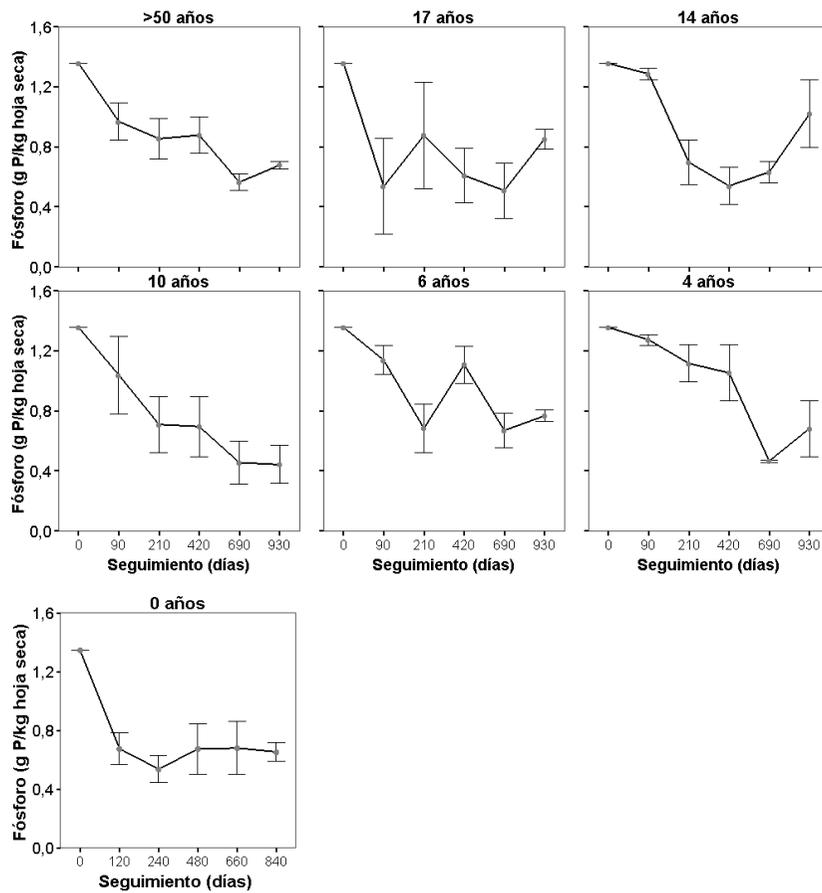


Figura 5.14. Evolución de la concentración de fósforo expresada en g/kg hojarasca seca a lo largo del periodo de seguimiento de la descomposición de la pinocha en las diferentes edades de la cronosecuencia analizada. Los datos representan la media \pm error típico.

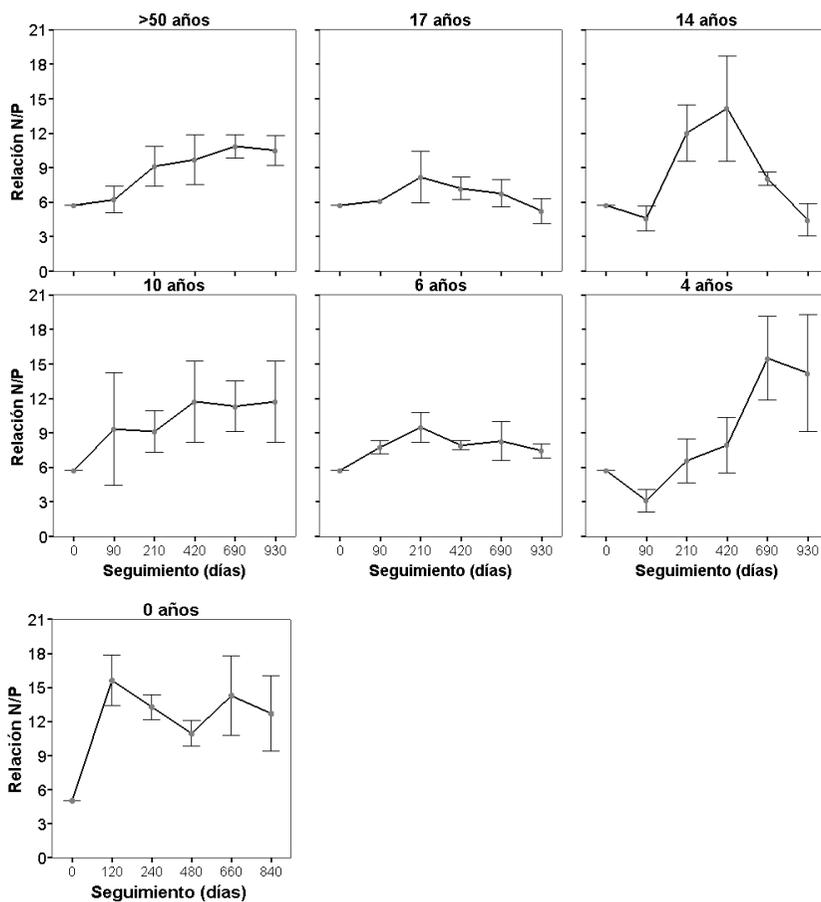
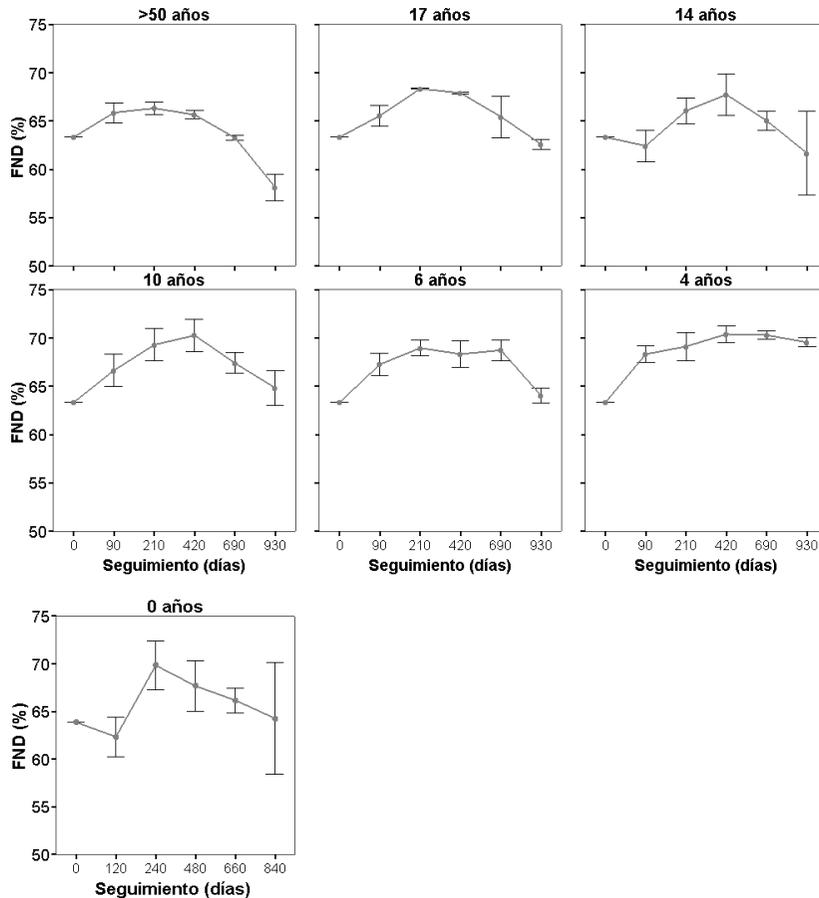


Figura 5.15. Evolución del cociente [N]/[P] a lo largo del periodo de seguimiento de la descomposición de la pinocha en las diferentes edades de la cronosecuencia analizada. Los datos representan la media \pm error típico.

4.4. Evolución del contenido en fibras a lo largo de la descomposición

Respecto al contenido en fibras, los resultados muestran como en todas las parcelas estudiadas hubo un incremento de este tipo de fibras en los primeros 6 meses del proceso de descomposición, aunque al final del periodo de estudio no se observaron disminuciones de los contenidos iniciales de FND en las parcelas recientemente quemadas, pero sí en el resto de las parcelas, siendo la disminución máxima en las parcelas control (Fig. 5.16).



Incrementos similares al comienzo del proceso de descomposición se observaron en la fibra ácido detergente (FAD) aunque de menor entidad que en el caso de la FND (Figura 5.17). Los mayores incrementos se observaron en las parcelas recientemente quemadas, y el menor en las parcelas control, donde se produce en el final del periodo de estudio un importante descenso de la FAD, en contraste con las otras parcelas.

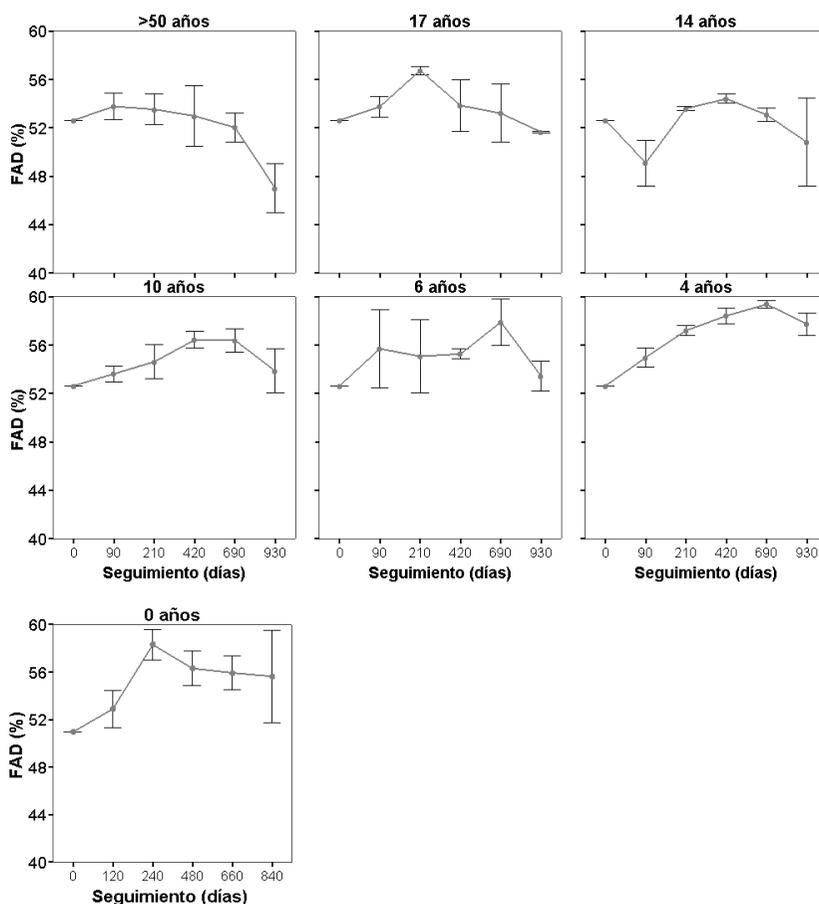
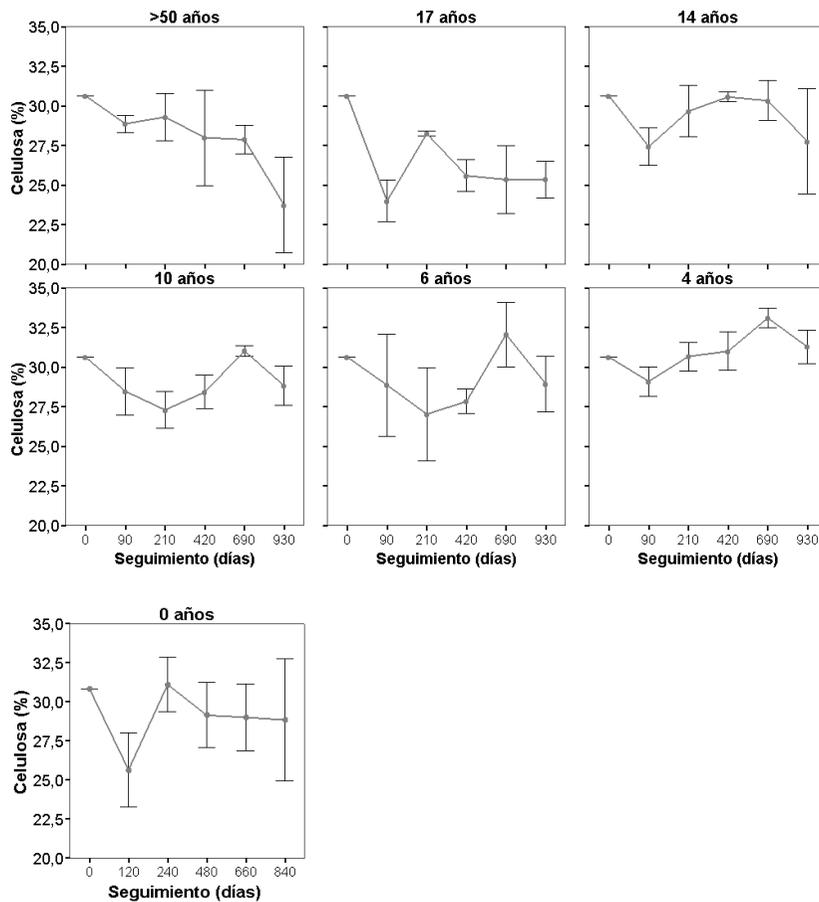


Figura 5.17. Evolución de los contenidos en fibras ácido detergentes (FAD) a lo largo del proceso de descomposición en las distintas fechas de incendios de la cronosecuencia. Los datos representan la media \pm error típico.

En comparación con el contenido en fibras y con las otras fracciones (ver más adelante), se observan pocos cambios en el contenido en celulosa de la pinocha a lo largo del proceso de descomposición (Fig. 5.18).



Cabe resaltar que las pérdidas de celulosa fueron mayores en las parcelas control que en el resto de las parcelas, sobre todo las recientemente quemadas, donde el porcentaje de celulosa prácticamente no varió e incluso aumentó (fuego del año 2000) al final del periodo de estudio. Por el contrario, las hemicelulosas (Fig. 5.19) mostraron incrementos en los porcentajes en los primeros meses del proceso de descomposición, salvo en la parcela recién quemada, donde se observaron pérdidas de esta fracción a lo largo del proceso de descomposición.

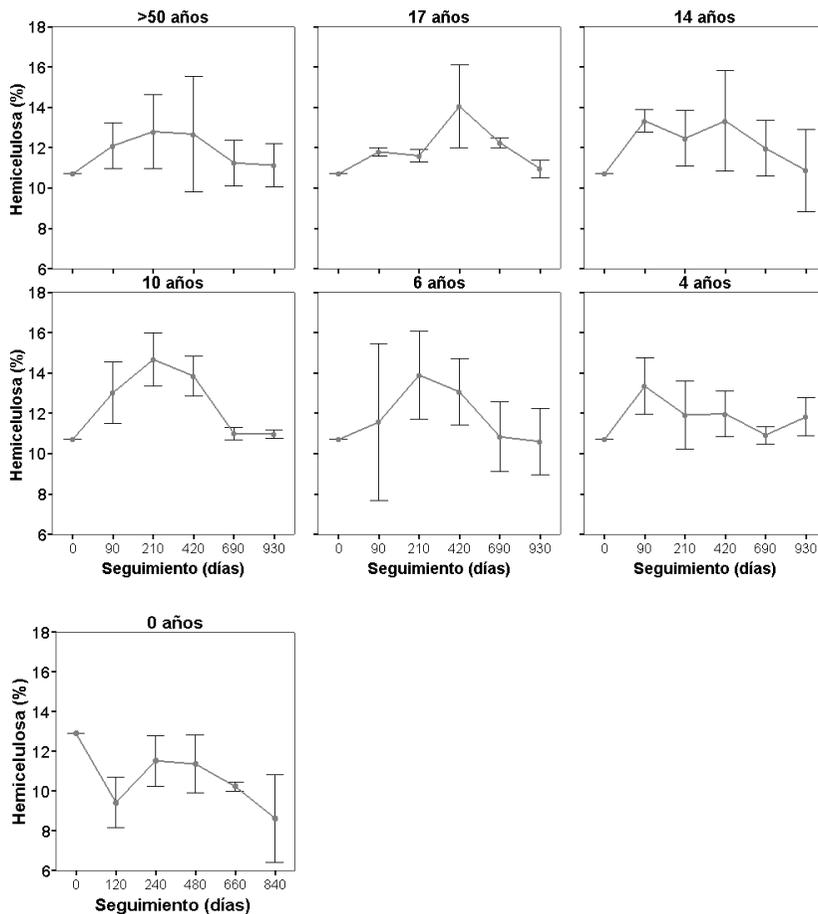


Figura 5.19. Evolución de los contenidos en hemicelulosa (%) a lo largo del proceso de descomposición en las distintas fechas de incendios de la cronosecuencia. Los datos son medias \pm error típico.

Por su parte, el contenido en lignina aumentó en todas las parcelas durante los primeros meses de descomposición (Fig. 5.20). Al contrario de lo que ocurría con los contenidos en fibra, el contenido en lignina final es en todos los casos superior al inicial, aunque este incremento se debe en la mayoría de los casos al incremento inicial antes comentado. No existen grandes diferencias en la dinámica temporal de la concentración de lignina entre parcelas de la cronosecuencia de fuegos.

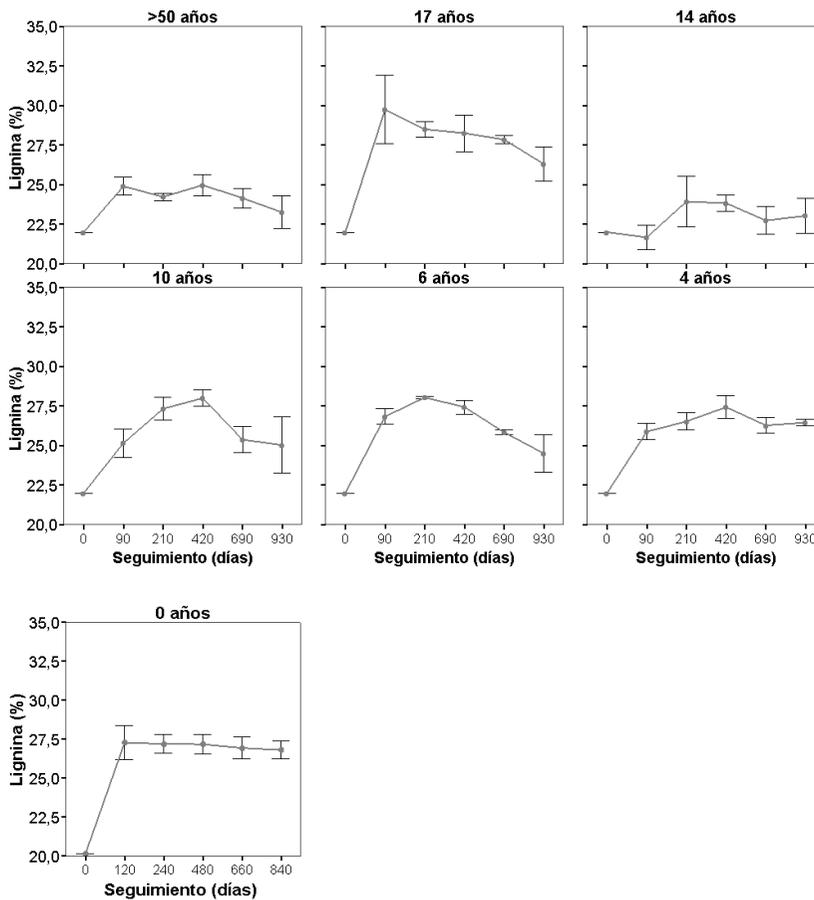


Figura 5.20. Evolución de los contenidos en lignina (%) a lo largo del proceso de descomposición en las distintas fechas de incendios de la cronosecuencia. Los datos representan la media \pm error típico.

5. Discusión

5.1. Efectos del fuego sobre la necromasa acumulada en el suelo

Los resultados obtenidos en los análisis de la necromasa acumulada en el suelo nos permiten apreciar cómo el fuego ejerce un efecto a corto plazo sobre ésta. Sin embargo, estas diferencias se ven mitigadas en un lapso de aproximadamente siete años después del incendio.

Esta rápida recuperación de la necromasa, tanto en cantidad como en profundidad, está en gran medida influida por la capacidad de rebrotar y por las bajas tasas de descomposición que presentan las acículas del pino canario (ver apartado 5.2). La caída de acículas es un proceso que ocurre de forma cíclica en los pinares, proceso que rompe el fuego haciendo que durante un tiempo, no existan acículas senescentes para caer y depositarse en el suelo. Una vez se vuelve a restaurar el ciclo, empieza a formarse la capa de necromasa que recubrirá el suelo.

Como era de esperar, se aprecian ciertos paralelismos entre la necromasa y la producción primaria neta (ver capítulo anterior). Al igual que ocurre con la producción primaria, el mayor constituyente de la necromasa es la fracción fotosintética, seguida de la fracción de sostén y, finalmente, la fracción reproductora.

El pico otoñal que presenta la necromasa también está relacionado con la caída de acículas debido al stress hídrico de la estación anterior. Sin embargo, en la necromasa, no se aprecia claramente un pico invernal, relacionado con la caída de ramas, como ocurre en la producción primaria, esto puede ser debido a que la caída de ramas está más centrada alrededor de los pinos y para recoger su variabilidad, habría que coger más puntos de muestro, hacer un seguimiento más prolongado, o utilizar otro tipo de muestreo más específico para esta fracción.

Los datos obtenidos para la media de la necromasa acumulada en el pinar de La Palma, con 11,91 t/ha, son similares a los observados por Fernández-Palacios y

colaboradores (1992) para los pinares de *Pinus canariensis* en la isla de Tenerife con valores de 10,28 t/ha, pero son inferiores a los obtenidos por Kavvadias *et al.* (2001) para pinares de *Pinus nigra* y *Pinus pinaster* en Grecia, con aproximadamente 26,04 t/ha y 17,27 t/ha respectivamente.

5.2. Efectos del fuego sobre la descomposición

En contra de la hipótesis inicial que suponía mejores condiciones para el proceso de descomposición inmediatamente después del fuego y un descenso de la tasa de descomposición a partir de éste, las parcelas no quemadas son la que presentan mayores tasas y pérdidas de peso durante el periodo de estudio. Así, la acumulación de mantillo y el secuestro de carbono en el suelo en pinares canarios no quemados no se debería a la disminución de la tasa de descomposición con el tiempo después del fuego, como ha sido sugerido para ecosistemas boreales (Wardle, 2002). Muy al contrario, la hipótesis contraria sería plausible. Los fuegos en la isla de La Palma contribuirían al secuestro de carbono a través de una disminución en la tasa de descomposición de la pinocha caída después del fuego, y el carbón negro generado en los fuegos no actuaría como catalizador de la descomposición del mantillo, como también ha sido sugerido por Wardle *et al.* (2008) y por eso contribuye a la rápida recuperación de la necromasa (ver apartado anterior). Sin embargo, considerando solo los primeros meses de descomposición, ésta se produce más rápidamente en las zonas de fuegos recientes, pero luego se observa un gradiente temporal donde a medida que pasa el tiempo desde el último incendio la descomposición del mantillo es mayor. Estudios similares también han encontrado que en los seis primeros meses la descomposición es mayor en las zonas quemadas que en las zonas control, pero al cabo del tiempo esta tendencia se revierte (Monleon y Cromack, 1996). Es posible que en las zonas quemadas recientemente, con mayor disponibilidad de nutrientes (Durán *et al.*, 2008), la descomposición de la parte lábil de la pinocha se produzca más rápidamente. Una vez agotada la parte más lábil, los microorganismos parecen no poder descomponer las fracciones más recalcitrantes, lo que posiblemente se debe a que las poblaciones microbianas pioneras que se establecen en zonas

recientemente quemadas estén más especializadas en la asimilación de fuentes lábiles de C.

Al contrario que la descomposición de la pinocha, la celulosa muestra un patrón diferente, con altas tasas de descomposición asociadas a las parcelas recién quemadas, y sin ninguna tendencia temporal apreciable. La celulosa es un material que se utiliza en términos comparativos, pero su composición química es muy desequilibrada para la comunidad microbiana, que debe importar macro y micronutrientes al tejido para poner descomponerlo. Por ello, en una cronosecuencia de fuegos es probable encontrar altas tasas de descomposición allí donde se produzca una mayor disponibilidad de nutrientes en el medio, que suele coincidir con las zonas quemadas recientemente.

El hecho de que el incendio elimine una parte importante del mantillo, hace que se incremente tanto la oscilación térmica como la alternancia de ciclos húmedos y secos en el suelo, afectando a tanto la actividad como la composición microbiana (Mill y Fey, 2004), y produciendo un aumento de la pérdida de los componentes más lábiles de la materia orgánica como es el caso de la celulosa, pero una menor capacidad de descomponer el tejido de la pinocha. Si observamos los resultados obtenidos en las bolsas de celulosa, se ve como desde el tiempo 0 hasta el día 120 la descomposición llega a magnitudes del 78,10% del peso inicial, con lo que podemos asumir que después del fuego, los microorganismos del suelo tienen avidez por fuentes lábiles de carbono. Datos similares se dan en otros tipos de ecosistemas diferentes (Arianoutsou-Faraggitaki y Margaris, 1982; Radea y Arianoutsou, 2000).

Tabla 5.5. Valores de la tasa de descomposición y el $t_{95\%}$ para distintos tipos de pinares y biomas del mundo.

Coníferas	k (año ⁻¹)	K 2° año	$t_{95\%}$ *	Lugar	Autor
<i>Juniperus monosperma</i>	0,33		9,09	Nuevo México	Vanderbilt <i>et al.</i> , 2008
<i>Pinus canariensis</i>	0,20 ^a		16,53 ^a	La Palma	Este trabajo
<i>Pinus densiflora</i>	0,38		7,89	Japón	Salamanca <i>et al.</i> , 2003
<i>Pinus kesiya</i>	0,46	0,78	6,52	India	Kumus y Ramakrishnam, 1985
<i>Pinus pinaster</i>	0,12		25	La Toscana	van Wesemael, 1993
<i>Pinus ponderosa</i>	0,15-0,28		10,71-20	Oregón	Monleon y Cromack, 1996
<i>Pinus ponderosa</i>	0,20-0,29		10,34-15	Arizona	Klemmedson <i>et al.</i> , 1985
<i>Pinus ponderosa</i>	0,19		15,79	Arizona	Klemmedson, 1992
<i>Pinus ponderosa</i>	0,08-0,16		18,75-37,5	California	Hart <i>et al.</i> , 1992
<i>Pinus sylvestris</i>	0,32		9,49	Suecia	Kurz-Besson <i>et al.</i> , 2005
<i>Pinus sylvestris</i>	0,48		6,3	Bélgica	Kurz-Besson <i>et al.</i> , 2005
<i>Pinus sylvestris</i>	0,56		5,35	Francia	Kurz-Besson <i>et al.</i> , 2005
Bioma					
Tundra	0,03		100	--	Swift <i>et al.</i> , 1979**
Bosques boreales	0,21		14	--	Swift <i>et al.</i> , 1979**
Bosques templados caducifolios	0,77		4	--	Swift <i>et al.</i> , 1979**
Bosques tropicales	6		0,5	--	Swift <i>et al.</i> , 1979**
Pastizales	1,5		2	--	Swift <i>et al.</i> , 1979**
Sabana	3,2		1	--	Swift <i>et al.</i> , 1979**

*Obtenido utilizando las k de los autores

**Obtenido de Swift *et al.*, (1979) a partir de los datos de Robin y Basilevic (1967, 1968) y Whittaker (1975).

a Calculado sin tener en cuenta el incendio más reciente.

La constante de descomposición “k” del mantillo a lo largo del tiempo de estudio, es menor en las zonas quemadas que en la zona control, 0,16 y 0,30 años⁻¹ respectivamente. Sin embargo, en el caso de las bolsas de celulosa, la k es muy dispar entre la zona recién quemada, con respecto a la zona control, 2,05 y 0,74 años⁻¹ respectivamente. Aún así son valores muy altos de descomposición haciéndose de nuevo patente que el material lábil es fácilmente descomponible, independientemente de la historia del sitio, aunque se produce más rápidamente en la zona quemada.

En las regiones mediterráneas, la descomposición pasa de ser limitada por las temperaturas, en la costa Oeste de Europa, a ser limitada mayoritariamente por la humedad, al sur de la zona mediterránea (Coûteaux *et al.*, 1995). Nuestro estudio parece coincidir con las condiciones dadas para la zona mediterránea, hecho que se manifiesta con una ralentización de la descomposición en las temporadas más secas, primavera-verano, y una aceleración en las estaciones más húmedas, otoño-invierno.

El hecho de que se produzca una ralentización en la descomposición entre las estaciones de primavera y verano, con respecto a la aceleración que ocurre en los meses de otoño e invierno, está en concordancia con los resultados obtenidos en otros estudios en los que se observa que la descomposición está más relacionada con el contenido hídrico que con la temperatura.

Comparado con otros ecosistemas de pinar (Tabla 5.5), la tasa de descomposición del mantillo de *Pinus canariensis*, está en el límite inferior (o por debajo de él) de las tasas de descomposición encontradas en Europa y Oeste de los EEUU. Berg *et al.* (1993) analizaron las tasas de descomposición de varios pinares europeos a lo largo de un gradiente climático en Europa y este de los EEUU. Las tasas más bajas las encontraron en los ecosistemas mediterráneos (pérdidas de peso de 0,05% a 0,08% /día) y bajo clima continental europeo (0,07% a 0,08% /día). En las parcelas de *P. canariensis* las tasas de pérdida de peso diaria oscilarían entre 0,03 y 0,06% /día, lo que los equipara solo con los ecosistemas mediterráneos, y muy por debajo de las pérdidas de peso encontradas en Escandinavia, en la costa atlántica europea o en la

costa Este de los EEUU (con valores que alcanzan pérdidas de peso de 0,15%/día). La alta acumulación de pinocha en el suelo tiene que ver probablemente con la baja tasa de descomposición de la pinocha en estos ecosistemas, y que al contrario que lo establecido a priori en la hipótesis inicial es mayor cuanto más tiempo ha pasado después del fuego.

La baja tasa de descomposición que presenta el pinar de La Palma es la que produce que el tiempo necesario para la pérdida del 95 % del mantillo, sea superior que para el resto de pinares de Europa, exceptuando para La Toscana (Tabla 5.5). Esto implica que se mantenga una gruesa capa de mantillo, característica de estos pinares. Esta lenta tasa de renovación del mantillo es comparable con las que ocurren en los bosques boreales.

5.3. Efectos del fuego sobre la concentración de N y P a lo largo de la descomposición

El descenso de la concentración de N en la pinocha observado en la primera fase del proceso de descomposición puede ser explicado por la existencia de una fase de lavado, en donde el N más lábil se perdería en las primeras fases del proceso de descomposición. Sin embargo, en la parcela quemada en 2005, durante ese mismo periodo se observa un incremento de la concentración en el material vegetal, lo que está indicando que la alta disponibilidad de N en una parcela recién quemada se traslada a la hojarasca, siendo posiblemente N introducido por la biomasa microbiana (Fahey *et al.*, 1985; Gallardo y Merino, 1992).

Las concentraciones de N experimentan una disminución a lo largo del proceso de descomposición en las parcelas con edades intermedias tras el fuego. Este descenso posiblemente denota transferencia de N a los horizontes del suelo, es decir mineralización neta. Sin embargo, esta mineralización no se observa en las parcelas quemadas recientemente ni en las parcelas control. En las parcelas quemadas recientemente el porcentaje final de N es mayor que el inicial, lo que supone un enriquecimiento neto del tejido y sugiere que los microbios retienen el N en los tejidos y en su propia biomasa durante más tiempo en las parcelas recién quemadas.

Estos resultados están de acuerdo con aquellos encontrados por Durán *et al.* (2010), en donde en los fuegos recientes se encontraba los menores niveles de fracciones orgánicas y lábiles de N, siendo por tanto esperable que los microorganismos los retengan durante más tiempo que en parcelas con edades intermedias de fuego, donde los niveles de N orgánico e inorgánico se empiezan a recuperar (Durán *et al.* 2010). Sin embargo, llama la atención que en la parcela control tampoco se aprecie disminución de la concentración de N durante el periodo de estudio. Este resultado solo es interpretable si en parcelas no quemadas, la disponibilidad de P ha aumentado considerablemente más que la de N, lo que está de acuerdo con lo descrito por Durán *et al.* (2009a y b), en donde se observaba una mayor resiliencia para el P que para el N en una cronosecuencia de fuegos.

En general, y para todas las parcelas quemadas, las concentraciones de P disminuyen a lo largo del proceso de descomposición. La única tendencia aparente es el descenso más acusado observado en las parcelas quemadas recientemente (fuegos del años 2000 y 2005, aunque también en 1994), que podría deberse al mayor desequilibrio entre N y P en el suelo en fuegos recientes (provocado por las pérdidas diferencialmente mayores de N), y que provoca una mayor abundancia relativa de P en el medio y una menor inmovilización en la hojarasca. Las entradas de polvo atmosférico rico en P proveniente del continente africano puede que sea responsable de la rápida recuperación de los niveles de P tras el fuego, (Moreno *et al.* 2006) y de que éste sea un nutriente menos limitante en todas las condiciones, incluyendo las parcelas control.

La evolución el cociente N/P a lo largo del proceso de descomposición confirma los patrones observados para cada nutriente. En los dos fuegos más recientes (2000 y 2005) es donde se observan los mayores desequilibrios entre N y P. Partiendo de un cociente N/P de 5 se llegan a alcanzar cocientes de 15, indicando que la concentración de N se ha triplicado con respecto a la de P. Sin embargo, existe una tendencia a la estabilización a unos niveles N/P de 8 a 10, coincidiendo con la proporción N/P esperable en los tejidos microbianos. En los fuegos intermedios, una vez superados estos valores, el cociente tiende a disminuir, posiblemente

ajustándose a la proporción óptima para los microorganismos descomponedores. Valores de N/P cercanos o superiores a 15 están posiblemente indicando precipitación de proteínas en compuestos recalcitrantes, y por tanto N en la hojarasca en formas no disponibles para los microorganismos (Gallardo y Merino, 1992). Este estudio demuestra una fuerte inmovilización de N en la hojarasca durante el proceso de descomposición, en contraste con la liberación de P observada. Esta tendencia es más acusada en fuegos recientes, posiblemente debido al mayor desequilibrio existente entre N y P, lo que concuerda con los resultados de otros autores que han estudiado la disponibilidad de estos nutrientes en los pinares quemados de La Palma (Durán *et al.*, 2008 y 2009a).

5.4. Efectos del fuego sobre la evolución del contenido en fibras a lo largo de la descomposición

Los incrementos en la proporción de FND en la pinocha están indicando las pérdidas de contenido celular que experimenta la pinocha en los primeros meses del proceso de descomposición. Estos incrementos se dan casi sin excepción en todas las parcelas, ya que las pérdidas de contenido celular pueden ser relativamente independientes del medio biológico, al ser en parte un proceso físico de lavado. Sin embargo, sí se aprecian diferencias que tienen que ver con el tiempo transcurrido desde el último fuego. Así, en los fuegos antiguos, después de un aumento de la FND se observa una disminución, siendo los niveles finales menores que los iniciales. Sin embargo, en las parcelas con fuegos más recientes (2000 y 2005), los niveles finales son netamente superiores a los iniciales. La hipótesis de que en aquellas parcelas con mayor disponibilidad temporal de nutrientes y demanda de C debería aumentar los compuestos recalcitrantes se confirma con estos resultados. El incremento en la pared celular se debería fundamentalmente a incrementos en la lignina y la hemicelulosa, ya que ambas fracciones aumentan, mientras que la celulosa permanece más o menos constante. Incrementos en lignina en términos absolutos por la formación de complejos recalcitrantes con proteínas y fenoles han sido observados por varios autores (Gallardo y Merino, 1992; Parfitt y Newman, 2000). Las proteínas pueden tener origen vegetal, pero también microbiano,

correspondiendo a la biomasa microbiana que va invadiendo la acícula. Es por ello por lo que en los fuegos más recientes se observa una tendencia mayor a la inmovilización de N en las acículas (ver apartado anterior). De la misma forma, llama la atención, que el contenido en pared celular no disminuya durante el periodo de estudio en las parcelas recientemente quemadas. Esto es claramente otro indicador de la formación de compuestos recalcitrantes en estas parcelas, mientras que en las control o en los fuegos más antiguos, el descenso de la composición de fibra está indicando que la retención de estos compuestos (su falta de descomposición) no supera a la acumulación de otras sustancias en la hojarasca, entre ellos probablemente el incremento en el nivel de cenizas (Kurz *et al.* 2000).

El mismo patrón temporal encontrado para la FND se puede observar también en la FAD, aunque los incrementos de esta fracción son claramente menores. Ello se debe fundamentalmente a que la FAD no contiene hemicelulosa, destacando el carácter recalcitrante de la hemicelulosa, que la acerca más a la lignina que a la celulosa. Sin embargo, la hemicelulosa tiene un comportamiento peculiar que no se observa en las otras fracciones, disminuyendo más en la parcela más recientemente quemada que en la parcela control. Este resultado sugiere que en condiciones de poca disponibilidad de C lábil (parcela recién quemada), la hemicelulosa podría ser una fuente de C para los microorganismos, mientras que en las parcelas no quemadas o de fuegos más antiguos, se comporta como una sustancia más recalcitrante.

De los incrementos de la fracción de la lignina detectados en los primeros meses de descomposición no se observa un patrón claro que tenga que ver con la edad del incendio, ya que incrementos bruscos se observaron en el fuego más reciente, pero también en las parcelas quemadas en 1987. Sin embargo, las parcelas recientemente quemadas (2000 y 2005) tienen como característica diferencial el que los contenidos en lignina no disminuyen en ningún momento del proceso de descomposición, o esta disminución es muy débil. Por el contrario, en las parcelas de fuegos intermedios y en la parcela control, sí que se observa una clara tendencia a disminuir a partir de cierto tiempo, que de nuevo puede estar relacionada con la calidad de la hojarasca en relación con el fuego, como se ha mencionado antes.

Tampoco hay que descartar que las poblaciones microbianas sean distintas en las distintas parcelas, y que los hongos lignolíticos sean menos frecuentes en las parcelas recién quemadas. Sin embargo, esto solo podría explicar los incrementos de la concentración de lignina, y en general de la pared celular, al principio del proceso de descomposición, ya que a medida que avanza este proceso, la lignina como tal molécula se transforma en compuestos aún más recalcitrantes, y la composición química de estos depende mucho de las condiciones en que se haya producido la descomposición (Cerniglia y Sutherland, 2010).

Nuestros resultados demuestran que el fuego tiene una importancia grande en las características químicas de las acículas en descomposición. En los fuegos recientes, la hojarasca presenta menores tasas de descomposición explicadas por la mayor cantidad de sustancias recalcitrantes que se forman durante el proceso. En estas condiciones, es posible que se acumule materia orgánica más recalcitrante en el suelo que en condiciones de no fuego, favoreciendo la conservación del C en el ecosistema y pudiendo tener efecto sobre los tipos de microorganismos y, en general, sobre la función del ecosistema.

Capítulo 6:

Efecto del fuego sobre la comunidad de artrópodos del mantillo



1. Introducción

Independientemente de que el incendio que afecte a una zona sea de superficie o de copa, sin duda la parte más afectada del ecosistema es aquella que tiene relación con el suelo. El paso de un incendio, elimina toda la producción primaria neta acumulada sobre el suelo en forma de mantillo, afectando irremediablemente a las comunidades animales que dependen de este sustrato, no sólo porque les causa la muerte directa, sino también porque provoca efectos indirectos más duraderos como la desaparición de hábitats, territorios, cobijo y alimento. La desaparición de organismos de gran importancia para los ecosistemas forestales, tales como invertebrados necrófagos, polinizadores y descomponedores, puede retardar de forma muy significativa la recuperación del bosque (Boer, 1989).

El hábitat edáfico es un recurso no renovable (o solo renovable a muy largo plazo) que contribuye, probablemente más que ningún otro, a la biodiversidad filética y taxonómica terrestre (Giller, 1996). Los artrópodos son excelentes indicadores, tanto a escala local como regional, de la biodiversidad y estado de conservación de los ecosistemas (Crist y Ahern, 1999; Golden y Crist, 2000; Hilty y Merenlender, 2000). La mayoría de los invertebrados terrestres moran en el suelo en alguna fase de su ciclo vital. La distribución de los artrópodos edáficos, refleja habitualmente características del suelo, como humedad, humus, pH, contenido en materia orgánica y otras propiedades (Gill, 1969; Andre *et al.*, 1982; Bengtsson, 1994). Los macroinvertebrados son esenciales en la fijación, transformación y generación de nutrientes y energía en el suelo del bosque, y en la estructura de las cadenas tróficas a las que sirven de vínculo (Didham *et al.*, 1996; Scheu y Schulz, 1996; González y Seastedt, 2001).

Pese a la importancia que tienen los artrópodos en ecosistemas con recurrencia de incendios como los pinares, la duración del efecto del fuego así como la tasa de recuperación de la comunidad faunística del suelo están poco estudiadas. La mayoría de los estudios se centran en los efectos de las quemadas prescritas a corto plazo (Apigian *et al.*, 2006; Chen *et al.*, 2006; Baker *et al.*, 2004), observando en muchos casos una disminución en la abundancia de invertebrados (Baker *et al.*, 2004), más

acentuadas en las zonas de fuegos severos (Kim y Jung, 2008) que en ocasiones no muestran signos de recuperación hasta dos años después de la quema (Coleman y Rieske, 2006). Sin embargo, también existen estudios que muestran la respuesta contraria, con aumento de la abundancia de invertebrados en zonas quemadas (Zebehazy, 2002).

Otros estudios se centran en algunos grupos concretos de artrópodos (Apigian *et al.*, 2006) observando un declive en las poblaciones o un reemplazamiento de especies del mismo grupo taxonómico (Rodrigo y Retana, 2006). Algunos muestran un descenso en el número de macroinvertebrados (Haimi *et al.*, 2000) como es el caso de isópodos, hemípteros, coleópteros, arañas, himenópteros y pseudoescorpiones (York, 1999; Collett, 1998, Apigian *et al.*, 2006). Sin embargo, también se ha detectado el aumento en número de los dermápteros como consecuencia de la disminución de la actividad de los grupos anteriores (Collet, 1998), así como un aumento en el número de colémbolos (Haimi *et al.*, 2000) y psocópteros (García-Domínguez *et al.*, 2010). Cada grupo taxonómico responde de manera distinta al efecto del fuego y su tiempo de recuperación puede ser muy dispar. Así, en un estudio a largo plazo llevado a cabo en bosques de *Populus* en Alberta (Canadá) Buddlea *et al.* (2006), observaron que la mayor riqueza de escarabajos se encontró pasados uno o dos años del incendio mientras que las arañas se recuperaron a los 14-15 años del incendio.

Los estudios efectuados sobre el efecto en la comunidad de artrópodos de mantillo que producen los incendios forestales son escasos y ninguno de ellos estudia el caso de Canarias, aunque sí se ha realizado un estudio sobre el efecto de las quemas prescritas (García-Domínguez *et al.*, 2010). Los datos aportados por los estudios de quemas prescritas pueden dar una idea de la respuesta de los invertebrados al fuego, si bien los incendios forestales pueden alcanzar una severidad mucho mayor que no queda recogida en estos estudios. De hecho, Anna Malmström (2006) en su tesis doctoral concluye que la severidad del fuego es el factor determinante para la recuperación de los artrópodos de suelo en Suecia.

Este capítulo constituye el primer estudio en el pinar canario acerca del efecto del fuego en la comunidad de artrópodos del mantillo a largo plazo. Se investiga la respuesta de la fauna invertebrada del mantillo tras el fuego y el tiempo que tarda la comunidad en volver al estado pre-incendio. Se pretenden confirmar o rechazar a las siguientes hipótesis: 1) El paso de un incendio produce una disminución en la riqueza y abundancia de las especies de invertebrados del mantillo; 2) El fuego afecta a la composición de la comunidad; 3) La comunidad de invertebrados se recupera a medida que pasa el tiempo desde el incendio y 4) la composición de la comunidad de invertebrados del mantillo está determinada por factores bióticos y abióticos, algunos de los cuales pueden verse modificados por el fuego.

2. Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en las siete zonas escogidas para crear la cronosecuencia de incendios (ver capítulo 2), en las que se instalaron entre dos y cuatro parcelas de seguimiento por zona, sumando un total de 24 parcelas. Estas zona se corresponden con un tiempo transcurrido desde el incendio de 18, 15, 11, 7, 5, 2, y 1 años. Se tomo como zona control aquella que no se ha quemado en más de 50 años.

3. Método

3.1. Diseño del muestreo y toma de datos

Para el estudio de los invertebrados del mantillo se muestrearon en cuatro ocasiones durante los 12 meses que duró el estudio las 21 parcelas repartidas a lo largo de las zonas de los incendios más antiguos así como en la zona control. En el caso del incendio ocurrido en el año 2005 se realizaron siete muestreos durante los 23 meses que duró el estudio. En cada muestreo y para cada parcela, se situaron al azar tres puntos donde se retiró el mantillo superficial de cuadrados de 100 cm de lado (unidades de 1 m²). La hojarasca se retiró rápidamente del cuadrado y se tamizó vigorosamente durante 1-2 minutos en un cedazo de plástico rígido con 1 cm de luz de malla (Fig. 6.1) para extraer la fauna el mantillo. La fracción fina resultante se

almacenó en bolsas plásticas (*ziplock*) para su traslado al laboratorio, anotando localidad y fecha. El mantillo está casi exclusivamente compuesto por acículas de *Pinus canariensis*. Una vez en el laboratorio cada muestra se tamizó de nuevo con una malla de 5 mm para extraer los especímenes menores. Se extendió la muestra en una bandeja, separando todos los invertebrados con una longitud corporal ≥ 2 mm con ayuda de pinzas y pincel (Delgado García, 2003).

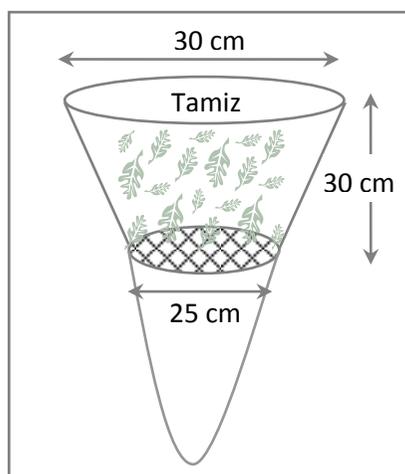


Figura 6.1. Utensilio empleado para el muestreo de los invertebrados del mantillo.

Este método de extracción de la edafofauna fue eficiente, permitiendo separar la macrofauna en menos tiempo (20-150 minutos) que el embudo de Berlese o el método de Winkler (Southwood, 1978). La fracción mayor del mantillo cribado se revisó para extraer los especímenes retenidos de mayor talla (≥ 1 cm). Se utilizó etanol (70%) para preservar oligoquetos, moluscos, nematodos, crustáceos, miriápodos, arácnidos, dípteros, himenópteros, otros hexápodos y las larvas de insectos. Los coleópteros fueron preservados en líquido de Scheerpeltz (etanol: 65%; acetato: 10%; agua: 25%).

La identidad taxonómica se resolvió al mínimo nivel posible, con ayuda de una lupa binocular de diez aumentos (10x) en los casos necesarios. En muchos casos se consideró suficiente para el objetivo del estudio la identificación al nivel de género, familia o categoría taxonómica superior, siempre y cuando los especímenes pudieran

segregarse como morfoespecies distintas (Oliver y Beattie, 1996). Esta estrategia es apropiada para estimar la diversidad α (riqueza específica) y β (cambio composicional) entre sitios, dado que se correlaciona fuertemente con la diversidad específica de una zona (Oliver y Beattie, 1996).

La práctica totalidad de los estadios preimaginales (larvas, pupas, crisálidas), fue separada al nivel de orden, familia, género o morfoespecie. En caso de segregación taxonómica dudosa entre dos morfoespecies similares, éstas fueron registradas como la misma morfoespecie. Por un lado, esto puede resultar en una subestima de la diversidad neta; por otro, contribuye a minimizar su sobreestimación. La segregación intraespecífica del nicho en los artrópodos (esto es, la explotación de diferentes nichos espacio-temporales en distintos estadios del ciclo vital de una misma especie) permite que larvas y adultos de la misma especie sean considerados morfoespecies distintas, sin una sobreestima importante de la diversidad funcional en el mantillo (Giller, 1996).

Por otro lado, la mayoría de las larvas encontradas fueron lepidópteros y dípteros, grupos en los que se registraron escasas especies e individuos en su forma adulta, por lo que el solapamiento intraespecífico se supuso irrelevante. Especímenes de referencia se conservan en el Departamento de Ecología de la Universidad de La Laguna (DEULL). La nomenclatura de las especies sigue a Izquierdo *et al.* (2004).

3.2. Análisis estadístico

Para cada incendio, parcela y muestra se calculó la riqueza alfa (S , número de especies por unidad de superficie) y beta (número de especies distintas acumuladas en el gradiente partido por la riqueza alfa media) de los siete incendios de la cronosecuencia y de cada uno de los muestreos realizados a largo de los meses que duró el estudio.

$$\text{Riqueza } \beta = \frac{\text{nº especies acumuladas en el gradiente analizado}}{\text{riqueza } \alpha \text{ media}}$$

La riqueza alfa nos da una idea de las especies presentes por unidad de superficie en un momento determinado, mientras que la riqueza beta nos da una idea del reemplazamiento de las especies a lo largo del espacio o del tiempo (Whittaker, 1970). Si en un mismo lugar tomamos varias muestras y estas presentan similar número de especies (riqueza alfa), pero dichas especies son diferentes entre las muestras, la riqueza beta de la zona será alta. Además, si en un mismo lugar tomamos varias muestras cada cierto tiempo, por ejemplo cada estación del año, la riqueza beta será también alta si a similar número de especies en cada estación éstas son distintas. Por otro lado, también se registró la abundancia total de invertebrados por especie y muestra. Por último, se obtuvo la riqueza para el conjunto de los incendios de la cronosecuencia a fin de obtener un dato de riqueza por unidad de superficie para los invertebrados de mantillo del pinar de La Palma.

Dado que los índices compuestos de diversidad, como el de Shannon, pueden estar sesgados cuando se comparan situaciones con distinta composición y/o densidades variables entre especies (Didham, 1998) se calculó una medida no sesgada de riqueza específica mediante el método de la rarefacción (Delgado García, 2003). Se trata de un método de remuestro que calcula el número de especies esperado para un número determinado de individuos extraídos al azar de las muestras. Esta técnica ofrece una medida de diversidad de especies apropiada por su robustez ante el efecto del tamaño muestral (p.e. número de individuos muy variable entre y dentro de especies). Esto permitió la comparación visual de la diversidad entre los distintos años de incendio de una forma no sesgada.

Al igual que ocurrió con la flora en el capítulo 3, los datos de invertebrados obtenidos el primer año del incendio y los obtenidos el segundo año están relacionados espacialmente, puesto que fueron recogidos en las mismas parcelas, por lo que no pueden ser analizados junto con los datos obtenidos para el resto de incendios, que sí son independientes entre sí. Así pues, por un lado se estudió el efecto del fuego en los artrópodos del suelo a lo largo de la cronosecuencia de incendios, y por otro, se estudió el efecto del fuego a lo largo del seguimiento del incendio ocurrido en el año 2005.

Para comprobar si existen diferencias significativas o no entre los distintos incendios de la cronosecuencia, así como entre los distintos muestreos temporales del estudio, se realizaron test no paramétricos ya que los datos no se ajustan a los parámetros de normalidad y homocedasticidad necesarios para el uso de la estadística paramétrica. En concreto, se utilizó el test de Kruskal-Wallis para analizar si aparecen diferencias tanto entre los distintos incendios de la cronosecuencia, como entre los distintos muestreos realizados dentro de cada uno de los incendios de la cronosecuencia, y entre los distintos muestreos a lo largo de la cronosecuencia. Una vez obtenidas las diferencias significativas utilizamos el test de Tukey no paramétrico como test post-hoc para conocer entre qué incendios o muestreos se producen las diferencias detectadas por el test no paramétrico.

Se realizó una primera aproximación a las diferencias en la composición de especies entre los distintos incendios de la cronosecuencia, mediante un análisis de clasificación cluster. Para ello, partimos de la matriz de datos inicial de abundancia de especies sobre la que aplicamos la transformación de la raíz cuadrada, para luego obtener una matriz de similaridad, usando el índice cuantitativo de Bray-Curtis (Bray y Curtis, 1957; ver capítulo 3).

Además, se realizó un análisis de ordenación para estudiar el gradiente faunístico existente a lo largo de la cronosecuencia de incendios. Primeramente, se realizó un análisis de correspondencia corregido (DCA) para estudiar la organización de la fauna invertebrada del mantillo sin la contribución de variables predictoras bióticas o abióticas. Seguidamente se realizó un análisis canónico de correspondencia (CCA) para relacionar la variación faunística observada con variables predictoras (ter Braak y Smilauer, 1998; ver capítulo 3). En esta ocasión, como variables bióticas se incluyeron, la cobertura de la copa, la altura media de los diez pinos con mayor DAP de cada parcela, el área basal de la zona del incendio, la profundidad de mantillo, la cobertura de especies leñosas y la cobertura de especies herbáceas. Por su parte, las variables abióticas utilizadas fueron: el tiempo transcurrido desde el incendio, la altitud de las parcelas, la exposición de las parcelas, la cobertura de rocas y la cobertura de suelo.

4. Resultados

A continuación, se detallan los resultados obtenidos para la comunidad de artrópodos del mantillo, tanto en lo referente a sus parámetros descriptores como su evolución a lo largo de la cronosecuencia de mantillo.

4.1. Efecto del fuego sobre la riqueza y abundancia de los invertebrados del mantillo

Durante el estudio de la comunidad de artrópodos de mantillo del pinar, se recolectaron un total de 6.666 individuos a lo largo de los 315 muestreos realizados. Se identificaron un total de 127 especies o morfoespecies incluyendo larvas como morfoespecie (en adelante especies, ver listado en el apéndice 6.1), agrupadas en 26 órdenes.

La riqueza alfa media anual de artrópodos por parcela (1 m²) fue de $11,32 \pm 1,47$ especies, mientras que la riqueza beta media anual fue de $2,06 \pm 0,09$ especies, con una abundancia media de $246,9 \pm 62,44$ individuos por parcela.

Del total de los 26 órdenes, sólo 12 de ellos superan el uno por ciento en porcentaje de abundancia, y de esos 12, cuatro grupos, Poduromorfos con 24,08%, Psocoptera con 18,90%, Coleoptera con 16,52 y Julida con 14,80 % se reparten el 74,32 % de la abundancia total (Fig. 6.2).

El 91% de las especies determinadas son nativas y sólo se encontraron cuatro especies exóticas (8% de las especies determinadas): *Ommatoiulus moreletii*, *Armadillidium vulgare*, *Eluma purpurascens* y *Pardosa cf. proxima*. Pese a la gran riqueza de especies nativas y a la pobreza de introducidas, la abundancia relativa de estas últimas es muy alta alcanzando el 38,75 % del total, mientras que las especies nativas alcanzan el 61,25%. De todas las especies exóticas, *Ommatoiulus moreletii* exclusivamente acapara el 98,69 % de la abundancia de individuos de especies exóticas.

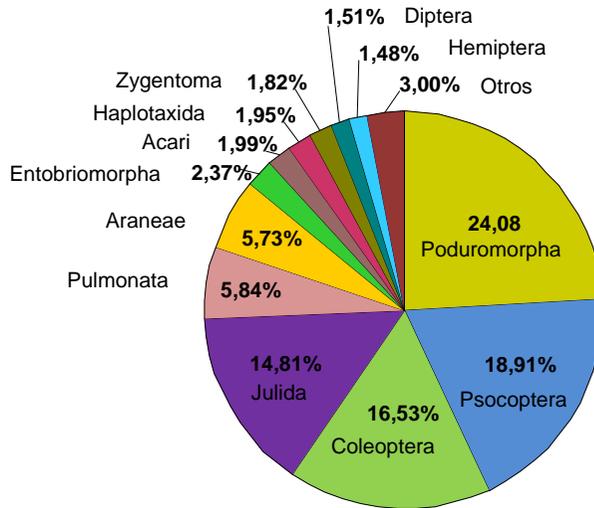


Figura 6.2. Porcentajes de la abundancia anual de cada uno de los órdenes. Otros agrupa a todos aquellos órdenes que no alcanzaron el uno por ciento de abundancia.

Tabla 6.1. Valores de riqueza alfa, riqueza beta y abundancia para cada uno de los incendios de la cronosecuencia. Los datos representan la media \pm error típico de la media.

Tiempo desde incendio (años)	Riqueza Alfa	Riqueza Beta	Abundancia
> 50	17,00 \pm 1,28	1,80 \pm 0,03	238,75 \pm 49,92
18	17,66 \pm 4,33	1,83 \pm 0,19	944,00 \pm 596,00
15	7,75 \pm 0,80	1,86 \pm 0,16	129,25 \pm 41,02
11	23,50 \pm 1,43	1,63 \pm 0,48	567,50 \pm 89,76
7	11,44 \pm 0,96	1,77 \pm 0,12	203,33 \pm 25,46
5	7,49 \pm 0,95	2,09 \pm 0,07	85,75 \pm 8,67
1	1,33 \pm 0,69	2,70 \pm 0,29	15,00 \pm 11,59
0	3,00 \pm 0,69	3,00 \pm 0,00	12,67 \pm 5,17
Media	11,32 \pm 1,47	2,06 \pm 0,09	246,89 \pm 62,44

En general y atendiendo a todos los incendios muestreados, la riqueza alfa muestra un aumento a medida que pasa el tiempo desde el incendio, con un descenso entre el primer y el segundo año después del incendio, para luego aumentar hasta un máximo a los 11 años a partir de donde se mantiene más o menos constante (a excepción del incendio ocurrido hace 15 años donde la riqueza disminuye

drásticamente) (Fig. 6.3 A y B). En cuanto a la riqueza beta se refiere, se observa un descenso progresivo a medida que pasa el tiempo desde el incendio, hasta los 11 años manteniéndose constante de aquí en adelante (Fig. 6.3 C y D) con valores en torno a dos.

Los valores más altos de riqueza alfa se dan en los incendios ocurridos hace 11 y 18 años, así como en la zona control, con unos valores de $23,50 \pm 1,43$; $17,66 \pm 4,33$ y $17,00 \pm 1,28$ especies/m² respectivamente, mientras que los valores más bajos se obtienen al año después del incendio, con tan sólo $1,33 \pm 0,69$ especies/m² (Fig. 6.3 A y B). Las diferencias significativas observadas se producen en los incendios de la cronosecuencia, más concretamente entre el incendio ocurrido hace 11 años con los incendios de hace cinco y 15 años (Kruskal-Wallis $p < 0,05$).

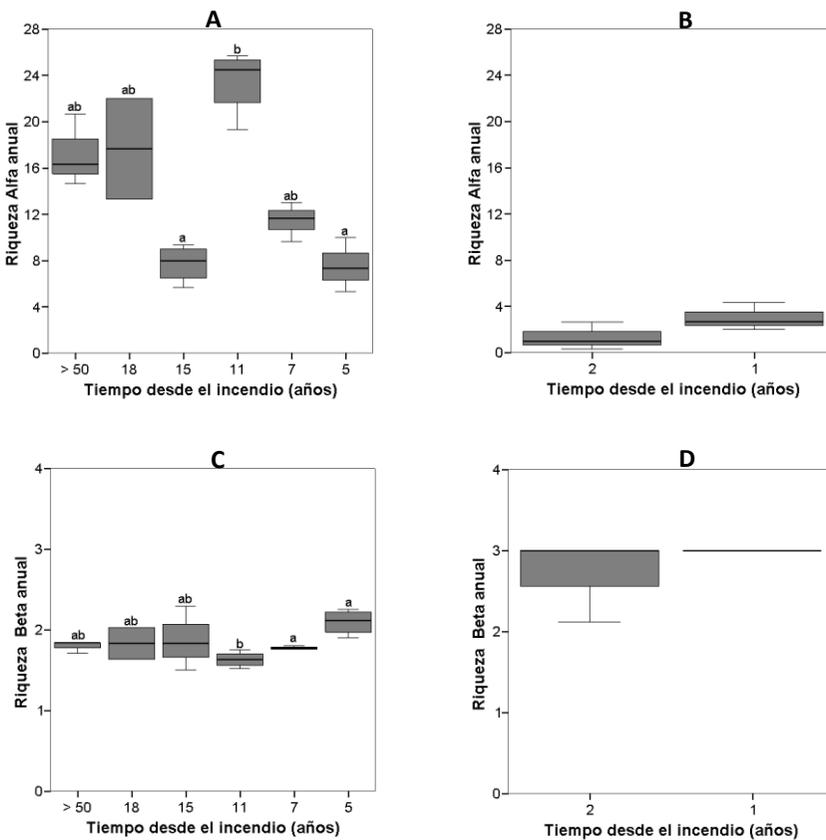


Figura 6.3. Valores de riqueza alfa y riqueza beta a lo largo de la cronosecuencia de incendios (A y C) y del seguimiento del incendio de 2005 (B y D). Las letras distintas sobre las cajas representan diferencias entre los incendios.

Con la riqueza beta ocurre que los valores más altos se obtienen en el incendio más reciente, con $3,00 \pm 0,00$ durante el primer año y con $2,70 \pm 0,29$ al segundo año del incendio, mientras que los valores más bajos se obtienen a los 7 y a los 11 años con $1,77 \pm 0,10$ y $1,60 \pm 0,40$, respectivamente (Fig. 6.3 B y C). Una vez más las diferencias significativas encontradas se observan en los incendios de la cronosecuencia, entre el incendio ocurrido hace 5 años y el ocurrido hace 11 años (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$).

La rarefacción de la fauna en general, mostró mayor tasa de acumulación de especies para los incendios más antiguos, la zona control, el incendio de hace 15 años y el de hace 11 años, indicando una mayor riqueza de especies, si bien para el incendio ocurrido hace 18 años la curva tiende a tumbarse más rápidamente, dando a entender que se ha alcanzado razonablemente el número de especies total esperado para esa zona (Fig. 6.4). Para los años de seguimiento del incendio ocurrido en el 2005, se observa como apenas ha empezado a despuntar la pendiente con lo que todavía no se ha alcanzado el máximo de riqueza esperado.

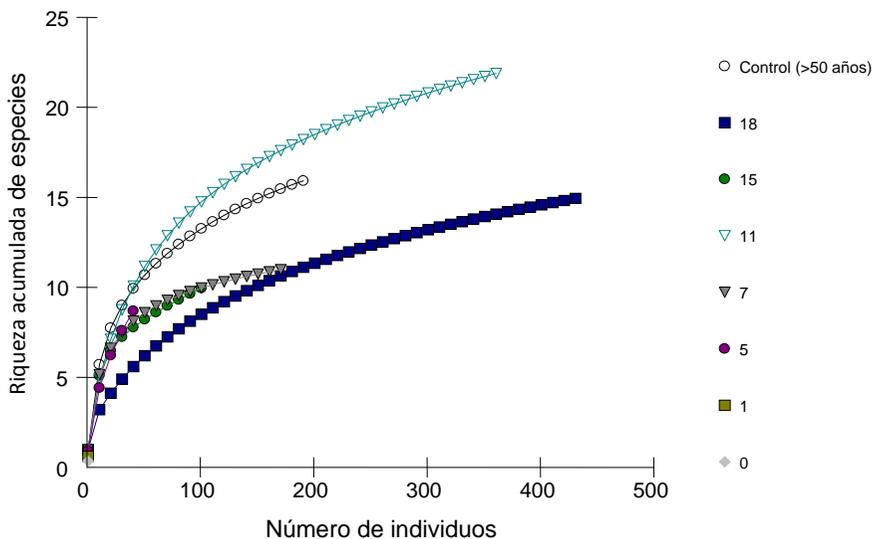


Figura 6.4. Curva de rarefacción de la fauna invertebrada de mantillo para cada incendio del estudio. Calculada sobre 62 especies ya que al hacer el promedio global anual, hay casillas que dan ceros. El eje Y representa la riqueza esperada y el eje X representa el número de individuos.

En el caso de la abundancia media de individuos (Fig. 6.5), la gráfica sigue un patrón similar al de la riqueza, es decir, se produce un aumento constante durante los 11 primeros años, donde se alcanza un valor de $567,50 \pm 89,76$ individuos/m², para luego disminuir hasta valores por debajo de 200 individuos. El incendio ocurrido hace 18 años interrumpe esta tendencia alcanzando los valores máximos con 944 ± 596 individuos/m², valor muy por encima de la media total (Fig. 6.5). Los valores máximos de abundancia en ambos casos se deben a unas pocas especies que dominan, (en el primer caso (11 años) los poduromorfos, *Brachyderes* sp. y, en menor medida, *Ommatoiulus moreletti*) que destacan en número de individuos con respecto al resto de especies, mientras que en el segundo caso (18 años) dominan principalmente los *Collembola* del grupo de los poduromorfos y los Psocópteros (*Trogiidae* sp.). Los resultados del análisis estadístico del seguimiento del incendio más reciente (Fig. 6.5 A), no muestran diferencias significativas entre los dos años de estudio (test de Friedman, $p > 0,05$). Sin embargo, en la cronosecuencia de incendios, sí se observan diferencias significativas (Kruskall-Wallis, $p < 0,05$), concretamente entre el incendio de hace 11 años con el ocurrido hace cinco años (Fig. 6.5 B).

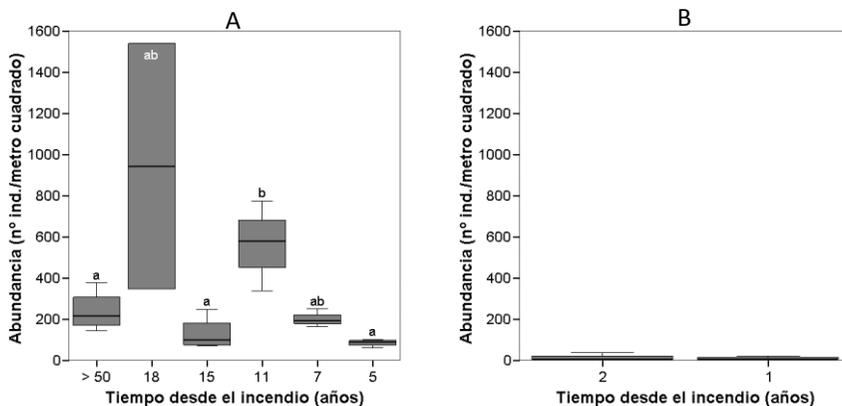


Figura 6.5. Valores de abundancia a lo largo de la cronosecuencia de incendios (A) y del seguimiento del incendio de 2005 (B). Las letras distintas representan diferencias entre los incendios.

4.2. Variación intraanual de la riqueza de especies a lo largo de la cronosecuencia

Al analizar los datos del seguimiento de la riqueza alfa a lo largo de los años de muestreo (Fig. 6.6 y 6.7), se vuelve a observar la tendencia general descrita para la riqueza alfa anual, con un aumento progresivo durante los siete primeros años después del incendio, en los que apenas se aprecian fluctuaciones intraanuales. A partir de este periodo, las fluctuaciones estacionales empiezan a ser patentes.

La variación estacional a lo largo de los años de estudio del incendio más reciente, muestra pequeñas fluctuaciones entre 0 y 2 especies como media, con los máximos y mínimos desplazados entre el primer y segundo año de seguimiento después del incendio (Fig. 6.6), aunque en ningún caso se observaron diferencias significativas entre los muestreos (Kruskall-Wallis, $p > 0,05$).

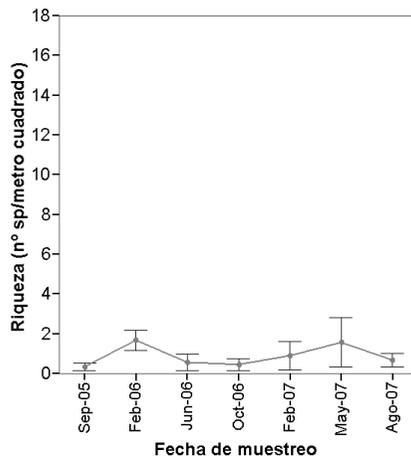


Figura 6.6. Variación estacional de la riqueza alfa a lo largo de los muestreos realizados durante los años de estudio del incendio de 2005. Los valores representan la mediana \pm error típico.

En el resto de los incendios de la cronosecuencia, la distribución estacional en general presenta unos máximos en los meses de febrero, coincidiendo con las épocas más húmedas, y unos mínimos en mayo, a comienzos de la estación seca (Fig. 6.7). Sin embargo, estas variaciones en el número medio de especies tampoco son lo suficientemente importantes para dar lugar a diferencias significativas en el análisis estadístico. Sólo en el incendio ocurrido hace 11 años y la zona control (> 50 años) se observan diferencias significativas entre las estaciones del año analizadas (Kruskall-Wallis, $p < 0,05$). En el caso del incendio ocurrido hace 11 años, las diferencias se producen entre septiembre y mayo con una variación en la riqueza media de 9,59 sp./m² y en el caso de la zona control estas diferencias se producen entre el muestreo de febrero con los muestreo de mayo y septiembre con unas diferencias de 5,58 y 4,58 sp./m² respectivamente.

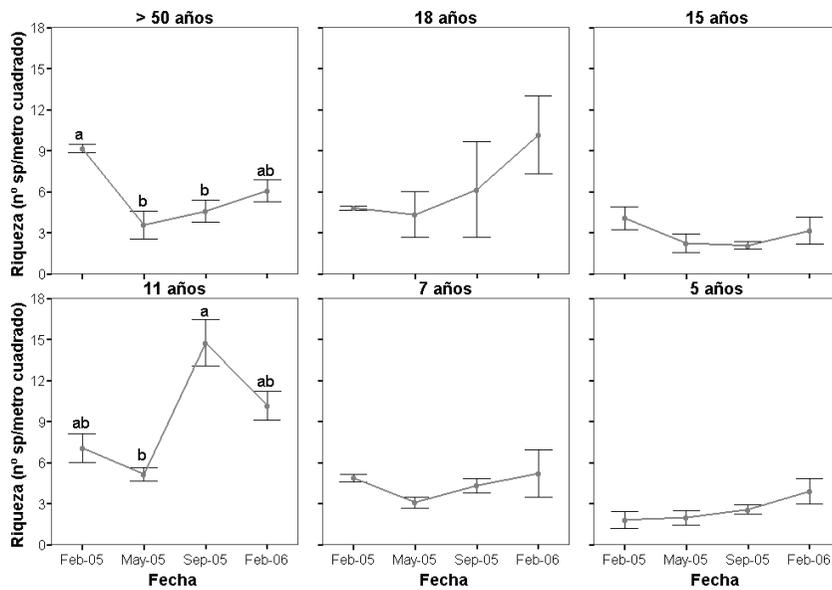


Figura 6.7. Variación estacional de la riqueza alfa a lo largo de los muestreos realizados en la cronosecuencia. Los valores representan la mediana \pm error típico.

Por su parte, en el caso del análisis de la riqueza beta intraanual, se vuelve a observar lo que comentamos acerca de la riqueza beta anual, es decir, se aprecia un descenso general de dicha riqueza a medida que pasa el tiempo hasta los siete años después del incendio. En este primer periodo se producen las mayores variaciones estacionales que tienden a estabilizarse y ser menos patentes, a medida que pasa el tiempo desde el incendio (Fig. 6.8 y 6.9).

La riqueza beta en los años de seguimiento del incendio más reciente presenta los valores más altos, con una media de 2,25 para el primer año y de 2,09 para el segundo año de muestreo, dándose el máximo durante el mes de febrero el primer año y durante el mes de agosto el segundo año (Fig. 6.8). En cualquier caso, no se observan diferencias significativas durante el seguimiento del incendio (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

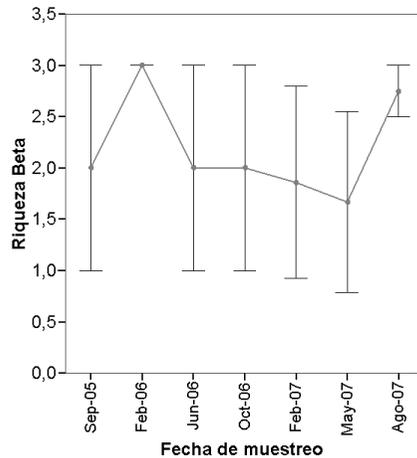


Figura 6.8. Variación estacional de la riqueza beta a lo largo de los muestreos realizados durante los años de estudio del incendio de 2005. Los valores representan la mediana \pm error típico.

El resto de incendios de la cronosecuencia (Fig. 6.9), en general presentan unos valores de riqueza beta más estables a medida que pasa el tiempo desde el incendio, exceptuando el incendio de hace cinco años, donde todavía se aprecia una disminución de este parámetro a lo largo del año de estudio. El resto de años no presentan un patrón claro, observándose en algunos incendios un aumento durante el mes de mayo (a los 7, 11 y 18 años del incendio), mientras que en otros, los máximos se dan durante el mes de febrero (a los 15 años y la zona control). En ninguno de los casos, aparecen diferencias significativas entre los distintos muestreos realizados a lo largo del año (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

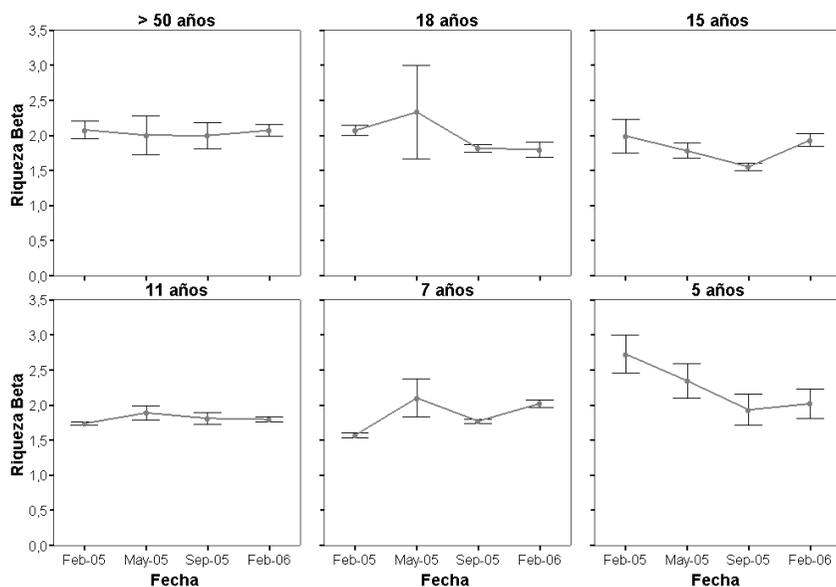


Figura 6.9. Variación estacional de la riqueza beta a lo largo de los muestreos realizados en la cronosecuencia. Los valores representan la mediana \pm error típico.

4.3. Composición de la comunidad de invertebrados del mantillo

El análisis de clasificación jerárquico, muestra tres grupos claramente diferenciados según el tiempo transcurrido desde el incendio (Fig. 6.10). Por un lado, separa con el menor coeficiente de similitud de Bray-Curtis, a un grupo formado por los años de seguimiento del incendio más reciente y que es independiente del resto de incendios. A continuación, el incendio ocurrido hace 5 años se separa del resto de incendios de la cronosecuencia, y por último hay un gran grupo que abarca desde el incendio ocurrido hace 7 años hasta la zona control, aunque esta agrupación no sigue un patrón cronológico con respecto al tiempo desde el incendio.

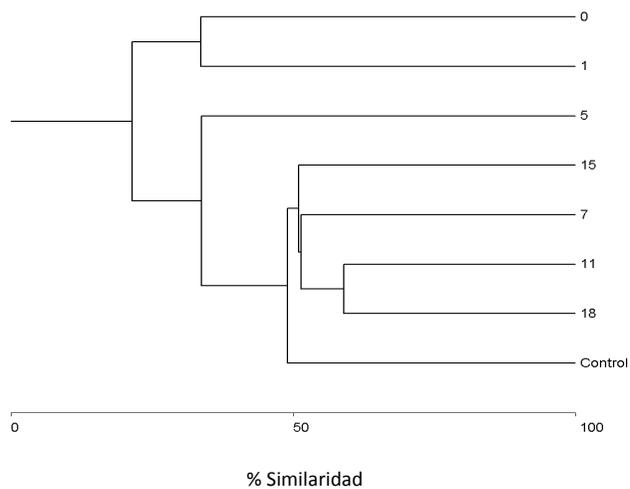
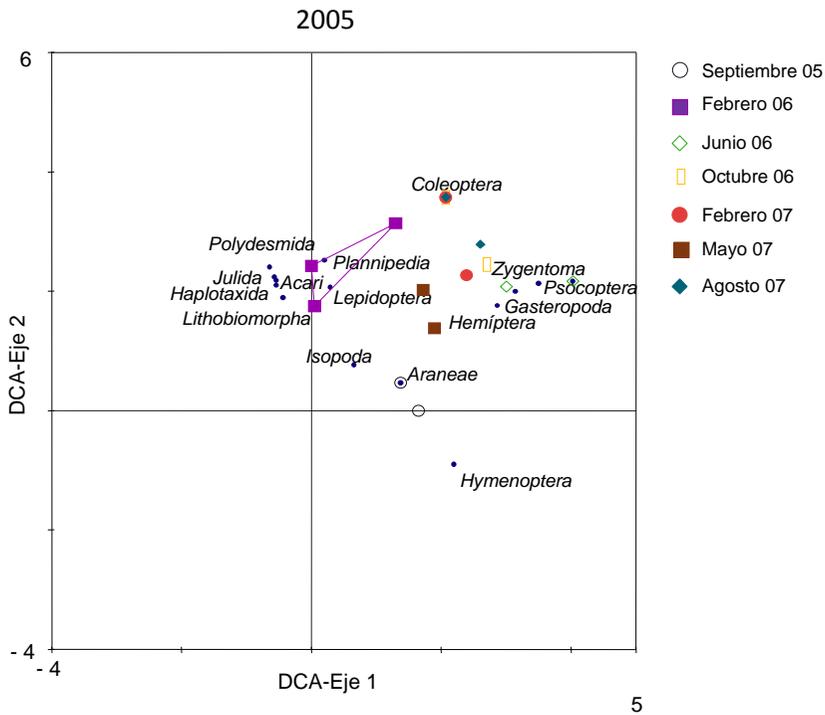


Figura 6.10. Fenograma resultante del análisis de clasificación jerárquico. Se muestra la relación entre cada uno de los incendios según el índice de similitud de Bray-Curtis.

Por otra parte, en el plano que representa los dos primeros ejes del análisis de correspondencia corregido (DCA) de los muestreos realizados durante el seguimiento del incendio más reciente (Fig. 6.11), se observa una dispersión de los órdenes taxonómicos entre los dos primeros ejes, dando lugar a una pauta poco definida con respecto al tiempo transcurrido. El porcentaje de la varianza acumulada para el primer y el segundo eje, fue de 22,7% y 35,5% respectivamente. La importante longitudud de los ejes, en torno a 6 en el primer eje y 5 en el segundo, implican una tasa de recambio de órdenes presentes en las parcelas a medida que transcurre el tiempo.



178

Figura 6.11. Diagrama del análisis de correspondencia corregido (DCA). Se representan la abundancia a nivel de órdenes a lo largo de los muestreos realizados en el incendio de 2005. Los autovalores para el primer y segundo ejes son 0,687 y 0,387 respectivamente. La inercia total fue 3,022.

Los resultados obtenidos por el DCA para el caso del seguimiento intraanual de los incendios de la cronosecuencia (Fig. 6.12 y Tabla 6.2), muestran como las parcelas se agrupan todas cerca del centroide, lo que indica que presentan varios órdenes en común. La dispersión de los órdenes a lo largo de los ejes alcanzan longitudes de 4-5 unidades en el caso del eje 1 y de 6-7 en el caso del eje 2, indicando una gran varianza de los órdenes según la fecha del muestreo. Coleoptera, Julida, Gastropoda y Araneae, suelen ser los órdenes en torno a los que se agrupan las parcelas en todos los muestreos, mientras que otro grupo también abundante como Hemiptera varían su situación según la fecha de muestreo, indicando poblaciones fluctuantes. El resto de grupos menos abundantes se sitúa en los márgenes de las gráficas y varían tanto por la fecha de muestreo como por el incendio.

Tabla 6.2. Valores del porcentaje de la varianza acumulada y de los autovalores de los dos primeros ejes de los DCA obtenidos en cada uno de los muestreos estacionales de la cronosecuencia.

Fecha de muestreo	Varianza acumulada (%)		Autovalores	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Febrero 2005	22,6	33,9	0,293	0,147
Mayo 2005	37,7	49,2	0,411	0,125
Septiembre 2005	32,7	44,9	0,306	0,114
Febrero 2006	20,2	30,7	0,258	0,135

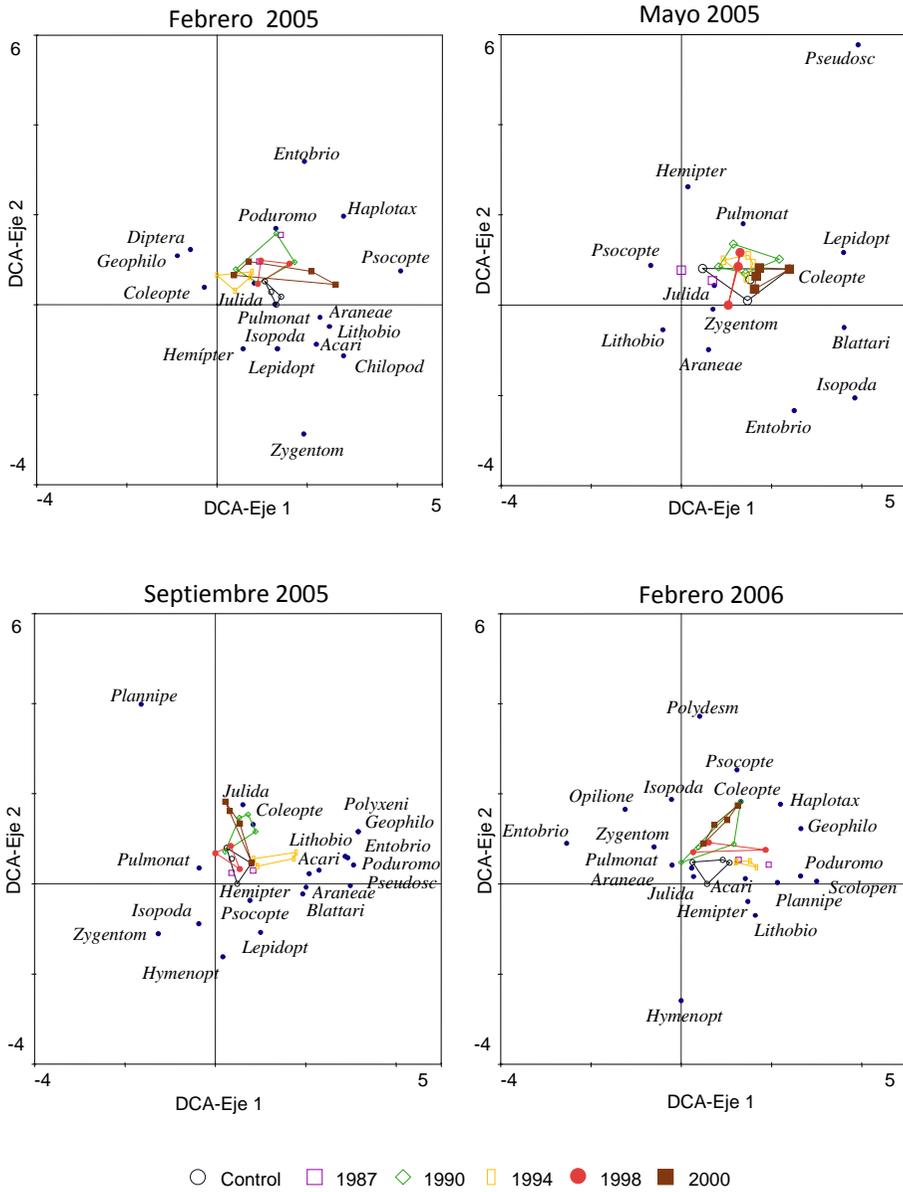


Figura 6.12. Diagrama del análisis de correspondencia corregido (DCA). Cada figura representa la abundancia de los distintos órdenes en cada uno de los muestreos realizados en los incendios de la cronosecuencia. La inercia total para cada uno de los muestreos fue: febrero de 2005 = 1,296; mayo de 2005 = 1,089; septiembre de 2005 = 0,935 y febrero de 2006 = 1,278.

El análisis de correspondencia corregido con los datos anuales a nivel de orden (Fig. 6.13), muestra que los incendios se distribuyen a lo largo del eje 1 aunque no de manera ordenada en función del tiempo desde el incendio. Aún así los dos seguimientos del incendio más reciente, así como el incendio ocurrido hace 5 años, se sitúan a la derecha de la gráfica, relacionados con los tres grupos más alejados en esa dirección, Isopoda, Hymenoptera y Polydesmida. El segundo año de seguimiento se separa del resto de incendios a lo largo del eje 2 por la presencia predominante de Hemiptera, Gasteropoda y Araneae y, en menor medida, Coleoptera.

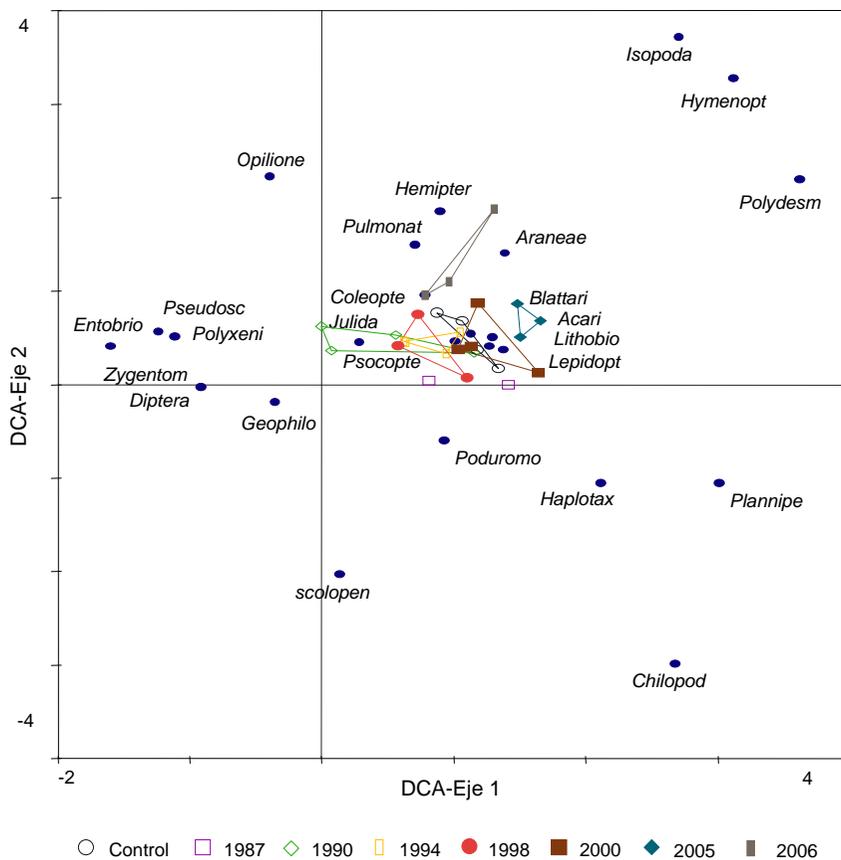


Figura 6.13. Diagrama del análisis de correspondencia corregido (DCA). Representa la abundancia anual a nivel de órdenes según el tiempo transcurrido desde el incendio. Los autovalores para el primer y segundo eje son 0,14 y 0,1, respectivamente. El porcentaje de varianza acumulada por los dos primeros ejes fue de 16,2 y 27,8. La inercia total fue de 0,861.

Los resultados obtenidos con el análisis de correspondencia corregido muestran como tres de las variables ambientales incluidas, la cobertura de la bóveda, la profundidad del mantillo y el área basal (Tabla 6.3) tienen un efecto significativo en la distribución de las muestras y órdenes en el área del gráfico (test de permutaciones de Monte Carlo $p < 0,05$) (Fig. 6.14). Ninguna de las variables presenta una asociación clara con el eje 1, mientras que la cobertura de suelo, el tiempo desde el incendio y la cobertura de bóveda están muy relacionados con el eje 2, aunque las dos primeras no fueron significativas. Sin embargo, es importante resaltar que tanto la profundidad de mantillo como la cobertura de la bóveda, variables significativas, fueron afectadas por el incendio durante los primeros años, como se vio en capítulos anteriores.

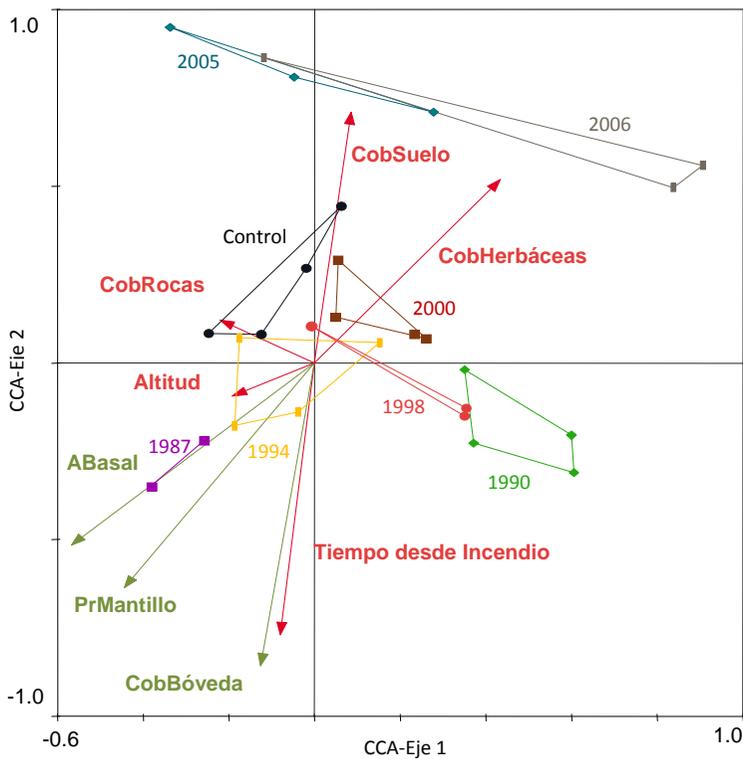


Figura 6.14. Análisis de canónico de correspondencia (CCA), representando las relaciones que existen entre el tiempo transcurrido desde el incendio y las características del hábitat. Los paralelogramos agrupan a las parcelas con el mismo tiempo desde el incendio. Las flechas verdes indican variables con significación y las rojas indican variables no significativas.

En la figura 6.15 se observa cómo algunos órdenes tienden a asociarse con ciertas variables ambientales. Los pseudoscorpiones en las zonas con mayor área basal, Araneae y Lithobiomorpha se sitúan relacionadas con la cobertura de rocas, mientras que hay otros órdenes que se agrupan cerca del centroide y no parecen especialmente relacionados con ninguna de las variables incluidas en el análisis.

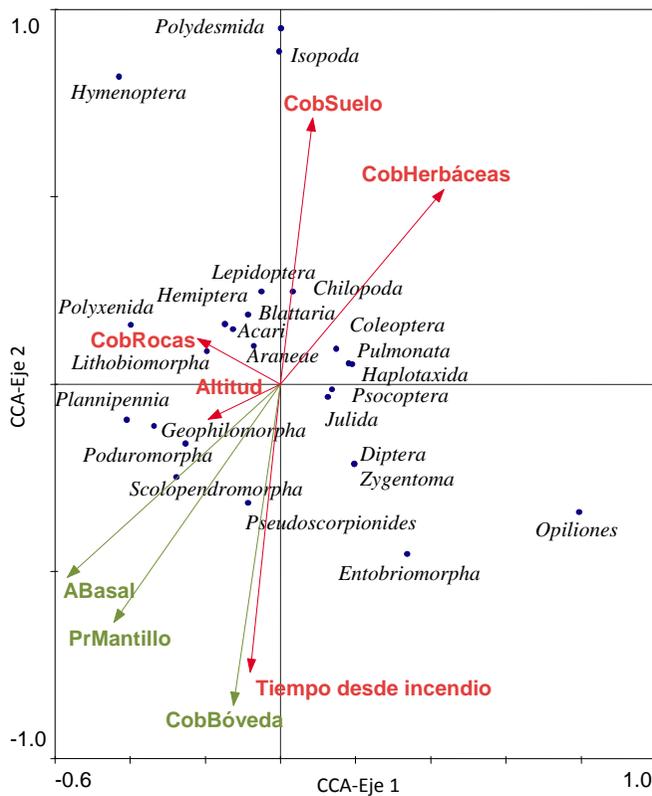


Figura 6.15. Análisis de canónico de correspondencia (CCA), representando la relación que existe entre los órdenes y las características del hábitat. Las flechas verdes indican variables con significación y las rojas indican variables no significativas.

Tabla 6.3. Resultados del análisis CCA. Significación de los test de Monte Carlo con 500 permutaciones para las variables predictoras: ** = $p < 0,01$; * = $p < 0,05$; ns = no significativo; - = Variable no computada.

	Eje 1	Eje 2
Autovalores	0,102	0,085
% de varianza acumulada	11,9	21,7
Correlación órdenes-hábitats	26,6	48,6
Permutaciones de Monte Carlo	<i>F</i>	
Cobertura de copa	2,34**	
Área basal	2,16*	
Profundidad del mantillo	2,05*	
Tiempo desde el incendio	1,63 ns	
Altitud	1,46 ns	
Cobertura de rocas	1,39 ns	
Cobertura de suelo	1,22 ns	
Cobertura de herbáceas	1,14 ns	
Cobertura de mantillo	--	
Altura de la copa	--	
Cobertura de leñosas	--	
Exposición	--	

5. Discusión

El fuego puede reducir la riqueza y abundancia de los artrópodos del mantillo bien mediante la muerte directa de éstos (Wikars y Schimmel, 2001), o mediante la alteración que produce en el ecosistema (Certini, 2005).

Los resultados de este estudio, revelan la existencia de un efecto del fuego, tanto en la riqueza y abundancia como en la composición de la fauna invertebrada del mantillo. El efecto más evidente se produce justo después del incendio, en donde la riqueza alfa y la abundancia obtienen los valores más bajos, para luego empezar a aumentar a medida que pasa el tiempo desde el incendio. Este descenso en la riqueza y abundancia después del fuego, ocurre en todos los estudios donde se analiza el efecto del fuego, con independencia de que sea un estudio general (Wikars y Schimmel, 2001; Friend, 1995; McCullough *et al.*, 1998; Ferrenberg *et al.*, 2006) o que esos estudios se centren en algún grupo en particular como por ejemplo, coleópteros (Muona y Rutanen, 1993), hormigas (Rodrigo y Retana, 2006) o microartrópodos (Kim y Jung, 2008). Una vez pasado los siete primeros años tras el incendio, el efecto del fuego se ve mitigado, aunque siguen apareciendo variaciones entre los incendios más antiguos de la cronosecuencia, éstas no son significativas, estando más relacionadas con otros factores que imperan en la zona de estudio.

Sin embargo, con la riqueza beta ocurre lo contrario que con la alfa, dándose los mayores valores en las zonas del incendio más reciente, para luego disminuir y estabilizarse sobre el sexto año tras el incendio y durante el resto de la cronosecuencia. Esto indica que aunque el número de especies es menor en el incendio más reciente, la heterogeneidad interna en la composición específica de las parcelas del último incendio es mucho mayor que las otras, probable resultado de la heterogeneidad con la que el fuego las ha afectado. Apigian *et al.* (2006) observaron que después de un incendio, aumentaba la diversidad de artrópodos debido a la eliminación de las especies comunes. Resultados similares fueron obtenidos por Ferrenberg *et al.* (2006) en pinares mixtos de Sierra Nevada (Estados Unidos). Además, el fuego genera una mayor heterogeneidad de hábitats, con un mosaico de zonas quemadas y zonas no quemadas que también podrían favorecer la diversidad

de especies (Knapp *et al.*, 2005). En nuestro caso, ambos efectos podrían ser posibles ya que en el primer muestreo del último incendio sólo aparecieron tres especies y además, esta zona de estudio está situada cerca de donde se extinguió el incendio, por lo que muy cerca existe pinar sin quemar que podría estar sirviendo como fuente de especies recolonizadoras.

Como apuntan los resultados de rarefacción, con el tipo de muestreo realizado a lo largo del tiempo de estudio, no se alcanzó la riqueza esperada ni siquiera en la zona control. Este resultado es contrario al obtenido en otro estudio sobre el efecto borde de las carreteras en el pinar canario, donde con una metodología similar a la nuestra sí se obtienen los valores de riqueza esperada (Delgado García, 2003). Es posible que los cortos periodos de muestreo realizados en cada una de las parcelas, hallan limitado las capturas sobre aquellas especies que estaban activas en ese momento del año, no capturando las que aún encontrándose presentes en las épocas muestreadas, no estaban activas.

A partir de los resultados de la riqueza beta, se puede observar como la composición de la comunidad en el incendio reciente es más variable que en el resto de incendios de la cronosecuencia, y además compuesta por distintos grupos como reflejan en general en los análisis de ordenación. En estudios previos en quemas prescritas en el pinar canario de Gran Canaria, también se observaron pequeñas diferencias en composición entre las zonas quemadas y las control (García-Domínguez y Fernández-Palacios, 2009), aunque no coinciden los grupos observados justo después del incendio, con los obtenidos en este estudio. En nuestro caso los primeros grupos en aparecer tras el incendio fueron Isopoda, Hymenoptera y Araneae. En el primer caso se trata de un grupo con dos especies exóticas, que podrían actuar como oportunistas después de la perturbación. En el caso de los otros dos grupos, coincide con la mayoría de los estudios acerca de invertebrados después de fuegos donde se ve un aumento de los grupos de mayor movilidad (Sullivan *et al.*, 2003) y/o que son capaces de enterrarse varios centímetros en el suelo (Andersen y Yen, 1985) evitando así, no solo el efecto de las llamas, sino también el de las altas

temperaturas, como las hormigas (Rodrigo y Retana, 2006) y las arañas (Sullivan *et al.*, 2003).

Cabe resaltar, que al contrario de lo que ocurre en otros estudios en donde los coleópteros aparecen justo después del incendio (Ehnström *et al.*, 1995; Ganz *et al.*, 2003; McHugh *et al.*, 2003; Sullivan *et al.*, 2003), ya que una gran parte de ellos utilizan árboles muertos o moribundos, en esta ocasión este grupo no apareció justo después del incendio, sino que lo hizo en el muestreo realizado en febrero de 2007, es decir unos 20 meses más tarde. El hecho de que no aparezcan pinos muertos tras el incendio como ya hemos visto (capítulo 3) puede estar retardando la aparición de este grupo en el incendio reciente que, sin embargo, empieza a aparecer coincidiendo en tiempo con el mayor aporte de fracción de sostén que, como ya dijimos en el capítulo 4, se produce durante el invierno del segundo año tras el incendio.

La estabilización de la comunidad de artrópodos a partir del séptimo año después del incendio, parece estar relacionada con la recuperación de otros parámetros ambientales más que con el tiempo transcurrido desde el incendio. El CCA explicó mejor la composición de especies en base a la recuperación de la cobertura de la copa y de la profundidad de mantillo que en base al tiempo desde el incendio, aunque como ya se apuntó antes, estas dos variables están relacionadas con el efecto del fuego. Resultados similares se dieron en el estudio realizado por Ferrenberg *et al.* (2006) donde las variables ambientales que estaban significativamente relacionadas con los ejes estaban directa o indirectamente relacionadas con el fuego. El cerramiento de la bóveda, hace que factores ambientales como la luz, la temperatura del suelo y la humedad, se vuelvan más estables, favoreciendo el asentamiento de aquellos grupos que no soportan una gran oscilación de estos factores. Hay varios estudios que apuntan a que la estructura y composición de la capa de mantillo influye en la distribución y diversidad de los artrópodos (York, 1999; Moretti *et al.*, 2004; Gibb *et al.*, 2006). Una vez recuperada la cobertura de copa, y sin un reemplazo de especies en el estrato arbóreo, la composición a nivel de órdenes de la comunidad de artrópodos del

mantillo permanece relativamente estable, y sólo cambian estacionalmente algunos grupos poco comunes más específicos de cada zona.

El que el fuego ejerza un efecto a corto plazo en la comunidad de artrópodos ha sido observado por otros autores en distintos ecosistemas. Siemann *et al.* (1997), tres años después de una quema prescrita, no encontraron diferencias ni en la riqueza ni en la abundancia de la comunidad de artrópodos de una sabana de robles. En pinares del sur de los Estados Unidos, no se encontraron diferencias en la abundancia de artrópodos tres años después del incendio (New y Hanula, 1998). Moretti *et al.* (2006) observan que los grupos de artrópodos tardan en volver a los valores pre-incendio entre 6 y 14 años. En nuestro caso esa recuperación se produce a partir del séptimo año tras el incendio.

Con los resultados obtenidos en este capítulo podemos aceptar las cuatro hipótesis planteadas inicialmente; es decir, el fuego produce una disminución en la riqueza y la abundancia de las especies que componen la comunidad de artrópodos del mantillo, bien por la muerte directa de los individuos o bien por que altera las condiciones ambientales. Este efecto es observable al nivel taxonómico de órdenes, ya que en los primeros años tras el incendio sólo aparecen unos pocos órdenes capaces de sacar provecho de las nuevas condiciones del medio y a medida que pasa el tiempo, aumenta el número de órdenes presentes en la zona. Esta perturbación se prolonga durante un periodo de siete años, a partir del cual empieza a recuperarse la comunidad pre-incendio debido en parte a que las variables ambientales típicas de este ecosistema se empiezan a estabilizar.

Apéndice 6.1. Especies de invertebrados registradas en las parcelas de estudio. NS= nativa seguro; NO= nativa posible; NP= nativa probable; IP= introducida probable; *= especies y subespecies endémicas; II= introducida invasora. Nomenclatura y status según Izquierdo *et al.* (2004).

Nivel Taxonómico	Estatus	Nivel Taxonómico	Estatus
Phylum ANNELIDA		Familia Araneidae	
Clase Oligochaeta		<i>Hyposinga</i> sp. (cf. <i>H. Albovittata</i>)	NO
Orden Haplotaxida		Familia Dictynidae	
Indet. gen. spp.	--	<i>Lathys teideensis</i>	NS*
Familia Lumbricidae		Familia Disderidae	
Indet. gen. spp.	--	Indet. gen. spp.1	--
		Indet. gen. spp.2	--
Phylum MOLLUSCA		Familia Gnaphosidae	
Clase Gastrópoda		Indet. gen. spp.1	--
Orden Pulmonata		<i>Drassodes</i> sp. (cf. <i>D. assimilatus</i>)	NO
Indet. gen. spp.	--	<i>Haplodrassus dalmatensis</i>	NO
Familia Oxichilidae		<i>Haplodrassus</i> sp.	--
<i>Retinella</i> sp.	NS*	Familia Linyphiidae	
Familia Vitrinidae		Indet. gen. spp.1	--
<i>Plutonia</i> sp.	NS*	Indet. gen. spp.2	--
Phylum ARTHROPODA		Indet. gen. spp.3	--
Clase Arachnida		Indet. gen. spp.4	--
Orden Acariformes		<i>Canariellanus</i> sp. (cf. <i>C. palmese</i>)	NS*
Indet. gen. spp.1	--	<i>Palliduphantes palmensis</i>	NS*
Indet. gen. spp.2	--	<i>Typhochrestus montanus</i>	NS*
Indet. gen. spp.3	--	Familia Lycosidae	
Indet. gen. spp.4	--	Indet. gen. spp.1	--
Familia Oribatei		<i>Alopecosa canaricola</i>	NS*
Indet. gen. spp.1	--	<i>Alopecosa palmae</i>	NS*
<i>Nomisia</i> sp.	NS*	<i>Alopecosa</i> sp.	NS*
<i>Nomisia excerpta</i>	NS*	<i>Hogna</i> sp. (cf. <i>H. ferox</i>)	NS*
<i>Zelotes</i> sp.	--	<i>Pardosa</i> sp. (cf. <i>P. próxima</i>)	IP
Familia Trombidiidae		Familia Oecobiidae	
Indet. gen. spp.1	--	<i>Oecobius</i> sp.	--
Orden Pseudoescorpionides		Familia Philodromidae	
Indet. gen. spp.1	--	<i>Philodromus</i> sp. (cf. <i>P. punctiger</i>)	--
Indet. gen. spp.2	--	<i>Philodromus</i> sp.2	--
Orden Opiliones		Familia Salticidae	
Familia Phalangidae		<i>Chalcoscirtus sublestus</i>	NO
<i>Bunochelis</i> cf. <i>spinifera</i>	NS	<i>Heliophanus</i> sp. (cf. <i>H. canariensis</i>)	NS*
Orden Araneae		Indet. gen. spp.1	--
Familia Agelenidae			
Indet. gen. spp.1	--		

Nivel Taxonómico	Estatus	Nivel Taxonómico	Estatus
Familia Theridiidae		Orden Blattaria	
Indet. gen. spp.1	--	Familia Ectobiidae	
<i>Enoplognatha sattleri</i>	NO	<i>Philodromica brullei</i>	NS*
<i>Enoplognatha</i> sp.1	NO	Orden Psocoptera	--
<i>Enoplognatha</i> sp.2	NO	Familia Trogiidae	
Thomisidae		Indet. gen. spp.1	
Indet. gen. spp.1	--	Orden Hemiptera	
<i>Ozyptila</i> sp.1	NS	Familia Anthocoridae	
<i>Ozyptila</i> sp.2	NS	<i>Xylocoris</i> sp.	--
<i>Synema</i> sp. (cf. <i>S. globosum</i>)	--	Familia Aradidae	
<i>Xysticus squalidus</i>	NS*	<i>Aradus reuterianus</i>	NP
<i>Xysticus</i> sp. (cf. <i>X. verneaui</i>)	NS*	Familia Coreidae	
Clase Malacostraca		<i>Ceraleptus obtusus</i>	NO
Orden Isopoda		Familia Lygaeidae	
Familia Armadillidiidae		<i>Eremocoris maderensis</i>	NP
<i>Armadillidium vulgare</i>	II	<i>Ischnocoris mundus</i>	NO
<i>Eluma purpurascens</i>	II	<i>Kleydocerys ericae</i>	NO
Clase Diplopoda		<i>Notochilus damryi</i>	NO
Orden Polyxenida		<i>Orsillus pinicanariensis</i>	NS*
Familia Polyxenidae		<i>Stygnocoris</i> sp.	NS*
<i>Polyxenus oromii</i>	NS*	Familia Pentatomidae	
Orden Polydesmida		<i>Holcogaster longicornis</i>	NS*
Indet. gen. spp.1	--	<i>Piezodorus</i> sp. (cf. <i>P. punctipes</i>)	NS*
Orden Julida		<i>Sciocoris</i> sp.	--
Familia Julidae		Orden Plannipennia	
<i>Ommatoiulus moreletii</i>	II	Chrysopidae	
Indet. gen. spp.1 (Juvenil)	--	Indet. gen. spp.1	--
Clase Chilopoda		Indet. gen. spp.2	--
Indet. gen. spp.1	--	Orden Coleoptera	
Indet. gen. spp.2	--	Indet. gen. spp.1	--
Orden scolopendromorpha		Indet. gen. spp.2	--
Indet. gen. spp.1	--	Anobiidae	
Orden Geophilomorpha		Indet. gen. spp.1	--
Indet. gen. spp.1	--	Anthicidae	
Orden Lithobiomorpha	--	Indet. gen. spp.1	--
Indet. gen. spp.1	--	Carabidae	
Clase Collembola		Indet. gen. spp.1	--
Orden Entobriomorfos		<i>Bradycellus verbasci</i>	NS*
Indet. gen. spp.1	--	<i>Trechus</i> cf. <i>flavocinctus</i>	NS*
Orden Poduromorfos	--	<i>Bembidion</i> sp.	--
Indet. gen. spp.1	--	Familia Chrysomelidae	
Clase Insecta		Indet. gen. spp.1	--
Orden Zygentoma		Familia Coccinellidae	
Familia Lepismatidae		<i>Coccinella miranda</i>	NS*
<i>Ctenolepisma</i> cf. <i>lineata</i>	NO		

Nivel Taxonómico	Estatus	Nivel Taxonómico	Estatus
Familia Curculionidae		Familia Tenebrionidae	
<i>Acalles</i> sp.	NS	<i>Nesotes</i> sp.	NS*
<i>Brachyderes rugatus</i> ssp. <i>rugatus</i>	NS*	<i>Pimelia</i> sp. (cf. <i>P. laevigata</i> ssp. <i>Laevigata</i>)	NS*
<i>Laparocerus</i> sp.	NS*	Orden Lepidoptera	
<i>Lichenophagus</i> sp.	NS*	Indet. gen. spp.1 (oruga)	--
Familia Elateridae		Indet. gen. spp.2 (pupa)	--
<i>Cardiophorus</i> sp.	NS*	Orden Diptera	
Familia Latrididae		Indet. gen. spp.1	--
Indet. gen. spp.1	--	Indet. gen. spp.2	--
Familia Leiodidae		Indet. gen. spp.3	--
<i>Agathidium</i> sp.	--	Indet. gen. spp.4	--
Familia Silphidae		Indet. gen. spp.5	--
Cf. <i>Heterotemna britoi</i>	NS*	Indet. gen. spp.6	--
Familia Staphylinidae		Orden Hymenoptera	
Indet. gen. spp.1	--	Familia Formicidae	
Indet. gen. spp.2	--	Indet. gen. spp.1	--
Indet. gen. spp.3	--	Indet. gen. spp.2	--
Indet. gen. spp.4	--	Indet. gen. spp.3	--
Indet. gen. spp.5	--		
<i>Philonthus</i> sp.	--		
<i>Tachyporus</i> sp.	NO		

Capítulo 7:

Discusión final y Conclusiones



1. Discusión final

El conocimiento de los procesos de reciclaje o renovación de la energía captada en un ecosistema, es decir, el reciclado de materia orgánica producida por dicho ecosistema, el intercambio de nutrientes entre estratos y la interrelación existente entre los distintos elementos del ciclo, nos pueden dar información importante acerca de la cantidad y características de la biomasa que se puede sostener en un ecosistema bajo unas condiciones ambientales determinadas. Un ecosistema es maduro cuando en su seno se consume todo lo que se produce. Los ecosistemas insulares, como es el caso del pinar canario, se caracterizan por la ausencia de grandes herbívoros, por lo que la cuantía de la materia orgánica consumida por los fitófagos presentes puede considerarse despreciable frente a la que muere y se deposita sobre el suelo a disposición de detritívoros y descomponedores (Fernández-Palacios *et al.*, 1992), que son los encargados de liberar los nutrientes esenciales retenidos en los restos vegetales y dejarlos disponibles para volver a ser utilizados por el ecosistema, cerrando el ciclo. Características de la comunidad vegetal como la cobertura de la bóveda y la composición de especies, pueden tener un efecto directo sobre el volumen y calidad de la materia orgánica muerta a descomponer (Gallardo y Merino, 1992; Gillon *et al.*, 1994), así como un efecto indirecto en factores ambientales como luz, temperatura y humedad, que también juegan un papel importante sobre la comunidad de invertebrados y otros organismos que van a participar en la descomposición de la materia orgánica (Arianoutsou y Radea, 2000).

En ausencia de fuegos, los procesos de descomposición se producen mayoritariamente mediante agentes biológicos que liberan los nutrientes lentamente. Sin embargo, cuando una zona se ve afectada por un incendio, el fuego actúa como un descomponedor instantáneo, aunque también puede producir una degradación del suelo y una pérdida de materia orgánica y nutrientes a largo plazo (Kutiel y Naveh, 1987; Bormann *et al.*, 2008). Dado que el pinar canario, al igual que el resto de pinares de la zona mediterránea, se ve afectado de forma recurrente por incendios forestales (Moreno *et al.*, 1998; Duguy Pedra, 2003) que inciden también en la estructura y composición de la comunidad vegetal y, en consecuencia, en

ciertas variables ambientales que afectan al suelo, el ciclo de reciclado de nutrientes se ve alterado y es importante conocer si estos efectos son sólo temporales y, en ese caso, cuánto tiempo tardan en recuperarse, por el efecto sumatorio que podría tener un segundo incendio.

En pinares del entorno mediterráneo un incendio de copa produce la casi total eliminación de la masa forestal y su regeneración depende exclusivamente de las semillas que se liberan tras el fuego. En el caso del pino canario, el fuego afecta únicamente a la cobertura arbórea, puesto que quema o sofama la mayor parte de las acículas. Sin embargo, parámetros que se ven afectados en otros ecosistemas como el DAP, la altura y la densidad de los árboles o el área basal de la zona (Leopold *et al.*, 1963; Smirnova *et al.*, 2008), no se ven afectados por el fuego, ya que los individuos adultos de *Pinus canariensis* suelen sobrevivir mayoritariamente a este fenómeno y son capaces de rebrotar poco después (Climent *et al.*, 2004) desde el tronco y las ramas más gruesas, con lo que no solo no aumenta la mortalidad de los pinos tras el fuego, sino que un lapso de tiempo de unos 3-4 años, se recupera la cobertura de la bóveda.

El hecho de que el fuego reduzca en gran medida la bóveda del pinar condiciona la drástica reducción que presenta la PPN durante los primeros años después del incendio. Tres o cuatro meses después de que el incendio elimine el tejido fotosintético, la fracción que más aporta a la PPN, empiezan a despuntar los rebrotes de las nuevas acículas a partir de las yemas durmientes (Höllermann, 2000), y el tiempo que tardan estas nuevas acículas en madurar y volver a su ciclo natural de senescencia, está entre los 1,5 y 2 años para los pinares de La Palma, aunque puede llegar a los 2,5 años (Gasulla *et al.*, 2004). En nuestro trabajo se observa como cuatro años después del incendio, desaparecen las diferencias en cuanto a la PPN con la zona tomada como control. La reducción de la PPN después del incendio no implica su completa desaparición, de hecho, durante el primer año destaca la caída de acículas y, sobre todo, la caída de tejido reproductor, llegando a superar incluso porcentualmente al resto de incendios de la cronosecuencia. Las acículas que no fueron quemadas directamente por el fuego pero murieron a causa del calor, van

cayendo durante los primeros meses después del incendio, lo que supone una ventaja, ya que actúan como una capa protectora que previene la erosión del suelo y el lavado de los nutrientes, muy común tras incendios (Neary *et al.*, 1999), al quedar el suelo desprovisto de la capa habitual de mantillo y de la vegetación que lo protege de los agentes meteorológicos. El gran porcentaje de caída del tejido reproductor que ocurre durante el primer año, probablemente está relacionado con la apertura de las piñas serótinas tras el fuego, hecho descrito para otros pinos mediterráneos que presentan este tipo de piñas como adaptación al fuego (Tapias *et al.*, 2001; Pausas *et al.*, 2003), y que aseguran la regeneración sexual en el caso de que mueran todos los individuos adultos de la población. Una vez superado este tiempo, cuando no quedan apenas acículas soflamadas por caer y ya se han abierto y caído la piñas serótinas, el mayor aporte a la PPN viene dado por la fracción de sostén, desprendiéndose durante el segundo año después del incendio, en parte, por el mismo proceso de soflamado que ocurre en la acículas, que deja ramas muertas por el calor prendidas del tronco que van cayendo poco a poco, ayudadas también por la acción del viento al quedarse estos tejidos más expuestos, una vez perdida la protección de la bóveda. Cabe destacar, que lo que se detecta tras el incendio no equivale a la producción primaria neta de ese momento, sino que es necromasa caída al suelo tras el incendio, es decir, lo que detectamos es la caída del material producido con anterioridad y que muere debido al fuego.

Transcurridos cuatro años desde el incendio, la PPN anual permanece relativamente constante, independientemente del tiempo que haya pasado desde la última vez que se quemó una zona y sigue un patrón estacional, con dos picos, uno en época estival y otro a finales de otoño-principios de invierno y con valles entre ambos, al igual que ocurre en otros pinares de Canarias (Fernández-Palacios *et al.*, 1992). Los máximos estivales, están protagonizados por picos fenológicos de caída de acículas del verano debido a estrés hídrico, quedando recogidos a final de dicha estación. Por el contrario, los máximos invernales están más relacionados con la caída de tejido de sostén debido a los agentes meteorológicos propios de estas épocas, como tormentas, fuertes vientos y heladas durante la parte final del invierno, que quedarían reflejados en la recogida de primavera. Se puede decir, por tanto, que

existe un aporte de materia orgánica nueva al sistema durante la época más seca, que dejaría disponibles las partes más fácilmente degradables, en la época en que la descomposición se ve menos favorecida (Coûteaux *et al.*, 1995), mientras que queda una acumulación de las partes menos lábiles que pueden ser descompuestas durante toda la temporada húmeda, en que el aporte de materia orgánica nueva es menor.

La PPN inicial tras un incendio se ve bastante reducida, como decíamos y, por tanto, la necromasa acumulada en el suelo, que ha sido eliminada por el incendio, tarda un tiempo en recuperarse. Las pequeñas aportaciones de tejidos fotosintético, reproductor y de sostén que tiene lugar durante los dos primeros años, contribuyen a que sólo tres años después del incendio se recupere el peso de necromasa en el suelo. Sin embargo, es necesario un año más desde la recuperación de la PPN, para que se alcancen los valores previos de profundidad de mantillo.

El acúmulo de necromasa en el suelo está directamente influido por el aporte que genera la PPN, por las características de la propia necromasa y por la capacidad que tenga el ecosistema para descomponerla. En ausencia de fuegos, los procesos de descomposición se producen mayoritariamente mediante agentes biológicos que liberan los nutrientes lentamente. Por lo general, la velocidad de descomposición en los bosques de coníferas es lenta (Zhang *et al.*, 1990; Xu y Hirata, 2002; Lin *et al.*, 2003), cosa que se confirma para el pinar canario, que presenta una de las tasas de descomposición más bajas en comparación con otros bosques de coníferas (ver tabla 5.4). Sin embargo, el fuego produce una descomposición inmediata liberando al medio todos los nutrientes retenidos por la hojarasca. En general, la pérdida de peso de la nueva hojarasca es mayor a medida que pasa el tiempo desde el incendio, dando a entender que, a medida que pasa el tiempo, los mecanismos implicados en la descomposición se restablecen por completo. Sin embargo, esto no es siempre así. De hecho, durante el primer año después del incendio, la pérdida de peso es mayor que en el resto de la cronosecuencia, aunque esta tendencia se revierte al cabo de cierto tiempo, al igual que se aprecia en estudios similares (Monleon y Cromack,

1996), pasando a ser la descomposición mayor en las zonas no quemadas que en las recién quemadas.

En la zona recién quemada, los microorganismos pioneros están más especializados en la asimilación de fuentes lábiles de C, como lo atestigua la rápida descomposición que sufren las bolsas de celulosa utilizadas como control, así como el descenso en hemicelulosa que se produce en esta zona, mientras que para el resto de la cronosecuencia la hemicelulosa parece ser un compuesto más recalcitrante. Esto, unido a que el incendio elimina una parte importante del mantillo, generando un incremento tanto en la oscilación térmica como en la alternancia de ciclos húmedos y secos en el suelo, que a su vez afectan tanto a la actividad como a la composición microbiana (Mill y Fey, 2004), hace que se produzca un aumento de la pérdida de los componentes más lábiles de la materia orgánica justo después del fuego. Una vez se han consumido los componentes más lábiles, la descomposición se ralentiza en la zona recién quemada, debido a que los microorganismos no parecen poder descomponer las fracciones más recalcitrantes como la lignina. Incrementos en lignina en términos absolutos ya han sido observados por varios autores (Gallardo y Merino, 1992; Parfitt y Newman, 2000).

La liberación brusca de nutrientes que tiene lugar gracias al fuego, puede tener efectos tanto beneficiosos como perjudiciales para el sistema. Por un lado, se produce un gran aporte de nutrientes al medio que, de otra manera, tardarían años en estar disponibles para las plantas, pero, por otro lado, estos nutrientes se pueden perder definitivamente del ecosistema durante el fuego por fenómenos de volatilización, por las corrientes de convección que arrastran las cenizas a grandes distancias en la columna de humo. Una vez pasado el incendio, las cenizas ricas en nutrientes pueden ser eliminadas mediante la erosión por viento, escorrentía y lixiviación ligadas a las primeras lluvias del otoño (Neary *et al.*, 1999). Durán *et al.* (2008) observaron que el suelo de pinar canario de las zonas recientemente quemadas presentaba una mayor disponibilidad de nutrientes a corto plazo. En el caso del N, este aumento se debe fundamentalmente al aporte de las cenizas y no a la mineralización, ya que, como muestran los resultados obtenidos en la descomposición de la pinocha en las parcelas recién quemadas, el porcentaje de N al

final del proceso es superior al inicial, lo que sugiere que los microbios retienen el N en los tejidos vegetales y en su propia biomasa durante más tiempo. Sin embargo, a partir del cuarto año, estas concentraciones experimentan una disminución durante la descomposición en los incendios intermedios, lo que se traduce en una transferencia de N a los horizontes del suelo, es decir, mineralización neta, aunque Durán *et al.* (2009a) encontraron que las tasas de mineralización en el suelo fueron inferiores en todas las parcelas de pinar canario quemadas que en las parcelas control.

La retención de N en la pinocha en los incendios recientes se refleja también en la relación N/P, que después del fuego es mayor y con el paso del tiempo se estabiliza a valores esperables en los tejidos microbianos, posiblemente ajustándose a la proporción óptima para los microorganismos descomponedores, permitiendo el restablecimiento de sus funciones.

Al contrario de lo descrito para la especie dominante, el pino canario, el fuego sí produce un efecto importante sobre la vegetación del sotobosque. Por un lado, tiene un efecto directo, provocando la eliminación de toda la parte aérea de las plantas, matando a la mayoría de las especies y, por otro lado, tiene un efecto indirecto, ya que los cambios ambientales que provoca en el ecosistema en cuanto a cobertura de bóveda, disponibilidad de nutrientes, profundidad de mantillo, etc., afectan a la composición y riqueza específica durante la recuperación de la comunidad a medida que pasa el tiempo desde el incendio.

En la recuperación de la vegetación del sotobosque, parece jugar un papel importante el tipo de estrategia que presenten las especies. Así, los primeros individuos en aparecer, son aquellos que tienen la capacidad de sobrevivir al fuego, mediante estrategias de rebrote. En el caso estudiado, *Tolpis* sp. y *Asphodelus ramosus*, especies nativas, poseen órganos subterráneos que resisten las altas temperaturas protegidos por el efecto aislante del suelo (Whelan, 2002), a partir de los cuales rebrotan, apareciendo en el ecosistema en los primeros meses tras el fuego. Otras especies nativas, como es el caso de *Adenocarpus* sp., son observadas también al poco tiempo del incendio, aunque en este caso se trata de una especie de

estrategia semillera obligatoria, cuyo adulto muere, pero sus semillas aparentemente resisten las altas temperaturas y germinan en el primer periodo favorable.

Además, efectos del fuego mencionados anteriormente como la apertura de la bóveda y la reducción de la cantidad de necromasa, junto con la reducción de la competencia por los recursos en el sotobosque, entre otros factores, favorece la entrada de especies pioneras en el ecosistema, en su mayoría herbáceas anuales y bienales (Kuenzi *et al.*, 2008; D'Antonio y Chambers, 2006). Algunas de estas especies, además, son exóticas que aprovechan la oportunidad y van aumentando progresivamente, al igual que el resto de especies del sotobosque, en abundancia y riqueza, hasta alcanzar su máximo hacia los 3-4 años después del incendio. Este máximo coincide con el de riqueza total del ecosistema, que tarda algo más en recuperarse que los parámetros de estructura, PPN y necromasa comentados anteriormente. Hacia los 4-5 años después del incendio comienza a producirse un remplazamiento de especies exóticas por nativas, en parte, por la pérdida de las condiciones de luz que favorecían a las especies pioneras y, en parte, por la progresiva recuperación de las especies nativas que, a su vez, aumentan la competencia por los recursos. Todas las especies exóticas registradas en este estudio fueron herbáceas anuales o bienales que se vieron perjudicadas por la recuperación de las condiciones ambientales previas al efecto del fuego y que, en todos los casos aparecieron en coberturas muy bajas, coincidiendo con otros estudios en pinar canario (García-Domínguez y Fernández-Palacios, 2009). Esto indica que, de momento, no es posible catalogar a estas especies como invasoras en el pinar canario y no existen problemas de remplazamiento de las especies nativas por éstas, como ha ocurrido en otros casos (Arévalo *et al.*, 2003), ni siquiera después de un incendio, cuando se ha demostrado una mayor susceptibilidad de los ecosistemas a ser invadidos por especies exóticas (Hebel *et al.*, 2009).

Al quinto año después de un incendio ya no hay diferencias en cuanto a riqueza total ni de cada forma de vida por separado en el sotobosque, que recupera los valores, habitualmente bajos, característicos del ecosistema de pinar canario, una vez que se han recuperado las demás características que cambiaron como consecuencia del

incendio. El patrón de riqueza registrado para este estudio, con un aumento inicial seguido de un descenso hasta valores estables, es típico de una sucesión secundaria y ocurre después de la mayoría de las perturbaciones (Whittaker, 1970). Sin embargo, el fuego como perturbación tiene unas características particulares. A parte de la heterogeneidad de su efecto a lo largo del espacio, en muchos ecosistemas tiene una recurrencia relativamente alta, comparada con otras perturbaciones, que ha dado lugar a comunidades altamente adaptadas a este fenómeno, lo que hace que no se produzca una sucesión secundaria con las mismas características que las descritas para otras perturbaciones. De hecho, se ha observado en varias ocasiones, tanto para el pinar canario (Höllermann, 2000) como para otros pinares (Calvo *et al.*, 2008), la presencia de especies típicas de estados maduros del ecosistema desde el primer año después de un incendio. Muchas especies sobreviven a la perturbación por medio de órganos subterráneos o propágulos resistentes a altas temperaturas (Whelan, 2002), por lo que no es necesario pasar por las fases de colonización y establecimiento típicas de una sucesión secundaria, dando lugar a un proceso temporalmente mucho más corto. Este tipo de sucesión tras el fuego, relativamente rápida y que da lugar a la recuperación de la comunidad vegetal previa al incendio, fue acuñado por Hanes (1971) como autosucesión. Esto explica la falta de dependencia de la composición de especies del sotobosque con el tiempo desde el incendio en este estudio, a pesar de haberse encontrado cierta diferencia en composición entre los incendios estudiados en la cronosecuencia. Es decir, una vez que se recupera la comunidad del sotobosque, dominada por especies nativas, las posibles diferencias en composición entre zonas no dependen del tiempo que haya pasado desde el incendio, sino de otros factores ambientales independientes del fuego (altitud, exposición, pendiente, litología, etc.), que caracterizan cada zona en cuestión.

De manera similar a lo que ocurre con la vegetación del sotobosque, el fuego produce un cambio en la composición específica de la comunidad de invertebrados del mantillo a corto plazo, ya que mata a la gran mayoría de la comunidad de artrópodos de mantillo, al mismo tiempo que elimina su hábitat al consumir la necromasa. Además de la profundidad del mantillo, la comunidad de artrópodos

depende indirectamente del área basal y de la cobertura de la bóveda, esta última afectada también temporalmente por el fuego. A partir del quinto año, cuando se recupera la cobertura arbórea y en consecuencia la acumulación de necromasa, la composición de la comunidad ya no depende del tiempo transcurrido desde el incendio sino de las características propias de la localidad.

Durante el proceso de recolonización de la zona perturbada se pueden diferenciar tres etapas. La primera etapa, observada durante los dos años de seguimiento del incendio del 2005, está caracterizada por una baja cobertura de bóveda y profundidad de mantillo, así como por una baja competencia interespecífica por los recursos, aprovechada por especies pioneras que conforman la comunidad durante esta etapa. En la segunda etapa, que se corresponde con el incendio del año 2000 (cinco años después del incendio), las variables ambientales afectadas por el fuego se han recuperado casi por completo y hay un proceso de reemplazamiento de las especies pioneras por las especialistas típicas del ecosistema. Por último, la tercera etapa, en la que se incluyen el resto de incendios de la cronosecuencia, se caracteriza por el completo restablecimiento de las variables ambientales y por una comunidad de invertebrados estable y con pequeñas variaciones debidas a las diferencias locales.

En la primera etapa, la abundancia y la riqueza alfa son menores que en el resto, fundamentalmente por los efectos directos del fuego, mientras que la riqueza beta es mayor que para el resto de incendios, coincidiendo con los resultados obtenidos en otros trabajos (Apigian *et al.*, 2006; Ferrenberg *et al.*, 2006). El aumento de la riqueza beta se debe posiblemente a que el fuego genera una heterogeneidad espacial en la zona, permitiendo que coexistan especies maduras en zonas no afectadas con especies pioneras en zonas afectadas, como sugieren Knapp y colaboradores (2005). Además, esta etapa coincide con las primeras fases de la sucesión secundaria en donde la riqueza de especies del sotobosque está en continuo crecimiento, lo que podría estar favoreciendo también ese aumento de la riqueza beta (Ferrenberg *et al.*, 2006). En esta primera etapa, se produce una variación a lo largo del tiempo, tanto en la riqueza alfa como en la beta, lo que indica

que la recolonización no se produce de forma progresiva, sino a saltos, reemplazándose especies en mayor medida de lo que se van sumando.

Los primeros grupos en aparecer suelen ser aquellos que son capaces de evitar el fuego, bien huyendo o bien enterrándose en el suelo y evitando las altas temperaturas. Himenopteros y arañas, al igual que ocurre en otros bosques quemados (Andersen y Yen, 1985; Sullivan *et al.*, 2003; Rodrigo y Retana, 2006), fueron los primeros grupos en aparecer, junto con dos especies introducidas de isópodos, que podrían estar actuando como oportunistas aprovechando los primeros meses húmedos que sucedieron al incendio. Es común encontrar en otros bosques quemados al grupo de los coleópteros actuando en los primeros estadios de la recolonización (Ehnström *et al.*, 1995; Ganz *et al.*, 2003; McHugh *et al.*, 2003; Sullivan *et al.*, 2003; Ferrenberg *et al.*, 2006), aunque en nuestro caso no aparecieron hasta pasado el primer año. Esto puede deberse a que muchas especies de este grupo son xilófagas (Sullivan *et al.*, 2003) y, mientras que en otros ecosistemas quedan árboles muertos tras el incendio, en el pinar canario donde los pinos sobreviven y gran parte de la madera muerta es consumida por el fuego, no hay madera disponible hasta el segundo año, cuando se produce el aporte principal de la fracción de sostén a la PPN.

Durante la segunda etapa se produce un aumento de la riqueza alfa y la abundancia, aunque la comunidad sigue siendo variable, ya que aún se observa un reemplazamiento de especies, de magnitud menor que en la etapa anterior, acercándose más a la comunidad definitiva. Como ya hemos visto anteriormente, a partir de este momento el pinar canario empieza a mostrar una mayor estabilidad en las variables ambientales estudiadas, con una cobertura de bóveda, una producción primaria neta, una necromasa acumulada, una descomposición y una riqueza y composición del sotobosque muy similar al resto de incendios e, incluso, a la zona control, lo que proporciona refugio y alimento a la comunidad de invertebrados del mantillo.

En la tercera etapa, la comunidad pasa a estar dominada por especies típicas de todo el pinar, variando la riqueza alfa y la abundancia estacionalmente y entre las

distintas localidades, aunque esto no se traduce en cambios en la composición a nivel de órdenes. El hecho de que la riqueza beta permanezca estable tanto estacionalmente como entre los incendios, nos indica que la comunidad de artrópodos de mantillo ha alcanzado un alto grado de madurez. Llegados a este punto hay una serie de grupos que son comunes en todos los incendios, como Julida, Pulmonata, Coleoptera y Araneae. Posiblemente estos grupos, cuentan con especies adaptadas a nichos amplios que admiten las pequeñas variaciones entre localidades. Las pequeñas diferencias en composición observadas entre incendios se deben a otros grupos menos frecuentes, probablemente más restrictivos en cuanto a otra serie de características como la composición vegetal del sotobosque, la materia orgánica, la cobertura de bóveda, etc. (Antunes *et al.*, 2008), que varían ligeramente entre localidades.

Los invertebrados descomponedores y detritívoros han mostrado ser menos sensibles a los efectos del fuego que otros grupos (Henig-Sever *et al.*, 2001). En este estudio, no fue posible determinar cuándo se recuperó cada uno, puesto que los individuos no fueron determinados hasta el nivel de especie. Sin embargo, el restablecimiento de la capa de necromasa y de los microorganismos descomponedores que sirven de alimento a estos invertebrados, así como la recuperación de las tasas de descomposición de la pinocha, sugieren que los invertebrados descomponedores y detritívoros deben haberse recuperado junto con el resto de la comunidad de invertebrados, restableciendo así el ciclo de reciclado de nutrientes previo a la intervención del fuego.

Cabe destacar que en ninguno de los incendios de la cronosecuencia, incluida la zona control, se alcanza la riqueza alfa esperada, estimada en más de 60 especies/m² en el pinar de Tenerife (Delgado García, 2003), es decir, no se está recogiendo toda la variabilidad específica de la comunidad de artrópodos del mantillo. Con la metodología utilizada en el estudio, sólo se recogieron las especies activas en el momento del muestreo, perdiéndose aquellas especies que, aún estando presentes, no pudieron ser capturadas.

A la vista de los resultados obtenidos en este trabajo, se puede concluir que el fuego tiene un efecto importante a corto plazo en la ecología trófica del pinar, puesto que afecta en mayor o menor medida a todas las fracciones del proceso estudiadas. Hay ciertos cambios en la estructura del estrato arbóreo, que reducen el aporte de la PPN, además de eliminar la necromasa acumulada, parte de los microorganismos descomponedores del suelo y la mayor parte de la comunidad de invertebrados del mantillo, así como gran parte de la vegetación del sotobosque. Sin embargo, resulta un sistema bastante resiliente, gracias a sus adaptaciones al fuego y, en pocos años, se recuperan todos los parámetros estudiados. Podemos decir, por tanto, que el fuego afecta al ciclo de nutrientes en el pinar canario, pero en un máximo de siete años, se han recuperado todos los factores implicados en el proceso que han sido tenidos en cuenta en este estudio.

2. Conclusiones

1. Al contrario de lo que ocurre en otros ecosistemas, las variables estructurales bióticas de *Pinus canariensis*, como el diámetro a la altura del pecho, altura, densidad arbórea y área basal no se ven afectadas por los incendios, dependiendo éstas únicamente de las características de cada localidad.
2. Por el contrario, el fuego produce un efecto a corto plazo sobre la cobertura arbórea del pinar canario, reduciéndose en gran medida justo después del incendio, y restableciéndose en un lapso de cuatro años, gracias en parte a que los individuos adultos no mueren tras el incendio y a la capacidad de rebrote que presentan.
3. La cobertura de mantillo y la cobertura de suelo, se vieron afectadas por el fuego de forma opuesta, disminuyendo drásticamente la primera y aumentando la segunda, justo después del incendio. Tanto una como la otra, se recuperan en un lapso de cuatro años, coincidiendo con la recuperación de la cobertura de la bóveda y de la PPN.
4. El fuego tiene un efecto a corto plazo en la riqueza de la vegetación del sotobosque, que sigue el patrón típico de una sucesión secundaria. Se produce una reducción drástica de la riqueza justo después del incendio, que se va recuperando hasta alcanzar los valores más altos en torno a cuatro años tras el incendio, para luego volver a descender y estabilizarse a lo largo del resto de la cronosecuencia.
5. Este aumento en la riqueza se debe mayoritariamente a la aparición de especies herbáceas anuales, tanto nativas como exóticas, que aprovechan los nuevos recursos generados por el fuego, sobre todo luz, nutrientes y reducción de competencia, para germinar y completar su ciclo.
6. La composición específica del sotobosque se ve afectada a corto plazo, debido a los cambios ambientales y de nutrientes generados por el fuego.

Inicialmente se produce un aumento de especies exóticas anuales, que paulatinamente van siendo reemplazadas por especies nativas. A partir del quinto año las diferencias en composición no dependen del tiempo desde el incendio sino de las características de cada localidad.

7. Algunos geófitos como *Asphodelus ramosus* son capaces de resistir al fuego gracias a que su bulbo, enterrado en el suelo, queda protegido de las altas temperaturas y reaparecen justo después del incendio. Otras especies como *Adenocarpus foliolosus*, una especie leñosa típica del sotobosque del pinar canario, aparece en la zona quemada un año después del incendio, tras germinar de semilla.
8. El fuego provoca una reducción drástica de la PPN a corto plazo, recuperando sus valores a los cuatro años después del incendio, una vez que las nuevas acículas rebrotadas tras el fuego completan su ciclo normal de senescencia.
9. En general, la fracción de tejido que más aporta a la PPN es la fotosintética, seguida de la de sostén. Sin embargo, el primer año tras el incendio se produce un aporte importante de la fracción reproductora, debido mayoritariamente a la apertura y caída de las piñas serótinas, mientras que durante el segundo año, la fracción que más aporta a la PPN es la de sostén, debido a fenómenos de autopoda de las ramas muertas favorecidos por la acción de los vientos durante la época invernal.
10. Además, el fuego provoca una desincronización en cuanto a la caída estacional típica de la PPN del pinar canario, caracterizada por dos máximos de caída, uno después del invierno asociado a una caída meteorológica por las condiciones ambientales de la época y otro tras el verano asociado a la caída fenológica de las acículas por el estrés hídrico que padecen en verano. Después del incendio, el pico se produce a los pocos meses, coincidiendo en este caso con la estación invernal, gracias a la caída de las acículas soflamadas y al tejido reproductor, no quedando tejido fotosintético

disponible para su caída en la estación estival. Una vez que rebrotan las acículas y vuelven a su ciclo de senescencia natural, se recupera la estacionalidad típica del pinar canario.

11. El fuego produce un aumento a corto plazo de la descomposición de la pinocha, ya que queda más expuesta a los factores ambientales, sobre todo temperatura y humedad y los microorganismos pioneros inicialmente descomponen el material más lábil, correspondiente a la celulosa y hemicelulosa, aunque a más largo plazo estos microorganismos no son capaces de descomponer las fracciones más recalcitrantes, por lo que se ralentiza la descomposición.
12. A largo plazo, la descomposición es más rápida a medida que pasa el tiempo desde el incendio, debido a los cambios en la comunidad de microorganismos descomponedores, que son capaces de degradar los compuestos más recalcitrantes relacionados sobre todo con la lignina.
13. El fuego provoca un aumento de la relación N/P en la pinocha en descomposición a corto plazo. Los microorganismos pioneros retienen N en los tejidos vegetales y en su propia biomasa, no existiendo mineralización neta. A largo plazo, el cociente disminuye ajustándose a los valores óptimos para los organismos descomponedores.
14. El fuego produce una eliminación total de la necromasa acumulada en el suelo a corto plazo. La recuperación de los valores pre-incendio de la PPN, así como una menor tasa de descomposición en los primeros años después del incendio, favorecen la recuperación de los valores de necromasa a los siete años.
15. El fuego tiene un efecto a corto plazo en la comunidad de artrópodos de mantillo. La riqueza alfa y la abundancia sufren una reducción drástica después del incendio que se recupera progresivamente hasta los siete años, cuando alcanza valores similares al resto de incendios. Sin embargo, la riqueza beta sufre el efecto contrario, indicando un mayor

reemplazamiento en la comunidad los primeros cinco años. A partir de los siete años la riqueza beta permanece constante, indicando que la comunidad se ha estabilizado.

16. Los primeros órdenes en aparecer son Hymenoptera y Araneae, capaces de evitar las altas temperaturas huyendo o enterrándose en el suelo. Además, aparecen dos especies introducidas de isópodos, que pueden ser especies oportunistas.
17. Aunque solo se detectaron cuatro especies exóticas, una de ellas, *Ommantoiulus moreletti*, presenta una amplia distribución y abundancia, demostrando una buena adaptación a este ecosistema.
18. El orden Coleoptera no aparece hasta pasado un año del incendio, posiblemente debida a la falta de madera muerta, al contrario de lo que ocurre en otros bosques.
19. Una vez superado los efectos del incendio, la comunidad de artrópodos está caracterizada por unos pocos grupos afines a todas las localidades en todos los periodos estacionales. Estos grupos son Julida, Pulmonata, Coleoptera y Araneae, siendo los dos últimos los que presentaron el mayor número de especies. Las pequeñas diferencias entre zonas o estaciones del año, vienen marcadas por grupos menos frecuentes y más sensibles a variaciones ambientales.
20. Debido al alto grado de naturalidad que presentan los pinares de la isla de La Palma, así como a la reiterada frecuencia de incendios que sufren, resultan idóneos para ser utilizados como modelo del impacto de los incendios forestales en la composición, estructura y función del pinar canario.

Referencias

- Albrektson, A. 1988. Needle litterfall in stands of *Pinus sylvestris* L. in Sweden, in relation to site quality, stand age, and latitude. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3: 333-342.
- Allen, S.E., Grimshaw, H.M., Rowland, A.P. 1986. Chemical Analysis. En: Moore PD, Chapman SB (eds) *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford, pp 285–344.
- Alvera, B. 1980. Retorno al suelo de materia orgánica y bioelementos minerales en dos bosques altoaragoneses. *Publicaciones Centro pirenaico Biología experimental*, 12: 55–62.
- Amiro, B.M., Chen, J.M., Liu, J. 2000. Net primary productivity following forest fire for Canadian ecoregions. *Canadian Journal of Forest Research*, 30: 939–947.
- Andersen, A. N.,Yen, A. L. 1985. Immediate effects of fire on ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology*, 10: 25-30.
- Andersen, A.N., Yen, A.L. 1985. Immediate effects of fire on ants in the semi-arid mallee region of northwestern Victoria. *Australian Journal of Ecology*, 10: 25-30.
- Andre, H.M., Bolly, C., Lebrun, H., 1982. Monitoring and mapping air pollution through an animal indicator: a new and quick method. *Journal of Applied Ecology*, 19, 107–111.
- Andrew, M.B. 2002. Intense wildfire in southeastern Arizona: transformation of a Madrean oak–pine forest to oak woodland. *Forest Ecology and Management*, 165: 205–212.
- Antunes S.C., Pereira, R., Sousa, J.P., Santos, M.C., Gonçalves, F. 2008. Spatial and temporal distribution of litter arthropods in different vegetation covers of Porto Santo Island (Madeira Archipelago, Portugal) *European Journal of Soil Biology*, 44: 45-56.

Apigian, K.O., Dahlsten, D.L. Stephens, S.L. 2006. Fire and fire surrogate treatment effects on leaf litter arthropods in a western Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 221: 110-122.

Arévalo, J.R., Fernández-Palacios, J.M., Jiménez, M.J., Gil, P. 2001. The effect of fire intensity on the understory species composition of two *Pinus canariensis* reforested stands in Tenerife (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, 148: 21–29.

Arévalo J.R., Afonso, L., Naranjo, A., Salas, M. 2010. Invasion of the Gran Canaria ravines ecosystems (Canary Islands) by the exotic species *Acacia farnesiana*. *Plant Ecology*, 206: 185–193.

Arianoutsou-Faraggitaki, M., Margaris, N.S. 1982. Decomposers and the Fire Cycle in a Phryganic (East Mediterranean) Ecosystem. *Microbial Ecology*, 8: 91–98.

Arianoutsou, M. 1989. Timing of litter production in a maquis ecosystem of North-Eastern Greece. *Acta Oecologica Oecologia Plantarum*, 10: 1-8.

Arianoutsou, M., Radea, C. 2000. Litter production and decomposition in *Pinus halepensis* forests Ecology En: *Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. G. Ne'eman and L. Trabaud (eds.). Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands . 183-190.

Arunachalam, A., Arunachalam, K., Pandey, H.N., Tripathi, R.S. 1998. Fine litterfall and nutrient dynamics during forest regrowth in the humid subtropics of north-eastern India. *Fores Ecology and Management*, 110: 209-219.

Baker, S.C., Richardson, A.M.M., Seeman, O.D., Barmuta, L.A. 2004. Does clearfell, burn and sow silviculture mimic the effect of wildfire? A field study and review using litter beetles. *Forest Ecology and Management*, 199: 443–448.

Bakker, J.P., Olf, H., Willems, J.H., Zobel, M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7: 147-156.

- Ballard, R., Will, G.M. 1981. Accumulation of organic matter and mineral nutrients under a *Pinus radiata* stand. New Zealand. *Journal Forestry Science*, 11: 145–151.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84: 2258–2268.
- Barton, A.M. 2002. Intense wildfire in south-eastern Arizona: transformation of a Madrean oak–pine forest to oak woodland. *Forest Ecology and Management*, 165: 205–212.
- Bazzaz, F.A. 1990. The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21: 167–196.
- Bengtsson, J. 1994. Temporal predictability in forest soil communities. *Journal of Animal Ecology*. 63: 653-665.
- Berg, B., Berg, M.P., Bottner, P., Box, E., Brey Meyer, A., de Anta, R.C., Coûteaux, M. 1993. Litter mass loss rates in pine forests of Europe and Eastern United States: some relationships with climate and litter quality. *Biogeochemistry*, 20: 127–159.
- Bergeron, Y. 2000. Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81: 1500–1516.
- Bermúdez, A.M., Fernández-Palacios, J.M., González-Mancebo, J.M., Patiño, J., Árevalo, J.R., Otto, R., Delgado, J.D. 2007. Floristic and structural recovery of a laurel forest community after clear-cutting: A 60 years chronosequence on La Palma (Canary Islands). *Annals of Forest Science*, 63: 109-119.
- Bisset, J., Parkinson, D. 1980. Long-term effects of fire on the composition and activity of the soil microflora of a subalpine, coniferous forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 58: 1704–1721.
- Blanco, A., Castroviejo, M., Fraile, J.L., Gandullo, J.M., Muñoz, L.A., Sánchez, A. 1989. Estudio ecológico del pino canario. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. ICONA, Serie Técnica, nº 6, Madrid, 190 pp.

Blanco, J.A., Zavala, M.A., Imbert, J.B., Castillo, F.J., 2005. Sustainability of forest management practices: Evaluation through a simulation model of nutrient cycling. *Forest Ecology and Management*, 213: 209–228.

Bo, L., Qing, L., Yanl, W.U., Hail, H.E. 2006. Nutrient and Litter Patterns in Three Subalpine Coniferous Forests of Western Sichuan, China. *Pedosphere*, 16: 380–389.

Boer, C. 1989. *Effects of the forest fire 1982-83 in East Kalimantan on wildlife*. FR Report No. 7. Samardinda, Indonesia, Deutsche Forstservice GmbH.

Bond, W.J., Van Wilgen, B.W. 1996. *Fire and Plants*. Chapman & Hall.

Bormann, B.T., Homann, P.S., Darbyshire, R.L., Morrisette, B.A. 2008. Intense forest wildfire sharply reduces mineral soil C and N: The first direct evidence. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 2771–2783.

Bramwell, D., Bramwell, Z. 1994. Flores silvestres de las Islas Canarias. Editorial Rueda, Madrid. 375 pp.

Bray, J.R., Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325–349.

Brooks, M. L., D'antonio, C.M., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.E., Ditomaso, J.M., Hobbs, R.J., Pellant, M., Pyke, D. 2004. Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes. *BioScience*, 54: 677–688.

Brooks, M.L., D'antonio, C.M., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.E., Ditomaso, J.M., Hobbs, R.J., Pellant, M., Pyke, D. 2004. Effects of Invasive Alien Plants on Fire Regimes. *BioScience*, 54: 677–688

Buddlea, C.M., Langorb, D.W., Pohl, G.R., Spence, J. R. 2006. Arthropod responses to harvesting and wildfire: Implications for emulation of natural disturbance in forest management. *Biological Conservation*, 128: 346–357.

- Cabrera, J.C. 2001. Poblamiento e impacto aborigen. En: J.M. Fernández-Palacios, J.L. Martín Esquivel (eds.): *Naturaleza de las Islas Canarias: ecología y conservación*. Publicaciones Turquesa, Santa Cruz de Tenerife, 241–245.
- Calvo, L., Santalla, S., Valbuena, L., Marcos, E., Tárrega, R., Luis, E. 2008. Post-fire natural regeneration of *Pinus pinaster* forest in NW of Spain. *Plant Ecology* 197:81-90.
- Capitanio, R., Carcaillet, C. 2008. Post-fire Mediterranean vegetation dynamics and diversity: A discussion of succession models. *Forest Ecology and Management*, 255: 431–439.
- Carlton, G.C., Bazzaz, F.A. 1998. Resource Congruence and Forest Regeneration following an Experimental Hurricane Blowdown. *Ecology*, 79: 1305-1319.
- Cerniglia, C.E., Sutherland, J.B. 2010. Degradation of Polycyclic Aromatic Hydrocarbons by Fungi. *Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology*, 2079-2110.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia*, 143: 1-10.
- Chen, Z., Grady, K., Stephens, S., Villa-Castillo, J., Wagner, M.R. 2006. Fuel reduction treatment and wildfire influence on carabid and tenebrionid community assemblages in the ponderosa pine forest of northern Arizona, USA. *Forest Ecology and Management*, 225: 168–177
- Climont, J., Cromer, R.N., Tompkins, D., Barr, N.J., Williams, E.R., Stewart, H.T.L. 1984. Litter-fall in a *Pinus radiata* forest: the effect of irrigation and fertilizer treatments. *Journal of Applied Ecology*, 21: 313-326.
- Climont, J., Gil, L., Tuero, M. 1996. *Las Regiones de procedencia de Pinus canariensis Chr. Sm. Ex DG*. ICONA, Madrid, 49 pp.

Climent, J., Gil, L., Pardos, J. 1993. Heartwood and sapwood development and its relationship to growth and environment in *Pinus canariensis* Chr. Sm ex DC. *Forest Ecology and Management*, 59: 1-2.

Climent, J., Gil, L., Pardos, J. 1998. Xylem anatomical traits related to resinous heartwood formation in *Pinus canariensis* Sm. *Trees: Structure and function*, 12: 139-145.

Climent, J., Alonso, J., Gil, L. 2002. Variation of needle anatomy in *Pinus canariensis*. En: *Medpine 2 - International meeting on Mediterranean pines*. Chania, Creta (Greece).

Climent, J., Tapias, R., Pardos, J.A., Gil, L. 2004. Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*). *Plant Ecology*, 1:185-196.

Climent, J., Alonso, J., Gil, L. 2005. Arquitectura del sistema radical en dos procencias de *Pinus canariensis*. En: *IV Congreso Forestal Español*. Zaragoza.

Climent, J., López, R., González, S., Gil, L. 2007. El pino canario (*Pinus canariensis*), una especie singular. *Ecosistemas*, 1: 1-10.

Cole, D.W., Rapp, M., Reide, D.E. 1981. Elemental cycling in forest ecosystems. En: Reichle, D. E: *Dynamic Properties of Forest Ecosystems-International Biological Programme 23* (ed.). Cambridge University Press, Cambridge, 341-409.

Cole, L., Dromph, K.M., Boaglio, V., Bardgett, R.D., 2004. Effect of density and species richness of soil mesofauna on nutrient mineralisation and plant growth. *Biology and Fertility of Soils*, 39: 337-343.

Coleman, D.C., Whitman, W.B., 2005. Linking species richness, biodiversity and ecosystem function in soil systems. *Pedobiologia*, 49: 479-497.

Coleman, T.W., Rieske, L.K. 2006. Arthropod response to prescription burning at the soil-litter interface in oak-pine forests. *Forest Ecology and Management*, 233: 52-60.

- Collett, N.G. 1998. Effects of two short rotation prescribed fires in autumn on surface-active arthropods in dry sclerophyll eucalypt forest of west-central Victoria. *Forest Ecology and Management*, 107: 253-273.
- Collins, S.L., Glenn, S.M. 1988. Disturbance and community structure in North American prairies. En: H.J. During, M.J.A. Werger, J.H. Willems (eds.): *Diversity and pattern in plant communities*. SPB Academic Publishing, La Haya, 131-143.
- Cortet, J., Joffre, R., Elmholt, S., Krogh, P.H. 2002. Increasing species and trophic diversity of mesofauna affects fungal biomass, mesofauna community structure and organic matter decomposition processes. *Biology and Fertility of Soils*, 37: 302–312.
- Cortina, J., Vallejo, V. R. 1994. Effects of clearfelling on forest floor accumulation and litter decomposition in a radiate pine plantation. *Forest Ecology and Management*, 70: 299-310.
- Coûteaux, M., Bottner, P., Berg, B. 1995. Litter decomposition climate and litter quality. *Tree*, 10: 63-66.
- Cragg, J.B., Bardgett, R.D. 2001. How changes in soil faunal diversity and composition within a trophic group influence decomposition processes. *Soil Biology and Biochemistry*, 33: 2073–2082.
- Crawford, J.A., Wahren, C.H.A., Kyle, S. y Moir, W.H. 2001. Responses of exotic plant species to fires in *Pinus ponderosa* forests in northern Arizona. *Journal of Vegetation Science*, 12: 261-8.
- Crist, T.O., Ahern, R.G. 1999. Effects of habitat patch size and temperature on the distribution and abundance of ground beetle (Coleoptera: Carabidae) in an old field. *Environmental Entomology*, 26:681-689.
- Cromack, K. Jr., Entry, J.A. y Savage, T. 1991. The effect of disturbance by *Phellinus weirii* on decomposition and nutrient mineralization in a *Tsuga mertensiana* forest. *Biology and Fertility of Soils*, 1: 245-249

D'Antonio, C.M., Chambers, J.C., 2006. Using ecological theory to manage or restore ecosystems affected by invasive plant species. En: Falk, D.A., Palmer, M.A., Zedler, J.B. (eds.), *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press, Washington DC, 260–279.

Dannaoui, S. 1981. The litter production and restitution to the soil of biogens elements in the Mediterranean stands of *Pinus pinea* L. and *Pinus brutia* Ten. [Lebanon] *Ecologia Mediterranea*, 7: 13-25.

Debussche, M., Escarré, J., Lepar, J., Houssard, C., Lavorel, S. 1996. Changes in Mediterranean plant succession: old-fields revisited. *Journal of Vegetation Science*, 7: 519-526.

de Las Heras, J., Bonilla, M. y Martínez, W.L. 2005. Early vegetation dynamics of *Pinus tropicalis* Morelet forests after experimental fire (W Cuba). *Annual of Forest Science*, 62: 771-777.

de Nascimento, L., Willis, K.J., Fernández-Palacios, J.M., Criado, C. and Whittaker, R.J. 2009. The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands). *Journal of Biogeography*, 36: 499-514.

De Ronde, C. 1984. Litter accumulation problems identified in *P. pinaster* stands in the Cape Province. *South Africa Forestry Journal*, 131: 48-52.

del Arco, M.J., Pérez de Paz, P.L., Rodríguez Delgado, O., Salas Pascual, M., Wildpret de La Torre, W. 1992. Atlas Cartográfico de los Pinares Canarios II: Tenerife. Viceconsejería de Medio Ambiente. Santa Cruz de Tenerife, 228 pp

del Arco, M.M., Atienza, E., Atoche, P., del Arco, M.C., Martín, M. 1997. En: P. Atoche, A. Millares, M. Lobo (eds.): *Dataciones absolutas en la prehistoria de Tenerife. Homenaje a Celso Martín de Guzmán (1946-1994)*. Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Las Palmas, 65-77.

del Arco, M.J. 2006. *Mapa de vegetación de Canarias. Memoria general*. GRAFCAN, Santa Cruz de Tenerife, 550 pp.

- Delgado García, J.D. 2003. Efectos de borde de las carreteras en la laurisilva y el pinar de Tenerife (Islas Canarias). Tesis doctoral, Universidad de La Laguna.
- Delgado González, J. C. 1986. Propagación de Árboles Canarios. Excmo. Cabildo Insular de Gran Canaria, Las Palmas de Gran Canaria, 188 pp.
- Descheemaeker, K., Muys, B., Nyssen, J., Poesen, J., Raes, D., Haile, M., Deckers, J. 2006. Litter production and organic matter accumulation in exclosures of the Tigray highlands, Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 233: 21–35.
- Didham, R. K., J. Ghazoul, N. E. Stork, A. J. Davis. 1996. Insects in fragmented forest: A functional approach. *Trends in Ecology and Evolution*, 11:255–260.
- Didham, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia*, 116: 397-406.
- Ducey, M.J., Moser, W.K., Ashton, P.M.S. 1996. Effect of fire intensity on understory composition and diversity in a *Kalmia*-dominated oak forest, New England, USA. *Vegetation*, 123: 81–90.
- Duguy Pedra, B. 2003. Interacción de la historia de usos del suelo y el fuego en condiciones mediterráneas: respuesta de los ecosistemas y estructura del paisaje. Tesis doctoral, Universidad de Alicante. 275 pp.
- Dunn, P.H., DeBano, L.F. 1977. Fire's effect on biological and chemical properties of chaparral soils. En: Mooney H.A., Conrad C.E. (eds.): *Proc. of the Symposium on the Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems*, USDA Forest Service GTR WO-3, Palo Alto, California, 75–84.
- Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2008. Changes in soil N and P availability in a *Pinus canariensis* fire chronosequence. *Forest Ecology and Management*, 256: 384–387
- Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009a. Changes in net N mineralization rates and soil N and P pools in a pine forest wildfire chronosequence. *Biology and Fertility of Soils*, 45: 781-788.

Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009b. Changes in leaf nutrient traits in a wildfire chronosequence. *Plant and Soil*, 331: 69-77

Durán, J., Rodríguez, A., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2010. Long-term decrease of organic and inorganic nitrogen concentrations due to pine forest wildfire. *Annals of Forest Science*, 67: 207.

Eamus, D., Jarvis, P.G. 1989. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research*, 19: 1–55.

Edmonds, R.L. 1980. Litter decomposition and nutrient release in Douglas-fir, red alder, western hemlock, and Pacific silver fir ecosystems in western Washington. *Canadian Journal of Forest Research*, 10: 327-337.

Edwards, C.A., Heath, G., 1963. The role of soil animals in breakdown of leaf material. En: Doeksen, J., van der Drift, J. (eds.), *Soil Organisms*. North-Holland Publishing Company, Amsterdam, 75–84 pp.

Edwards, C.A., Reichle, D.E., Crossley Jr., D.A., 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. *Ecol. Stud. Anal. Synth.* 1, 147–172.

Edwards, C.A., Reichle, D.E., Crossley, D.R., Jr. 1973. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients. En: Reichle, D.E. (ed.), *Analysis of Temperate Forest Ecosystems*. Springer, Berlin, pp. 147-172.

Ehnström, B., Langström, B., Hellqvist, C. 1995. Insects in burned forests—forest protection and faunal conservation (preliminary results). *Entomologica Fennica*, 6: 109-117.

Escudero, A., Sanz, M.V., Pita, J.M., Pérez-García, F. 1999. Probability of germination after heat treatment of native Spanish pines. *Annual Forest Science*, 56: 511-520.

Esteban, L.G., Gasson, P., Climent, J.M., de Palacios, P., Guindeo, A. 2005. The wood of *Pinus canariensis* and its resinous heartwood. *IAWA Journal*, 26: 69-77.

- Fahey, T.J. 1983. Nutrient dynamics of aboveground detritus in lodgepole pine (*Pinus contorta ssp. latifolia*) ecosystems, southeastern Wyoming. *Ecological Monographs*, 53: 51-72.
- Fahey, T.J., Yavitt, J.B., Pearson, J.A., Knight, D.H. 1985. The nitrogen cycle in lodgepole pine forests, southeastern Wyoming. *Biogeochemistry*, 1, 257-275.
- Fernandes, P.M., Vega, J.A., Jiménez, E., Rigolot, E. 2008. Fire resistance of European pines. *Forest Ecology and Management*. 256: 246–255.
- Fernández-Palacios, J.M., López, R.J., Luzardo, M.C. y García Esteban, J.J. 1992. Descripción ecológica y evaluación de la PPN de cuatro estaciones representativas de los ecosistemas más característicos de Tenerife (Islas Canarias). *Studia Oecologica*, 9: 105-124.
- Fernández-Palacios, J. M., de los Santos, A. 1996. Ecología de las Islas Canarias. Muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. Cabildo Insular de La Palma. Sociedad La Cosmológica. Santa Cruz de La Palma. 389 pp.
- Fernández-Palacios, J.M. 2006. La transformació del paisaje en Canarias. *Rincones del Atlántico*, 3: 211-218.
- Fernández-Palacios, J.M., Arévalo, J.R., Delgado, J.D., Otto, R., Morales, G. y Méndez, J. 2007. Incendios forestales y humanos en Canarias. *Makaronesia*, 9: 106-115.
- Fernández-Palacios, J.M., Morales, G., Méndez, J., Bermúdez, A., Arévalo, J.R. Domingo Delgado, J.D., Otto, R., Hernández, Z., Morera, E., Socas, O. 2007. Efecto del fuego sobre la variabilidad espacial de recursos para las plantas y su relación con la regeneración natural en comunidades de *Pinus canariensis*. Memoria final del proyecto REN2003-08620-C02-02 del Ministerio de Educación y Ciencia.
- Ferreira, A.M. y Vilaça, P.V. 1992. The relationship of forest fires to agro-forestry and socio-economic parameters in Portugal. *International Journal of Wildland Fire*, 2: 37-40.

Ferrenberg, S.M., Schwilk, D.W., Knapp, E.E., Groth, E., Keeley, J.E. 2006. Fire decreases arthropod abundance but increases diversity: early and late season prescribed fire effects in a Sierra Nevada mixed-conifer forest. *Fire Ecology*, 2: 79–102.

Floyd, M.L., Hanna, D., Romme, W.H. y Crews, T.E. 2006. Predicting and mitigating weed invasions to restore natural post-fire succession in Mesa Verde National Park, Colorado, USA. *International Journal of Wildland Fire*, 15: 247-59.

Foster, B.L., Tilman, D. 2000. Dynamic and static view of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146: 1-10.

Franklin, J., Spears-Lebrun, L.A., Deutschman, D.H. y Marsden, K. 2006. Impact of a high-intensity fire on mixed evergreen and mixed conifer forests in the Peninsular Ranges of southern California, USA. *Forest Ecology and Management*, 235: 18–29.

Friend, G.R., 1995. Fire and invertebrates: a review of research methodology and the predictability of post-fire response patterns. En: McCaw, L.M, Burows, N.D., Friend, G.R., Gill, A.M. (eds.), *Landscape Fires 93*, Perth, *CALM Science Supplement 4*, 165-174.

Fry, D.L. 2008. Prescribed fire effects on deciduous oak woodland stand structure, northern Diablo Range, California. *Rangeland Ecology and Management*, 61: 294-301.

Gallardo, A. y Merino, J. 1992. Nitrogen immobilization in leaf litter at two Mediterranean ecosystems of SW Spain. *Biogeochemistry*, 15: 213-228.

Gallardo, A. 2001. Descomposición de la hojarasca en ecosistemas mediterráneos. En: Zamora, R. y Pugnaire F.I. (eds.) *Ecosistemas mediterráneos. Análisis Funcional*, pp95-122, Textos Universitarios, 32, CSIC y AEET, Castillo y Edisart, S. L., España,

Ganz, D.J., Dahlsten, D.L., Shea, P.J. 2003. *The post-burning response of bark beetles to prescribed burning treatments. USDA Forest Service Proceedings RMRSP*, 29: 143-158.

- García-Domínguez, C. y Fernández-Palacios, J.M. 2009. Effect of Fire Intensity on Non-Native Plant Species Community in a Canarian Pine Forest Three and Eleven Years After Fire. *The Open Forest Science Journal*, 2: 70-77.
- García-Domínguez, C., Arévalo, J.R., Calvo, L. 2010. Short-term effects of low-intensity prescribed fire on ground-dwelling invertebrates in a Canarian pine forest. *Forest Systems*, 19: 112-120.
- García-Plé, C., Vanrell, P. y Morey, M. 1995. Litter fall and decomposition in a *Pinus halepensis* forest on Mallorca. *Journal of Vegetation Science*, 6: 17-22.
- García-Talavera, F., Sánchez-Pinto, L., Socorro, S. 1995. Vegetales fósiles en el complejo traquítico-sienítico de Gran Canaria. *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, VII (2, 3 y 4): 77-91.
- Gasulla, F., Gómez de Nova, P., Barreno R. E. 2004. Relaciones entre la variabilidad fenológica de *Pinus canariensis*, el clima y la concentración foliar de los nutrientes. *Cuaderno de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 20: 141-146.
- Gibb, H., Pettersson, R.B., Hjalten, J., Hilszczanski, J., Ball, J.P., Johansson, T., Atlegrim, O., Danell, K. 2006. Conservation-oriented forestry and early successional saproxylic beetles: Responses of functional groups to manipulated dead wood substrates. *Biological Conservation*, 129: 437-450.
- Gil, L., Climent, J., Nanos, N., Mutke, S., Ortiz, I. y Schiller, G. 2002. Cone morphology variation in *Pinus canariensis* Sm. *Plant Systematics and Evolution*, 235: 35-51.
- Gill, R.W. 1969. Soil microarthropod abundance following old-field litter manipulation. *Ecology*, 50: 805-816.
- Giller, P.S. 1996. The diversity of soil communities, the "poor man's tropical rainforest". *Biodiversity and Conservation*, 5: 135-168.
- Gillon, D., Joffre, R., Ibrahima, A., 1994. Initial litter properties and decay rate: a microcosm experiment on Mediterranean species. *Canadian Journal of Botany*, 72: 946-954.

Goering, M.K. y Van Soest, P.J. 1970. Forage Fiber Analysis (Apparatus, Reagents, Procedures and some Applications). *Agricultural Handbook*, 379.

Golden, D.M., Crist, T.O. 2000. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: patch area or edge effects? *Oikos*, 90: 525-538.

Gómez-Tejedor J.A., Estrela M.J. and Millán M.M. 1999. A mesoscale model application to fire weather winds. *International Journal of Wildland Fire*, 9: 255–263.

González Navarro, J.A. 2002. Los oficios del bosque. Una visión antropológica del aprovechamiento forestal en Gran Canaria en la primera mitad del siglo XX. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna.

González, G., Seastedt, T.R., 2001. Soil fauna and plant litter decomposition in tropical and subalpine forests. *Ecology*, 82: 955–964.

González-Andrés, F., Pita, J., Ortiz, J. 1999. Identification of Iberian and Canarian species of the genus *Pinus* with four isoenzyme systems. *Biochemical Systematics and Ecology*, 27: 235-242.

González-Tagle, M.A., Schewendenmann, L., Pérez, J.J., Schulz. 2008. Forest structure and woody plant species composition along a fire chronosequence in mixed pine–oak forest in the Sierra Madre Oriental, Northeast Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256: 161–167.

Goudie, A. 1981. The Human Impact on the Nature Environment. Blackwell, Oxford, 388 p.

Granström, A. 2001. Fire management for biodiversity in the European boreal forest. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3: 62-69.

Gray, J.T. y Schlesinger, W.H. 1981. Nutrient cycling in Mediterranean type ecosystems. En: P.C. Miller (ed.) *Resource Use by Chaparral and Matorral*. Springer-Verlag. New York, pp. 259-284.

- Grigal, D.F., McColl, J.G. 1977. Litter decomposition following forest fire in Northern Minnesota. *Journal of Applied Ecology*, 14: 531-538.
- Grillo, F.F., Castellnou, M., Molina, D.M., Martínez, E.R., Fababú, D.D. 2008. *Análisis del Incendio Forestal: planificación de la extinción*. Editorial AIFEMA, Granada, España, 144 pp.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52: 107-145.
- Guo, Q. 2001. Early post-fire succession in California chaparral: changes in diversity, density, cover and biomass. *Ecological Research*, 16: 471-485.
- Haimi, J., Fritze, H., Moilanen, P. 2000. Responses of soil decomposer animals to wood-ash fertilization and burning in a coniferous forest stand. *Forest Ecology and Management*, 129: 53-61.
- Hanes, T.L. 1971. Succession after Fire in the Chaparral of Southern California. *Ecological Monographs*, 41: 27-52.
- Harden, J.W., Trumbore, S.E., Stocks, B.J., Hirsch, A., Gower, S.T., O'Neill, K.P., Kasischke, E.S. 2000. The role of fire in the boreal carbon budget, *Global Change Biology*, 6: 174-184.
- Harrod, R.J., Reichard, S. 2001. Fire and invasive species within the temperate and boreal coniferous forests of western North America. En: K.E.M. Galley and T.P. Wilson (eds.). *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species*. Fire Conference 2000: the First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management.
- Hart, S.C., Firestone, M.K., Paul, E.A., 1992. Decomposition and nutrient dynamics of ponderosa pine needles in a Mediterranean- type climate. *Canadian Journal of Forest Research*, 22: 306-314.

Hartnett, D.C. 1991. Effects of fire in tallgrass prairie on growth and reproduction of prairie coneflower (*Rabitzida columnifera*: Asteraceae). *American Journal of Botany*, 78, 429-435.

Hebel, C.L., Smith, J.E., Cromack, K.Jr. 2009. Invasive plant species and soil microbial response to wildfire burn severity in the Cascade of Oregon. *Applied Soil Ecology*, 42, 150-159.

Heneghan, L., Coleman, D.C., Zou, X., Crossley Jr., D.A., Haines, B.L., 1999. Soil microarthropod contributions to decomposition dynamics: tropical–temperate comparisons of a single substrate. *Ecology*, 80: 1873–1882.

Henig-Sever, N., Poliakov, D., Broza, M. 2001. A novel method for estimation of wildfire intensity based on ash pH and soil microarthropods community. *Pedobiologia*, 45: 98-106.

Hennessey, T.C., Dougherty, P.M., Cregg, B.M., Wittwer, R.F. 1992. Annual variation in needle fall of a loblolly pine stand in relation to climate and stand density. *Forest Ecology and Management*, 51: 329-338.

Hernández, I.M., Gallardo, J.F., Santa Regina, I. 1992. Dynamic of organic matter in forests subject to a Mediterranean semi-arid climate in the Duero Basin (Spain): litter production. *Acta Oecologica*, 13: 55–65.

Hicke, J.A., Asner, G.P., Kasischke, E.S., French, N.E., Randerson, J.T., Collatz, G.J., Socks, B. J., Compton, J., Tucker, J., Los, S, Field, C.B. 2003. Postfire response of North American boreal forest net primary productivity analyzed with satellite observations. *Global Change Biology*, 9: 1145–1157.

Hill, M.O., Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondance analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio*, 42:47-58.

Hilty, J., Merenlender, A. 2000. Faunal indicator taxa selection for monitoring ecosystem health. *Biological Conservation*, 92: 185-197.

- Hobbs, R.J., Atkins, I. 1990. Fire-related dynamics of a Banksia woodland in South-western Australia. *Australian Journal of Botany*, 38: 97-110.
- Höllermann, P. 1993. Fire ecology in the Canary Island and Central California - a comparative outline. *Erdkunde*, 47: 177-184.
- Höllermann, P. 2000. The impact of fire in Canarian ecosystems 1983-1998. *Erdkunde*, 54: 70-75.
- Houghton, R.A., Hackler, J.L., Lawrence, K.T. 2000. Changes in terrestrial carbon storage in the United States. 2: The role of fire and fire management. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 145-170.
- Hubbard, R.M., Vose, J.M., Clinton, B.D., Elliott, K.J., Knoepp, J.D. 2004. Stand restoration burning in oak-pine forests in the southern Appalachians: effects on aboveground biomass and carbon and nitrogen cycling. *Forest Ecology and Management*, 190: 311-321.
- Hunter, M.E., Omi, P.N., Martinson, E.J., Chong, G.W. 2006. Establishment of non-native plant species after wildfires: effects of fuel treatments, abiotic and biotic factors, and post-fire grass seeding treatments. *International Journal of Wildland Fire*. 15: 271-81.
- IPCC, 2007. Cambio climático 2007: Informe de síntesis. Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Cuarto Informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático [Equipo de redacción principal: Pachauri, R.K. y Reisinger, A. (directores de la publicación)]. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 págs.
- IUSS Working Group WRB. 2006. *World reference base for soil resources 2006*. 2nd edition. World Soil Resources Reports N. 103. FAO, Roma, 145 págs.
- Izquierdo, I., Martín, J.L., Zurita, N., Arechavaleta, M. (eds). 2004. *Lista de especies silvestres de Canarias (hongos, plantas y animales terrestres) 2004*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, Gobierno de Canarias. 500 pp.

- Jenny, H., Gessel, S.P., Bingham, F.T. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Science*, 68: 419-432.
- Jiménez, M.S., Zellnig, G., Stabentheiner, E., Peters, J., Morales, D., Grill, D. 2000. Structure and ultrastructure of *Pinus canariensis* needles. *Flora*, 195: 228-235.
- Johnson, D.W., Curtis, P.S. 2001. Effects of forest management on soil C and N storage: a meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 140: 227–238.
- Jonson, E.A. 1992. *Fire and vegetation dynamics: Studies from the North American boreal forest*. Cambridge University Press, Cambridge. 129 pp.
- Kandeler, E., Kampichler, C., Joergensen, R.G., Molter, K., 1999. Effects of mesofauna in a spruce forest on soil microbial communities and N cycling in field mesocosms. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 1783–1792.
- Kasapligil, B. 1976. A late-Tertiary conifer-hardwood forest from the vicinity of GÜVEM village, near KIZILKAHAMAM, Ankara. http://www.mta.gov.tr/english/dergi/dergi_pdf/88/5.pdf.
- Kavvadias, V.A., Alifragisa, D., Tsiontsisb, A., Brofasc, G., Stamatelod , G. 2001. Litterfall, litter accumulation and litter decomposition rates in four forest ecosystems in northern Greece. *Forest Ecology and Management*, 144: 113-127.
- Keeley J.E., Zedler P.H. 1998. Evolution of life histories in *Pinus*. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 219-251.
- Keeley, J.E. 2006. Fire management impacts on invasive plants in the western United States. *Conservation Biology*, 20: 375–384.
- Kendrick, W.B. 1958. The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter. *Canadian Journal of Botany*, 37: 907-912.
- Kim, J.W., Jung, C. 2008. Abundance of soil microarthropods associated with forest fire severity in Samcheok, Korea. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 11: 77-81.

- Kim, C., Son, Y., Lee, W.K., Jeong, J., Noh, N.J. 2009. Influences of forest tending works on carbon distribution and cycling in a *Pinus densiflora* S. et Z. stand in Korea. *Forest Ecology and Management*, 257: 1420–1426.
- Kimmins, J.P. 2004. *Forest Ecology a Foundation for Sustainable Management and Environmental Ethics in Forestry*. Prentice-Hall, New Jersey, 720 pp.
- Klemmedson, J. 1992. Decomposition and nutrient release from mixtures of Gambel oak and ponderosa pine leaf litter. *Forest Ecology and Management*, 47: 349-361.
- Klemmedson, J.O., Meier, C.E., Campbell, R.E. 1985. Needle decomposition and nutrient release in ponderosa pine ecosystems. *Forest Science*, 31: 647-660.
- Knapp, E.E., Keeley, J.E., Ballenger, E.A., Brennan, T.J. 2005. Fuel reduction and coarse woody debris dynamics with early season and late season prescribed fires in a Sierra Nevada mixed conifer forest. *Forest Ecology and Management*, 208: 383-397.
- Knapp, E.E., Keeley, J.E. 2006. Heterogeneity in fire severity within early season and late season prescribed burns in a mixed-conifer forest. *International Journal of Wildland Fire*, 15: 37-45.
- Knicker, H. 2007. How does fire affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? A review. *Biogeochemistry*, 85, 91-118
- Kuenzi, A.M., Fulé, P.Z., Sieg, C.H. 2008. Effects of fire severity and pre-fire stand treatment on plant community recovery after a large wildfire. *Forest Ecology and Management*, 255: 855-65.
- Kumar Das, A., Ramakrishnan, P.S. 1985. Litter dynamics in kashi pine (*Pinus kesiya* Royle ex. Gordon) of northeastern India. *Forest Ecology and Management*, 10: 135-153.
- Kurz, C., Coûteaux, M., Thiéry, J.M. 2000. Residence time and decomposition rate of *Pinus pinaster* needles in a forest floor from direct field measurements under a Mediterranean climate. *Soil Biology and Biochemistry* 32: 1197-1206.

Kurz-Besson, C., Coûteaux M., Thiéry, J., Berg B., Remacle, J. 2005. A comparison of litterbag and direct observation methods of Scots pine needle decomposition measurement. *Soil Biology y Biochemistry*, 37: 2315–2318.

Kutiel, P., Naveh, Z. 1987. The effect of fire on nutrients in a pine forest soil. *Plant and Soil*, 104: 269-274.

Lehmann, J. 2007. A handful of carbon. *Nature*. 447: 143-144.

Leopold, A.J., Cain, S.A., Cottam, C.M., Gabrielson, I.N., Kimball, T.L. 1963. Wildlife management in the national parks. *American Forestry*, 69: 32-35/61-63.

Levine, J.M., Vila, M., D'Antonio, C.M., Dukes, J.S., Grigulis, K., Lavorel, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings Biological Science*, 270: 775-81.

Liacos, L.G. 1977. Fire and fuel management in pine forest and evergreen brushland ecosystems in Greece. En: Mooney, H.A. and Conrad, C.E., technical coordinators. *Proceedings of the Symposium on the Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems*. USDA Forest service, General technical Report WO-3, pp. 289-298.

Liiri, M., Setälä, H., Haimi, J., Pennanen, T., Fritze, H. 2002. Soil processes are not influenced by the functional complexity of soil decomposer food webs under disturbance. *Soil Biology and Biochemistry*, 34: 1009–1020.

Lin, B., Liu, Q., Wu, Y., Pang, X.Y., He, H. 2003. Effect of forest litters on soil physical and chemical properties in subalpine coniferous forests of western Sichuan, Chinese. *Journal of Applied and Environmental Biology*, 4: 346–351.

Loucks, O.L., Plumb-Mentjes, M.L., Rogers, D. 1985. Gap processes and large-scale disturbances in sand prairies. En: S.T.A. Pickett, P.S. White (eds.): *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, 71-83.

- Love, J. P., Vose, J.M., Elliot, K. J. 2007. Effects of restoration burns on macroinvertebrates in southern appalachian Pine-oak forest. *Journal of the north Carolina Academy of Science*, 123: 22-34.
- MacKenzie, M.D., DeLuca, T.H., Sala, A. 2004. Forest structure and organic horizon analysis along a fire chronosequence in the low elevation forests of western Montana. *Forest Ecology and Management*, 203: 331–343.
- Malmström, A. 2006. Effects of Wildfire and Prescribed Burning on Soil Fauna in Boreal Coniferous Forests. Tesis doctoral. Universidad Sueca de Ciencias Agrícolas.
- Margulis, L., Schwartz, K.V. 1985. Cinco reinos. Guía ilustrada de los phyla de la vida en la Tierra. Labor, 335 pp.
- Marmari, A. 1991. *Effects of human activities on soil arthropods in a Pinus halepensis Mill ecosystem of N. Euboea (Greece)*. Tesis doctoral, Universidad de Atenas.
- McCullough, D.G., Werner, R.A., Neumann, D. 1998. Fire and insects in northern boreal forest ecosystems of North America. *Annual Review of Entomology*. 43: 107-127.
- McGuire, A.D., Joyce, L.A., Kicklighter, D.W., Melillo, J.M., Esser, G., Vorosmarty, C.J. 1993. Productivity response of climax temperate forests to elevated temperature and carbon dioxide: a North American comparison between two global models. *Climate Change*, 24: 287–310.
- McGuire, A.D., Melillo, J.M., Joyce, L.A., Kicklighter, D.W., Grace, A.L., Moore III, B., Vorosmarty, C.J. 1992. Interactions between carbon and nitrogen dynamics in estimating net primary productivity for potential vegetation in North America. *Global Biogeochemical Cycles*, 6: 101–124.
- McHugh, C.W., Kolb, T.E., Wilson, J.L. 2003. Bark beetle attacks on ponderosa pine following fire in northern Arizona. *Environmental Entomology*, 32: 510-522.
- Meentemeyer, V., Box, E.O., Thompson, R.T. 1982. World patterns and amounts of terrestrial litter production. *BioScience*, 32: 125–128.

Melillo, J.M., McGuire, A.D., Kicklighter, D.W., Moore III, B., Vorosmarty, C.J., Schloss, A.L. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363: 234–240.

Méndez J. 2010. Análisis del impacto del fuego en la regeneración sexual del pino canario a lo largo de una cronosecuencia de incendios en la isla de La Palma (Canarias). Tesis doctoral, Universidad de La Laguna.

Meyer, M.K. 1988. Net primary productivity estimates for the last 18 000 years evaluated from simulations by a global climate model. Tesis doctoral, Universidad de Wisconsin.

Mill, A.J., Fey, M.V. 2004. Frequent fires intensify soil crusting: physicochemical feedback in the pedoderm of long-term burn experiments in South Africa. *Geoderma*, 121: 45–64.

Millar, C.I. 1993. Impact of the Eocene on the evolution of *Pinus* L. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 471-498.

Miller, C., Urban, D.L. 2000. Connectivity of forest fuels and surface fire regimes. *Landscape Ecology*. 15: 145–154.

Ministerio de Medio Ambiente. 2006. Los incendios forestales en España Decenio 1996-2005). Dirección General para la Biodiversidad. 106 pp.

Ministerio de Medio Ambiente. 2008. Los incendios forestales en España año 2007. Dirección General para la Biodiversidad. 34 pp.

Monleon, J.V., Cromack, K. Jr. 1996. Long-term effects of prescribed underburning on litter decomposition and nutrient release in ponderosa pine stands in central Oregon. *Forest Ecology and Management*, 81: 143-152.

Moreno, J.M., Vázquez A., Vélez, R. 1998. Recent history of forest fires in Spain. En J.M., Moreno (ed). Large forest fires. Backhuys Publishers, Leiden. 159-185 pp.

- Moreno, T., Querol, X., Castillo, S., Alastuey, A., Cuevas, E., Herrmann, L., Mounkalia, M., Elvira, J., Gibbons, W. 2006. Geochemical variations in aeolian mineral particles from the Sahara-Sahel dust Corridor. *Chemosphere*, 65: 261–270.
- Moretti, M., Obrist, M.K., Duelli, P. 2004. Arthropod biodiversity after forest fires: winners and losers in the winter fire regime of the southern Alps. *Ecography*, 27: 173–186.
- Moretti, M., Duelli, P., Obrist, M.K. 2006. Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests. *Oecologia*, 149: 312–327.
- Muona, J., Rutanen, I. 1993. The short-term impact of fire on the beetle faun in boreal coniferous forest. *Annales Zoologici Fennici*, 31: 109-121.
- Mutch, R.W. 1970. Wildland Fires and Ecosystems-A Hypothesis. *Ecology*, 51: 1046-1051.
- Naveh, Z. 1990. Fire in the Mediterranean - A landscape ecological perspective. En: J.F. Goldammer, M.J. Jenkins (eds.): *Fire in ecosystems Dynamics*. Proceedings of the Third International Symposium in Freiburg. FRG, SPB Academic Publishing, La Haya, 1-20.
- Neary, D.G., Klopatek, C.C., DeBano, L.F., Folliott, P.F. 1999. Fire effects on belowground sustainability: a review and synthesis. *Forest Ecology and Management*, 122: 51-71.
- New, K.C., Hanula, J.L. 1998. Effects of time elapsed after prescribed burning in longleaf pine stands on potential prey of the red-cockaded woodpecker. *Southern Journal of Applied Forestry*, 22: 175–183.
- Newbould, P.J. 1970. Methods for estimating the primary production of forest. *International biological Programme*, Blackwell, Oxford.
- Notario, J.S., Afonso, D.M., Díaz, R. 2004. Effect of a wildfire on volcanic soils under pine forest and broom scrub in tenerife (canary islands). *Conserving Soil and Water*

for Society: Sharing Solutions. 13th International Soil Conservation Organisation Conference – Brisbane.

Nuzzo, V.A., McClain, W., Strole, T. 1996. Fire impact on groundlayer flora in a sand forest 1990–1994. *American Midland Naturalist*, 136: 207–221.

O'Connell, A.M., Menage, P. 1983. Decomposition of litter from three major plant species of jarrah (*Eucalyptus marginata* Donn ex Sm.) forest in relation to site fire history and soil type. *Austral Journal of Ecology*, 8: 277-286.

Olson, J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology*, 44: 322-331.

Otto, R., García-del-Rey, E., Gil Muñoz, P., Fernández-Palacios, J.M. 2009. The effect of fire severity on first-year seedling establishment in a *Pinus canariensis* forest on Tenerife, Canary Islands. *European Journal of Forest Research* DOI 10.1007/s10342-009-0347-6.

Palese, A.M., Giovannini, G., Lucchesi, S., Dumontet, S., Perucci, P. 2004. Effect of fire on soil C, N and microbial biomass. *Agronomie*, 24: 47-53.

Palik, B., Batzer, D.P., Buech, R., Nichols, D., Cease, K., Egeland, L., Streblov, D.E. 2001. Seasonal pond characteristics across a chronosequence of adjacent forest ages in northern Minnesota, USA. *Wetlands*, 21: 532-542.

Parfitt, R.L., Newman, R.H. 2000. ¹³C NMR study of pine needle decomposition. *Plant and Soil*, 219: 273-278.

Pausas, J.G. 1993. Litterfall in two Pyrenean stands of *Pinus sylvestris* L. under different environmental conditions. *Folia Botanica Miscellanea*. 9: 127-136.

Pausas, J.G., Carceller, F. y Vallejo, V.R. 1994. El desfronde de *Pinus sylvestris* L. en relación con las características climáticas. *Ecología*, 8: 167-176.

Pausas, J. G. 1997. Litter fall and litter decomposition in *Pinus sylvestris* forests of the eastern Pyrenees. *Journal of Vegetation Science*, 8: 643–650.

- Pausas, J., Peng, C., Apps, M.J. 1999. Modelling the response of net primary productivity (NPP) of boreal forest ecosystems to changes in climate and fire disturbance regimes. *Ecological Modelling*, 122: 175–193.
- Pausas, J.G., Ouadah, N., Ferran, A., Gimeno, T., Vallejo, R. 2003. Fire severity and seedling establishment in *Pinus halepensis* woodlands, eastern Iberian Peninsula *Plant Ecology* 169: 205–213.
- Peng, C., Apps, M.J. 1999. Modelling the response of net primary productivity (NPP) of boreal forest ecosystems to changes in climate and fire disturbance regimes *Ecological Modelling*, 122: 175–193.
- Peng, C., Guiot, J., Van Campo, E. y Cheddadi, R. 1995 a. The variation of terrestrial carbon storage at 6000 years BP in Europe: reconstruction from pollen data using two empirical biosphere models. *Journal of Biogeography*, 22: 863–873.
- Peng, C., Guiot, J., Van Campo, E. y Cheddadi, R. 1995 b. Temporal and spatial variations of terrestrial biomes and carbon storage since 13 000 years BP in Europe: reconstruction from pollen data and statistical models. *Water Air Soil Pollut.*, 82: 375–391.
- Pérez de Paz, P.L., del Arco Aguilar, M.J., Rodríguez Delgado, O., Acebes Ginovés, J.R., Marrero Gómez, M.V., Wildpret de la Torre, W. 1994a. *Atlas cartográfico de los pinares canarios: III. La Palma*. Viceconsejería de Medio Ambiente, Santa Cruz de Tenerife, 160 pp.
- Oliver, I., Beattie, A.J. 1996. Invertebrate morphospecies as surrogates for species: a case of study. *Conservation Biology*, 10: 99-109.
- Peters, J., Luis, V., Jiménez, M.S., Gil, P., Morales, D. 2001. Influencia de la luz en el crecimiento y mortalidad de plántulas de *Pinus canariensis*. *Actas del III Congreso Forestal Español*. Junta de Andalucía, Málaga, 363-368.
- Peterson, D.W., Reich, P.B. 2001. Prescribed Fire in Oak Savanna: Fire Frequency Effects on Stand Structure and Dynamics. *Ecological Applications*, 11: 914-927.

Platt, W.J. 1975. The colonization and formation of equilibrium plant species associations on badger disturbances in a tall-grass prairie. *Ecological Monographs*, 45: 285-305.

Pickett, S.T.A. 1989. Space-for-time substitution as an alternative to longterm studies. En: G.E. Likens (ed.), *Long-term studies in Ecology*. Springer Verlag, Nueva York, 110-135.

Preston, C.M., Trofymow, J.A. y Flanagan, L.B. 2006. Decomposition, $\delta^{13}C$, and the "lignin paradox". *Canadian Journal of Soil Science*, 86: 235-245.

Price, R.A., Liston, A., Strauss, S.H. 1998. Phylogeny and systematics of *Pinus*. En: D.M. Richardson (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 49-68.

Purdie, R.W., Slatyer, R.O. 1976. Vegetation succession after fire in sclerophyll woodland communities in south-eastern Australia. *Austral Ecology*, 1: 223-236.

Pyne, S.J., Andrews, P.L., Laven, R.D. 1996. Introduction to wildland fire. Second edition. John Wiley & Sons. Inc., New York, NY, USA. 455 pp.

Radea, C. 1989. *Study on the litter production, the decomposition rate of organic matter and the arthropod community in ecosystems with Pinus halepensis Mill of the insular Greece*. Tesis doctoral, Universidad de Atenas.

Radea, C., Arianoutsou, M. 2000. Cellulose decomposition rates and soil arthropod community in a *Pinus halepensis* Mill. forest of Greece after a wildfire. *European Journal of Soil Biology*, 36: 57-64.

Raison, R.J., Woods, P.V., Khanna, P.K. 1986. Decomposition and accumulation of litter after fire in sub-alpine eucalypt forest. *Austral Journal of Ecology*, 11: 1-19.

Rando, J.C., Cabrera, V.M., Larruga, J.M., Hernández, M., González, A.M., Pinto, F., Bandelt, H.J. 1999. Phylogeographic patterns of mtDNA reflecting the colonization of the Canary Islands. *Annals of Human Genetics*, 63: 413-428.

- Rapp, M. 1984. Repartition et de matiere organique dans un tcosysteme a *Pinus pinea*. *Annales Sciences Forestieres*, 41: 253-272.
- Rodrigo, A., Retana, J. 2006. Post-fire recovery of ant communities in Submediterranean *Pinus nigra* forests. *Ecography* ,29: 231-239.
- Rodríguez de Sancho, M.J. 2006. Incidencia ambiental de los incendios. *Ingeniería y territorio*, 74: 60-67
- Rodríguez, A., Durán, J., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009a. Wildfire changes the spatial pattern of soil nutrient availability in *Pinus canariensis* forests. *Annals of Forest Science*, 66: article 210. DOI: 10.1051/forest/2008092.
- Rodríguez, A., Durán, J., Fernández-Palacios, J.M., Gallardo, A. 2009b. Short-term wildfire effects on the spatial pattern and scale of labile organic-N and inorganic-N and P pools. *Forest Ecology and Management*, 257: 739-746.
- Rowe, N.P., Jones, T.P. 2000. Devonian charcoal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 164: 331-338.
- Sabo, K.E., Carolyn, H.S., Hart, S.C., Bailey, J.D. 2009. The role of disturbance severity and canopy closure on standing crop of understory plant species in ponderosa pine stands in northern Arizona, USA. *Forest Ecology and Management*, 257: 1656–1662.
- Salamanca, E., Kaneko, N., Katagiri, S. 2003. Effect of Fire on Decomposition and Microbial Biomass of Leaf Litter. XII World Forestry Congress. Quebec, Canada. <http://www.fao.org/DOCREP/ARTICLE/WFC/XII/0836-B3.HTM>.
- Sánchez-Pinto, L. 2007. El pino canario. *Rincones del Atlántico*, 4: 21.
- Sangye, M. 2005. The effects of fire frequency on regeneration of *Pinus roxburghii* in Eastern bhutan. Tesis doctoral, BOKU.

Scheu, S., Schulz, E., 1996. Secondary succession, soil formation and development of a diverse community of oribatids and saprophagous soil macro-invertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 5: 235-250.

Schlesinger, W.H. 1997. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. 2nd ed. Academic Press. 588 pp.

Schmidt, M.W.I., Noack, A.G. 2000. Black Carbon in Soils and Sediments: Analysis, Distribution, Implications, and Current Challenges, *Global Biogeochemical Cycles*, 14: 777–793.

Scholze, M., Knorr, W., Arnell, N.W., Prentice, I.C. 2006. A climate-change risk analysis for world ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 35: 13116-13120.

Siemann, E., Haarstad, J., Tilman, D. 1997. Short-term and long-term effects of burning on oak savanna arthropods. *American Midland Naturalist*, 137: 349–361.

Simmons, I.G. 1989. *Changing the Face of the Earth Culture, Environment, History*. Blackwell, Cambridge, 487 p.

Sims, G.K., Ellsworth, T.R. y Mulvaney, R.L. 1995. Microscale determination of inorganic nitrogen in water and soil extracts. *Soil Science and Plant Analysis*, 26: 303–316.

Smirnova, E., Bergeron, Y., Brais, S. 2008. Influence of fire intensity on structure and composition of jack pine stands in the boreal forest of Quebec: Live trees, understory vegetation and dead wood dynamics. *Forest Ecology and Management*, 255: 2916-2927.

Soutwood, T.R.E. 1978. *Ecological methods*. Chapman & Hall, Londres.

SPSS para Windows. Versión 15.0.1. 2006. Chicago: SPSS Inc.

Stark, N.M. 1977. Fire and nutrient cycling in a Douglas-fir/Larch forest. *Ecology*, 58: 16-30.

- Strasburger, E. (1994). Tratado de Botánica. 8ª edición. Ediciones Omega. 1068 pp.
- Sullivan, B.T., Fettig, C.J., Orosina, W.J., Dalusky, M.J., Berisford, C.W. 2003. Association between severity of prescribed burns and subsequent activity of conifer-infesting beetles in stands of longleaf pine. *Forest Ecology and Management*, 185: 327-340.
- Swaine, M.D. 1992. Characteristics of dry forests in West Africa and the influence of fire. *Journal of Vegetation Science*, 3: 365-374.
- Swift, M., Heal, O., Anderson, J. 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 372 pp.
- Takaoka, S., Sasa, K. 1996. Landform effects on fire behaviour and post-fire regeneration in the mixed forests of northern Japan. *Ecological Research*, 11: 339–349.
- Tapias, R., Gil, L., Fuentes-Utrilla, P., Pardos, J.A. 2001. Canopy seed bank in Mediterranean pines of southeastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinna* L. *Journal of Ecology*, 89: 629–638.
- Tapias, R., Climent, J., Pardos, J.A., Gil, L. 2004. Life histories of Mediterranean pines. *Plant Ecology*, 171: 53-68.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P. 1998. *Canoco reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination* (versión 4). Microcomputer Power, Ithaca, Nueva York.
- Tilman, D., Reich, P., Phillips, H., Menton, M., Patel, A., Vos, E., Peterson, D., Knops, J. 2000. Fire Suppression and Ecosystem Carbon Storage. *Ecology*, 81: 2680-2685.
- Trabaud, L. 1987. Dynamics after fire of sclerophyllous plant communities in the Mediterranean basin. *Ecología Mediterránea*, 13: 25–34.

Turner, M.G., Hargrove, W.W., Gardner, R.H., Romme, W.H. 1994. Effects of fire on landscape heterogeneity in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Vegetation Science*, 5: 731–742.

Vanderbilt, K., White, C., Hopkins, O., Craig, J. 2008. Aboveground decomposition in arid environments: Results of a long-term study in central New Mexico. *Journal of Arid Environments*, 72:696–709.

van Wesemael, B. 1993. Litter decomposition and nutrient distribution in humus profiles in some mediterranean forests in southern Tuscany. *Forest Ecology and Management*, 75: 99-114.

Veblen, T.T. 2003. Key issues in fire regime research for fuels management and ecological restoration. En: P. Omi and L. Joyce (technical eds). *Fire, Fuel Treatments and Ecological Restoration: Conference proceedings; 2002 16-18 April; Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station*. 475 p.

Viceconsejería de Medio Ambiente del Gobierno de Canarias. 2002. Plan Forestal de Canarias. Islas Canarias (publicación en línea): <http://www.gobiernodecanarias.org/cmayero/medioambiente/medionatural/forestal/planforestal/planforestal.pdf>.

Vitousek, P.M., Howarth, R.W. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13: 87-115.

Waldropa, T.A., Brose, P.H. 1999. A comparison of fire intensity levels for stand replacement of table mountain pine (*Pinus pungens* Lamb.). *Forest Ecology and Management*, 113: 155-166.

Wan, S., Hui, D., Luo, Y. 2001. Fire effects on nitrogen pools and dynamics in terrestrial ecosystems: A meta-analysis. *Ecological Applications*, 11: 1349-1365.

Wang, X., Tsumura, Y., Yoshimaru, H., Nagasaka, K., Szmidt, A.E. 1999. Phylogenetic relationships of eurasian pines (*Pinus*, pinaceae) based on chloroplast RBCL, MATK,

- RPL20-RPS18 spacer, and TRNV intron sequences. *American Journal of Botany* 86: 1742-1753.
- Wardle, A.D. 2002. *Communities and Ecosystems: Linking the Aboveground and Belowground Components*. Princeton University Press, New Jersey. 400 pp.
- Wardle, A.D., Hornberg, G., Zackrisson, O., Kalela-Brundin, M., Coomes, A.D. 2003. Long-Term Effects of Wildfire on Ecosystem Properties Across an Island Area Gradient. *Science*, 300: 972-975.
- Wardle, A.D., Yeates, G.W., Williamson, W.M., Bonner, K.I., Barker, G.M. 2004. Linking aboveground and belowground communities: the indirect influence of aphid species identity and diversity on a three trophic level soil food web. *Oikos*, 107: 283–294.
- Wardle, A.D., Nilsson, M.C., Zackrisson, O. 2008. Fire-Derived Charcoal Causes Loss of Forest Humus. *Science*, 320: 629.
- Westerling, A.L., Hidalgo, H.G., Cayan, D.R., Swetnam, T.W. 2006. Warming and earlier spring increase Western U.S. forest wildfire activity. *Science*, 313: 940-943.
- Whalen J.K. y Sampedro L. 2010. *Soil Ecology y Management*. CAB international. 296 pp.
- Whelan, R.J. 2002. *The Ecology of Fire*. Cambridge University Press, Cambridge, 346 pp.
- White, C.S. 1986. Effects of prescribed fire on rates of decomposition and nitrogen mineralization in a ponderosa pine ecosystem. *Biology and Fertility of Soils*, 2: 87-95.
- White, P.S., Jentsch, A. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany*, 62: 399-499.
- White, P.S., Pickett, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: An introduction. En: S.T.A. Pickett, P.S. White (eds.): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, Londres, 3-13.

Whittaker, R.H. 1970. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York. 162 pp.

Wikars, L.O., Schimmel, J. 2001. Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests. *Forest Ecology and Management*, 141: 189-200.

Xu, X.N., Hirata, E. 2002. Forest floor mass and litterfall in *Pinus luchuensis* plantations with and without broad-leaved trees. *Forest Ecology and Management*, 157: 165–173.

Yatsu, Y., Kachi, N., Kudoh, H. 2003. Ecological distribution and phenology of an invasive species, *Cardamine hirsuta* L., and its native counterpart, *Cardamine flexuosa* With., in central Japan. *Plant Species Biology*, 18: 35-42.

York, A. 1999. Long-term effects of frequent low-intensity burning on the abundance of litter-dwelling invertebrates in costal blackbutt forests of southern *Australia*. *Journal of Insect Conservation*, 3: 191-199.

Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd edition. Prentice-Hall International Editions, Nueva Jersey, 718 pp.

Zebehazy, L.A. 2002. Avian and arthropod responses to fuel reduction treatments in the upper Piedmont of South Carolina. Tesis doctoral. Universidad de Clemson.

Zhang, W.R., Xu, B.T., Yang, C.D., Li B., Tu, X.N. 1990. Studies on structure and function of forest floors of mountain forest soils. *Acta Pedologica Sinica*, 27: 121–131.