

Juan Carlos Santamarta Cerezal  
Jorge Naranjo Borges

# **INGENIERÍA FORESTAL Y AMBIENTAL EN MEDIOS INSULARES**

Técnicas y Experiencias en las Islas Canarias



# **INGENIERÍA FORESTAL Y AMBIENTAL EN MEDIOS INSULARES**

**Técnicas y Experiencias en las Islas Canarias**

Dr. Ing. Juan Carlos Santamarta Cerezal

Dr. Ing. Jorge Naranjo Borges

Et al.



INGENIERÍA FORESTAL Y AMBIENTAL EN MEDIOS INSULARES  
Técnicas y experiencias en las Islas Canarias.

DIRECCIÓN Y COORDINACIÓN EDITORIAL

Juan Carlos Santamarta Cerezal

*jcsanta@ull.es*

Jorge Naranjo Borges

*jnarbor@gobiernodecanarias.org*

DISEÑO Y MAQUETACIÓN DE LA PORTADA

Alba Fuentes Porto

*albfuentesporto@hotmail.com*

EDITA:

Colegio de Ingenieros de Montes

*Calle Cristóbal Bordiú, 19 28003 Madrid*

*915 34 60 05*

DEPÓSITO LEGAL: TF 204-2013

ISBN: 978-84-616-3859-8

652 p. ; 24 cm.

1ª Edición: Junio 2013

© Los Autores, Tenerife, 2013

Ninguna parte de este libro puede ser reproducida o transmitida en cualquier forma o por cualquier medio, electrónico o mecánico, incluido fotografías, grabación o por cualquier sistema de almacenar información sin el permiso escrito del autor y editores.



# **Regeneración en los bosques canarios. Pinar, laurisilva y termófilo**

Javier Méndez,

Guacimara González-Delgado

Otto Rüdiger

Lea De Nascimento

José María eFrnández-Palacios

## **1. Los bosques de Canarias**

Tres formaciones boscosas naturales, claramente diferenciadas en sus requerimientos ambientales, historia evolutiva, fisionomía, estructura, composición específica, parámetros tróficos, parámetros funcionales, dinámica y uso al que han sido sometidos históricamente por los humanos, se distribuyen en la actualidad en el archipiélago canario: el pinar, la laurisilva, o monteverde, y los bosques termófilos. La distribución potencial de estos bosques se ha visto en gran medida afectada tanto por las actividades de los colonizadores y conquistadores, -no siendo incluso descartable que alguna formación forestal existente antes de la llegada de los humanos pudiera haber sido totalmente aniquilada (de Nascimento *et al.*, 2009) -, como por las repoblaciones (pino canario) y plantaciones (pinos exóticos, eucaliptos, acacias, etc.) llevadas a cabo el siglo pasado.

La regeneración natural es un proceso a menudo lento, impredecible y extremadamente complejo, ya que en ella están involucrados muchos factores bióticos y abióticos que influyen y limitan el establecimiento y la supervivencia de cada una de las fases de la regeneración (el llamado “reclutamiento” de individuos) (Clark, 1999; Pardos *et al.*, 2005). El lugar donde puede caer una semilla está compuesto por una serie de microambientes que pueden ser muy heterogéneos y que deter-

minarán el número y la distribución de las plántulas que serán reclutadas desde el *pool* de semillas disponibles hasta una población de plántulas (Harper, 1977). Los cambios en las condiciones del entorno producidos por las perturbaciones pueden alterar la frecuencia de estos sitios adecuados y con ello la probabilidad de que una semilla germine y que la plántula resultante logre sobrevivir. Este paso de semillas a plántulas es la etapa más crítica que se produce en el ciclo de vida de los árboles (Harcombe, 1987), y su éxito depende de la capacidad de proporcionar suficientes semillas o propágulos que sobrevivan y sean capaces de germinar, así como de la supervivencia y crecimiento de las plántulas producidas, que posteriormente pueden explicar muchos aspectos de la población adulta (Harper, 1977; Silvertown y Doust, 1993; Shibata y Nakashizuka, 1995; Li y Ma, 2003).

A pesar de la importancia de este hecho, en Canarias, la regeneración de los ecosistemas ha sido insuficientemente estudiada, especialmente en el bosque termófilo, uno de los ecosistemas más degradado actualmente en las islas. Durante los últimos quince años, el Grupo de Ecología y Biogeografía Insular (GEBI) de la Universidad de La Laguna ha intentado aportar un poco de luz al vacío de conocimientos en este campo, llevando a cabo numerosos estudios financiados por diferentes instituciones públicas y privadas que han dado lugar a varias tesis doctorales y a numerosos artículos publicados en revistas científicas de impacto. El objeto de este capítulo es profundizar en los procesos de regeneración que ocurren en estos bosques, para lo cual se ofrece una recapitulación de los hallazgos más relevantes obtenidos por nuestro grupo en el estudio de la regeneración natural de los bosques canarios.

## **2. El pinar**

El pinar canario es la formación forestal dominante en el archipiélago canario, abarcando un 60% de la cubierta forestal de las islas. Se extiende en Gran Canaria, Tenerife, La Palma y El Hierro por encima del matorral costero –o si estuvieran presentes por encima de los bosques termófilos– en las vertientes a sotavento hasta los 2300 m y por encima de la laurisilva a barlovento hasta aproximadamente los 2000 m de altitud, donde es sustituido en las islas que alcanzan dicha altura por el matorral de cumbre. Aparece de forma natural y muy puntual ligado a algunos roques en La Gomera, con poblaciones escasas aunque de alto valor genético.

El pinar crece en zonas con condiciones climáticas muy diferentes, soportando bien altas y bajas temperaturas, así como precipitaciones escasas y abundantes. Estas diferencias llegan a tal extremo, que podríamos considerar que el pinar húmedo, que

se extiende a barlovento, y el pinar seco, que lo hace a sotavento, son en realidad dos ecosistemas diferentes en términos de dinámica, riqueza en especies, composición específica, cobertura, densidad, biomasa, necromasa o producción primaria neta, pero que por estar ambos ecosistemas dominados por el pino, una especie de marcado carácter generalista, que le posibilita desarrollarse en condiciones ambientales muy cambiantes, este ha cedido su nombre a ambos ecosistemas. Cabría incluso hablar de un pinar de cumbre, ubicado en la transición de esta formación hacia el matorral de cumbre, en donde se enriquece con las especies más resistentes de dicho matorral.

El pinar es una comunidad pobre en especies vegetales, siendo común encontrar zonas pobladas exclusivamente por el pino, aunque la riqueza es variable dependiendo de su estado de conservación. A sotavento, el sotobosque del pinar se enriquece con la aparición del jaguarzo (*Cistus monspeliensis*), amagante (*C. symphytfolius*) y escobón (*Chamaecytisus proliferus*) entre otras especies, mientras que a barlovento suelen acompañar al pinar el brezo (*Erica arborea*), la faya (*Morella faya*), el acebiño (*Ilex canariensis*) o el torvisco (*Daphne gnidium*). Cuando el pinar gana en altitud, los elementos más transgresivos del matorral de cumbre, como la falsa conejera (*Pterocephalus lasiospermus*) o el codeso de cumbre (*Adenocarpus viscosus*), suelen hacerse notar.

El máximo protagonista del pinar es el pino canario (*Pinus canariensis*), un paleoendemismo cuyos individuos adultos pueden medir 30 m de altura, aunque algunos pueden superar los 50 m y su edad puede alcanzar los 400 o incluso los 800 años (Génova y Santana, 2006). Los primeros fósiles de un antecesor de esta especie se remontan al Mioceno, extendiéndose por toda la ribera del mar de Tetis, desde España hasta Turquía (Kasapligil, 1976; Millar, 1993; Morla *et al.*, 2002), estando su distribución en la actualidad restringida a las Islas Canarias. En este archipiélago, el fósil más antiguo se ha encontrado en la isla de Gran Canaria, con una antigüedad de 13 millones de años (García-Talavera *et al.*, 1995). Fue probablemente la baja tolerancia del pino canario a las heladas (Farjon, 1984) lo que determinó la extinción de la población continental de la especie tras los dramáticos cambios climáticos que tuvieron lugar a finales del Terciario (Frankis, 1999). En cambio, las poblaciones del Archipiélago se mantuvieron, ya que encontraron refugio en el clima más suave de las islas, tal y como ocurrió con los bosques de laurisilva, otra reliquia vegetal del Terciario. Actualmente, multitud de estudios genéticos han puesto de manifiesto que el pino canario está estrechamente relacionado con los pinos mediterráneos actuales (*P. brutia*, *P. halepensis*, *P. heldreichii*, *P. pinaster* y *P. pinea*), por lo que ha sido incluido junto a estos dentro de la subsección *Pinaster* (Liston *et al.*, 1999;

Wang *et al.*, 1999), además de *P. roxburghii*, especie que actualmente crece en el Himalaya (Gernandt *et al.*, 2005).

## **2.1. Regeneración del pinar canario**

El pino canario está especialmente adaptado a los incendios forestales, aunque su comportamiento tras estos ha sido poco estudiado en comparación con otras especies de pino mediterráneas resistentes al fuego como *P. halepensis*, *P. brutia* o *P. pinaster*. Estas especies forman algunos de los ecosistemas más inflamables de la región mediterránea, al tiempo que son las más adaptadas a los incendios forestales, presentando diversas estrategias de supervivencia en respuesta al régimen de incendios particular de su hábitat (Keeley y Zedler, 1998). Las adaptaciones al fuego en el pino canario son una combinación de estrategias que aseguran tanto la supervivencia de los individuos adultos como la resiliencia de la población (Climent *et al.*, 2004). La resistencia al fuego de los adultos de pino canario se debe principalmente a la presencia de una gruesa corteza y a su capacidad de rebrotar tras un incendio, capacidad única entre los pinos europeos (Foto 1), aunque compartida con unas pocas especies de pino, como *P. leiophylla*, *P. echinata*, *P. merkusii* o *P. rigida* (Climent *et al.*, 2007). Además de estas características, los adultos de pino canario poseen acículas gruesas y largas, elevada longevidad, crecimiento en altura que aleja la copa del suelo y una profunda raíz pivotante cuando el sustrato lo permite, características que le permiten sobrevivir a las elevadas temperaturas de los incendios, así como evitar que el fuego se propague por la copa. El pino canario presenta además una proporción variable de piñas serótinas que aseguran un banco aéreo de semillas que se libera tras un incendio (Climent *et al.*, 2004). Una posible razón para la coexistencia de estas dos estrategias es aumentar las posibilidades de regeneración, no solo tras un incendio, sino también en claros producidos por la caída de individuos viejos o muertos o por el efecto de tormentas (Climent *et al.*, 2004).

En este ecosistema tan propenso a los incendios forestales, el estudio de su regeneración va íntimamente ligado a los incendios forestales. La mayoría de los estudios sobre regeneración sexual del pino canario se han centrado en los efectos a corto y medio plazo de los incendios forestales, debido a que el pinar canario es un ambiente propenso a sufrirlo (Höllermann, 2000; Arévalo *et al.*, 2001; Escudero *et al.*, 2002). En recientes trabajos realizados por el GEBI se ha estudiado la regeneración de esta especie, en la isla de La Palma, a más largo plazo tras un incendio forestal, así como en ausencia de fuegos, para obtener una imagen más global de los complejos

procesos que la determinan y obtener indicios que permitan una mejor gestión de las masas forestales del archipiélago (Méndez, 2010).

La floración del pino canario tiene lugar desde finales del mes de febrero a finales de marzo, según las condiciones climáticas particulares de la zona. Los estróbilos femeninos son de maduración bianual, como ocurre en la mayoría de los pinos de la Península Ibérica; la diseminación se retrasa generalmente hasta el tercer verano tras la floración (Klaus, 1988). Cuando se completa su desarrollo, las piñas se abren y dejan libres los piñones (semillas) cada uno de los cuales está provisto de un apéndice alar que le permite ser transportado a grandes distancias por el viento. Las semillas son liberadas durante todo el año, aunque en mayor proporción durante el verano, debido a la apertura de las piñas por el calor, lo que se traduce en una disponibilidad de semillas durante todo el año, unas siete semillas por metro cuadrado (Méndez, 2010). La germinación de estas semillas supone una de las etapas de mayor riesgo para las plantas, donde se pasa del estado de mayor tolerancia a las condiciones ambientales (la semilla) al estado más sensible y vulnerable en el desarrollo (la plántula) (Harper, 1977).

En el campo, la tasa de germinación de esta especie es muy baja, solo entre el 2-18%, cifra mucho menor al 20-90% encontrado en condiciones de laboratorio (Escudero *et al.*, 2002; Alía *et al.*, 2009; García-Domínguez, 2011). Esta tasa de germinación está influida por las condiciones de su entorno, como la densidad de adultos o la precipitación. Además, presenta una respuesta unimodal al tiempo transcurrido tras un incendio que se explicaría porque los individuos adultos supervivientes al fuego dedican más recursos a la recuperación de tejido fotosintético y de sostén que al reproductor, por lo que las semillas que se generen mientras no se hayan recuperado completamente estos tejidos tendrán una viabilidad menor (Keeley y Zedler, 1998). Nuestros resultados indican que la producción de semillas va mejorando hasta que transcurren 13 años, momento en que la bóveda se recupera por completo y los individuos comienzan a competir por recursos del ecosistema como la luz o el espacio, haciendo que la producción de semillas disminuya de nuevo. Por otro lado, multitud de factores ambientales modificados por los incendios pueden influir durante todo ese tiempo en las tasas de germinación, como por ejemplo el contenido de fósforo en los suelos incendiados, que aumenta progresivamente tras un incendio (Durán *et al.*, 2008), coincidiendo con el aumento en la tasa de germinación.

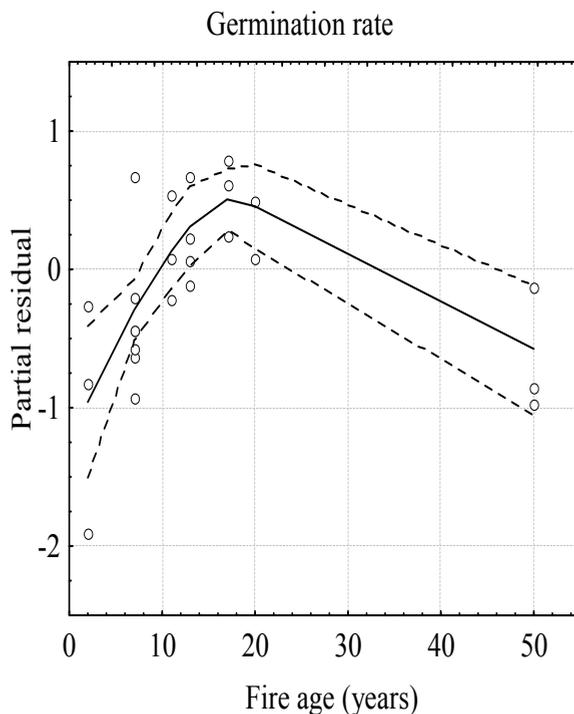
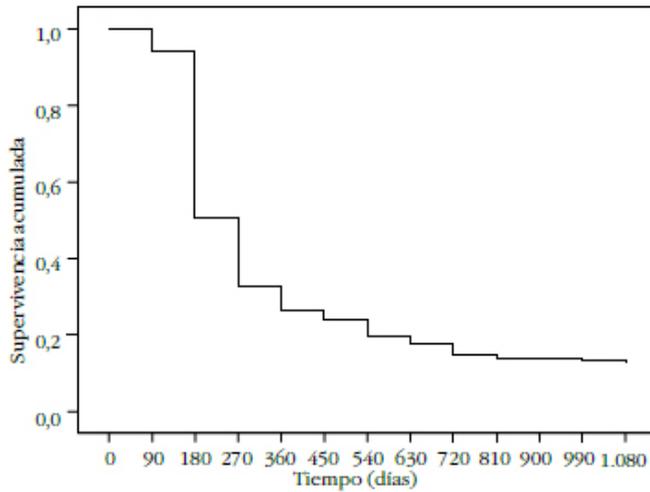


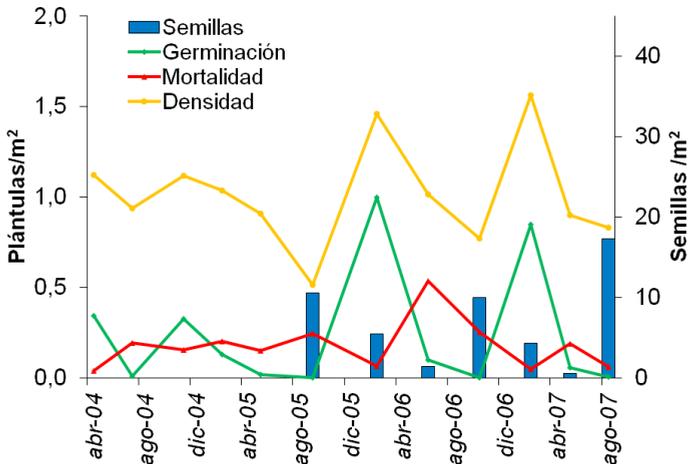
Figura 7.1; Respuesta de la tasa de germinación de *P. canariensis* al tiempo transcurrido tras un incendio forestal. Las curvas se obtuvieron aplicando un modelo aditivo generalizado (GAM en sus siglas en inglés). Las líneas discontinuas indican un intervalo de confianza del 95%. (Méndez *et al.*, sin publicar)

Las plántulas recién germinadas sufren la mayor tasa de mortalidad de todo el ciclo vital de la especie, especialmente intensa en los primeros meses de existencia (figura 7.2), aunque la estación de germinación también influye en sus posibilidades de supervivencia. La mayor germinación se produce durante el invierno, aunque en el resto del año también existe germinación en menor magnitud, mientras que durante los meses secos de verano se produce la mayor mortalidad (figura 7.3). Las plántulas que consiguen superar esta primera etapa pueden sobrevivir más de cinco años en estado de plántula, retrasando su crecimiento sin promocionar a ontofases superiores (Climent *et al.*, 2007). Durante este periodo se invierte en desarrollar el sistema radicular que permitirá aprovechar más los recursos hídricos, lo que favorece la supervivencia durante periodos de elevado estrés hídrico. La habilidad de las plántulas de árboles de sobrevivir como juveniles bajo la oscuridad de la bóveda ha sido denominada por Silvertown (1982) como el síndrome Óscar, en referencia al joven

protagonista de la novela “El tambor de hojalata” de Günther Grass, que decidió no crecer. Estos Óscar, crecen sin embargo rápidamente si se produce la apertura de la bóveda (Hibbs y Fischer, 1979). Esta sucesión y coexistencia de cohortes de diferentes edades, adaptadas a diferentes condiciones ambientales, así como la constante presencia de semillas, asegura un banco de plántulas permanente con un aporte continuo de efectivos durante todo el año, que permite al pinar hacer frente a otras perturbaciones diferentes a los incendios (Figura 7.3).



**Figura 7.2.** Gráfica de la función de supervivencia de plántulas de *Pinus canariensis*. La línea continua representa la curva de Kaplan-Meier e indica la probabilidad de supervivencia en cada momento desde la germinación.



**Figura 7.3.** Representación simultánea de la evolución anual de los parámetros demográficos de la regeneración de *Pinus canariensis*.

El resultado de todos estos procesos supone la existencia en los pinares de *P. canariensis* de un banco de plántulas que se renueva constantemente (Figura 7.4), con una densidad que puede variar de 0,1-16 plántulas por metro cuadrado. Este banco de plántulas no depende directamente del tiempo transcurrido desde un incendio, sino de un conjunto de factores, algunos de los cuales sí parecen estar influidos por el tiempo transcurrido desde el incendio o por la intensidad del mismo (Otto *et al.*, 2010). El comportamiento de este banco de plántulas que no progresa a menos que se abra la bóveda explicaría por qué en pinares naturales no se detecta una pirámide de edades estructurada bajo el dosel, al menos en los pinares estudiados que se recogen en este capítulo, donde una bóveda de adultos maduros impediría la promoción de nuevos individuos. Se puede concluir que la regeneración sexual de *P. canariensis* no depende directamente de los incendios y que la incidencia del fuego no favorece las posibilidades de regeneración, a no ser que produzca la apertura de la bóveda por completo, algo muy poco habitual en este ecosistema. Otro factor a considerar en la dinámica de regeneración del pino canario es la depredación de plántulas por conejos (*Oryctolagus cuniculus*), una especie introducida, que puntualmente ha llegado a afectar al 13% de las plántulas de una población. Sin embargo, aunque en otras especies arbóreas se ha demostrado que la herbívora por conejos puede impedir el establecimiento de plántulas y el crecimiento de las poblaciones (Crawley y Long, 1995; Becerra y Bustamante, 2009) en nuestros estudios se ha comprobado que más del 75% de las plántulas depredadas, puede sobrevivir.



**Figura 7.4;** Banco de plántulas permanente de *P. canariensis*. (Morales, G.)

La reproducción sexual del pino canario parece estar adaptada más bien a fenómenos que impliquen la desaparición de los adultos, como vientos huracanados o la colonización de nuevos hábitats, como los creados por coladas volcánicas. Esta capacidad explicaría el potencial invasor descrito para esta especie, que puede actuar simultáneamente como especie pionera y especie madura. Sin embargo, en un escenario de cambio global, desconocemos si las adaptaciones a los incendios del pino canario le permitirían afrontar un posible aumento en la frecuencia de incendios forestales (Flannigan *et al.*, 2000; Gillet *et al.*, 2004).

### 3. La laurisilva

La laurisilva, nombre acuñado por el fitogeógrafo suizo Rübél a principios del siglo pasado (1930), es un bioma forestal subtropical siempreverde, que crece al amparo de las nieblas orográficas y que está dominado por especies laurifolias. En Canarias se distribuye casi exclusivamente a barlovento, bajo el influjo del mar de nubes debido a los vientos alisios, entre los 600 y 1.200 m de las islas centrales y occidentales, aunque muy probablemente Fuerteventura albergó un bosque de laurisilva hasta la llegada de los primeros pobladores, tal como lo atestigua la presencia en las cumbres más altas de Jandía de algunos elementos de esta formación. Se ubica en las zonas con condiciones climáticas más adecuadas para el desarrollo de la vegetación (inexistencia de estrés térmico e hídrico, con temperaturas medias anuales de alrededor de 15° C y precipitaciones verticales cercanas a 1.000 mm/año). Además cuenta con un aporte hídrico adicional, la precipitación horizontal, que comparte con el pinar y cuya dimensión total aún desconocemos.

Este bioma, mucho más ampliamente representado en el pasado, presenta en la actualidad una distribución claramente fragmentada a escala planetaria, subsistiendo en relictos más o menos extensos entre los 25 y 35° de latitud Norte y Sur. La laurisilva o monteverde, como históricamente hemos denominado los canarios a este bosque, es pues una comunidad forestal relictica, que tras una serie de avatares históricos y geológico-climáticos ocurridos durante los últimos millones de años (Ma) en el teatro de operaciones de la Europa Central y Meridional, ha logrado subsistir en los archipiélagos atlánticos de Azores, Madeira y Canarias hasta la actualidad. Sabemos hoy que este bosque ancestral, desde luego mucho más rico en especies arbóreas del que actualmente conocemos, se extendió en ambas orillas del Mar de Tetis hace al menos unos 20 Ma, como evidencian los diferentes restos fósiles, encontrados en Bohemia, Francia, Austria o Hungría, de las mismas especies arbóreas hoy presentes en las islas o de parientes muy cercanos.

Por una serie de vicisitudes geológico-climáticas complejas ligadas a eventos catastróficos la laurisilva europea fue paulatinamente desplazada de este entorno, hasta encontrar un refugio seguro que le ha permitido sobrevivir hasta nuestros días en los archipiélagos referidos. Hoy sabemos que la laurisilva está presente en los archipiélagos atlánticos desde hace al menos 2 Ma (fósiles de Sao Jorge, Madeira) y posiblemente desde hace bastante más. En estos archipiélagos, en los que también han tenido reflejo los grandes eventos del pasado europeo, este bosque tan peculiar ha podido subsistir de una forma relictual hasta nuestros días fundamentalmente por tres razones: a) el carácter atemperador del océano que nos rodea, que suaviza los episodios fríos y cálidos a los que se ha visto sometido el hemisferio boreal; b) la posibilidad que ha tenido la laurisilva de poner en práctica la denominada migración altitudinal, que ha permitido a este bosque desplazarse algunos centenares de metros hacia la cumbre en episodios cálidos o hacia la costa en episodios frescos, satisfaciendo sus requerimientos térmicos; y por último, c) la existencia de un mar de nubes estable a nuestra latitud, que ha permitido a la laurisilva contrarrestar la aridez propia de los estíos mediterráneos con la posibilidad de disponer de un recurso hídrico esencial en el verano.

Pese a que estos bosques han sido capaces de superar en los archipiélagos las mayores dificultades naturales, incluyendo la reiterada actividad volcánica, que ha forzado a sus especies integrantes a emprender procesos interminables de encontrar refugios y recolonizar desde ellos los nuevos terrenos disponibles, no fueron capaces, con pocas excepciones, de superar el impacto que supuso la llegada de los humanos a estos archipiélagos y el desarrollo de sus actividades. En Azores, la laurisilva ha desaparecido casi por completo; en Madeira se encuentra la masa bien conservada más extensa, si bien sólo en las zonas más inaccesibles de su vertiente septentrional, y, en Canarias, solo en las cumbres de La Gomera, los barrancos de Los Tiles y El Cubo de La Galga en La Palma y en los macizos de Anaga y Teno en Tenerife, se conserva esta dignamente.

La laurisilva posee una importante riqueza en especies arbóreas, llegándose a contabilizar hasta una veintena de especies diferentes solo en pocas hectáreas del macizo de Anaga (Tenerife), lo que supone sin duda un número elevado para bosques de nuestra latitud, con la consideración adicional de que se tratan casi en su totalidad de especies paleoendémicas.

Numerosas características de este ecosistema lo asemejan más a un bosque tropical que a un bosque propio de nuestra latitud, como son la producción, maduración, senescencia y pérdida de hojas a lo largo de todo el año, sin que existan ritmos estacionales; la naturaleza recalcitrante de las semillas de sus árboles, típica de las

especies tropicales, que con muy pocas excepciones (*Erica*, *Euphorbia*) no pueden formar bancos de semillas, ni preservarse en bancos de germoplasma, pues una vez sobre el suelo o germinan o mueren en un relativo corto plazo de tiempo, lo que da lugar a que la mayoría de las especies presenten bancos de plántulas o de chupones; la polinización mayoritariamente entomófila (por insectos), excepto *Erica*, frente a las más frecuente anemofilia (por el viento) de las especies arbóreas de las zonas templadas; la caulifloria o propiedad por la que las flores y frutos surgen en los tallos y no en inflorescencias en los ápices de las ramas, de algunas de sus especies constituyentes (*Pleiomeris*, *Heberdenia*) o finalmente, la disponibilidad permanente de recursos alimenticios para las aves frugívoras, pues las especies más importantes (*Laurus*, *Ilex*, *Morella*, *Picconia*, *Persea*) fructifican durante todo el año sin fenología aparente, carácter propio de las especies tropicales, no sujetas a la estacionalidad del clima (Figura 7.5).

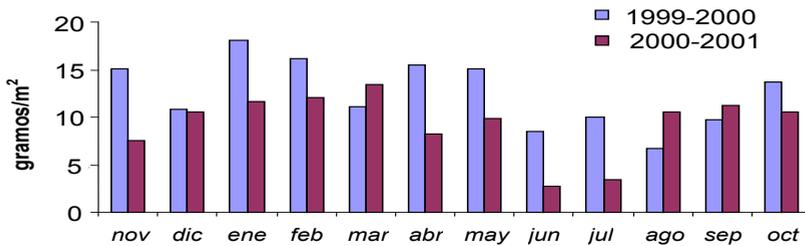


Figura 7.5; Distribución anual de la lluvia de frutos en la laurisilva.

### 3.1. Regeneración de los bosques de laurisilva

La importante variedad de especies arbóreas que se pueden encontrar en pocas decenas de metros cuadrados en los bosques próximos a la madurez que aún subsisten, sugiere que ha tenido que desarrollarse a lo largo del tiempo una gran diversificación de nichos de regeneración, que ha permitido la coexistencia de especies cuyos adultos parecen mostrar requerimientos sensiblemente similares en términos ambientales, desarrollando una evidente convergencia evolutiva para la idónea satisfacción de los mismos que se puede traducir, por ejemplo, en similares portes, tallas, morfología foliar o ritmos de fructificación. A este respecto, y tomando como base el seguimiento que desde hace una década el GEBI realiza en la laurisilva de

Anaga, estamos en condiciones de reconocer la existencia de, al menos, cinco estrategias de regeneración diferentes entre sus especies arbóreas (Tabla 7.1) (Fernández-Palacios *et al.*, 2004).

**Tabla 7.1:** Adscripción a las diferentes estrategias de regeneración reconocidas de las especies arbóreas de la laurisilva.

BANCO DE SEMILLAS	BANCO DE PLÁNTULAS	BANCO DE CHUPONES	ESTRATEGIA DE REGENERACIÓN	ESPECIES ADSCRITAS
+	-	-	Pionera	Erica arborea Erica platycodon ¿Euphorbia mellifera?
+	-	+	Pionera persistente	Morella faya
-	+	-	Madura itinerante	Viburnum rigidum Picconia excelsa Heberdenia excelsa Rhamnus glandulosa
-	-	+	Madura persistente	Prunas lusitanica Ilex canariensis Ilex perado ¿Arbutus canariensis? ¿Pleiomeris canariensis?
-	+	+	Madura facultativa	Laurus novocanariensis Apollonias barbujana Ocotea foetens Persea indica ¿Visnea mocanera?
¿?	¿?	¿?	Desconocida	Morella rivas-martinezii Sambucus palmensis
-	-	-	Inviable	
+	+	+	Inviable	

Estas estrategias son:

- 1) Estrategia pionera:** Encontrada fundamentalmente en el brezo (*Erica arborea*) (Foto 3a) y el tejo (*E. platycodon*), especies que presentan un importante banco de semillas. Son las únicas especies arbóreas del bosque con dispersión eólica, debido al escaso tamaño y peso de sus frutos, por lo que están en condiciones de llegar a cualquier lugar del mismo. La germinación de sus semillas solo es posible en condiciones propias de ambientes al margen de la bóveda, en donde la luz pueda llegar al suelo, y este carezca de mantillo. Estas especies solo pueden sobrevivir debido a los grandes claros que se forman y su papel es fundamentalmente el de recomponer la bóveda allí donde esta

desapareció. Una vez cerrada la bóveda, la germinación se ve impedida por la sombra que proyectan sus propios adultos y por el mantillo que se acumula, y una vez que alcanzan su esperanza de vida comienzan a caer, inclinándose cada vez de una forma más evidente, hacia el suelo. Nunca rebrotan de cepa a no ser que hayan sido talados. Un caso puntual de esta estrategia pionera podría ser la adelfa de monte (*Euphorbia mellifera*), pero con la diferencia de que el banco de semillas existe solo a escala local. Algunas evidencias como su polinización y dispersión por el viento, nos hacen pensar que estas especies podrían ser incorporaciones recientes a esta comunidad.

- 2) **Estrategia pionera persistente:** La muestra la faya o haya (*Morella faya*), el único fijador de nitrógeno de la comunidad. Esta especie dioica, posee frutos que son simultáneamente dispersados por las aves (como el mirlo) o por la gravedad. Como brezos y tejos, la faya es capaz de sostener bancos de semillas, pero estos tienen un carácter local, ligados a sus progenitores, que requieren de la llegada de luz y ausencia de mantillo para germinar. Sin embargo, la faya puede subsistir en una bóveda cerrada por su capacidad de producir chupones que sustituyen al tronco inicial, dando lugar a una estructura característica de “jaula” en donde los chupones de diferentes generaciones rodean al tronco inicial ya muerto o al hueco vacío que este ocupó si ya hubiera sido descompuesto (Figura 7.5b).
  
- 3) **Estrategia madura itinerante:** Propia del palo blanco (*Picconia excelsa*), aderno (*Heberdenia excelsa*), sanguino (*Rhamnus glandulosa*) y follao (*Viburnum rigidum*), que poseen frutos carnosos dispersados por la gravedad y en menor medida, por las aves. En vez de banco de semillas, inviable por su carácter recalcitrante, poseen un banco de plántulas (plantas juveniles), que rodean al progenitor cuando han sido dispersadas por la gravedad o que dan lugar a árboles aislados cuando han sido dispersadas por las aves. Las plántulas de estas especies pueden crecer bajo una bóveda cerrada, incorporándose con el paso del tiempo a la misma, aunque su supervivencia parece aumentar a medida que se alejan del árbol parental (Arteaga *et al.*, 2006). No producen chupones.
  
- 4) **Estrategia madura persistente:** Comportamiento mostrado por la hija (*Prunus lusitanica*), el acebiño (*Ilex canariensis*) y el naranjero salvaje (*I. perado*). Ambos *Ilex* son especies dioicas que producen frutos carnosos en gran

abundancia a lo largo de todo el año y que son dispersados por la gravedad y por aves. Por su parte, la hija es un árbol típicamente vecero, es decir, que fructifica sin ritmo temporal aparente, cuando se dan las condiciones adecuadas para ello, cada número indefinido de años. Estas especies producen un banco de chupones que sustituyen al árbol parental cuando este muere, especialmente en el caso de la hija, que es además el *gap-maker* (formador de claros por la apertura de la bóveda del bosque, al caer uno o varios pies por el viento) más frecuente del bosque (Arévalo y Fernández-Palacios, 1998). Las plántulas de estas especies, aunque existiendo, son muy escasas, lo que llama la atención especialmente en el caso de ambos *Ilex* (Figura 7.5c), que son los que mayor producción de frutos muestran a lo largo del año. Estas especies invierten más energía en permanecer en un hábitat estable, favorable, que en encontrar nuevos lugares en los que prosperar. El madroño (*Arbutus canariensis*) y el delfino (*Pleiomeris canariensis*), que también presentan un gran poder de regeneración por chupones, podrían pertenecer a este grupo, aunque faltan evidencias rigurosas al respecto.

- 5) **Estrategia madura facultativa:** Es la estrategia que muestran las cuatro especies de lauráceas - barbusano (*Apollonias barbujana*), loro o laurel (*Laurus novocanariensis*), til (*Ocotea foetens*) y viñátigo (*Persea indica*) - que se encuentran en el bosque y, probablemente, la del mocán (*Visnea mocanera*). Todos poseen frutos carnosos, dispersados por la gravedad y las aves. El laurel, especie dioica (2,5 machos por hembra, que cambian de sexo tras la fructificación), es la más común del bosque, dándole el nombre a la familia y a la comunidad. Estas especies son capaces de producir simultáneamente un banco de plántulas (Figura 7.5d) y otro de chupones, de manera que optan por las ventajas de ambas estrategias: pueden persistir *in situ* vegetativamente durante siglos -las estructuras en forma de jaula son muy habituales entre los individuos viejos de lauráceas-, sin renunciar al hallazgo de lugares favorables en los que progresar. Sin embargo, a diferencia de las plántulas de las especies maduras itinerantes, estas dejan de crecer una vez que agotan las reservas seminales, adquiriendo la talla de 10-15 cm, de manera que han de esperar a la apertura de la bóveda para progresar y llegar eventualmente a participar en ella. Esta latencia que experimentan las plántulas de estas especies puede durar años hasta que finalmente rompen a crecer, se marchitan o son consumidas por babosas.



**Figura 7.5;** Especies típicas de la laurisilva: a) *Erica arborea*, b) estructura en forma de jaula de chupones de *Morella faya*, c) banco de chupones de *Ilex canariensis* que han sustituido al adulto original, (Schönfelder, P.); d) banco de plántulas de *Laurus novocanariensis* (González-Delgado, G.).

Finalmente, existen algunas especies arbóreas más, como el saúco (*Sambucus palmerensis*) o la faya romana (*Morella rivas-martinezii*) para las que aún no tenemos claro, por su rareza, la estrategia de regeneración que desarrollan.

Las comunidades de plántulas de la laurisilva, muy llamativas, pueden estar compuestas por una especie dominante (habitualmente el laurel) o por varias especies codominantes. En la actualidad estamos analizando las tasas de supervivencia de los individuos que conforman las diferentes comunidades de plántulas, supervivencia que va a depender de muchos factores, como la densidad de plántulas (que condiciona la competencia entre las mismas, sean conspecíficas o no), la estación de germinación (que condiciona el vigor con el que se llega a la estación seca), la competencia de los adultos, la predación por babosas y, sobre todo, la oportunidad de una apertura de la bóveda. En todo caso, sí que estamos en condiciones de adelantar que los valores de supervivencia son mínimos, muy cercanos a cero.

#### **4. Los bosques termófilos**

Los bosques termófilos, literalmente bosques amantes del calor, son el aspecto mediterráneo de Canarias. Constituyen un ecosistema joven, aún en periodo de formación, estrechamente vinculado con la aparición del clima mediterráneo, caracterizado por inviernos frescos o fríos y húmedos frente a veranos cálidos y secos, que ocurrió al comienzo del Cuaternario, hace unos 2,5 millones de años. Constituyen con diferencia el ecosistema zonal peor conservado del archipiélago y, por ello, el menos conocido de los que integran la naturaleza canaria. Pese a ello, sí sabemos que poseen una altísima diversidad de especies, estando muchas de ellas amenazadas.

Los bosques termófilos canarios, término acuñado por Arnoldo Santos (1980), están integrados por una serie de comunidades, dominadas fisonómicamente por una o varias especies arbustivas o arbóreas, que forman una bóveda habitualmente abierta, la cual permite la existencia bajo ella de un sotobosque muy rico en especies. Estos se instalan sobre suelos poco profundos aunque bien estructurados, que soportan un clima mediterráneo caracterizado por una precipitación media entre unos 250 y 450 mm, y una temperatura media anual situada en torno a los 15 y 19° C. El área de distribución potencial del bosque termófilo en Canarias se ubica en las medianías bajas, estando embutido entre el matorral costero y el monteverde, aproximadamente entre 0-200 y 500 m en las vertientes a barlovento, y entre el ma-

torral costero y el pinar, aproximadamente entre los 300-500 y 700-900 m, en las vertientes a sotavento.

Las comunidades maduras de bosque termófilo se denominan en función de la especie dominante, cuya identidad dependerá en gran medida de las condiciones ambientales e históricas del lugar. Así, es posible distinguir entre sabinares, dominados por la sabina (*Juniperus turbinata* ssp. *canariensis*); acebuchales, caracterizados por el acebuche (*Olea cerasiformis*); almacigares, caracterizados por el almácigo (*Pistacia atlantica*); lentiscales, dominados por el lentisco (*Pistacia lentiscus*); palmerales, dominados por la palmera canaria (*Phoenix canariensis*), y retamares, dominados por la retama blanca (*Retama rhodorhizoides*). Una mención especial merecen los dragonales, comunidades que habrían estado caracterizadas por los dragos (*Dracaena draco* ssp. *draco* y *D. tamaranae*) que, aunque hoy están desaparecidas, tal vez pudieron existir en el pasado (Fernández-Palacios *et al.*, 2009). Muestra de la importancia ecológica y paisajística de estos hábitats es que, pese a su lamentable estado de conservación, han sido considerados por parte de la Unión Europea como hábitats de interés comunitario y, en el caso de sabinares y palmeras, de interés prioritario.

Dentro de las pocas certidumbres que tenemos de los bosques termófilos, una es que a pesar del carácter escaso, fragmentado y degradado de las manifestaciones que han llegado a la actualidad, éstas presentan una diversidad en especies muy importante (Fernández-Palacios *et al.*, 2011).

#### **4.1. Regeneración del bosque termófilo. El caso del sabinar de Afur (Anaga, Tenerife)**

Gran parte del área potencial del bosque termófilo de las islas occidentales y centrales estuvo constituido por sabinares, y en la actualidad, estos constituyen los restos de bosques termófilos mejor conservados, por lo que centraremos nuestros comentarios en la regeneración en esta comunidad. Hoy en día existen restos bien conservados de estas formaciones en El Hierro y La Gomera (Fernández-Galván, 1983; von Gaisberg, 2005), y aparecen de forma aislada en La Palma (Mazo, Las Breñas, proximidades de Fuencaliente y barranco de San Juan) y Tenerife (Afur, punta de Anaga, Tigaiga, El Guincho, valle de Güímar, Arico y Chío), mientras que en Gran Canaria hay sabinas dispersas en las cabeceras de los barrancos meridionales (González Artilles, 2007). En las islas orientales no quedan sabinas en la actualidad, aunque se considera probable que las hubo en un pasado no muy lejano, debido a la existen-

cia en estas islas de especies acompañantes de este tipo de bosque. En general, la mayoría de estos restos de sabinar se encuentran en un estado muy degradado, lo que se refleja en una presencia muy reducida de *Juniperus* (a veces unos cuantos pies sueltos), al igual que otros árboles termófilos como *Olea*, *Maytenus* o *Pistacia*.

Algunos de estos sabinares sobre suelos menos degradados y con recursos hídricos suficientes muestran una regeneración importante (Otto *et al.*, 2006). En cualquier caso, la regeneración de la sabina es muy lenta, ya que el estrés hídrico dificulta la germinación de los frutos y el establecimiento de las plántulas y porque en general la especie muestra un crecimiento muy lento. Debido, sobre todo a su escasa representación, poco se conocía de la dinámica de regeneración del sabinar. En la isla de Tenerife, a lo largo de los años 2006 y 2007 nuestro grupo de investigación realizó un estudio de la regeneración natural del sabinar de Afur en el Parque Rural de Anaga, (Foto 4), como parte de un proyecto LIFE financiado por la Unión Europea, el Cabildo Insular de Tenerife y la Universidad de La Laguna (LIFE04/NAT/ES/000064). El objetivo de dicho estudio era profundizar en el conocimiento de las claves de la regeneración natural en un sabinar bien conservado, para su aplicación en la restauración de un bosque termófilo en el macizo de Teno. En este estudio se analizó principalmente la tasa de supervivencia de las plántulas establecidas de forma natural, así como los factores abióticos y bióticos que podrían influir en la supervivencia de las mismas.



**Figura 7.6.** Vista del sabinar de Afur, Tenerife. (Otto, R)

La reducida superficie relativa que ocupa el sabinar de Afur (64 hectáreas), y en consecuencia el limitado tamaño muestral del estudio no permitieron obtener relaciones significativas, aunque parece que la presencia de abundante cobertura del mantillo bajo la copa de los individuos adultos podría explicar la mayor vitalidad y supervivencia de plántulas bajo la copa (80%). La mayoría de las plántulas de *J. turbinata* crecen en la zona de influencia de un adulto, lo que significa que la cobertura de la bóveda alrededor de una plántula es bastante elevada (45,5% dentro de un radio de 3 m alrededor de la plántula). El efecto del mantillo en la supervivencia es explicable por la retención de humedad y el aislamiento de las temperaturas altas en verano y por el aumento en el aporte de materia orgánica y nutrientes. Otro factor abiótico condicionante de la supervivencia es la profundidad del suelo, que en el sabinar de Afur se caracteriza por ser muy baja, lo que indica que se trata de una zona de suelos poco desarrollados. De hecho la supervivencia de plántulas de sabina es más alta en sitios donde hay suelos más profundos, menos rocas y más mantillo.

Tras realizar un seguimiento de 50 plántulas durante dos años, se estimó la tasa de supervivencia de las plántulas de regeneración natural como media-alta (un 62% después del primer verano y un 40% después del segundo). Las plántulas medidas no mostraron señales de depredación y el tamaño o edad de las mismas no parece influir en su supervivencia. Es decir, aquellas plántulas que son muy pequeñas (de menos de 10 cm de altura y con menos de 5 ramas) no presentan una tasa de supervivencia reducida. La mayoría de las plántulas se refugian bajo la bóveda de los adultos, aprovechándose así de las condiciones más suaves propiciadas por el microclima creado por estos. Un 80% de las plántulas crecen bajo o en el borde de la copa de un adulto y solo un 10% lo hace fuera, de manera que el efecto de planta madre o nodriza que ejerce la propia sabina podría explicar la alta supervivencia observada. La función de planta nodriza no es exclusiva de la sabina, se le ha atribuido a especies arbustivas como la mosquera o lengua de pájaro (*Globularia salicina*), una de las especies más abundantes en el bosque termófilo de Tenerife, así como al brezo (*Erica arborea*), que podrían beneficiar a las plántulas de *Juniperus*, bien creando un microclima favorable o aumentando la cantidad de mantillo y nutrientes (Otto *et al.*, 2006).

La regeneración de las poblaciones de sabina en Afur parece ser funcional, de hecho, la densidad de plántulas (<30 cm de altura) resultó ser seis veces mayor en la población con exposición norte (1.085 plántulas/ha) que en la población con exposición sur (173 plántulas/ha), estos valores pueden mejorar en función de las condiciones ambientales ya que por ejemplo en La Gomera se han encontrado más de 1.000 plántulas/ha (Schaffner y Meuwly, 2005). Los individuos juveniles de la

población con exposición norte son más grandes (altura media 11,3 cm vs. 9,2 cm) y más vitales (porcentaje de hojas verdes 28,5% vs. 16,1%) que los juveniles de la población expuesta al sur.

Las diferencias entre poblaciones con exposición norte y sur, muy probablemente se deban a las diferencias en el agua disponible, que es claramente el factor limitante para el crecimiento de las plántulas. El estrés hídrico es menos acentuado en la población con exposición norte comparado con la población expuesta al sur lo que conlleva una producción más elevada de frutos y plántulas. La mayoría de las plántulas independientemente de la exposición en la que crezcan sacan provecho del efecto planta nodriza que ejercen los adultos de sabina y probablemente otros arbustos de la zona. Las principales beneficios que ofrece crecer bajo una planta nodriza son la sombra y la protección de los adultos contra los vientos que disminuyen la evapotranspiración, una mejora de las condiciones edáficas con niveles más altos de materia orgánica y nutrientes por efecto de la acumulación de mantillo, las bóvedas más cerradas evitan la erosión superficial causada ocasionalmente por lluvias fuertes y por último la elevada densidad de frutos en el suelo que propicia más oportunidades para la germinación. Con respecto a los problemas de germinación de las semillas de sabina habría que tener en cuenta en qué medida afecta el paso de los frutos por el tracto digestivo de los animales dispersores de esta especie. Los cuervos comunes (*Corvus corax*), mirlos (*Turdus merula*), ratas (*Rattus rattus*) y lagartos (*Gallotia* sp.) pueden tener un papel importante en la dispersión de semillas de sabina (Otto *et al.*, 2006). Sin embargo, los resultados del sabinar de Afur muestran que son pocas las plántulas que crecen más allá de un árbol (10-19%). Además del efecto planta madre, desconocemos en qué medida la falta de dispersores podría estar influyendo en esta distribución, donde las semillas no son propagadas por animales, sino que caen directamente desde el árbol. La influencia de los animales en la distribución de frutos de *J. turbinata* y en su capacidad posterior de germinación debería ser objeto de futuras investigaciones.

## 5. Conclusiones

Los bosques canarios muestran una variedad importante de estrategias en su regeneración. Así encontramos especies donde predomina la reproducción asexual (hija, naranjero salvaje), combinaciones de reproducción asexual y sexual (faya, laurel), formación de bancos de plántulas (laurel y pino), o bancos de semillas permanente (brezo, tejo). Estas estrategias marcan el carácter pionero o maduro de las especies, y explican por qué algunos ecosistemas se recuperan más rápidamente

tras el abandono de su explotación, como el monteverde o el pinar, cuya reproducción por semillas, que pueden ser dispersadas por el viento, les permite recolonizar en pocos años terrenos abandonados. Para estas especies, las políticas de manejo deberían estar encaminadas a conservar un territorio potencial donde establecerse, sin ser necesario actualmente realizar grandes acciones de repoblación (especialmente para el pino canario). Sin embargo, en otras comunidades, como los bosques de sabinas, la dependencia de dispersores es muy importante, lo que unido a lo fragmentado y escaso de su territorio, hace que su expansión se vea muy limitada, y su supervivencia a largo plazo no esté asegurada.

La germinación y el establecimiento de nuevos individuos resultan de vital importancia para el mantenimiento de cualquier ecosistema. Sin embargo, en este trabajo se pone de manifiesto también el enorme vacío de conocimientos que existe sobre la ecología y dinámica de los sabinares y de bosques termófilos en general, de los que se desconocen los mecanismos y factores que afectan a su regeneración. Esto es debido en parte a la escasa representación que tienen estos ecosistemas en el territorio. Por tanto, parece necesario llevar a cabo políticas de protección de los restos de bosques termófilos que existen en el territorio, eliminando cualquier amenaza o explotación de los mismos. Al igual que en el pasado se apostó por la recuperación de la corona forestal de pinar en Tenerife o el perímetro de repoblación obligatoria en Gran Canaria, actualmente sería necesario realizar acciones de repoblación y aumento de la superficie ocupada por estos ecosistemas, así como profundizar en el conocimiento de los mismos, pues existe muy poca información de la ecología y dinámica de las especies que los conforman.

### **Bibliografía consultada y referencias**

- ALÍA, R.; GARCÍA, J.M.; IGLESIAS, S.; MANCHA, J. A.; DE MIGUEL, J.; NICOLÁS, J. L.; PÉREZ, F. y SÁNCHEZ, D. (2009). *Regiones de procedencia de especies forestales en España*. Organismo Autónomo Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid. 363 pp.
- ARÉVALO, J.R. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2008). Natural Regeneration of *Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch in Forest Plantations After Thinning. *The Open Forest Science Journal*, 1: 54-60.
- ARÉVALO, J.R. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2003). Spatial patterns of trees and juveniles in a laurel forest of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*, 165: 1-10.
- ARÉVALO, J.R. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (1998). *Tree-fall gap characteristics and regeneration in the laurel forest of Tenerife*. *Journal of Vegetation Science*, 9: 297-306.
- ARÉVALO, J.R. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2000). Seed bank analysis of tree species in two stands of the Tenerife laurel forest (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, 130: 177-185.
- ARÉVALO, J.R.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; JIMÉNEZ, M.J. y GIL, P. (2001). The effect of fire intensity on the understory composition of two *Pinus canariensis* reforested stands in Tenerife (Canary Islands). *Forest Ecology and Management*, 148: 21-29.

- ARÉVALO, J.R.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. y PALMER, M.W. (1999). *Tree regeneration and future dynamics of the laurel forest of Tenerife, Canary Islands*. Journal of Vegetation Science, 10: 861-868.
- ARTEAGA, M.A.; GONZÁLEZ, G.; DELGADO, J.D.; ARÉVALO, J.R. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2006). *Offspring spatial patterns in Picconia excelsa (Oleaceae) in the Canarian laurel forest*. Flora 201: 642-651.
- BECERRA, P.I. y BUSTAMANTE, R.O. (2009). The effect of herbivory on seedling survival of the invasive exotic species Pinus radiata and Eucalyptus globulus in a Mediterranean ecosystem of Central Chile. Forest Ecology and Management, 256: 1573-1578.
- BRAMWELL, D. (1976). *The endemic flora of the Canary Islands*. In: Kunkel G, editor. Biogeography and Ecology in the Canary Islands. Junk: The Hague; 207-240.
- CLARK, J.S.; BECKAGE, B.; CAMILL, P.; CLEVELAND, B.; HILLE RIS LAMBERS, J.; LIGHTER, J.; MCLACHLAN, J.; MOHAN, J. y WYCKOFF, P. (1999). *Interpreting recruitment limitation in forests*. American Journal of Botany, 86: 1-16.
- CLIMENT, J.; LÓPEZ, R.; GONZÁLEZ, S. y GIL, L. (2007). *El pino canario (Pinus canariensis), una especie singular*. Ecosistemas, 16: 80-89.
- CLIMENT, J.; TAPIAS, R.; PARDOS, J. y GIL, L. (2004). *Fire adaptations in the Canary Islands pine (Pinus canariensis)*. Plant Ecology, 171: 185-196.
- CRAWLEY, M.J. y LONG, C.R. (1995). Alternate Bearing, Predator Satiation and Seedling Recruitment in Quercus robur L. Journal of Ecology, 83: 683-696.
- CRIADO, C. (1982). *Nota geográfica sobre los sabinares de Anaga*. En: Trujillo Rodríguez, A.; Alemán, A.; Alemán de Armas, A.; Segura Clavell, J.; de Béthencourt Massieu, A. (eds): *Homenaje a Alfonso Trujillo*. Aula de la Cultura de Tenerife. Santa Cruz de Tenerife, 453-496.
- DURÁN, J.; RODRÍGUEZ, A.; FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. y GALLARDO, A. (2008). *Changes in soil N and P availability in a Pinus canariensis fire chronosequence*. Forest Ecology and Management, 256: 384-387.
- ESCUADERO, A.; PÉREZ-GARCÍA F. y LUZURIAGA, A.L. (2002). Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. Seed Science Research, 12: 261-271.
- FARJON, A. (1984). *Pines: drawings and descriptions of the genus*. Brill & Backhuys, Leiden. 220 pp.
- FERNÁNDEZ-GALVÁN, M. (1983). *Esquema de la vegetación potencial de la isla de La Gomera*. Proc. II Congr. Int. Peo Flora Macaronésica, Funchal, 269-293.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. y ARÉVALO, J.R. (1998). Regeneration strategies of tree species in the laurel forest of Tenerife (The Canary Islands). Plant Ecology, 137: 21-29.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; ARÉVALO, J.R.; GONZÁLEZ-DELGADO, G.; DELGADO, J.D. y OTTO, R. (2004). *Estrategias de regeneración en la laurisilva*. Makaronesia (Bol. Asoc. Am. Mus. Cienc. Nat. Tfe.) 6: 90-101.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; OTTO, R.; DELGADO, J.D.; ARÉVALO, J.R.; NARANJO, A.; GONZÁLEZ-ARTELES, F.; MORICI, C. y BARONE, R. (2009). *Los Bosques Termófilos de Canarias*. Proyecto LIFE/NAT/ES000064. Cabildo Insular de Tenerife, Santa Cruz de Tenerife. 199 pp.
- FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M.; OTTO, R.; DELGADO, J.D.; ARÉVALO, J.R.; NARANJO, A.; GONZÁLEZ-ARTELES, F.; MORICI, C. y BARONE, R. (2011). *Los bosques termófilos el aspecto mediterráneo de Canarias*. El Indiferente, 21: 26-41.
- FLANNIGAN, M.D.; STOCKS, B.J. y WOTTON, B.M. (2000). *Climate change and forests fires*. Science of The Total Environment, 262: 221-229.
- FRANKIS, M. (1999). *Pinus brutia* (Pinaceae). *Curtis' Botanical Magazine*, 16, 173-184.
- GAISBERG, M. V. (2005). *Die Vegetation der Fussstufe von El Hierro (Kanarische Inseln)*. Dissertationes Botanicae 395:1-364.
- GANZ, D.J.; DAHLSTEN, D.L. y 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. (2011). Impacto del fuego en los procesos ecológicos relacionados con el mantenimiento de la diversidad en pinares repoblados de *Pinus canariensis*. Tesis doctoral, Universidad de La Laguna, La Laguna.
- GARCÍA-TALAVERA, F.; SÁNCHEZ-PINTO, L. y 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.
- GÉNOVA, M.; SANTANA, C. y MARTÍN, E. (1999). Longevidad y anillos de crecimiento en el Pino de la Virgen (El Paso, La Palma). *Vegueta*, 4: 27-32.
- GERNANDT, D. S.; LOPEZ, G. G.; GARCIA, S. O. y LISTON, A. (2005). *Phylogeny and classification of Pinus*. *Taxon*, 54, 29-42.
- GILLET, N.P.; WEAVER, A.J.; ZWIERS, F.W. y FLANNIGAN, M.D. (2004). *Detecting the effect of climate change on Canadian forest fires*. *Geophysical Research Letters*, 31: L18211, doi:10.1029/2004GL020876.
- GONZÁLEZ ARTILES, F. (2007). *El bosque termófilo en Gran Canaria*. Tesis doctoral, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria. Inédita.
- HARCOMBE, P.A. (1987). Tree life tables: simple birth, growth and death data encapsulate life histories and ecological roles. *BioScience*, 37: 557-568.
- HARPER, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, Londres, 892 pp.
- HIBBS, D.E. y FISCHER, B.C. (1979). *Sexual and vegetative reproduction of striped maple (Acer pennsylvanicum L.)*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 106: 222-227.
- HÖLLERMANN, P. (2000). The impact of fire in Canarian ecosystems 1983-1998. *Erdkunde*, 54: 70-75.
- 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](http://www.mta.gov.tr/english/dergi/dergi_pdf/88/5.pdf).
- KEELEY J.E. y 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.
- KLAUS, W. (1988). *Mediterranean pines and their history*. *Plant Systematics and Evolution*, 162: 133-163.
- LI, Q. y MA, K. (2003). Factors affecting establishment of *Quercus liaotungensis* under mature mixed oak forest overstory and in shrubland. *Forest Ecology and Management*, 176: 133-146.
- LISTON, A.; ROBINSON, W. A.; PIÑERO, D. y ALVAREZ-BUYLLA, E. R. (1999). *Phylogenetics of Pinus (Pinaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences*. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 11, 95-109.
- LUIS, M.; FERNÁNDEZ-PELLO, L. y QUITANTES, F. (2005). *El papel de las transiciones laterales en el escalonamiento vegetal: el ejemplo del sabinar de Afur (Tenerife, Islas Canarias)*. En: Delgado Viñas, C.; Frochoso Sánchez, M.; González Pellejero, R.; González Urruela, E.; de Meer Lecha-Marzo, A.; de la Puente Fernández, L. y Reques Velasco, P. (eds). *Espacios públicos, espacios privados. Un debate sobre el territorio*, 276-279.
- 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, La Laguna.
- MILLAR, C.I. (1993). *Impact of the Eocene on the evolution of Pinus L.* *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80: 471-498.
- MORLA, C.; ALCALDE, C.; BARRÓN, E. y POSTIGO, J.M. (2002). Paleobiogeografía de *Pinus canariensis*: estróbilos y semillas fósiles del Plioceno ibérico (cuena del Bajo Segura, Alicante, España). II Congreso Español de Biogeografía, La Gomera.
- OSHAWA, M.; WILDPRET, W. y DEL ARCO, M. (Eds.) (1999). A comparative study on evergreen broad-level forest and tress in the Canary Islands and Japan. Chiba University. Japón. 315 pp.
- OTTO, R.; KRÜSI, B.; SCHAFFNER, S.; MEUWLY, P.; DELGADO, J.D.; ARÉVALO, J. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2006). Ecología, estructura y dinámica de las poblaciones de la Sabina canaria (*Juniperus turbinata* ssp. *canariensis*) en Tenerife y La Gomera. *Actas del III Coloquio*

- Internacional sobre los sabinares y enebrales (Género *Juniperus*): Ecología y Gestión Forestal Sostenible. Soria. Tomo I 151-159.
- OTTO, R.; GARCÍA-DEL-REY, E.; GIL MUÑOZ, P. y FERNÁNDEZ-PALACIOS, J.M. (2010). *The effect of fire severity on first-year seedling establishment in a Pinus canariensis forest on Tenerife, Canary Islands*. European Journal of Forest Research, 129:499-508.
- PARDOS, M.; RUIZ DEL CASTILLO, J.; CAÑELLAS, I. y MONTERO, G. (2005). *Ecophysiology of natural regeneration of forest stands in Spain*. Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales, 14: 434-445.
- RÜBEL, E.F. (1930). *Pflanzengesellschaften der Erde*. Verlag Hans Huber, Zürich. 464 pp.
- SANTOS, A. (1980). *Contribución al conocimiento de la flora y vegetación de la isla de El Hierro*. Fundación Juan March, Serie Universitaria, 114: 1-51. Madrid.
- SANTOS, A. (1990). *Bosques de Laurisilva en la región macaronésica*. Colección Naturaleza y Medio Ambiente nº 49. Publicaciones del Consejo de Europa, Estrasburgo. 79 pp.
- SCHAFFNER S. y MEUWLY, P. (2005). Struktur und Dynamik von kanarischen Wacholderbeständen (*Juniperus turbinata* ssp. *canariensis* Guy.) auf Teneriffa und La Gomera. Diplomarbeit, ETH Zürich.
- SHIBATA, M. y NAKASHIZUKA, T. (1995). Seed and seedling demography of four cooccurring *Carpinus* species in a temperate deciduous forest. *Ecology*, 76: 1099-1108.
- SILVERTOWN, J. (1981). *Introduction to plant population ecology*. Chapman & Hall. Londres. 250 pp.
- SILVERTOWN, J.W. (1982). *Introduction to Plant Population Ecology*. Longman, Londres, 209 pp.
- SILVERTOWN, J.W. y LOVETT DOUST, J. (1993). *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford, 210 pp.
- SZIEMER, P. (2000). *Maderias's Natural History in a Nutshell*. Francisco Riberiro & Filhos Lda. Funchal. 288 pp.
- WANG, X.; TSUMURA, Y.; YOSHIMARU, H.; NAGASAKA, K., y 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.