¿QUÉ SABEMOS DE?
Incendios forestales
Juli G. Pausas
CSIC
CATARATA

Incendios forestales

Una visión desde la ecología

Juli G. Pausas

CSIC

CATARATA

Colección ¿Qué sabemos de?

COMITÉ EDITORIAL

Pilar Tigeras Sánchez, Directora
Pía Paraja García, Secretaria
Carlos Duarte Quesada
Beatriz Hernández Arcediano
Rafael Martínez Cáceres
Alfonso Navas Sánchez
José Manuel Prieto Bernabé
Miguel Ángel Puig-Samper Mulero
Javier Senén García

CONSEJO ASESOR

Matilde Barón Ayala
José Borrell Andrés
Elena Castro Martínez
Miguel Delibes de Castro
José Elguero Bertolini
Bernardo Herradón García
Pilar Herrero Fernández
Manuel de León Rodríguez
Eulalia Pérez Sedeño
Amparo Quierol Simón

Catálogo general de publicaciones oficiales

http://publicacionesoficiales.boe.es

Diseño gráfico de cubierta: Carlos Del Giudice
Fotografía de cubierta: © Ingram Publishing/Thinkstock

© Juli G. Pausas, 2012
© CSIC, 2012
© Los Libros de la Catarata, 2012

Fuencarral, 70
28004 Madrid
Tel. 91 532 05 04
Fax. 91 532 43 34
www.catarata.org

ISBN (CSIC): 978-84-00-09492-8
ISBN (CATARATA): 978-84-8319-714-1
E-ISBN: 978-84-9097-895-5
NIPO: 723-12-108-1
DEPÓSITO LEGAL: m-21.781-2012
IBIC: PDZ/PSTS

este libro ha sido editado para ser distribuido. la intención de los editores es que sea utilizado lo más ampliamente posible, que sean adquiridos originales para permitir la edición de otros nuevos y que, de reproducir partes, se haga constar el título y la autoría.

Prólogo

Los incendios son fuegos que se propagan sin control humano; cuando ocurren en la naturaleza se llaman incendios forestales. El término “forestal” está relacionado con una clasificación tradicional de los usos del suelo, donde el uso forestal incluye cualquier zona terrestre que no sea de uso urbano ni agrícola. De este modo, el término “incendios forestales” se refiere a los fuegos no controlados (sean de origen natural o antrópico) que ocurren en los ecosistemas terrestres, y que se propagan por la vegetación, sea esta del tipo que sea (bosque, sabana, matorral, pastizal, humedal, turbera, etc.). Por lo tanto, incendios forestales, y por extensión este libro, no solo hace referencia a bosques, como a veces se ha interpretado, sino a cualquier tipo de ecosistema terrestre. El término “fuego” también se utiliza para hacer referencia a los incendios; aunque su significado es mucho más amplio, en una de sus acepciones es sinónimo de incendio. De hecho, la rama de la ciencia que estudia el papel de los incendios en los organismos y los ecosistemas se denomina *ecología del fuego*, y constituye el tema central de este libro.

Gran parte de la sociedad relaciona los incendios forestales con desastres naturales, por lo que suelen percibirse de manera muy negativa; el sensacionalismo de los medios de comunicación contribuye a ello. Sin embargo, y como veremos a lo largo de este libro, los incendios forman parte de la naturaleza misma y han moldeado la diversidad de nuestros ecosistemas durante millones de años. Existen regímenes de incendios que son totalmente sostenibles desde el punto de vista ecológico, si bien es cierto que diversos cambios provocados por las actividades humanas (cambios climáticos, cambios en el paisaje, etc.) han generado regímenes de incendios ecológicamente insostenibles. Además, la gran cantidad de viviendas presentes actualmente en nuestros montes hace que algunos regímenes de incendios ecológicamente sostenibles sean insostenibles desde el punto de vista socioeconómico, generando conflictos en la gestión. La ecología del fuego proporciona la base científica para mejorar el conocimiento y la gestión del territorio en ambientes donde los incendios tienen un papel preponderante. Es bien conocido que no es posible realizar una gestión sostenible de los recursos sin tener una base sólida sobre los procesos implicados. Esta obra aporta algunos de estos conocimientos básicos al público en general y, en especial, a estudiantes, profesores, gestores e investigadores interesados en la ecología, así como a todos los aficionados a la naturaleza.

Para facilitar esta función, se ha incluido al final un glosario de los términos básicos que se suelen emplear en los estudios relacionados con los incendios forestales; estos términos se indican en cursiva la primera vez que aparecen en el libro.

Esta obra, como los incendios mismos, tiene una dimensión global y no se restringe a una zona o ecosistema concreto. A pesar de ello, parte de los ejemplos, así como su enfoque, están inevitablemente condicionados por la experiencia del autor en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo. En cualquier caso, incluye información sobre otros ambientes, en especial ambientes cálidos donde la sequía desempeña un papel importante como determinante de la biodiversidad. Por lo tanto, pretende ser útil a cualquier persona interesada en entender el papel del fuego en la naturaleza. Dada la importancia del fuego en los ecosistemas, este libro contribuirá, en definitiva, a entender la naturaleza.

CAPÍTULO 1
Un mundo inflamable

¿Qué son los incendios forestales?

El término *incendios forestales* se refiere a los *incendios* (sean de origen natural o antrópico) que ocurren en los ecosistemas terrestres y que se propagan por la vegetación, sean bosques o de cualquier otro tipo (sabanas, matorrales, pastizales, humedales, turberas, etc.); es decir, también se podrían denominar incendios del monte o incendios de la vegetación. En la literatura anglosajona se utilizan diferentes expresiones para referirse a los incendios forestales, tales como *forest fires* (principalmente en Europa), *wildland fires* (en EE UU) y *bushfires* (Australia), entre otros (*vegetation fires*, *landscape fires*, etc.); todos ellos son sinónimos. La rama de la ciencia que estudia el papel de los incendios en los organismos y los ecosistemas se llama *ecología del fuego*, y constituye el tema central de este libro (figura 1).

Los incendios forestales se extienden y propagan sobre la vegetación sin ningún control humano, al contrario que las *quemas prescritas*, término que se refiere a fuegos en la vegetación realizados de manera planificada y controlada para la gestión forestal. En la realización de quemas prescritas se consideran las condiciones del combustible, el tiempo atmosférico y la topografía, con el fin de conseguir un comportamiento del fuego que permita lograr el objetivo deseado (por ejemplo, el control de combustible, el renuevo de pastos, el control de plagas, la generación de un hábitat específico, etc.). Las *quemas experimentales* suelen ser pequeñas quemas con finalidades de aprendizaje, que permiten, por ejemplo, entender la respuesta de las especies y ecosistemas a los incendios. Estas quemas constituyen una de las herramientas de la ecología del fuego, ya que permiten analizar las características de los organismos y los ecosistemas antes del paso del fuego y compararlas con los procesos *posfuego* (por ejemplo, mortalidad de plantas, regeneración, erosión, colonización). También se realizan quemas experimentales para estudiar el comportamiento del fuego bajo diferentes condiciones (clima, topografía, viento, humedad, etc.), para estudiar la resistencia de materiales y vehículos utilizados en la extinción o para el entrenamiento de bomberos.

Tradicionalmente, los incendios se han visto como un desastre ecológico que destruye nuestros ecosistemas. Esa visión negativa está bastante aceptada por la sociedad, incluidos muchos gestores del medio ambiente. La idea básica de esta posición se fundamenta en el hecho de que, en la actualidad, los incendios son producidos principalmente por los humanos y, por tanto, en condiciones “naturales” (sin humanos) no deberían ocurrir. También influye la imagen desoladora del ecosistema justo tras el paso del fuego (“el desastre”), sin una visión dinámica y a medio o largo plazo. Sin embargo, y como veremos a lo largo de este libro, cada vez tenemos más evidencias de que los incendios de la vegetación son procesos naturales que han ocurrido en la naturaleza desde hace millones de años, probablemente desde la aparición de las plantas terrestres. Durante la historia de la vida, los fuegos han contribuido a modelar la naturaleza, las características de las plantas, la estructura de las comunidades, la distribución de los *biomas* y la diversidad de las floras. Ciertamente, la aparición de los humanos generó cambios en los regímenes de incendios en muchos ecosistemas, tanto incrementando su frecuencia (por ejemplo, con incendios provocados) como disminuyéndola (por ejemplo, la fragmentación de los paisajes naturales limita las igniciones por rayo y el tamaño de los incendios). Estas desviaciones respecto a los regímenes de fuego históricos pueden tener consecuencias negativas para la biodiversidad, y son estas desviaciones las verdaderas perturbaciones. Pero, como veremos, este hecho no significa, ni mucho menos, que los incendios no sean un proceso natural en nuestros ecosistemas o que sean negativos para la biodiversidad. Los incendios son un proceso ecológico, del mismo modo que lo es la herbivoría, la predación o la lluvia: dentro de su rango histórico en cada ecosistema, son procesos naturales y sostenibles; fuera de este rango, pueden ser perturbaciones y desastres que pongan en peligro la estabilidad de los ecosistemas (como el sobrepastoreo o las inundaciones). De la misma manera que la existencia de zonas sobrepastoreadas no significa que la hebivoría sea un proceso artificial y perjudicial para la biodiversidad, el hecho de que haya zonas con incendios demasiado frecuentes por causas antrópicas no implica que estos sean procesos no naturales y nocivos. De hecho, los herbívoros y el fuego

compiten por el mismo recurso, la biomasa vegetal, y los cambios en la abundancia de herbívoros tienen implicaciones en la actividad de los incendios.

El Parque Nacional de Yellowstone (en el oeste de los EE UU) es el parque nacional más antiguo del mundo (creado en 1872) y está considerado como una de las Reservas Internacionales de la Biosfera y Patrimonio Mundial de la Unesco. En 1988 sufrió varios incendios que afectaron a más de medio millón de hectáreas. Las dimensiones de estos incendios fueron tales que todos los esfuerzos económicos y de personal que el Gobierno de los EE UU puso para controlarlos resultaron en vano; solo se apagaron tres meses después, cuando llegaron el frío y las lluvias. La sensación de desastre e impotencia fue inmensa y supuso el primer incendio forestal que recibía la atención de medios de comunicación de todo el mundo. Este gran incendio promovió muchos estudios sobre las causas y las consecuencias de los incendios, tanto de la flora como de la abundante fauna del parque. Diez años más tarde se repasaron todos esos estudios y se llegó a la conclusión de que casi toda la biodiversidad se había recuperado y ya estaba a niveles similares a los de antes de los incendios. Entre los estudios realizados, se incluyeron algunos de dendrocronología y palinología para evaluar la historia de incendios pasados, y se observó que incendios parecidos a los de 1988 ya habían ocurrido en el pasado, solo que con frecuencias bajas, cada aproximadamente 200 o 300 años. De hecho, se podría decir que fuimos afortunados por haber vivido uno de esos casos y haber podido aprender tanto de él.

Evidentemente, no todos los ecosistemas son como Yellowstone, pero de este incendio se aprendió mucho; y fue un punto de inflexión en ecología porque sentó las bases de cómo entendemos actualmente los incendios forestales y la ecología del fuego. Además mostró claramente cómo cambia la percepción de los incendios si se mira a través de una ventana corta de tiempo después del mismo (días, semanas) o a través de una más grande (decenas de años; una escala más cercana a la escala de procesos ecológicos). También se aprendió que, en condiciones adversas, el dinero y la tecnología no pueden controlar los incendios.

Entre los puntos calientes de biodiversidad de la Tierra, hay muchos ecosistemas tropicales (de biodiversidad indudable) y algunos ecosistemas de montaña (el aislamiento genera biodiversidad). Curiosamente, los cuatro ecosistemas mediterráneos donde los incendios son frecuentes (Cuenca Mediterránea, California, sur de Australia, sur de Sudáfrica) también están incluidos entre los puntos calientes de biodiversidad global. Eso por sí solo ya lleva a pensar que los incendios en los ecosistemas mediterráneos no pueden ser tan negativos para la biodiversidad como a veces se ha pensado. Como veremos a lo largo del libro, las especies que viven en zonas con incendios recurrentes adquieren unas características adaptativas que les confieren persistencia (capacidad de sobrevivir y reproducirse) a los incendios. Es decir, hay una tendencia a la divergencia de rasgos entre poblaciones con diferente *régimen de incendios*, de tal manera que las especies que viven con más incendios adquieren rasgos que les confieren persistencia a ese régimen. Esa divergencia puede ser el inicio de la diferenciación entre especies y es una fuente de biodiversidad. Además, existen numerosas especies, tanto de animales como de plantas, que aparecen casi exclusivamente después de incendios; incluso hay ejemplos de especies que fueron consideradas extinguidas y que aparecieron de manera abundante después de un incendio.

El mundo es dinámico y cambiante. Cambios socioeconómicos y de gestión y uso del territorio, cambios en la densidad de población y cambios climáticos afectan y modifican el régimen (la frecuencia, la intensidad, la estacionalidad, etc.) de incendios. Estos cambios pueden llevar al régimen de incendios fuera del rango histórico, con graves consecuencias para la biodiversidad. Por ejemplo, en ecosistemas donde los incendios no han sido históricamente frecuentes (por ejemplo, selvas lluviosas), el reciente incremento de incendios constituye una amenaza real para la biodiversidad. Si las predicciones para el futuro en el marco de los cambios climáticos actuales son correctas, el intervalo entre incendios en Yellowstone va a disminuir drásticamente respecto al histórico, y eso puede tener importantes consecuencias para la biodiversidad de este parque. Es decir, los incendios forestales no son perjudiciales para la biodiversidad, pero algunos regímenes de incendios sí pueden serlo. Entender los regímenes de incendios y las causas de los cambios de estos es fundamental para una gestión sostenible de los ecosistemas.

Figura 1

La rama de la ciencia que estudia el papel de los incendios en los organismos y los ecosistemas se llama ecología del fuego, y es el tema central de este libro.

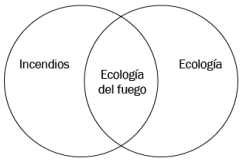


Tabla 1

Tipos de incendios según su origen. Los incendios, tanto naturales como de origen antrópico, se propagan sin control humano, al contrario que las quemas, donde la ignición y la propagación están planificadas y controladas.

TIPO	CARACTERÍSTICAS
Incendios naturales	Generados de manera espontánea por fuentes naturales, principalmente por rayos
Incendios de origen antrópico	
Accidentales	Incendios no intencionados, provocados por egligencias o por accidentes
Intencionados	Incendios provocados por malhechores (delincuencia) o por pirómanos
Quemas controladas (fuegos planeados)	Quemas prescritas realizadas por profesionales y con motivos concretos y deseados (control de combustible, incremento de pastos, generación de un hábitat concreto, etc.) o quemas experimentales realizadas para el estudio y el aprendizaje

¿Por qué se queman los ecosistemas?

Para que se genere fuego se necesitan como mínimo tres componentes: una ignición, oxígeno y combustible. Oxígeno y combustible (plantas) concurren en casi todos los ecosistemas terrestres; también las igniciones naturales (principalmente rayos). Estos tres factores son necesarios para generar fuego, pero no suficientes para generar incendios. Para que se dé un incendio forestal, con la concentración de oxígeno en la atmósfera actual, es necesario que la vegetación tenga una humedad baja. Pero, por sí sola, la baja humedad tampoco es suficiente para que haya muchos incendios; los ecosistemas con una humedad baja (por ejemplo, desiertos, zonas áridas) serían muy inflamables, pero están limitados por el combustible (poca biomasa y discontinua). Por lo tanto, podríamos decir que los factores que modulan el régimen de incendios forestales son: la biomasa (productividad primaria), la variabilidad en la disponibilidad hídrica (por ejemplo, la estacionalidad de las lluvias) y las igniciones (figura 2); en ausencia de uno de estos parámetros difícilmente se generarán incendios. Los ecosistemas con mayor estacionalidad generan mucha biomasa fina en la época húmeda, que se convierte en muy inflamable en la época seca. También se dan incendios en zonas con poca estacionalidad (poca variabilidad intraanual), pero con elevada variabilidad climática interanual; es decir, un año seco precedido de uno húmedo puede generar las condiciones ideales para incendios.

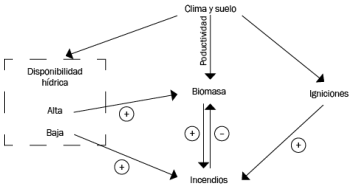
Por biomasa no solo nos referimos a la cantidad de combustible vegetal, sino también a la estructura de esa biomasa, tanto a escala de planta (patrones de ramificación, relación superficie-volumen, la cantidad de ramas muertas, etc.) como a escala del ecosistema (continuidad vertical y horizontal del combustible). Por ejemplo, para una misma biomasa, una planta con muchas hojas o ramas finas será más inflamable que una planta donde la proporción de biomasa fina sea pequeña y la mayor parte de la biomasa sea gruesa. En general, por biomasa fina nos referimos a las hojas y los tallos con diámetros menores de 6 milímetros, y corresponde a la cantidad de biomasa más relacionada con el fuego, ya que se seca y prende con mucha facilidad. Además, existen otros rasgos de las plantas que también incrementan la *inflamabilidad*, como una elevada relación superficie-volumen, la retención de ramas secas o la presencia de aceites aromáticos y resinas. Igualmente, la existencia de una discontinuidad vertical del combustible entre el sotobosque y el dosel de un bosque determina incendios mucho menos intensos que si hay una continuidad sotobosque-dosel. A escala de comunidad hay otros factores relacionados con la cantidad y continuidad de la vegetación que determinan su inflamabilidad, tales como el tamaño de las plantas (a menudo relacionada con el tiempo desde el último incendio), la cobertura, la distribución espacial de las especies con diferente inflamabilidad, el número y distribución de los individuos muertos, la cantidad y calidad de la hojarasca, etc. Por lo tanto, la estructura de la biomasa es un factor importante que contribuye a determinar el régimen de incendios de un determinado lugar.

Las igniciones pueden ser de origen natural o antrópico (tabla 1). La mayoría de las fuentes de ignición natural son los rayos (figuras A.1 y A.2), pero existen otros factores tales como los volcanes o las caídas de piedras que también pueden generar incendios. Además de las causas naturales, es evidente que los humanos han influido en la probabilidad de que los ecosistemas se quemen. Actualmente, la mayoría de los incendios forestales son causados por las actividades humanas, aunque esto varía dependiendo del lugar y el año. En zonas poco pobladas (por ejemplo, ecosistemas boreales) o en zonas con elevada densidad de rayos (sabanas africanas), el papel de los humanos es pequeño y la mayoría de los incendios (y la mayor parte del área quemada) son de origen natural. Sin embargo, en muchos ecosistemas, incluidos los ecosistemas mediterráneos, la mayoría son de origen humano. Muchos de los incendios de origen antrópico son accidentales, provocados de manera no intencionada por descuidos, negligencias o accidentes (cigarrillos, pastores que queman rastrojos y el fuego se escapa a la vegetación colindante, rotura de cables de electricidad). Otros son intencionados, es decir, provocados de manera deliberada y consciente; entre estos están los provocados por malhechores (incendiarios) con ánimo de lucro o con la intención de hacer daño (delincuencia) y los provocados por pirómanos. La piromanía es un trastorno psicológico que produce atracción por todo lo relacionado con el fuego, así como placer en la observación de las llamas. Las razones que llevan a un malhechor a quemar suelen estar relacionadas con conflictos entre propietarios de terrenos, o conflictos de propietarios con las administraciones públicas (por ejemplo, con las limitaciones de uso de terrenos privados dentro de parques naturales). La cantidad de incendios de origen humano está estrechamente relacionada con la densidad de población y con la extensión de las zonas residenciales imbricadas en el medio natural (la llamada *interfase urbano-forestal*). Sin embargo, el área total afectada por los incendios no siempre se relaciona con la cantidad de igniciones antrópicas, ya que las características climáticas y de uso del suelo desempeñan un papel preponderante en la propagación de los incendios. Es decir, en condiciones climáticas poco propicias a incendios (por ejemplo, años húmedos), los de origen antrópico suelen ser pequeños, mientras que los grandes incendios se suelen dar en condiciones de elevada sequía o de mucho viento.

Las actividades humanas también pueden reducir las igniciones naturales, ya que la mayoría de los rayos que caen en zonas agrícolas o urbanas no generan incendios (como hubiera ocurrido en el pasado). La fragmentación del hábitat, y quizá también las políticas de prevención y extinción de incendios, reducen el número y el tamaño de los incendios. Los fuegos planeados para la gestión (quemas por pastores, quemas de control de combustible, etc.) suelen ser pequeños, y a menudo se realizan en una estación del año diferente a la de los incendios naturales. Además, como veremos en el próximo capítulo, las actividades humanas han alterado de forma importante el combustible en el paisaje y, por lo tanto, junto con las modificaciones en igniciones, los humanos han ido cambiando el régimen de incendios a lo largo de la historia. Uno de los efectos actuales más importantes de la actividad antrópica es el calentamiento global, que incrementa la frecuencia de condiciones inflamables, sobre todo en los ambientes con elevada productividad (el efecto del cambio global en los incendios lo trataremos en el capítulo 5). Por lo tanto, los humanos han incrementado tanto como disminuido la actividad de los incendios, dependiendo del lugar y del momento histórico y socioeconómico. Posiblemente uno de los ecosistemas en los que la humanidad está provocando un mayor incremento en el número y extensión de los incendios sea el de las zonas de selva (por ejemplo, en el Amazonas o en Borneo). En estas zonas los incendios naturales eran casi inexistentes o muy infrecuentes y pequeños, debido a la elevada humedad (poca estacionalidad, baja inflamabilidad). Sin embargo, la deforestación de las selvas (junto con el incremento de sequías debido al cambio global) está incrementando en gran medida la ocurrencia de incendios, lo que supone un peligro para la biodiversidad de estos ecosistemas.

FIGURA 2

Las condiciones ambientales (clima y suelo) controlan los factores que determinan los incendios forestales: la variabilidad en la disponibilidad de agua, la productividad y biomasa (cantidad de biomasa y estructura de la vegetación) y las igniciones naturales; los incendios, a su vez, determinan y modulan la biomasa (retroalimentación negativa). La estacionalidad es un ejemplo de variabilidad en la disponibilidad de agua (intraanual), pero la variabilidad entre años también puede ser relevante en determinar incendios. La actividad humana afecta a las igniciones, a la biomasa (cambios de uso del suelo, fragmentación, etc.) y, en menor grado, al clima.



Los incendios y el clima

Los incendios y el clima están fuertemente relacionados, y eso se hace evidente simplemente al comprobar que la mayoría de los incendios se dan durante las épocas secas y cálidas del año (verano mediterráneo, estación seca tropical) y en años especialmente secos. Sin embargo, las relaciones entre el fuego y los parámetros climáticos no son simples ni lineales. El clima determina las igniciones (rayos) y la propagación del fuego (vientos), así como la cantidad y humedad de la biomasa fina (el combustible).

Igniciones

La mayoría de los incendios naturales se generan a partir de rayos. De especial relevancia son las tormentas secas, que se dan en épocas secas debido a la escasa humedad de la masa de aire (figura A.1). Una de las características de los incendios provocados por rayos, comparados con los antrópicos, es que suelen ocurrir en zonas alejadas de las zonas urbanas y, a menudo, de difícil acceso para los medios de extinción. Además, por esta razón de lejanía, los incendios por rayo son los más difíciles de detectar, y muchas veces están infrarrepresentados en las estadísticas. En la mayoría de los ecosistemas mediterráneos se considera que los rayos (y las tormentas secas) son suficientes como para generar incendios naturales frecuentes. La excepción es Chile: aunque tenga condiciones climáticas muy propicias para los incendios (la zona de Chile central tiene un clima mediterráneo), los incendios naturales son muy raros debido al efecto “sombra” que los Andes ejercen sobre las tormentas estivales provenientes del este. A escala global, la máxima concentración de rayos se da en las sabanas africanas (figura A.2), donde el sistema está bastante saturado y las igniciones antropogénicas tienen un papel muy pequeño en el régimen de incendios.

Vientos

El clima genera los vientos que facilitan y aceleran la propagación de los incendios. A veces pueden ser vientos muy cálidos y fuertes, y por tanto tener un papel muy importante en el tamaño de los incendios. De especial interés son los vientos adiabáticos que van desde zonas continentales montañosas hacia la costa (efecto Föhen); estos vientos, cuando se acercan a la costa, suelen ser fuertes y muy cálidos y secos. Son ejemplo los vientos de Santa Ana en California, que provienen del interior y la Sierra Nevada, responsables de muchos de los grandes incendios de la costa californiana. Vientos similares se dan en las costas del Mediterráneo, como son el poniente de Valencia, el mistral en el sur de Francia o el etesio en Grecia y Turquía, también responsables de algunos incendios de gran extensión.

Efectos directos del clima en el combustible

Las condiciones meteorológicas secas propician una elevada inflamabilidad de la vegetación, de manera que se incrementa en gran medida la facilidad con la que se puede iniciar un incendio a partir de una ignición (ya sea esta natural, un rayo, o antropogénica, como por ejemplo un cigarrillo), así como la facilidad de propagarse a través de la vegetación. Por ejemplo, muchos de los grandes incendios recientemente ocurridos en el sur de Europa se dieron durante las llamadas olas de calor, que incrementaron en gran medida la inflamabilidad de la vegetación. Las condiciones de sequía y la probabilidad de incendio siguen una relación de tipo umbral (figura 3), es decir, para condiciones húmedas o poco secas, el área afectada por incendios es baja, pero existe un nivel de sequía a partir del cual el área afectada aumenta enormemente. Este umbral no

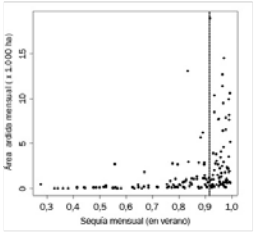
es universal, sino que depende de la estructura de la vegetación, de forma que, en ecosistemas más productivos, el umbral se sitúa en condiciones menos secas, mientras que en ecosistemas más áridos el umbral se localiza en valores de sequía más extremos. Esta diferencia se debe a que en los sistemas áridos la vegetación es menos densa y, para que realmente se propague el fuego, se requieren condiciones muy secas que generen incendios muy intensos.

Efectos indirectos del clima en el combustible

Condiciones húmedas previas a la época seca incrementan la cantidad y continuidad de combustible fino, lo que facilita la ignición y propagación del fuego en la siguiente época seca. Este efecto indirecto se puede dar dentro del año (la estación húmeda que precede a una seca) o entre años (un año húmedo que precede a un año seco). Los efectos indirectos del clima en los incendios son más relevantes (aunque no exclusivos) en sistemas con incendios de superficie, donde hay una gran cantidad de combustible fino (plantas herbáceas) sensible a pequeños cambios en la humedad que puede determinar la actividad de los incendios. En una sabana dominada por herbáceas graminoides, cuanto más húmeda es la estación húmeda mayor es el crecimiento y abundancia de herbáceas, y mayor será el área afectada por incendios en la siguiente época seca. En condiciones mediterráneas, tales como California y la Cuenca Mediterránea, estos procesos a veces también ocurren; por ejemplo, los grandes incendios de Portugal en el año 2003 se asociaron a un periodo seco (primavera y verano) que se dio justo después de un invierno lluvioso.

FIGURA 3

Relación entre el área afectada por incendios durante los meses de verano (en miles de hectáreas) y la sequía de esos meses (calculada como la diferencia entre evaporación potencial y actual, dividido por la actual), en el sur de la península ibérica (datos para los años entre 1963 y 2007). La línea vertical indica el valor umbral de sequía que determina un cambio abrupto en la actividad del fuego.



El régimen de incendios

Para entender muchos procesos ecológicos es importante tener una visión amplia tanto a escala temporal como espacial. Estudiar un incendio aislado en el tiempo y en el espacio no permite enmarcar correctamente sus causas y consecuencias, y limita en gran medida la comprensión de estas. Llamamos “régimen de incendios” al conjunto de características de los incendios en un área o ecosistema determinado y a lo largo de un periodo de tiempo, especialmente en referencia a la frecuencia, la intensidad, la estacionalidad y el tipo de incendio (tipo de propagación). Aunque los regímenes de incendios son muy diversos (de hecho, no hay dos paisajes con exactamente el mismo régimen), de manera cualitativa los grandes tipos de vegetación están relacionados con regímenes de incendios claramente contrastados (tabla 2).

La “frecuencia de incendios” se puede expresar como el número de incendios durante un periodo determinado en la zona en cuestión. Una parámetro muy interesante y relacionado con la frecuencia es el “intervalo entre incendios” (en años), que se puede expresar como media durante un periodo determinado, con su variabilidad. Este parámetro tiene mucho sentido desde el punto de vista biológico, ya que, como las unidades son años, permite comparar el régimen de incendios con parámetros vitales de los organismos (longevidad de la planta, edad de maduración, longevidad de las semillas, etc.). Por ejemplo, en zonas con un promedio de intervalos entre incendios de 5 años, difícilmente podrá sobrevivir una población de una especie no *rebrotadora* (es decir, especies en las que los individuos mueren con el fuego) que tenga una edad de maduración sexual mayor de 5 años, ya que no dará tiempo a que se produzcan semillas durante el periodo entre incendios. Esta especie solo podrá persistir en el sistema si la variabilidad alrededor de la media en el intervalo entre incendios es grande, y si tiene alguna estrategia para soportar los periodos con intervalos cortos (por ejemplo, capacidad de mantener un banco de semillas en el suelo o una elevada dispersión para

recuperar la población a partir de poblaciones vecinas).

La información sobre frecuencia e intervalo de incendios se suele obtener a partir de las estadísticas locales y los mapas de incendios que realizan los administradores del territorio correspondiente (gobiernos, ayuntamientos, gestores del parque, etc.). A partir de fotos aéreas e imágenes obtenidas por satélite (teledetección) se puede reconstruir la historia de incendios de una zona o paisaje determinado, aunque para un periodo relativamente corto (según disponibilidad de las fotos e imágenes). En algunos casos se puede obtener información de la historia de incendios con información de campo, a partir de las heridas que los incendios de superficie (de poca intensidad) dejan en los troncos de los árboles (figura 4 y figura A.3).

La *intensidad de fuego* es un parámetro puramente físico (energía desprendida por el fuego) que se mide durante el transcurso del incendio. En incendios experimentales, se pueden colocar dispositivos electrónicos para medir directamente la intensidad en el campo, así como para medir las temperaturas que el fuego alcanza. Un buen indicador del calor desprendido por el fuego es el tiempo que el sistema está por encima de una temperatura elevada (tiempo de residencia). Una forma alternativa de obtener una información similar es poniendo antes de la quema contenedores metálicos con una cantidad de agua conocida, y cuantificar el agua remanente después del paso del fuego; la cantidad de agua evaporada durante la quema es un indicador del tiempo de residencia y calor desprendido. La altura de la llama de un incendio suele ser un buen indicador de la intensidad del fuego. A escala de paisaje, las imágenes por radiación infrarroja (termografías) tomadas durante el incendio nos pueden dar una idea de la intensidad del fuego en las diferentes zonas del paisaje. La *severidad de un incendio* es, en cambio, un parámetro biológico que se refiere al impacto del fuego en un organismo o ecosistema. Se mide después del transcurso del incendio y es dependiente de la especie o ecosistema en cuestión. Por ejemplo, una medida de la severidad de un incendio en un ecosistema sería la cantidad de hojarasca que queda en el suelo justo después del paso del fuego; los incendios muy severos consumirán toda la materia orgánica del suelo, mientras que los poco severos dejarán una buena parte de la hojarasca en el suelo. Para especies concretas, el grado de afección de las copas, o la altura de la parte carbonizada, son medidas de severidad del fuego en los árboles. En arbustos, el fuego consume gran parte de la biomasa fina; el diámetro más fino en las ramas que quedan después de un incendio también indica la severidad: cuanto más grueso sea este, más severo fue el incendio para esa especie de arbusto; y cuanto más finas sean las ramas que han quedado sin consumirse, menos severo fue el incendio. Esta medida es útil cuando comparamos severidades de incendios en diferentes localidades para una misma especie, pero no entre especies diferentes. A escala de paisaje la severidad se puede medir mediante la teledetección, ya que actualmente se toman imágenes de la Tierra desde satélite con una frecuencia elevada. Existen índices que cuantifican la cantidad de verde (correlacionado con la cantidad de biomasa) de un paisaje (por ejemplo, el llamado índice de vegetación normalizado o NDVI por sus siglas en inglés). Para una zona quemada, se busca una imagen de teledetección tomada antes del incendio, y otra justo después, y se calcula el índice de vegetación de cada imagen. La diferencia en los índices entre esas dos imágenes nos proporciona un indicador de la severidad del fuego en cada píxel y, por lo tanto, la distribución en el espacio de la severidad. Este procedimiento se utiliza a veces para poder localizar zonas donde la severidad fue muy elevada y que podrían requerir medidas de gestión para evitar la erosión o acelerar la regeneración.

Otro aspecto del régimen de incendios es la “estacionalidad”. La mayor actividad de incendios se da en la estación más seca, aunque la duración e intensidad de esta estación varía según los diferentes climas y ecosistemas. Además, existen casos en los que la mayor actividad de incendios no se da en la época más seca del año; por ejemplo, en California, la estación más seca y cálida es el verano, y es cuando ocurren la mayoría de los incendios, pero es en otoño cuando se registra la mayor parte de la superficie anual quemada. Esto se debe a los fuertes vientos otoñales (vientos de Santa Ana), que propagan los incendios con gran rapidez, afectando a grandes superficies. La estacionalidad es especialmente relevante en el marco de la gestión. Las quemas, tanto tradicionales (realizadas por indígenas, pastores, etc.) como actuales para la gestión forestal, pueden variar de estación según el objetivo de las quemas, pero en general se realizan fuera de la estación más seca para prevenir que el fuego se escape de la zona deseada. Las quemas prescritas realizadas fuera de la estación en la que históricamente ocurren los incendios pueden afectar a la respuesta al fuego del ecosistema. Por ejemplo, en la Cuenca Mediterránea los incendios ocurren en pleno verano, cuando la

actividad fisiológica de muchas especies es baja. Incendios o quemas en primavera o al inicio del verano, momento en el que las plantas están más activas y con mayor contenido hídrico (lo que conlleva una mayor conductividad térmica), pueden incrementar la mortalidad de algunas especies. Por otro lado, el rebrote de estructuras subterráneas se puede ver favorecido en condiciones de elevada disponibilidad hídrica. La capacidad de germinación también puede variar entre estaciones dependiendo de la *fenología* de las especies y del estado del banco de semillas. En la Cuenca Mediterránea, los incendios y quemas de primavera también tienen un impacto importante en la fauna, ya que muchas especies nidifican en ese periodo. Todos estos aspectos se pueden ver atenuados, porque las quemas en primavera suelen ser menos intensas que en verano. En cualquier caso, todos estos efectos deben tenerse en cuenta dependiendo del objetivo de la quema prescrita (conservación de la biodiversidad, reducción de combustible, eliminación de especies, etc.) y así poder valorar de una manera apropiada sus consecuencias.

Existen diferentes tipos de incendios, según el estrato de la vegetación afectado por el fuego. Cada uno de estos tipos es característico de diferentes tipos de ecosistemas y condiciona diferentes características adaptativas de las plantas. Aunque la nomenclatura y definición de los tipos de incendios no siempre sea muy clara y varíe según los países y autores, podemos diferenciar tres grandes tipos: *incendios de superficie, incendios de copa* e *incendios de subsuelo*.

Incendios de superficie

Son incendios que se propagan por el estrato herbáceo o la hojarasca. Dependiendo de la densidad de árboles, los incendios de superficie se suelen llamar “incendios de sotobosque” (en bosques densos), “incendios de sabana” (en bosques abiertos y sabanas) o “incendios de pradera” (en praderas y llanuras sin árboles). En los sistemas con árboles e incendios de superficie, hay una discontinuidad vertical del combustible fino, de manera que el sotobosque está separado de las copas de los árboles e impide que el fuego de superficie se propague a las copas. Los incendios de superficie se dan en: 1) praderas y llanuras templadas y tropicales; 2) sabanas tropicales o subtropicales, con elevada estacionalidad y productividad; 3) pinares densos subtropicales con elevada estacionalidad y productividad (por ejemplo, el sureste de los EE UU, Centroamérica, el Caribe); y 4) bosques de coníferas de la montaña mediterránea (figura A.4). En general son incendios poco intensos pero frecuentes, y esta frecuencia limita la acumulación de combustible y mantiene la discontinuidad entre el sotobosque y las copas.

En ambientes con incendios de superficie se han seleccionado árboles cuyos troncos presentan cortezas gruesas y un estrato herbáceo compuesto por plantas rebrotadoras de elevada inflamabilidad. Gracias a la protección de la corteza, que aísla del calor a los tejidos vitales, los árboles sobreviven a los incendios. Pero, a pesar de esto, los fuegos de superficie suelen dejar marcas o heridas en los troncos; esas heridas se usan en estudios dendrocronológicos para datar los incendios y para conocer su frecuencia en esos ambientes (figuras 4 y A.3). En ecosistemas donde hay árboles que viven varios centenares de años, se han obtenido series muy largas de historia de incendios, lo que ha permitido relacionar los cambios en la frecuencia de incendios con características climáticas y de historia de usos del territorio (figuras 4 y A.3). En regiones muy pobladas desde antaño, como en la mayor parte de la Cuenca Mediterránea, existen pocos lugares con árboles viejos debido a la intensiva explotación maderera que se ha ejercido desde muy antiguo, lo que limita el uso de estos para entender la historia de incendios.

Incendios de copa

El fuego afecta prácticamente a todos los estratos de la vegetación y a toda la parte aérea de las plantas, incluyendo las copas de los árboles. Estos incendios son más intensos que los incendios de superficie. Es el régimen típico de los matorrales y bosques mediterráneos relativamente densos (figura A.5). A veces se les llama también incendios de reemplazamiento, porque la regeneración reemplaza a la vegetación previa al incendio. Sin embargo, no todos los incendios de copa son realmente de remplazamiento; en los ecosistemas donde dominan especies con rebrote epicórmico no hay un reemplazamiento, sino que los árboles permanecen casi intactos después del fuego, rebrotando desde la misma copa. En la Cuenca Mediterránea se dan incendios de copa en matorrales, maquias, coscojares, encinares, pinares de pino carrasco, etc. En los bosques boreales, los incendios también son de copa, pero con frecuencias más bajas e intensidades más

elevadas que en los ecosistemas mediterráneos. El fuego puede propagarse por la copas independientemente de la propagación por la superficie (*incendio de copa independiente*), simultáneamente por la superficie y por las copas (*incendio de copa activo*) o solo por la superficie y afectar a las copas desde la superficie (*incendio de copa pasivo*); en cualquiera de los casos, tanto la superficie como la mayoría de las copas se ven afectadas por el fuego, al contrario que en los incendios de superficie.

La intensidad, y en general también la severidad, de los incendios de copa es mayor que la de los incendios de superficie. En los ecosistemas con incendios de copa, la mayoría de plantas, incluidos los árboles, se ven fuertemente afectadas por el fuego, y la parte área de la mayoría muere. Algunas especies tendrán la capacidad de rebrotar, en general desde la base del tallo o desde órganos subterráneos (en algunas especies los troncos sobreviven y rebrotan). Otras especies morirán, y regenerarán sus poblaciones mediante una abundante germinación de semillas acumuladas en el banco de semillas (en el suelo o en la copa) durante los años entre incendios. En estos ecosistemas habitan incluso especies sin capacidad de rebrotar ni de acumular un banco de semillas persistente; en ese caso, las plantas morirán por el fuego y la recuperación dependerá de la llegada de semillas de las zonas cercanas no afectadas por incendios. La capacidad de recolonización de estas especies depende, por tanto, de su capacidad de dispersión y del tamaño y heterogeneidad del incendio. Por lo tanto, en la mayoría de los casos, no quedarán cicatrices que puedan servir para conocer y estudiar la historia de los incendios.

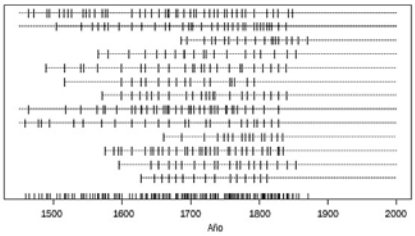
Típicamente, los ecosistemas forestales entran en una de estas tres categorías: raramente se ven afectados por incendios, viven en sistemas con regímenes de incendios de superficie o en sistemas con regímenes de incendios de copas. Existen, sin embargo, algunos ecosistemas forestales donde el régimen de incendios es de tipo “mixto”, es decir que, dependiendo de las condiciones del año (clima, cantidad de combustible, etc.), pueden tener un incendio de superficie o de copa. También, a veces, en un mismo incendio se pueden dar de manera parcheada zonas donde la copas se ven severamente quemadas y zonas donde el fuego es de superficie (a estos incendios heterogéneos a veces se los llama incendios “de aclareo”).

Incendios de subsuelo

Son incendios que no suelen generar llamas en la superficie, sino que arde el subsuelo; se da típicamente en turberas y ciénagas. Se observa tanto en zonas boreales como en zonas tropicales, e incluso en zonas mediterráneas, aunque en estas últimas las turberas son raras. Similares incendios se observan en vertederos y en escombreras de carbón, pudiendo propagarse a la vegetación colindante.

Figura 4

Ejemplo de una cronología de incendios de superficie elaborada a partir de muestras de troncos de 13 árboles (pinos) en los EE UU. Cada línea horizontal punteada corresponde a un árbol muestreado, y cada segmento vertical corresponde al año (anillo de crecimiento) donde se observó marca (cicatriz) de incendio. La existencia de estas cicatrices demuestra que estos árboles sobrevivieron a los incendios por ser poco intensos y de superficie. El periodo de estudio comprende desde 1450 hasta 2000, aunque pocos árboles se remontaban al año 1450 (550 años de edad). Nótese el cambio abrupto en el régimen de incendios: entre el inicio de la serie y 1871 (año del último incendio) el intervalo entre incendios fue de entre 3 y 11 años, mientras que no hubo ningún incendio en los últimos 130 años. Ese cambio se asocia a políticas de protección y extinción de incendios durante los últimos años en estos ecosistemas.



En general, los incendios de subsuelo son poco frecuentes, se propagan lentamente y ocurren solo en años muy secos o por desecación antrópica de las turberas. Además, pueden durar mucho tiempo (meses) y, dada la cantidad de materia orgánica que hay en las turberas, la cantidad de CO_2 vertido a la atmósfera puede ser muy significativa. Estos incendios son muy difíciles de controlar. En algunos casos, pueden llegar a zonas de

matorral o bosques y generar incendios de otro tipo; en otros casos, incendios de copa que se habían considerado extinguidos se reproducen al cabo de días o semanas debido a que se habían mantenido en el subsuelo, y fuertes vientos pueden reavivarlos. Un ejemplo emblemático de incendios de subsuelo fueron los acaecidos en 1977 en Indonesia, que afectaron a casi 10 millones de hectáreas, tanto de bosque como de turbera. Durante varios años, en la época seca se generaban incendios debido a que el fuego no se había extinguido totalmente en las turberas. Estos incendios de Indonesia se dieron como consecuencia de la desecación de las turberas por drenaje para la agricultura y el urbanismo, que hizo que estas prendieran con facilidad. Los niveles de partículas en suspensión en la península malaya superaron todas las normas sanitarias, y la visibilidad para el tráfico aéreo y marítimo quedó dramáticamente reducida. La emisión de carbono a la atmósfera de este incendio representó el mayor pico de emisiones de CO_2 jamás conocido, y correspondió entre un 13 y un 40% de las emisiones anuales de combustibles fósiles del planeta. Estos incendios de Indonesia mostraron el carácter global que los incendios forestales pueden llegar a alcanzar.

Tabla 2

Características generales de los regímenes de incendios típicos de los principales tipos de ecosistemas. Se indica de manera cualitativa la frecuencia (entre paréntesis, el intervalo aproximado entre incendios), la intensidad y el tipo de incendio.

ECOSISTEMA	FRECUENCIA	INTENSIDAD	TIPO
Selvas lluviosas	Muy baja/nula	Muy baja	De superficie
Bosques boreales	Baja (>200 años)	Elevada (baja)	De copa (y de superficie)
Sabanas tropicales	Elevada (<10 años)	Baja	De superficie
Bosques estacionales montanos	Elevada (<20 años)	Baja	De superficie
Ecosistemas mediterráneos	Intermedia (25-100 años)	Elevada	De copa
Desiertos	Baja/muy baja	Baja/muy baja	
Turberas	Baja		De subsuelo

Incendios en el mundo

Ya hemos visto que para que haya incendios se necesitan igniciones (por ejemplo, rayos), biomasa vegetal (combustible) y condiciones climáticas apropiadas (cierta sequedad) (figura 2). Rayos hay casi en todo el mundo (que a menudo ocurren en periodos secos; figuras A.1 y A.2); biomasa combustible, en casi todos los ecosistemas terrestres, y además en muchos de ellos existe un periodo de sequía más o menos corto, o tienen años secos, que proporcionan las condiciones apropiadas para un incendio. Por lo tanto, los incendios se dan en casi todos los ecosistemas del mundo (figura A.6), aunque con diferentes regímenes (tabla 2). La mayor actividad de incendios se da en zonas tropicales y subtropicales con elevada productividad y elevada estacionalidad (figura 2 y tabla 2). Es el caso de las sabanas, donde la elevada recurrencia de incendios no permite grandes acumulaciones de biomasa combustible, por lo que los incendios en estos sistemas son de baja intensidad. Las zonas con menos actividad de incendios son los desiertos y las cumbres de montañas, por la baja productividad de estos ambientes, que limita la acumulación de suficiente biomasa, y las selvas lluviosas (pluviselvas), sin estación seca. Existen ciertas zonas áridas donde hay suficiente vegetación herbácea, como por ejemplo el centro de Australia, donde los incendios también son una parte importante del ecosistema. Los ecosistemas mediterráneos están en una situación intermedia, con intervalos entre incendios de decenas de años (tabla 2 y figura 5).

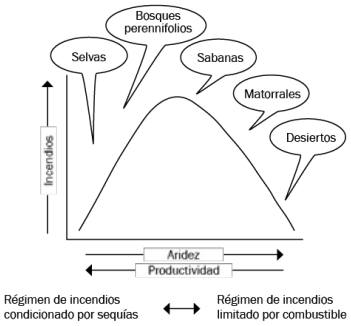
Esta gran importancia de los incendios en el mundo hace que sean uno de los procesos esenciales para entender los ciclos globales de CO_2 y nutrientes a escala global. Aunque haya incendios en muchos tipos de ecosistemas, el régimen de incendios y los mecanismos que lo determinan varían entre ellos (tabla 2). En ecosistemas productivos (por ejemplo, bosques templados, boreales, pluviselvas) la biomasa es abundante, pero las condiciones para la elevada inflamabilidad (es decir, la baja humedad) se dan con poca frecuencia. Estos ecosistemas arden con poca frecuencia, pero en un año especialmente seco pueden arder; y en ese caso, dada la elevada biomasa, lo pueden hacer con bastante intensidad (dependiendo de la intensidad de la sequía). Por lo tanto, en ecosistemas productivos, se trata de un “régimen de incendios condicionado por sequía” (parte izquierda de la figura 5). En ecosistemas secos, las condiciones apropiadas para arder (condiciones inflamables) se dan muy frecuentemente, pero es la falta de biomasa lo que dificulta la propagación del fuego. En estos ecosistemas, cuanto mayor es la productividad, menor es el efecto limitante

del combustible y, por lo tanto, mayor es la actividad de los incendios. Estos ecosistemas presentan "regímenes de incendios limitados por combustible" (biomasa; parte derecha de la figura 5). Los sistemas con regímenes de incendios limitados por combustible suelen ser sensibles a los efectos indirectos del clima, cosa que no ocurre en sistemas productivos con regímenes condicionados por sequías. Es decir, en un sistema árido con poca biomasa, una época lluviosa puede incrementar la biomasa fina y, por lo tanto, en la siguiente estación seca esa biomasa puede facilitar la propagación del fuego. La máxima frecuencia de incendios ocurre en ecosistemas fuertemente estacionales, donde cada año hay una época muy húmeda y cálida que genera mucha biomasa fina (herbácea) y una época muy seca en la que esa biomasa es consumida por el fuego. Este régimen es típico de las sabanas tropicales. El hecho de que las relaciones fuego-clima sean diferentes entre los sistemas en los que la actividad de incendios está mediada por sequías y aquellos en los que está limitada por el combustible, hace pensar que los cambios climáticos afectarán de manera diferente a cada uno de ellos.

En la Cuenca Mediterránea, la máxima actividad de fuegos se da en matorrales secos (aulagares, brezales, coscojares, etc.). La actividad de incendios disminuye hacia ecosistemas más húmedos, como los bosques perennifolios (encinares y carrascales), y aún más en los bosques caducifolios (robledales y hayedos). Del mismo modo, la actividad de incendios disminuye hacia ecosistemas más secos, como son los tomillares, espartales y las comunidades semiáridas.

Figura 5

Relación hipotética entre la actividad de incendios (en ordenadas) y la aridez o la productividad del ecosistema (en abscisas). La actividad de incendios es mínima en los extremos (por ejemplo, en selvas lluviosas y en desiertos) y máxima en condiciones donde se dan las dos condiciones, una relativamente elevada productividad y una cierta aridez, al menos en una estación del año (sabanas tropicales). En los ecosistemas más productivos (con menos aridez; hacia la izquierda), los regímenes de incendios dependen de la frecuencia de sequías; en los ecosistemas con elevada aridez (hacia la derecha), el factor limitante es la cantidad de biomasa combustible. Se indica la ubicación aproximada en el gradiente aridez/productividad de las selvas lluviosas, los bosques templados cálidos (perennifolios), las sabanas tropicales, los matorrales mediterráneos y los desiertos.



CAPÍTULO 2
Los incendios en la historia

Los incendios en la historia de la Tierra

Ya hemos mencionado que para que se inicie un fuego se necesitan tres componentes: ignición, oxígeno y combustible. Además, para que se propague, se requieren ciertas condiciones de sequía y continuidad del combustible. En nuestro planeta siempre ha habido fuentes de ignición (rayos, volcanes, etc.). El combustible apareció en el Silúrico (hace 450 millones de años) con la colonización del medio terrestre por las plantas, y estas son también la fuente de oxígeno de la biosfera. Seguramente, en la historia de nuestro planeta se han dado muchas veces las condiciones climáticas aptas para la ocurrencia de incendios, ya sea de manera generalizada o en zonas climáticas o topográficas específicas. Se han encontrado carbones fósiles (indicadores de la ocurrencia de incendios) ya desde los inicios de las plantas terrestres (Silúrico) y existe una gran acumulación de carbones fósiles durante el Carbonífero (hace 359 millones años). De hecho, durante este periodo la concentración de oxígeno llegó a valores muy elevados (aproximadamente el 31%, comparado con el 21% actual), lo que confería a la vegetación una elevada inflamabilidad, generando incendios en condiciones de humedad que actualmente serían impensables. En el Cretácico (hace 145 millones de años) también hubo un pico de elevada concentración de oxígeno que incrementó la inflamabilidad de los ecosistemas. Además, el régimen de incendios ha ido variando tanto por cambios climáticos como por cambios en la fauna (es decir, cambios en los herbívoros consumidores de combustible), y durante el Holoceno, por cambios relacionados con la actividad humana (cambios socioeconómicos, gestión de los ecosistemas, etc.).

Existen diversos procesos clave en la distribución de las especies vegetales terrestres y todo apunta a que están ligados a la recurrencia de incendios durante la historia de las plantas. Por ejemplo, actualmente se piensa que la explosión y dominancia de las angiospermas que ocurrió durante el Cretácico (hace entre 145 y 65 millones de años) fue posible gracias a la existencia de fuegos recurrentes. Hasta entonces, muchos ecosistemas estaban dominados por coníferas; la elevada concentración de oxígeno alcanzada en este periodo incrementó la actividad de los incendios y generó claros en estos bosques, que fueron progresivamente invadidos por angiospermas. Esas primeras angiospermas eran plantas pequeñas, de vida corta, a menudo herbáceas y finas, que ardían con facilidad. Esos incendios afectaron negativamente a las coníferas de la época (sensibles al fuego) pero facilitaron la expansión de las angiospermas oportunistas. Del mismo modo, la expansión y diversificación de las especies con fotosíntesis C_4 (una fotosíntesis más eficiente en condiciones tropicales y desérticas) está asociada al incremento de la actividad del fuego durante el final del Terciario (Mioceno). La gran estacionalidad climática de este periodo facilitó los incendios; estos generaron claros en los bosques que, junto con la aridez, crearon las condiciones favorables para las especies C_4. Dado que estas especies son muy inflamables, se generó un efecto de retroalimentación positiva que permitió el mantenimiento y expansión de las especies C_4 de una manera muy similar a lo que pasa actualmente en las sabanas tropicales.

Durante la transición del Terciario (65-4,6 millones de años) al Cuaternario (desde 4,6 millones de años a la actualidad) se produjo un proceso gradual de aridificación que condujo, sin lugar a dudas, a un incremento en la frecuencia de condiciones inflamables y, por lo tanto, a un incremento paulatino de la importancia de los incendios en los ecosistemas. Probablemente, durante gran parte del Terciario los incendios estuvieron relegados a las partes más secas de los paisajes y a zonas con suelos más pobres. Con la aridificación fue aumentando la proporción del paisaje susceptible a sequías y a condiciones inflamables. Durante este periodo también hubo glaciaciones y periodos interglaciares que modificaron tanto la vegetación como los regímenes de incendios (el último máximo glacial se dio hace unos 20.000 años). Estos cambios climáticos, junto con la aparición de los humanos, también durante el Cuaternario, afectaron a la megafauna, lo que tuvo consecuencias en el régimen de incendios. Durante el primer periodo del Cuaternario (el Pleistoceno, entre

2,6 millones de años y 12.000 años) existía una abundancia de megafauna herbívora (como los mamuts) que consumía gran cantidad de biomasa vegetal (a modo de ejemplo, un elefante actual, más pequeño que los mamuts del Pleistoceno, consume aproximadamente 200 kilos de vegetación al día). La extinción de esta megafauna durante la transición al Holoceno incrementó en gran medida la biomasa disponible y, junto con las condiciones más áridas del momento, favoreció la actividad de los incendios. Seguramente también se dieron similares procesos en múltiples sitios y en diferentes momentos de la historia de la vida.

A pesar de saber que diversos procesos en la historia de las plantas estuvieron mediados por incendios, la historia exacta de incendios a escala de millones de años es muy difícil de precisar, ya que sus restos (carbones) son difíciles de localizar. Además, el proceso de fosilización se da principalmente en zonas húmedas, y no en zonas secas, que son las más propensas a incendios. Por lo tanto, nuestro conocimiento de la historia de los incendios es limitado, es decir, la ausencia de carbones fósiles durante algunos periodos de la historia no demuestra la inexistencia de incendios. En cualquier caso, de lo que no cabe duda es de que los incendios han ocurrido siempre durante la historia evolutiva de las plantas y, por tanto, es de esperar que muchas hayan adquirido características y estrategias para poder vivir y reproducirse en zonas que se incendian frecuentemente.

El fuego y el origen de los humanos

El Cuaternario es el periodo de la aparición de los humanos (*Homo sapiens*). Estos se originaron en África (hace unos 200.000 años) y después se extendieron por Eurasia y Oceanía (hace unos 40.000 años) y por América (hace unos 15.000 años). El origen de los humanos está fuertemente ligado al fuego. Es probable que *Homo erectus* fuera la primera especie que controló el fuego, y este favoreció la evolución a *Homo sapiens*. Los homínidos más primitivos no sabían hacer fuego, de manera que lo conservaban (y luchaban por él) como un tesoro muy preciado (una interesante puesta en escena de esto se puede ver en la película *En busca del fuego*, dirigida por J.-J. Annaud, 1981). El momento en que aprendieron a hacer fuego todavía está en discusión, pero hay ciertas evidencias de restos de hogueras en el este de África de hace 1,5 millones de años, y evidencias más claras en el Oriente Medio de 800.000 años de antigüedad. Ingerir comida cocinada aumentó la cantidad de proteínas y carbohidratos en la dieta, así como la diversidad de alimentos (por ejemplo, efecto detoxificante al calentar la comida), y por tanto les confirió ventaja respecto al resto de homínidos que no utilizaban el fuego. Además, el cocinar forzó el desarrollo de habilidades sociales típicas de los humanos. Por ejemplo, se pasó de la recolección y consumo individual e inmediato a la recolección y posterior cocinado y consumo colectivo. Esto llevó al reparto de tareas tales como recolectar y almacenar comida, vigilar (y robar) la comida almacenada, cocinar, así como al acto social de comer y conversar alrededor del fuego. La luz del fuego permitió realizar actividades nocturnas y el uso de cavernas profundas. Todo ello repercutió en la evolución de características tanto físicas (dientes y mandíbulas menores, etc.) como sociales de los humanos. De hecho, el fuego fue un foco de cohesión social y familiar, y seguramente forzó el desarrollo de la comunicación oral y la cultura. El cocinar también permitió alargar la esperanza de vida, no solo por el mayor aporte de alimentos, sino por el hecho de que ingerir comida blanda permitió alargar la vida más allá de la época en la que la dentadura era dura y resistente. Además, al prolongar la esperanza de vida más allá de la vida reproductiva de las mujeres, permitió el cuidado y la reducción de la mortalidad de los nietos (el llamado “efecto abuela”), aumentado aún más la eficacia biológica de los humanos gracias al uso del fuego. El fuego también fue de extremada importancia como arma de defensa contra predadores y enemigos, y permitió la colonización de ambientes fríos cuando salieron de África.

Una vez adquirido el control del fuego, los humanos empezaron a utilizarlo para muchas actividades, tanto domésticas (cocinar, producir luz, calentarse) como de adquisición de recursos de su entorno. Así, a menudo quemaban el monte para conseguir brotes tiernos, cazar, generar pastos, luchar entre poblados, ahuyentar fieras, eliminar plagas, etc. El desarrollo de la agricultura también se vio favorecido por el uso del fuego; de hecho, se cree que uno de los motivos por los que la agricultura surgió y se expandió rápidamente en el Mediterráneo fue la facilidad de quemar (y por lo tanto de deforestar) estos ambientes. Las quemas practicadas por los humanos, y la fragmentación del paisaje (y del combustible) debido a la expansión de la

agricultura y las viviendas, hizo que el régimen de incendios fuera cambiando durante la historia, disminuyendo la frecuencia en algunos sitios y aumentando en otros. Estos incrementos de población y cambios de uso del suelo se dieron durante el Holoceno, en paralelo al incremento de la sequía característico de este periodo. En qué medida los cambios en el régimen de incendios son directamente debidos a la actividad humana o a los cambios climáticos es incierto; seguramente los dos factores intervinieron en el modelado del régimen de incendios de este periodo. Resulta difícil conocer, si no imposible, cómo serían nuestros paisajes y los incendios sin los humanos, porque los incendios y los humanos han coexistido durante un periodo largo que ha estado sometido a cambios climáticos. En cualquier caso, no hay duda de que desde el Neolítico ambos han ido moldeando los paisajes de la Tierra.

Uso tradicional del fuego

Actualmente se han extinguido la mayoría de las culturas tradicionales que vivían directamente a partir de los recursos naturales (culturas indígenas). Sin embargo, hay muchas evidencias que apuntan a que la mayoría hacían un uso extensivo del fuego. Quizá uno de los ejemplos mejor estudiados es el de los aborígenes australianos, ya que hasta hace poco aún quedaban pequeñas comunidades que vivían de manera tradicional. También existen pequeñas comunidades en Latinoamérica que viven de manera tradicional y utilizan el fuego. La gran abundancia de carbón en muchos suelos de la Amazonia sugiere también un uso extensivo del fuego por los indígenas de la zona.

En la mayoría de las culturas nómadas o seminómadas, el fuego se utilizaba para la gestión del paisaje y la obtención de sustento y, por lo tanto, era una herramienta de mucho valor. Se utilizaba, por ejemplo, para acorralar a la fauna y facilitar la caza, para la regeneración de pastos con el fin de atraer caza, mantener el ganado u obtener plantas deseables, para crear campamentos y eliminar enfermedades y plagas o defenderse de las fieras, para protegerse de incendios intensos, para luchar entre tribus, e incluso para generar lluvias (algunos incendios pueden generar los llamados pirocúmulos, que pueden llegar a producir lluvias). En muchos casos se generaban mosaicos en el paisaje con zonas de distintas edades posfuego para maximizar la diversidad de hábitats y, por tanto, de usos y tipos de comida. Este uso intensivo del fuego durante muchas generaciones les permitió conocer en profundidad su comportamiento, de manera que lo utilizaban con una gran habilidad, provocando fuegos poco destructivos, con las frecuencias deseadas y con objetivos muy claros. Todavía en la actualidad, tanto los indígenas australianos como muchos indígenas africanos son considerados grandes expertos en el uso del fuego, y existen proyectos para aprender de ellos. Se sabe que los indígenas americanos también utilizaban el fuego de manera extensa, a partir de diversos relatos de los primeros europeos que llegaron a América, y de hecho, muchos de los regímenes de fuego observados en los troncos de los árboles (figuras 4 y A.3) pueden responder a fuegos de superficie mantenidos por indígenas. Probablemente, muchas sabanas y praderías fueron moldeadas y mantenidas durante generaciones por los indígenas mediante el fuego.

El fuego también fue una herramienta indispensable para las culturas con agricultura itinerante. Los agricultores abrían claros en la vegetación mediante rozas, después dejaban secar la vegetación cortada y finalmente la quemaban de manera que las cenizas fertilizaban el suelo (técnica de roza y quema); posteriormente plantaban. Dependiendo de la fertilidad del suelo de la zona, la vida útil de ese cultivo variaba, pero normalmente se abandonaba a los pocos años o se rotaba (se dejaba en barbecho). La roza y quema se ha practicado en diferentes periodos de la historia en prácticamente todas las culturas, aunque actualmente se asocia principalmente a zonas tropicales. Dada la baja fertilidad de muchos suelos tropicales, la zona afectada por la quema se torna rápidamente inútil para la agricultura, por lo que los agricultores se van moviendo a nuevas localidades. Con la elevada población actual, este proceso puede afectar a grandes extensiones del paisaje y degradarlas. Los pastores de cualquier parte del mundo también han utilizado (y aún utilizan) el fuego para generar y mantener pastos.

En gran parte de los ecosistemas templados y mediterráneos, la vida sedentaria y el gran esplendor de la agricultura y la ganadería fragmentaron mucho los paisajes. Además, el uso generalizado de los montes para pastoreo, para producción de madera y recolección de leña mantuvo las zonas forestales (no agrícolas) con

cantidades de combustible bajas. En estas condiciones de paisajes con elevada densidad de población rural, la actividad de incendios era baja, tal y como pasa hoy en día en paisajes con mucha actividad rural. En ellos, muchos rayos caen en campos cultivados o en zonas con muy poca vegetación, y no generarán incendios. En las igniciones que sí generan incendios, el tamaño de estos puede ser relativamente pequeño debido a la fragmentación del paisaje. Las igniciones accidentales son relativamente bajas, ya que gran parte de la población vive de los recursos de la tierra (al contrario de lo que pasa actualmente, donde población de origen urbano vive en ambientes semirrurales). Los pastores utilizaban el fuego para generar y mantener pastos, probablemente con una frecuencia muy alta y unas intensidades muy bajas, de manera que los campos de pastoreo funcionaban como cortafuegos.

Otro aspecto que ha contribuido a que se incrementaran los incendios en nuestros paisajes, aunque de manera más puntual, es el uso del fuego como arma de guerra. Lo utilizaron las tribus primitivas en sus luchas, pero también todas las culturas posteriores hasta nuestros días. En el sur de Europa, durante los enfrentamientos entre musulmanes y cristianos (las Cruzadas) en la Edad Media se recurría frecuentemente a la táctica llamada “tierra quemada”, que consistía en quemar y arrasar el territorio del enemigo. La misma táctica se ha utilizado en muchísimos conflictos a lo largo de la historia, como en la guerra de Vietnam o en la guerra civil española, donde se quemaba el monte para expulsar a los guerrilleros que se refugiaban en las montañas (maquis), o en las recientes guerras en Oriente Medio, por mencionar solo algunos casos.

Cambios socioeconómicos

Los cambios de modelo social y económico a menudo conllevan modificaciones en la gestión del paisaje y del uso del territorio. Puesto que los incendios son procesos que se generan debido a la continuidad y conectividad espacial del combustible, pequeños cambios del paisaje a lo largo del tiempo pueden generar, en un momento determinado, un cambio abrupto en el régimen de incendios (efecto umbral en la conectividad del paisaje). A continuación mencionamos algunos ejemplos de cambios bruscos en el régimen de incendios debidos a cambios en el modelo socioeconómico.

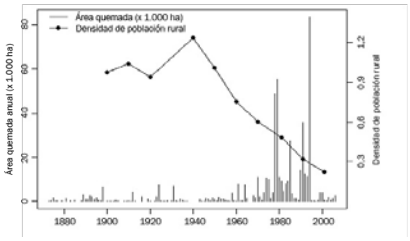
Como hemos comentado en el apartado anterior, el fuego era de gran relevancia en la gestión del territorio para los indígenas de Sudamérica. La invasión de América por parte de los europeos supuso la extinción de gran parte de la población indígena, así como de su modelo socioeconómico y de uso del paisaje. La casi desaparición del modelo de vida indígena condujo a una drástica reducción de los incendios y, en consecuencia, a un gran aumento de la biomasa vegetal y, por ende, de la fijación de carbono. La magnitud de este proceso fue tal que este incremento de la fijación del carbono se asocia a una reducción del CO_2 atmosférico a escala planetaria.

La visión europea de la naturaleza es “bosque-céntrica”. Cuando la cultura europea se extendió a las Américas, se introdujeron políticas de reducción de los incendios para la supuesta conservación de los bosques. Esas políticas de prevención y extinción de incendios fueron muy efectivas, y realmente redujeron notablemente los incendios en muchos bosques (figura 4). Sin embargo, desde el punto de vista ecológico, existen muchas evidencias que demuestran que ese fuerte cambio en el régimen de incendios no fue muy acertado. Son muchas las decisiones que a lo largo de la historia se tomaron con buena voluntad pero tuvieron consecuencias negativas, como la eliminación de los incendios en algunos ecosistemas. Podemos citar el caso de los bosques en los que dominaban los incendios frecuentes de superficie; la decisión de eliminarlos generó una elevada acumulación de combustible que, al arder (algunos incendios son inevitables), provocan incendios de copa de elevada intensidad que afectan severamente a las especies del ecosistema. Además, en otros casos, la densa vegetación del sotobosque impedía la regeneración de algunas especies de plantas o la presencia de ciertas especies de fauna amantes de los espacios abiertos. Como respuesta a esta problemática, en muchos ecosistemas se están implantando programas de quemas prescritas que intentan imitar los incendios de superficie de antaño. Un claro ejemplo de estos cambios se dio en el Sequoia National Park (California). Las secuoyas gigantes de California (*Sequoiadendron giganteum*) son una especie excepcional y de gran interés, por ser organismos milenarios y de enorme tamaño (el organismo vivo más grande de la Tierra). En 1890 los bosques de secuoya fueron declarados parque nacional con la máxima

protección, incluyendo la supresión de los incendios. Después de un centenar de años con esa política, se observaron dos problemas de conservación: 1) no había reclutamiento de nuevos individuos de secuoya, porque la acumulación de hojarasca era muy elevada e impedía el establecimiento de las *plántulas*; y 2) cuando había un incendio (algunos son inevitables), las intensidades eran elevadas y afectaban negativamente a las secuoyas adultas y a otras especies del bosque. Para solucionar esos problemas, actualmente se realizan dentro del parque nacional quemas prescritas del sotobosque, y no siempre se extinguen los incendios naturales, en un intento por simular un régimen de incendios apropiado para la conservación de las secuoyas.

Esta idea errónea de que para conservar la naturaleza se han de eliminar los incendios no es exclusiva del oeste norteamericano, sino que se ha utilizado en muchas partes del mundo; actualmente hay muchas iniciativas de reintroducción de incendios para la conservación. También hay que mencionar que, en otras zonas, los incendios prescritos se han forzado a frecuencias muy elevadas con la finalidad de reducir la cantidad de combustible, lo que ha provocado consecuencias negativas para la biodiversidad. Lo importante, y no siempre fácil, es conocer el régimen de incendios sostenible y apropiado para la conservación; este régimen varía según el ecosistema en cuestión dependiendo de las características de las especies.

FIGURA 6
Superficie anual afectada por incendios forestales (en miles de ha, desde 1873 hasta 2006; en barras verticales) y evolución de la densidad de población rural (dedicada a la agricultura o ganadería, en habitantes/ha; en línea continua y símbolos negros), en la provincia de Valencia (costa este de España).



Las sociedades modernas han sufrido cambios socioeconómicos recientes con implicaciones en el paisaje y en los incendios. Por ejemplo, con la industrialización y la modernización de la sociedad, en muchos países de la Cuenca Mediterránea se produjo un cambio drástico en el paisaje, sometido hasta entonces a una gran presión agrícola y ganadera y a un uso intensivo de los montes. El abandono de la agricultura y la ganadería durante el final del siglo XX llevó a un incremento en la cantidad y continuidad del combustible. La proliferación de plantaciones de árboles (especialmente coníferas) para la producción de madera o para la conservación de cuencas hidrográficas, así como las políticas de prevención y extinción de incendios, contribuyeron a este incremento de combustible inflamable. Este cambio drástico, junto con el incremento de igniciones inherente al aumento de la densidad de población, y aderezado con el incremento de la temperatura producto del efecto invernadero, han generado durante los últimos años un aumento del tamaño y la frecuencia de los incendios en muchos de los paisajes de la Cuenca Mediterránea. Este aumento se produjo a pesar del incremento paralelo en los esfuerzos de control y extinción de fuegos. En España, el punto de inflexión se dio alrededor de los años setenta (figura 6), aunque en otros países los cambios se dieron en otros periodos. El colapso de la Unión Soviética es otro ejemplo de cambio socioeconómico, este más reciente (en los años noventa), que tuvo implicaciones en el paisaje y los incendios. Igual que en la Cuenca Mediterránea, después de la caída de la Unión Soviética se despoblaron muchas zonas rurales y se redujo notablemente el pastoreo y el uso del monte, con un consecuente incremento abrupto de los incendios. Estos procesos de cambios socioeconómicos con implicaciones en el régimen de incendios se repiten en muchos lugares del mundo.

¿Regímenes naturales o antrópicos?

El régimen de incendios es muy variable a escala espacial y está especialmente ligado a las variaciones en el

clima y la estructura de la vegetación (figuras 2 y 5). Cada ecosistema presenta un régimen de incendios característico, definido principalmente por el rango de frecuencias, intensidades, estacionalidad y tipo de incendios (tabla 2). A este rango típico de cada ecosistema lo podemos llamar el régimen de incendios natural o histórico, aunque este término resulta a veces un poco confuso. Primero, hay quien lo utiliza para referirse al régimen de incendios que había antes de los humanos; eso fue hace mucho tiempo, y las condiciones climáticas eran diferentes a las actuales, por lo que trasladar el régimen de incendios de ese momento a la actualidad tendría poco sentido. Otras veces se utiliza como régimen de incendios natural al que había con las culturas indígenas y prehistóricas, o antes de la industrialización; pero en diferentes culturas y durante diferentes momentos de la historia, se ha utilizado el fuego de formas distintas, y no siempre de modo sostenible. Definir una línea temporal que separe lo que es natural de lo que no, no es fácil. Otro problema de las definiciones basadas en el pasado es el de las plantas invasoras: con la gran presión de plantas invasoras que existe actualmente en los sistemas naturales, es posible que algunos de los regímenes de incendios del pasado sean poco sostenibles ecológicamente, porque pueden facilitar la entrada de invasoras que antaño no estaban presentes. En otros casos, se define régimen de incendios natural a aquel provocado por rayos; con un uso tan extensivo e intensivo del territorio como el actual, esta definición tiene poco sentido, ya que muchos rayos caen en zonas agrícolas o urbanas y no provocan incendios, o cuando los provocan, están más limitados en tamaño que antes de la existencia de estos usos, o son apagados rápidamente. Todo ello sin mencionar que la presión humana está cambiando el clima y quizá también el régimen de rayos.

Aquí utilizamos el concepto de régimen de incendios natural (o histórico) como el régimen de incendios que es sostenible para la conservación del ecosistema y su biodiversidad; ese régimen sostenible puede cambiar con el clima.

Como hemos visto en los apartados anteriores, la humanidad ha modificado el régimen de incendios, a veces aumentando su frecuencia, a veces disminuyéndola, dependiendo del sitio y del momento histórico. Algunas veces estos cambios han sido sostenibles, y otras no. Actualmente, los regímenes de incendios están muy alterados por la actividad humana, y en algunos ecosistemas están fuera del rango de sostenibilidad, pero el grado de desviación respecto al régimen sostenible varía en gran manera (tabla 3). En los ecosistemas saturados de igniciones naturales (por ejemplo, en las sabanas africanas la incidencia de rayos es muy elevada), la influencia de las igniciones humanas es pequeña; en algunas sabanas puede haber un efecto antrópico de disminución de la actividad de los incendios debido a la elevada presión de pastoreo. En cambio, en los bosques tropicales húmedos y en las selvas lluviosas, como en el Amazonas o en Borneo, donde los incendios naturales eran muy raros o ausentes, la deforestación incrementa en gran medida la inflamabilidad del sistema, así como las igniciones y, en consecuencia, los incendios. En estas condiciones los incendios pueden ser devastadores, y provocar la destrucción del ecosistema y una gran pérdida de biodiversidad. Se ha de tener en cuenta que no son los incendios la causa última de la destrucción de las selvas, sino la deforestación, que en teoría sería posible atajar. Los ecosistemas mediterráneos son muy atractivos para la gente (clima muy benigno) y en ellos hay grandes concentraciones urbanas, lo que conlleva un incremento de las igniciones y de la frecuencia de incendios. Como veremos más adelante, muchas plantas mediterráneas están adaptadas a los incendios, aunque no a cualquier régimen de incendios; recurrencias muy elevadas pueden causar importantes problemas en el ecosistema (cambios en la estructura y composición de las especies, entrada de invasoras, degradación, etc.). Por el contrario, en algunos bosques de coníferas de montaña, a menudo las políticas de supresión de fuegos han sido exitosas (figura 4); pero la reducción de la frecuencia de incendios ha provocado una importante acumulación de biomasa y, cuando arden, lo hacen con mucha más intensidad. Es decir, los cambios en la gestión han provocado el cambio de un régimen de incendios frecuentes, poco intensos y de superficie, a incendios poco frecuentes, muy intensos y de copa. Los incendios son poco frecuentes en los sistemas boreales, determinados principalmente por años muy secos. A pesar de que estos sistemas tienen muy pocas adaptaciones a los incendios, la frecuencia de los periodos secos es lo suficientemente baja como para que los sistemas se puedan recuperar por sí solos. El efecto de la actividad humana en los incendios de los ecosistemas boreales se debe principalmente al calentamiento global, que incrementa la frecuencia de periodos secos y la amplitud temporal de estos. Un elevado incremento de fuegos puede llevar a estos sistemas a la insostenibilidad y a que se transformen en pastizales.

Ya hemos comentado anteriormente cómo la desecación antrópica de las turberas tropicales, con su gran acumulación de materia orgánica, incrementa la frecuencia y duración de los incendios de subsuelo, y estos pueden tener un elevado impacto en el incremento de emisiones de CO_2. En las zonas áridas, la influencia humana en los incendios es relativamente baja, aunque, en algunas zonas, la expansión de plantas invasoras puede aumentar la frecuencia e intensidad de los incendios.

TABLA 3
Efecto de las actividades humanas en los regímenes de incendios de los principales ecosistemas (para una descripción del régimen de incendios natural, véase la tabla 2).

ECOSISTEMA	EFECTOS DE LA ACTIVIDAD HUMANA
Selvas lluviosas	La deforestación y la agricultura itinerante conllevan el incremento de incendios y la destrucción de las selvas. El calentamiento global acentúa este proceso
Bosques boreales	El calentamiento global incrementa la frecuencia de incendios de elevada intensidad
Sabanas tropicales	Poco efecto. En algunas zonas el pastoreo reduce incendios e incrementa la vegetación leñosa; en otras, las plantas invasoras modifican la cantidad y distribución de combustible
Bosques estacionales montanos	La supresión de incendios conlleva incendios de copa poco frecuentes pero de elevada intensidad, mucho más destructivos
Ecosistemas mediterráneos	La elevada densidad de población incrementa las igniciones y la frecuencia de incendios. En algunas zonas, la elevada recurrencia de incendios facilita la entrada de especies invasoras
Desiertos	Poco efecto. Incremento de incendios en zonas con introducción de invasoras inflamables
Turberas	El drenaje y la desecación aumentan la frecuencia y duración de los incendios. Generan elevadas emisiones de CO_2 a la atmósfera

Por lo tanto, los humanos estamos modificando en todo el planeta el régimen de incendios (tabla 3); en algunas zonas las modificaciones están dentro del rango de sostenibilidad; en otras, no. Tradicionalmente ha preponderado la idea de que la gestión del monte debía evitar la existencia de fuegos, y se asignaba una gran cantidad de recursos a la extinción y supresión de los incendios. Actualmente, ya sabemos que ni es posible evitar totalmente los incendios ni es aconsejable, porque hay algunos regímenes que son naturales y sostenibles. En un mundo tan densamente habitado como el nuestro, la gestión de los ecosistemas y los paisajes es fundamental para mantener los regímenes de incendios dentro de los rangos aceptables. La gestión ha de conseguir moldear los regímenes de incendios para que sean sostenibles, no solo para las infraestructuras humanas, sino también para la biodiversidad. Ciertamente esto no es fácil, pero debe ser el objetivo a seguir en la gestión de los ecosistemas.

CAPÍTULO 3

¿Cómo sobreviven las plantas a los incendios?

El fuego ejerce un impacto muy fuerte en las plantas. Quizá es el proceso natural de mayor impacto en ellas (comparado con tormentas, huracanes, herbívoros, sequías, etc.), ya que puede destruir la mayoría de sus tejidos aéreos en muy poco tiempo. Las plantas que viven en ambientes con incendios frecuentes han adquirido, a lo largo de la evolución, una serie de rasgos que les permiten persistir (es decir, sobrevivir y reproducirse) en esos ambientes con incendios recurrentes; estos rasgos, por lo tanto, tienen un *valor adaptativo*. Los principales rasgos son los relacionados con la supervivencia de los individuos (la capacidad de rebrotar y la presencia de cortezas muy gruesas), con el reclutamiento posfuego (la serotinia, la germinación estimulada por calor o por humo y la floración posfuego) y con la inflamabilidad.

El rebrote

La capacidad de rebrotar después de que la planta haya sido completamente afectada por una perturbación define lo que llamamos plantas rebrotadoras, y es una característica fundamental para la persistencia en ambientes con incendios frecuentes. El rebrote consiste en la aparición de nuevos tallos a partir de yemas protegidas, a menudo durmientes (inactivas). Este rasgo confiere persistencia no solo a las poblaciones, sino también a los individuos, ya que una parte de la planta (típicamente la subterránea) no muere (figura A.7). El rebrote se puede dar desde yemas situadas en diferentes órganos de las plantas; los principales órganos a partir de los cuales se dan el rebrote son:

- El tronco o copa (rebrote epicórmico): algunos árboles tienen la capacidad de rebrotar desde yemas situadas en el tronco o la copa (protegidas por cortezas gruesas), de manera que la regeneración de la copa es muy rápida. Como ejemplo de árboles con rebrote epicórmico podemos mencionar algunas especies de *Quercus* (*Q. agrifolia* en California y *Q. suber* [alcornoque] en el oeste de la Cuenca Mediterránea), el pino canario (*Pinus canariensis*) y muchas especies de eucaliptos. En general, está ligado a tener cortezas gruesas que protegen las yemas (*Quercus*) o tener las yemas más hundidas que la mayoría de las especies (eucaliptos). En sabanas neotropicales (el cerrado brasileño) existe una elevada diversidad de especies con cortezas gruesas y rebrote epicórmico.
- El cuello de la raíz: rebrote a partir de yemas situadas en la zona de transición entre el tallo y la raíz, sin que exista una estructura especializada para ello.
- El lignotubérculo: engrosamiento basal y de origen ontogenético (aparece ya en plantas jóvenes) especializado en la acumulación de yemas y sustancias de reserva (por ejemplo, almidón). Es común en algunas especies de brezos mediterráneos (*Erica*) y en algunos eucaliptos australianos, entre otros muchos ejemplos.
- El xilopodio: similar a los lignotubérculos, pero en general no tiene sustancias de reserva.
- El rizoma: yemas situadas en los rizomas, y por lo tanto protegidas por el suelo.
- La raíz: yemas situadas en la raíz, también protegidas por el suelo.
- El ápice: rebrote a partir de la yema apical del tallo. No aparecen nuevos tallos a partir de yemas durmientes, sino que la yema apical no se ve afectada gracias a la protección ejercida por las bases foliares, y continúa creciendo. Es típico de las palmeras y otras monocotiledóneas arborescentes.
- El bulbo: rebrote a partir de los bulbos subterráneos. Típico de muchas liliáceas y amarilidáceas (geófitos bulbosos). En general, tampoco aparecen nuevos tallos, sino que las yemas originales sobreviven el paso del fuego bajo el suelo y, posteriormente, rebrotan.
- La base de las hojas: en monocotiledóneas (por ejemplo, en gramíneas) perennes, la elongación de la hoja se hace desde su base, y por lo tanto en la base está el tejido más joven. De esta forma, si los incendios (u otras perturbaciones, como el pastoreo) no destruyen toda la hoja, puede regenerar a partir de la base.

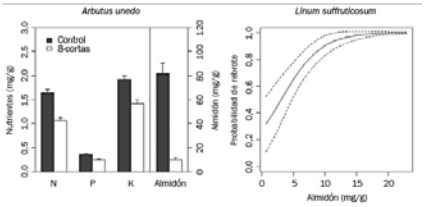
En especies leñosas rebrotadoras, ya desde el estadio de plántulas se empiezan a acumular sustancias de reserva (fundamentalmente almidón; figura 7), sobre todo en las raíces. De manera que, desde el inicio, las especies rebrotadoras invierten más recursos en estructuras subterráneas que las especies no rebrotadoras, que invierten menos en raíces y más en la parte aérea (en crecer). En consecuencia, existe una tendencia a que las plántulas y plantones de especies rebrotadoras crezcan en altura más lentamente que en especies no rebrotadoras. No obstante, en condiciones posfuego, las especies rebrotadoras crecen mucho más rápido que las no rebrotadoras, debido a que las primeras ya tienen un sistema radicular bien formado, mientras que las no rebrotadoras tienen que germinar y desarrollarse a partir de semillas. En algunas plantas rebrotadoras se ha observado un bajo cuajado de semillas (alto porcentaje de semillas abortadas) en los frutos. Este hecho se ha relacionado con que, debido a la elevada longevidad de los tallos, se podría acumular un elevado número de mutaciones somáticas. Pero aún no existe una demostración clara de este proceso y, de hecho, hay especies fuertemente rebrotadoras que presentan un alto cuajado de semillas.

La capacidad de rebrotar no es un rasgo exclusivo de los ecosistemas con incendios recurrentes, sino que se observa incluso en muchas especies que viven en comunidades que raramente arden (por ejemplo, selvas tropicales lluviosas, ecosistemas templados fríos, zonas desérticas, etc.). Además es un rasgo muy ancestral que se observa en muchas especies antiguas (por ejemplo, en helechos y coníferas primitivas), aunque en algunos casos se haya adquirido secundariamente en especies que viven en ambientes con incendios recurrentes (por ejemplo, en algunos pinos). La creencia tradicional de que los incendios eran un factor relativamente nuevo, junto con la omnipresencia de la capacidad de rebrote, ha contribuido a considerar al rebrote no como una *adaptación al fuego*, sino como una adaptación a otras (y diversas) perturbaciones frecuentes durante la historia (fuertes vientos, herbivoría, sequías). Sin embargo, lo que conocemos actualmente sobre la larga historia de los incendios en la Tierra sugiere que el fuego también debe haber contribuido a moldear el rebrote, al menos en algunos linajes. De hecho, la capacidad de rebrotar es un rasgo bastante complejo, ya que hay diferentes mecanismos y diferentes localizaciones de las yemas, y cada tipo puede tener un origen distinto y estar relacionado con diferentes presiones de selección. En algunas especies la capacidad de rebrotar puede estar relacionada con la presencia de vientos recurrentes o con la capacidad de colonizar espacios abiertos (presencia de rizomas). Pero hay algunos tipos de rebrote en los que no hay duda de que su origen está relacionado con los incendios. Por ejemplo, algunas especies rebrotan a partir de yemas hundidas o protegidas por cortezas muy gruesas; no hay duda de que la selección de este rasgo está relacionada con la protección frente a las elevadas temperaturas producidas por los incendios. Los lignotubérculos son estructuras casi exclusivas de especies de ambientes sometidos a incendios recurrentes (sabanas, ecosistemas mediterráneos). Además, muchas plantas rebrotadoras almacenan grandes cantidades de sustancias de reserva en las raíces para poder regenerar rápidamente la biomasa aérea; esto supone un gran coste, que para plantas leñosas parece innecesario solo como respuesta a la herbivoría, ya que esta solo afecta a una parte del tejido fotosintético. Un caso curioso es el de Chile, donde hay muchas especies con capacidad de rebrote, incluso especies con estructuras especializadas para el rebrote como lignotubérculos o xilopodios, y los incendios son históricamente muy poco frecuentes, incluso en la zona de clima mediterráneo. La falta de incendios naturales se explica como consecuencia de la ausencia de rayos durante el verano a causa del efecto “sombra” que ejercen los Andes al bloquear las tormentas estivales. Por lo tanto, la presencia de estructuras especializadas para el rebrote en Chile parece ser un anacronismo evolutivo de la época anterior al levantamiento de los Andes, cuando los incendios serían más relevantes. Así pues, es cierto que el rebrote no se puede asumir como una adaptación a los incendios en todas las especies que lo poseen, pero no hay duda de que ciertos tipos de rebrote y en algunos linajes son producto principalmente de una historia evolutiva con incendios recurrentes.

El rebrote a menudo se considera un rasgo binario, es decir, hay especies que rebrotan y otras que no. Pero, aunque esto es bastante acertado, existe cierta variabilidad en la capacidad de rebrotar. Esta variabilidad puede encontrase tanto entre poblaciones de la misma especie (poblaciones rebrotadoras y poblaciones no rebrotadoras) como dentro de una población (no todos los individuos rebrotan). Por ejemplo, *Erica coccinea* (en Sudáfrica), *Banksia marginata* (en Australia), *Juniperus oxycedrus* (en la Cuenca Mediterránea) y algunas especies de manzanitas (*Arctostaphylos*, en California) tienen tanto poblaciones

rebrotadoras con lignotubérculo como poblaciones sin capacidad de rebrote (sin lignotubérculo). También hay especies poco rebrotadoras, de manera que rebrotarán o no dependiendo de los recursos acumulados (cantidad de almidón) o de la intensidad del fuego; por lo tanto, podemos encontrar en una zona determinada que solo rebrota un porcentaje de los individuos (figura 7, gráfico de la derecha). En algunos casos, plantas poco rebrotadoras pueden empezar a rebrotar después del incendio, pero pueden morir durante el primero año posfuego si las condiciones no son apropiadas (por ejemplo, sequía). En otras ocasiones, algunas plantas, a pesar de rebrotar después del fuego, se ven debilitadas por él, y son más propensas a enfermedades (por ejemplo, hongos), lo que les puede llevar a morir al cabo de varios años después del fuego. En algunas especies la capacidad de rebrotar se pierde con la edad o el tamaño (por senescencia). Por lo tanto, aunque el rebrote se puede considerar como un rasgo binario para muchas especies, puede existir cierta variabilidad en los individuos.

FIGURA 7
Relación entre la capacidad de rebrotar y la disponibilidad de reservas. Izquierda: concentración de nitrógeno (N), fósforo (P), potasio (K) y almidón (mg/g) en el lignotubérculo del madroño (*Arbutus unedo*) en plantas control (sin ningún tratamiento, barras grises) y en plantas cortadas experimentalmente ocho veces seguidas (barras blancas); se observa cómo el rebrote consume nutrientes, en especial almidón. Derecha: probabilidad de rebrote un año después de una perturbación en el lino blanco (*Linum suffruticosum*) dependiendo de la concentración de almidón en las raíces previa a la perturbación.



La capacidad de rebrotar se puede medir cualitativamente (especies con o sin capacidad de rebrotar) a partir de observaciones de campo pocos meses (o un año) después de un incendio. Una manera más cuantitativa es contar el porcentaje de individuos que rebrotan; aunque parece fácil, es necesario saber el número de individuos que no rebrotan, y eso no es siempre evidente después de un incendio. Las quemas experimentales y las prescritas pueden ayudarnos, ya que nos permiten marcar los individuos antes de la quema y observar posteriormente la respuesta. La magnitud o potencia del rebrote se puede cuantificar con el número de tallos que salen (indicador del tamaño del banco de yemas) y con el tamaño de estos o con la biomasa total rebrotada.

El reclutamiento posfuego

La capacidad de reclutar nuevos individuos después de un fuego es otra característica que confiere persistencia a las poblaciones en ambientes con incendios recurrentes; las especies que poseen esta característica se denominan especies *reclutadoras* (o germinadoras) posfuego. Esta estrategia es muy común en ambientes mediterráneos y bosques templados cálidos, pero mucho menos en otros ecosistemas. Aunque muchas de estas plantas producen semillas cada año, la mayoría no germinan inmediatamente, sino que se acumulan en un banco de semillas (en el suelo o en la copa) resistente al calor del fuego, y germinan tras el paso del fuego dando lugar a los nuevos individuos. De hecho, el fuego puede estimular la germinación mediante varios mecanismos, según las especies:

1. El calor puede romper la *dormición* de las semillas del banco del suelo y estimular así la germinación (“germinación estimulada por el calor”; figura 8, gráfico de la izquierda). Se da principalmente en especies con semillas duras e impermeables al agua como en la mayoría de las leguminosas y cistáceas. En California es típico de los *Ceanothus* (arbustos, algunos de ellos conocidos como lirios de California; ramnácea), las manzanitas (*Arctostaphylos*; ericácea) y del famoso *chamise* (*Adenostoma fasciculatum*; rosácea). Las

elevadas temperaturas de verano en el suelo desnudo (claros en la vegetación) también pueden estimular la germinación de un porcentaje del banco de semillas, si bien normalmente un porcentaje bastante bajo; además, si no ocurre un incendio u otra perturbación, el espacio y los recursos son muy limitantes para las plántulas. Son las altas temperaturas de los incendios las que rompen la dormición de la mayoría de las semillas del banco y estimulan, en gran manera, la germinación. Dada la elevada disponibilidad de espacio y recursos en condiciones posfuego, esa estimulación de la germinación implica un gran pulso de reclutamiento.

2. En algunas especies, los productos químicos resultantes de la combustión durante el incendio estimulan la germinación de las semillas del banco del suelo y/o el crecimiento de las plántulas. Se da principalmente en especies con semillas permeables al agua, como por ejemplo en muchas especies de labiadas (figura 8, gráfico de la derecha). Estos productos químicos de la combustión se encuentran tanto en el humo como en el carbón vegetal, aunque, para simplificar, a menudo hablamos de especies con “germinación estimulada por humo” para referirnos a esta estimulación química. De la inmensidad de compuestos que hay en el humo, hasta el momento se han aislado muy pocos que realmente estimulen la germinación (derivados del butenolide y de la cianohidrina y óxidos de nitrógeno). Para que la germinación estimulada por humo sea considerada adaptativa en ambientes con incendios, las semillas deben también soportar el calor de los incendios, ya que, como la mayoría de las semillas se localizan en el suelo a poca profundidad, durante un incendio las semillas reciben tanto humo como elevadas temperaturas. Hay especies en las que se observa experimentalmente un incremento de germinación con humo, pero las semillas no resisten el calor y, por lo tanto, en condiciones naturales la mayoría de las semillas morirán (no germinarán). Existe otro mecanismo (diferente del calor y el humo) por el cual el fuego podría estimular la germinación, pero de manera indirecta: eliminaría compuestos del suelo que inhiben la germinación. Sin embargo, este mecanismo es aún muy poco conocido.

3. Las especies *serótinas* son aquellas que forman un banco de semillas aéreo, de forma que el calor del fuego estimula la dispersión de las semillas. Estas especies, aunque produzcan semillas cada año, no las liberan anualmente, sino que las van acumulando en la copa (al menos una parte de la producción anual), encerradas en estructuras leñosas llamadas frutos o conos serótinos (figura A.8). El calor del fuego abre las estructuras serótinas y permite la dispersión de las semillas. Estas semillas no tienen dormición y germinan rápidamente después de ser dispersadas. En las especies serótinas no todos los conos tienen por qué ser serótinos, ni los conos serótinos permanecen cerrados toda la vida de la planta. Es decir, hay diferentes grados de serotinia dependiendo del porcentaje de conos serótinos de la planta y del número de años durante los cuales se mantienen cerrados. Esta variabilidad en la serotinia se debe a que tiene un coste de mantenimiento (mantener los conos y las semillas vivas); además, existe una pérdida de viabilidad de las semillas con el tiempo trascurrido en las piñas. Diferentes regímenes de incendios (especialmente en lo que hace referencia al intervalo entre incendios y su variabilidad temporal) seleccionan diferentes niveles de serotinia, es decir, existen diferentes óptimos de serotinia dependiendo del régimen de incendios. La serotinia (o el serotinismo) se da en árboles y arbustos que viven en ecosistemas con incendios de copa; es común en Sudáfrica y Australia, y más raro en el hemisferio norte, donde es casi exclusivo de los pinos (tabla 5) y algunas otras coníferas (algunos *Cupressus*, *Tetraclinis*, *Sequoiadendron*). La serotinia de las especies sudafricanas suele ser baja, es decir, de pocos años (menos de 4), mientras que en muchas especies australianas puede ser de más de 10 años. En los pinos y otras coníferas es muy variable dependiendo de la especie y las condiciones, pero abarca desde pocos años hasta más de 20 (aunque estos valores elevados se dan en un porcentaje pequeño de piñas).

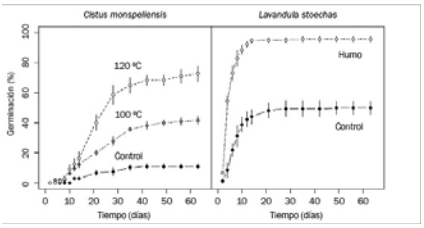
En general, las especies reclutadoras posfuego requieren del paso del fuego para una masiva germinación. Por ejemplo, en algunos ecosistemas mediterráneos (como en California), hay una abundante flora de especies anuales que reclutan exclusivamente después del incendio, y permanecen en el banco durante años hasta el próximo incendio. Otras muchas especies tienen capacidad de reclutar con y sin fuego, ya que puede haber cierta heterogeneidad en el banco de semillas (por ejemplo, algunas semillas sin dormición, algunos

conos no serotinos, etc.). Pero este reclutamiento independiente del fuego suele ser muy tímido, en claros de la vegetación. Por tanto, a largo plazo, la relevancia del reclutamiento en claros suele ser mucho menor que el reclutamiento masivo y extendido que se da después del incendio.

En especies reclutadoras, gracias a la estimulación de la germinación por el fuego, las poblaciones se restablecen rápidamente en los espacios abiertos generados por los incendios, y aumentan el tamaño poblacional respecto a las condiciones previas al incendio. El hecho de que aumente la población con incendios recurrentes hace que a menudo se las llame plantas *pirófitas* (favorecidas por el fuego). En los ambientes posfuego hay inicialmente poca competencia y una elevada disponibilidad de recursos que facilita el reclutamiento de nuevos individuos. Debido a que los individuos que se queman se ven favorecidos (dejan más descendencia), muchas especies han adquirido características que les confieren elevada inflamabilidad. De hecho, al comparar entre especies, existe una correlación positiva entre la inflamabilidad y la capacidad de reclutar después de los incendios, de tal manera que las especies reclutadoras tienden a ser más inflamables que las que no reclutan después de incendios. Esta capacidad de reclutar rápida y prolíficamente nuevos individuos después de un incendio es casi exclusiva de los ecosistemas mediterráneos, y no hay duda de que se ha adquirido gracias a la presión de selección generada por fuegos recurrentes. Además, el hecho de que sean plantas poco longevas y que rápidamente produzcan descendencia les confiere una gran capacidad para adquirir nuevos rasgos y, por lo tanto, de diversificar, lo que explica que muchos de los puntos calientes de biodiversidad del mundo sean zonas con incendios frecuentes. En la Cuenca Mediterránea, la diversificación de muchos linajes de especies reclutadoras puede estar ciertamente ligada a los fuegos recurrentes, como podría ser el caso de las cistáceas y de algunos linajes de leguminosas y labiadas, entre otras. Esta relación entre diversidad e incendios es aún más evidente en otras zonas de clima mediterráneo, como en las de Sudáfrica o de Australia.

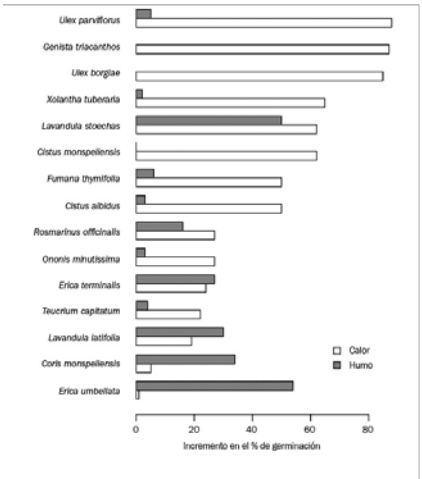
La serotinia constituye uno de los ejemplos más claros de adaptación al fuego, ya que es exclusiva de ambientes con incendios recurrentes, y su origen es difícil de explicar como respuesta a otras presiones de selección. Sin embargo, hay que tener en cuenta que si los incendios son muy frecuentes, con un intervalo entre fuegos más corto que el periodo necesario para que se produzca una suficiente cantidad de conos serótinos, estas especies son incapaces de reproducirse. Por el contrario, si los incendios son demasiado poco frecuentes, los conos pueden acabar abriéndose espontáneamente, pero el reclutamiento será muy bajo (sin incendio hay poco espacio y elevada competencia para el reclutamiento) y los individuos pueden acabar muriendo sin dejar apenas descendencia. Por tanto, este es un claro ejemplo de que las especies no están adaptadas al fuego *per se*, sino a un régimen de fuegos determinado (por ejemplo, las especies serótinas están adaptadas a incendios de copa con intervalos entre incendios mayores a la edad de maduración y menores a la edad de senescencia). Esta característica constituye una cierta desventaja frente a las especies que acumulan banco de semillas en el suelo, ya que el banco en el suelo puede perdurar después de que la planta haya muerto. La serotinia, sin embargo, parece ser eficiente como estrategia reclutadora en zonas con suelos pobres en nutrientes. La explicación puede ser que las condiciones de baja fertilidad conllevan la producción de pocas semillas, y la serotinia podría ser una estrategia útil para la protección contra la depredación hasta el momento en que el suelo ya está preparado para la germinación (después del fuego). El elevado número de semillas producidas en especies que viven en suelos fértiles podría hacer pensar que las ventajas de tener un banco de semillas longevo en el suelo compensan a las perdidas por depredación de semillas, pero estos balances aún no se han estudiado con detalle.

FIGURA 8
Ejemplos experimentales de germinación estimulada por el fuego. Proporción de semillas germinadas en el jaguarzo (*Cistus monspeliensis*; izquierda) sin ningún tratamiento (control) y en semillas sometidas durante cinco minutos a 100 y a 120 °C (germinación estimulada por calor) y en el cantueso (*Lavandula stoechas*; derecha) sin ningún tratamiento (control) y en semillas sometidas a un tratamiento de humo (germinación estimulada por humo).



Las observaciones de campo después de incendios nos pueden informar de la capacidad de reclutar de las especies después del paso del fuego. En algunas especies, el efecto es tan espectacular que se observa un reclutamiento masivo y generalizado después del fuego. Pero para entender mejor la magnitud de la estimulación y poder comparar entre diferentes especies o localidades, es conveniente realizar experimentos en laboratorio. Estos experimentos también nos permiten simular las condiciones durante incendios de diferente intensidad. Se realizan poniendo a germinar semillas en condiciones “control” (sin ningún tratamiento relacionado con el fuego) y semillas que han sido sometidas a diferentes tratamientos de calor o de humo. Los experimentos de calor se suelen llevar a cabo en hornos con regulación de temperatura, y exponiendo las semillas a diferentes temperaturas (por ejemplo, 60, 80, 100, 120, 150 ºC) durante distintos tiempos de exposición (1, 5 o 10 minutos).

FIGURA 9
Incremento en el porcentaje de germinación en semillas sometidas a tratamientos de calor (barras blancas) o de humo (barras grises) respecto a semillas no sometidas a ningún tratamiento, para 15 especies mediterráneas (este de la península ibérica).



Existen diferentes metodologías para estudiar el papel de los compuestos químicos producto de la combustión en la germinación, por ejemplo, someter las semillas a una solución de acuosa de humo o mediante la aplicación directa de humo en aerosol. En general, para producir el humo se suelen utilizar hojas de la vegetación dominante de donde vive la especie que se va a estudiar, aunque la especie concreta utilizada para producir el humo suele ser poco relevante, ya que al menos algunos de los compuestos principales que estimulan la germinación parecen ser muy generales, relacionados con la degradación de la celulosa. Es interesante hacer tratamientos con calor y humo en las mismas semillas, ya que en la naturaleza estos dos factores se dan simultáneamente y, en algunos casos, hay interacción entre ambos (por ejemplo, el humo puede acelerar la germinación de las semillas una vez rota la dormición por el calor). Se considera que existe una estimulación de la germinación por el fuego si la germinación de las semillas tratadas (calor o humo) es significativamente mayor que la de las semillas control (figuras 8 y 9).

La floración posfuego

La floración estimulada por el fuego es una característica que se ha estudiado relativamente poco y se ha observado especialmente en Australia y Sudáfrica, aunque, en mayor o menor medida, se presenta en muchos ecosistemas con incendios frecuentes, como en sabanas y ecosistemas mediterráneos. Algunas especies florecen y fructifican exclusivamente después del paso de fuego (obligadas); en otros casos, la floración en muy reducida sin fuego pero muy abundante después de él (facultativas). La floración posfuego se puede dar a los pocos días del fuego o en el siguiente año, dependiendo de las especies; en algunos casos se ha observado dos años consecutivos de elevada floración tras un incendio. La floración estimulada por el fuego se da en especies que rebrotan o en especies que no se afectan por el fuego (especies resistentes, por ejemplo, árboles de zonas con incendios de superficie). La mayoría de las plantas con floración estimulada por el fuego son plantas herbáceas monocotiledóneas, sobre todo orquídeas, pero también en otras familias (iridáceas, amarilidáceas, poáceas, etc.), y en especial geófitos; también se observa en algunas especies palmeriformes (xantoroeáceas, cicadáceas) y en algunos arbustos leñosos (proteáceas, mirtáceas). El mecanismo de estimulación es poco conocido y seguramente diverso según las especies. Hay evidencias de que el humo puede estimular la floración en algunas de ellas, pero no en otras. También se ha observado en algunas especies estimulación de la floración por la pérdida de las hojas (defoliación), pero esta genera una estimulación muy limitada en comparación con el efecto del fuego.

Las ventajas de poseer este rasgo incluyen la baja competencia por polinizadores y la elevada disponibilidad de recursos (luz, nutrientes, agua, espacio) que se da después del incendio. Otra ventaja podría ser que la fructificación se da de manera sincronizada y masiva, hecho que podría llevar asociado el saciado de los depredadores de las semillas y así aumentar la posibilidad de reclutamiento efectivo; en este caso constituiría una estrategia similar a la vecería que se da en muchos árboles (la alternancia de años de elevada producción de frutos con años sin producción).

La corteza gruesa

En ecosistemas donde los incendios son de baja intensidad, principalmente de superficie, dominan especies de árboles con una corteza muy gruesa que protege los tejidos vitales del calor de los incendios. Se da en sabanas, en robledales sabanoides y en algunos bosques de coníferas tanto tropicales como de la montaña mediterránea. También se observa en sistemas con incendios de baja intensidad que afectan a la copa, como en el cerrado de Brasil. Se trata de ecosistemas en los que las pequeñas diferencias en el grosor de la corteza disminuyen la transferencia de calor a los tejidos vitales del árbol y aumentan su supervivencia frente a un incendio, por lo que se seleccionan individuos con cortezas gruesas. En ecosistemas con incendios intensos, estas pequeñas diferencias en el grosor de la corteza son irrelevantes y no incrementan la supervivencia, por lo tanto, no se seleccionan. Se considera que cortezas mayores de 1,5 cm ya tienen capacidad de aislar el tronco de fuegos de superficie poco intensos, aunque un buen aislamiento se consigue con unos 3 cm de corteza. Se observa que las especies de pinos y *Quercus* (encinas y robles) que viven en zonas con incendios de superficie tienen cortezas mucho más gruesas que las especies del mismo género que viven en zonas de incendios intensos de copa o en zonas sin incendios, donde la corteza gruesa no proporciona ningún beneficio. Incluso dentro de la misma especie, poblaciones en zonas con incendios de superficie tienden a presentar cortezas más gruesas.

En el caso de los incendios de copa de baja intensidad, como a menudo ocurre en el cerrado brasileño, la corteza gruesa protege a los tejidos de las ramas y responden al fuego mediante rebrote epicórmico. Existen algunos *Quercus* que también tienen cortezas muy gruesas y rebrote epicórmico, como el alcornoque (*Q. suber*; oeste de la Cuenca Mediterránea; de la corteza se extrae el corcho comercial; figura A.9) o la encina de California (*Q. agrifolia*); es difícil pensar en un escenario en el que se seleccione un material tan aislante para la corteza de un árbol si no es por la presencia recurrente de incendios de baja intensidad durante la

historia de la especie. Existen diversas especies con cortezas gruesas y suberificadas en linajes muy distantes entre ellos, y todas ellas viven en ambientes con fuegos frecuentes en diversas partes del mundo (por ejemplo, Brasil, México, Australia, Cuenca Mediterránea, etc.). Se trata de un caso claro de convergencia evolutiva (figura A.9). Cabe mencionar que algunas especies de árboles tienen rebrote epicórmico sin tener una corteza especialmente gruesa, como es el caso de muchas especies de eucaliptos y algunas otras mirtáceas en Australia; se debe a que presentan las yemas hundidas en el tronco y rodeadas de tejidos de protección, características que también se consideran una adaptación para persistir en ambientes con incendios de copa recurrentes.

En los bosques tropicales húmedos los incendios no han sido históricamente frecuentes, y los árboles que viven en esos ambientes no presentan cortezas gruesas. Cuando ocurre algún incendio, debido a la elevada humedad, suelen ser de superficie y de muy baja intensidad, y muchos árboles, aunque sus cortezas sean finas, los pueden resistir. Sin embargo, ese fuego puede generar claros que disminuyan la humedad del bosque y favorezcan el crecimiento de herbáceas inflamables. En esas condiciones, si se da un segundo incendio a corto plazo (antes de que se haya cerrado el bosque), este será de más intensidad que el primero y, a pesar de ser de superficie, puede afectar muy negativamente a los árboles debido a sus finas cortezas. Este proceso está ocurriendo actualmente en muchas selvas, en las que la tala abre el dosel del bosque reduciendo la humedad e incrementando la luz; además, la tala favorece las igniciones antrópicas.

Medir la corteza es relativamente fácil; se pela una parte del tronco o se clava la punta de una navaja y se mide la parte que penetra fácilmente. Existen también herramientas forestales profesionales para ello. También conviene medir el diámetro del árbol, puesto que el grosor de la corteza depende de él, y hacer las comparaciones teniendo en cuenta la relación alométrica entre el diámetro y el grosor de corteza. Se suele medir en diversos puntos alrededor del tronco, ya que a veces puede haber cierta variabilidad o rugosidades; normalmente se mide a la altura del pecho (ca. 1,30 cm), aunque a menudo es interesante medirlo más cerca del suelo, porque es donde más afecta el fuego de los incendios de superficie y, posiblemente, donde el engrosamiento sea más acusado. En árboles de poca altura (por ejemplo, cerrado brasileño) también puede ser más apropiado medirlo más abajo (a los 50 cm).

La inflamabilidad

La inflamabilidad de la vegetación depende en gran medida de las condiciones ambientales (humedad). Pero, además, las plantas pueden tener algunos rasgos que les proporcionen mayor inflamabilidad, es decir, que las hagan más susceptibles a generar y propagar llamas y, por lo tanto, a quemarse. Algunas son características estructurales de la planta. Por ejemplo, la inflamabilidad de una planta es mayor cuanto mayor es la proporción de biomasa fina (hojas y ramas de < 6 mm de diámetro) o de biomasa muerta. Un ejemplo típico de planta con elevada inflamabilidad lo representa la aulaga mediterránea (*Ulex parviflorus*), porque la mayor parte de su biomasa es muy fina y, además, retiene las ramas muertas; estas ramas muertas pueden suponer más del 60% de la biomasa aérea de la planta (figura A.10). La retención de ramas basales de algunos árboles también constituye un mecanismo para incrementar la inflamabilidad (por ejemplo, en los pinos; véase el apartado siguiente). Las gramíneas suelen ser plantas muy inflamables porque su biomasa es muy fina; estas son a menudo las responsables de los incendios de superficie. También existen características químicas (compuestos orgánicos volátiles) que aumentan la inflamabilidad de las plantas, como por ejemplo las esencias, las resinas y los terpenos. Las plantas de la familia de las labiadas tienen abundantes compuestos aromáticos inflamables, al igual que algunas jaras (*Cistus*). El caso de *Adenostoma fasciculatum* (el *chamise* del chaparral californiano) es también emblemático, ya que tiene una elevada biomasa fina y un elevado contenido en compuestos inflamables.

Se ha discutido mucho sobre el origen y el papel evolutivo de la inflamabilidad de las plantas. La elevada inflamabilidad genera mayores espacios abiertos alrededor de la planta después de un incendio, asegurando así la eliminación de los vecinos; si las semillas de la planta inflamable soportan mejor el calor que sus vecinas, entonces hay un mayor reclutamiento de esta. Si los rasgos que incrementan la inflamabilidad y permiten a las semillas tolerar el calor son heredables, la descendencia de la planta quemada será más

elevada y esta descendencia también será más inflamable. Con sucesivos incendios (generaciones), la inflamabilidad y la capacidad de germinar con fuego pueden aumentar simultáneamente. Aunque este proceso evolutivo aún no esté totalmente demostrado, el hecho de que en general las especies reclutadoras posfuego (con germinación estimulada por el fuego) sean más inflamables que las rebrotadoras apunta en esa dirección. Además existen evidencias de que poblaciones de determinadas especies reclutadoras que viven en zonas con incendios recurrentes son más inflamables que poblaciones de la misma especie que viven en zonas sin incendios.

En bosques con incendios de superficie, la inflamabilidad de la hojarasca desempeña un papel clave en los ecosistemas. Muchas coníferas generan gran cantidad de hojarasca (pinocha), y el grosor de la capa de hojarasca en el suelo puede limitar el establecimiento de las plántulas (la radícula no consigue llegar al suelo). Se considera que la inflamabilidad de muchas hojas de pino y otras coníferas puede estar relacionada con la generación de incendios de superficie que eliminan la hojarasca y facilitan el reclutamiento.

Aunque la elevada inflamabilidad no sea un rasgo directamente relacionado con la persistencia o la regeneración posfuego, ya hemos visto que tanto la inflamabilidad de las plantas como la de la hojarasca están de manera indirecta ligadas con la regeneración. Por tanto, se puede considerar que la elevada inflamabilidad es un rasgo que favorece la persistencia de las poblaciones.

La inflamabilidad no es fácil de cuantificar. De hecho, no tiene una medida concreta, sino que hay diversos parámetros que sí son medibles y que están relacionados con la inflamabilidad de las plantas. Una medida de la inflamabilidad de una planta puede basarse en la distribución de la biomasa en ramas de distinto grosor o en la proporción de biomasa muerta en la planta. Cuanto mayor sea la proporción de biomasa fina o muerta, más inflamable será la planta. Conocer la cantidad y tipo de volátiles inflamables requiere de análisis químicos relativamente complicados (por ejemplo, cromatografía de gases y espectrometría de masas). Se pueden obtener medidas más directas mediante experimentos de inflamabilidad (llamados también ensayos de ignición) en hojas, ramas u hojarasca. Estos experimentos consisten en someter una ramita o grupo de hojas (de peso y humedad conocidos) a una fuente de calor (una llama o fuente de calor eléctrica) situada a una distancia fija. El tiempo que tarda la rama en prenderse (iniciar una llama), el tiempo durante el cual la rama está ardiendo, la temperatura alcanzada y el calor desprendido constituyen, todas ellas, medidas relacionadas con la inflamabilidad.

Las diferentes medidas relacionadas con la inflamabilidad no tienen por qué estar correlacionadas entre sí. Además, el que diferentes investigadores hayan usado medias diversas ha generado cierta confusión. Por ejemplo, a veces se considera que una planta en la que el fuego se prende y propaga rápidamente es muy inflamable, aunque desprenda poco calor; otras veces se consideran plantas inflamables aquellas que generan gran intensidad de calor, aunque la propagación del fuego sea más lenta. Por tanto, la inflamabilidad se ha de entender como una característica general, pero las comparaciones se han de realizar con una variable indicadora concreta (por ejemplo, tiempo para prender, velocidad de propagación, temperatura alcanzada, etc.) según el proceso que se quiera reflejar.

A escala de comunidad, la inflamabilidad puede variar no solo con la inflamabilidad de cada especie, sino también con el tamaño de las plantas, con la densidad, la distribución espacial y cobertura de cada especie. La inflamabilidad de las plantas suele ser mayor en etapas recientes de la sucesión, ya que son comunidades abiertas y dominan las especies de crecimiento rápido, y menor en las especies de las etapas tardías de la sucesión (comunidades más cerradas donde se mantiene más la humedad y se reduce la presencia de herbáceas inflamables). En cambio, la cantidad de biomasa suele aumentar a lo largo de la sucesión. De esta manera, en muchos casos, la máxima inflamabilidad de la comunidad, y el máximo riesgo de incendios, ocurre en situaciones intermedias de la sucesión, con especies de crecimiento relativamente rápido y que acumulan bastante biomasa. La presencia de individuos muertos también puede incrementar mucho la inflamabilidad a nivel de comunidad. Por ejemplo, en épocas de fuerte sequía aumenta la mortalidad de las plantas y, por lo tanto, la inflamabilidad y el riesgo de incendio; este hecho puede tener un efecto mayor en el ecosistema que el efecto directo de la sequía *per se*. De hecho, este es uno de los ejemplos en los que el cambio en el régimen de incendios debido al cambio climático puede ser más importante para la biodiversidad que el efecto directo del cambio de clima (la sequía).

Otros rasgos: el caso de los pinos y las palmeras

Los pinos (género *Pinus*) y las palmeras (o palmas, familia aracáceas) constituyen dos grupos de especies claramente diferenciados, incluso para los profanos. Son grupos muy diversos en especies (> 100 especies de pinos, > 2.500 especies de palmeras), y muchas de ellas viven en zonas con incendios recurrentes. Hay pinos serótinos, pinos con cortezas gruesas y pinos rebrotadores. En las palmeras, la yema apical queda protegida por las bases foliares de manera que, aunque la copa sea afectada por un incendio, la yema no se afecta y puede seguir creciendo (rebrote a partir del ápice). Además, hay especies de pinos y de palmeras que, tras germinar, permanecen unos cuantos años (de 5 a 20) en el estrato herbáceo (estado cespitoso), sin crecer en altura. Durante este periodo los individuos invierten todos los recursos en el sistema radicular y acumulan reservas. Si durante ese tiempo hay un incendio, rebrotan, capacidad que, en el caso de los pinos, pierden en estado adulto. Tras permanecer en estado cespitoso durante unos años, empiezan a crecer de manera súbita gracias a las sustancias de reserva acumuladas, y en dos o tres años ya son lo suficientemente altos para que la copa esté fuera del alcance de las llamas de los fuegos de superficie. Por lo tanto, el tener este estado cespitoso confiere mayor supervivencia en ecosistemas con fuegos de superficie. Esta característica está bien representada en diversas especies de pinos del continente americano (tabla 4) y en diversas especies de palmeras arbóreas tropicales que habitan en sabanas.

Tabla 4
Ejemplos de especies de pinos serótinos, pinos con capacidad de rebrotar (en estado adulto) y pinos con estadio cespitoso. Se incluye el área de distribución (NA: Norteamérica; CA: Centroamérica y Caribe; CM: Cuenca Mediterránea; AF: norte de África, excluyendo CM; AS: Asia) y el bioma (bor.: boreal, med.: mediterráneo; temp.: templado; tro.: tropical).

SERÓTINOS	REBROTADORES	CON ESTADIO CESPITOSO
P. attenuata (NA, med.)	*P. canariensis* (AF, med.)	*P. bhutanica* (AS, tem.)
P. banksiana (NA, bor.)	*P. echinata* (NA, tem.)	*P. devoniana* (CA, tem.)
P. bhutanica (AS, tem.)	*P. hartwegii* (CA, tro.)	*P. engelmannii* (CA, tem.)
P. brutia (MB, med.)	*P. leiophylla* (CA, tem.)	*P. hartwegii* (CA, tro.)
P. canariensis (AF, med.)	*P. massoniana* (Asia, tem.)	*P. merkusii** (AS, tro.)
*P. clausa** (NA, tem.)	*P. patula* (CA, tro.)	*P. montezumae* (CA, tro.)
*P. contorta** (NA, tem.)	*P. pringlei* (CA, tro.)	*P. palustris* (NA, tem.)
P. coulteri (NA, med.)	*P. rigida* (NA, tem.)	*P. roxburghii* (AS, tem.)
P. greggii (CA, tro.)	*P. roxburghii* (AS, tem.)	*P. tropicalis* (CA, tro.)
P. halepensis (MB, med.)	*P. serotina* (NA, tem.)	
P. leiophylla (CA, tem.)	*P. teocote* (CA, tro.)	
P. muricata (NA, med.)	*P. virginiana* (NA, tem.)	
P. oocarpa (CA, tro.)		
P. patula (CA, tro.)		
*P. pinaster** (CM, med.)		
P. pringlei (CA, tro.)		
P. pungens (NA, tem.)		
P. radiata (NA, med.)		
P. rigida (NA, tem.)		
P. roxburghii (AS, tem.)		
P. serotina (NA, tem.)		
P. torreyana (NA, med.)		

* INDICA QUE SE HA OBSERVADO FUERTE VARIABILIDAD ENTRE POBLACIONES, VARIEDADES O SUBESPECIES.

Algunos pinos propios de ecosistemas con incendios de superficie muestran una elevada capacidad de autopoda de las ramas situadas en la parte inferior de la copa, al contrario que los pinos que viven en sistemas con incendios de copa, que tienden a retener las ramas inferiores. La autopoda de las ramas genera una discontinuidad vertical en el combustible, y por lo tanto impide que los fuegos de superficie alcancen la copa. Por el contrario, la retención de las ramas incrementa la inflamabilidad y asegura precisamente lo contrario, que el fuego llegue a las copas para que se abran las piñas serótinas y aumente el reclutamiento después del fuego. La autopoda de las ramas está positivamente relacionada con cortezas gruesas y negativamente relacionada con la serotinia (tabla 7). En la mayoría de las palmeras las hojas muertas se desprenden y caen, pero existen algunas especies que retienen las hojas muertas a lo largo del tronco. Estas se acumulan año tras año y forman un conglomerado muy denso alrededor del tronco. Aunque está poco estudiado, se cree que esta cubierta de hojas tiene un papel aislante, que protege al tronco tanto del calor

estival como del fuego (la elevada compactación de las hojas impide que el fuego penetre en el tronco).

CAPÍTULO 4

Estrategias y procesos evolutivos

Adaptaciones y exaptaciones

Tradicionalmente los incendios se consideraban un desastre ecológico. Actualmente, está ampliamente aceptado que son procesos ecológicos que determinan la estructura y funcionamiento de muchos ecosistemas. También sabemos que han existido a lo largo de toda la historia evolutiva de las plantas terrestres. Sin embargo, hasta hace poco se ha discutido el hecho de que sean una presión de selección y que, por lo tanto, hayan moldeado las plantas y la biodiversidad. Muchos investigadores y libros de ecología y de evolución aún no mencionan el fuego como una presión de selección, sino simplemente como una perturbación. Charles Darwin, uno de los mejores naturalistas de nuestra historia, nunca consideró el fuego como una posible presión de selección y nunca mencionó adaptaciones de las plantas a los incendios. Y esto a pesar de que Darwin visitó zonas con incendios frecuentes, y que vio tanto incendios activos como paisajes llenos de marcas de incendios recientes en diversos lugares de Australia. Esto, en parte, refleja la dificultad que hasta ahora los científicos han tenido para entender el fuego como presión de selección.

Como hemos visto en el capítulo anterior, hay diversos rasgos que confieren a las plantas un *valor adaptativo* en zonas con incendios frecuentes, porque les permiten incrementar la supervivencia o la descendencia bajo determinados regímenes de incendios. A veces se ha considerado que esos rasgos, a pesar de tener un valor adaptativo, no son realmente adaptaciones al fuego, sino que son *exaptaciones*, esto es, rasgos que aparecieron como respuesta a otra perturbación del pasado (fuertes vientos, herbivoría, sequía, etc.), pero que también son útiles en ambientes con incendios recurrentes. Este razonamiento se basaba en la asunción de que los incendios constituyen una perturbación reciente, del Cuaternario, muy ligada a la presencia humana; y, por lo tanto, las especies difícilmente podían haberse adaptado a unas perturbaciones tan recientes. Sin embargo, ahora sabemos que los incendios son muy antiguos y han coexistido durante la evolución de las plantas. Por lo tanto, es muy plausible que muchos de los rasgos que proporcionan un valor adaptativo al fuego se hayan generado por selección natural como respuesta a los incendios recurrentes. Además, hay rasgos que son casi exclusivos de zonas con incendios recurrentes, como la serotinia, la germinación fuertemente estimulada por el fuego, los lignotubérculos o las cortezas muy gruesas. A menudo, para simplificar, cada uno de los rasgos de las plantas se consideran como rasgos simples, con frecuencia de tipo binario (presente/ausente). Funcionalmente esta simplificación tiene bastante sentido, pero para entender los diferentes procesos evolutivos que han moldeado las especies y la biodiversidad es necesario discernir entre los diferentes tipos de rasgos. Por ejemplo, la capacidad de rebrotar se considera a menudo como un rasgo binario (especies rebrotadoras y especies no rebrotadoras), y para aspectos funcionales de la dinámica de la vegetación, así como de la gestión de la vegetación, puede ser muy útil. Pero sabemos que hay muchos tipos de rebrote, y que el rebrote puede partir de yemas localizadas en diferentes tejidos. Por lo tanto, diferentes tipos de rebrotes pueden haber aparecido como respuesta a diferentes presiones de selección, y diferentes linajes pueden haber adquirido o perdido la capacidad de rebrotar en diferentes momentos de la historia. Casos claros de rebrote que se ha originado como respuesta al fuego incluyen el rebrote a partir de lignotubérculos y el rebrote epicórmico.

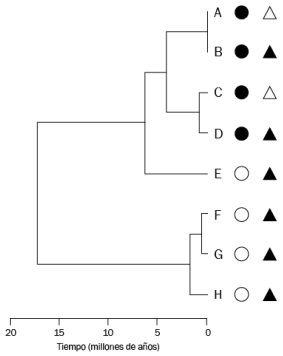
La existencia real de adaptaciones no siempre es fácil de demostrar, y aún son escasos los estudios evolutivos relacionados con la ecología del fuego. Existen dos grandes aproximaciones al estudio de la evolución de rasgos: la “microevolutiva” y la “macroevolutiva”. La primera se basa en las observaciones de variaciones de rasgos en poblaciones de una misma especie que viven en ambientes con diferentes presiones de selección. La aproximación macroevolutiva se basa en comparar diferentes especies e inferir la evolución de los rasgos en base a filogenias (a escalas temporales de millones de años). Respecto a los estudios microevolutivos, existen evidencias de que diferentes regímenes de incendios generan diferentes atributos en rasgos relacionados con el fuego (cambios en la serotinia, en la inflamabilidad, en el grosor de corteza, etc.),

aunque en muy pocos casos se haya demostrado de manera rotunda que constituyen una verdadera adaptación al fuego con una base genética. Con los avances actuales de la genética, es muy probable que en un futuro muy cercano aparezcan demostraciones sólidas de ello.

A escala macroevolutiva, los recientes avances en biología molecular están facilitando la construcción de filogenias datadas que expresan las relaciones evolutivas entre las especies (figura 10). A partir de estas filogenias y de los rasgos de las especies, existen métodos estadísticos para realizar reconstrucciones ancestrales de los rasgos y, por lo tanto, datar su origen (figura 10). Mediante estos métodos se ha podido constatar que la serotinia en el género *Banksia* (Australia) y el rebrote epicórmico en los *Eucalyptus* (Australia) tiene más de 60 millones de años. La floración estimulada por el fuego en las orquídeas del género *Disa* (Sudáfrica) se ha datado en unos 14 millones de años. La serotinia y las cortezas gruesas en pinos se han datado en unos 80 y 100 millones de años. Todas estas nuevas evidencias filogenéticas apoyan no solo que los incendios sean procesos muy antiguos, sino que además generan adaptaciones y, por lo tanto, biodiversidad.

Figura 10

Ejemplo hipotético de un árbol filogenético datado, para 8 especies (de la A a la H). Las líneas representan las relaciones filogenéticas entre las especies, de forma que, por ejemplo, la especie B está filogenéticamente muy cercana a la A, la C y D están más alejadas de A, y la F, G y H aún lo están más. Los símbolos junto a cada especie representan presencia o no (negro o blanco) de dos rasgos (círculo y triángulo; por ejemplo, serotinia y rebrote). El rasgo que representa el círculo está presente en el clado A-D y, por lo tanto, se puede inferir que apareció aproximadamente hace unos 5 millones de años (edad del clado). El rasgo representado por el triángulo es casi omnipresente, y por lo tanto se puede inferir que tiene más de 15 millones de años, aunque algunas especies lo hayan perdido. El círculo representa un rasgo conservado, pues especies cercanas presentan el mismo estado del rasgo; el triángulo representa un rango más lábil, ya que especies cercanas pueden diferir en ese rasgo.



Estrategias evolutivas

En el capítulo anterior hemos visto los principales rasgos que permiten a las plantas vivir en zonas con incendios recurrentes. Las especies no presentan todos estos rasgos simultáneamente, porque: a) distintos rasgos pueden tener un valor adaptativo bajo diferentes regímenes de incendios, y b) cada rasgo tiene un coste para las plantas (tabla 5). Las plantas, mediante el proceso de selección natural, adquieren los rasgos que les aportan beneficios en términos de incremento de supervivencia o de reproducción en un régimen de incendios dado; estos beneficios compensan los costes. Por ejemplo, tener una corteza gruesa aporta un beneficio a un árbol que vive en una zona con incendios de superficie, de manera que se seleccionan árboles que inviertan una parte de sus recursos en cortezas gruesas, aunque eso conlleve una reducción en la asignación de recursos a otras funciones (por ejemplo, crecimiento). En un sistema sin incendios, una corteza muy gruesa no suele proporcionar ningún beneficio y, por lo tanto, tienen más ventajas las plantas que no invierten en una corteza gruesa y utilizan esos recursos en crecer más rápido. En un sistema con incendios de copa, hay otros rasgos que producen beneficios, como por ejemplo la serotinia, el rebrote o la capacidad de generar un banco de semillas en el suelo resistente al fuego; todos ellos tienen sus costes (tabla 5) y, dependiendo de la recurrencia e intensidad de los incendios y de las condiciones ambientales, unos rasgos pueden ser más óptimos que otros. Por lo tanto, los rasgos que confieren persistencia en zonas con incendios no son independientes entre sí, porque los rasgos que otorgan persistencia en un determinado régimen de

incendios pueden ser irrelevantes en otros regímenes. De manera que existe cierta tendencia a la asociación de ciertos rasgos y la formación de grupos de especies que funcionalmente se comportan de manera similar. A estos grupos de rasgos los llamamos “estrategias”, y al grupo de especies que tienen una misma estrategia a menudo se le llama “grupo funcional”. Representan combinaciones de rasgos evolutivamente estables bajo determinadas condiciones (climas, régimen de perturbaciones, tipos de suelo). Estas combinaciones no tienen por qué ser únicas, es decir, en un determinado ambiente son posibles diferentes estrategias (diferentes soluciones para un mismo problema). Asimismo, cabe mencionar que aunque en el lenguaje vulgar el término “estrategia” se relacione con tener un plan previo (estrategia comercial, política, etc.), en ecología se utiliza sin que ello implique ningún “plan” en el proceso evolutivo.

Los grupos funcionales se pueden definir como conjuntos de especies con una combinación de rasgos similares que les permiten tener una misma estrategia frente a un “problema”. Por ejemplo, las plantas rebrotadoras (grupo de especies), rebrotan (estrategia) después de un incendio (problema). Estas combinaciones de rasgos se pueden dar no solo mediante selección natural basada en los compromisos fisiológicos (el balance costes-beneficios), como hemos indicado arriba, sino que también pueden darse otros factores que conlleven a una correlación de rasgos. Entre ellos se encuentran las constricciones filogenéticas y biogeográficas, que pueden limitar o constreñir algunas de las posibles combinaciones de rasgos. Por ejemplo, en la Cuenca Mediterránea, la mayoría de plantas rebrotadoras obligadas tienen frutos carnosos, mientras que esta correlación no se da en otros ecosistemas (por ejemplo, Australia). Esta diferencia se explica, en parte, por la diferente historia biogeográfica de las respectivas floras. Existen otros ejemplos de correlaciones entre rasgos que se dan de manera independiente al compromiso fisiológico; por ejemplo, si dos rasgos están genéticamente ligados, el efecto de la selección natural sobre uno de ellos puede “arrastrar” al otro. Pero, en general estos procesos están poco estudiados en el marco de la ecología del fuego.

Podemos afirmar que, de modo general, existen cinco grandes estrategias de las especies relacionada con los incendios (tabla 6; la nomenclatura de estas estrategias cambia un poco según el autor):

1. Intolerantes a los incendios y con recolonización lenta: en ambientes con incendios recurrentes estas especies solo aparecen en zonas especialmente protegidas del fuego (como en fondos de valle, roquedos); no tienen ningún rasgo para sobrevivir a los incendios. En caso de verse afectadas por uno, los individuos mueren y las poblaciones desaparecen localmente; la velocidad de recolonización depende de la capacidad de dispersión y de la distancia a las poblaciones no afectadas por el incendio. A menudo son plantas leñosas de crecimiento lento y vida larga. También se denominan especies evitadoras o sensibles a los incendios.
2. Colonizadoras posfuego: los individuos no resisten el fuego ni generan un banco de semillas resistente, por lo tanto desaparecen después del incendio. Sin embargo, la dispersión es muy eficiente y aparecen por germinación ya en el primer año posfuego. Tienen una dinámica metapoblacional. Típicamente son plantas heliófilas de vida corta (oportunistas); desaparecen con el tiempo después del incendio. A menudo se las confunde con las reclutadoras, porque germinan simultáneamente con estas, pero mientras que las reclutadoras lo hacen a partir de su banco de semillas (regeneración endógena), las semillas de las colonizadoras provienen del exterior por dispersión (regeneración exógena).
3. Rebrotadoras: los individuos sobreviven y persisten a incendios recurrentes (al menos la biomasa subterránea) y, por lo tanto, también las poblaciones. Hay reducción del tamaño (biomasa aérea) de las plantas. Hay tolerancia al fuego (supervivencia), pero no hay un incremento del tamaño poblacional. También se llaman especies tolerantes o persistentes a los incendios.
4. Reclutadoras posfuego: las poblaciones persisten gracias a la presencia de un abundante banco de semillas. El fuego estimula el reclutamiento, y aumenta el tamaño de la población respecto al tamaño previo al fuego. A menudo son plantas con elevada inflamabilidad. También se llaman especies pirófitas.
5. Resistentes: los individuos y las poblaciones persisten, ya que no se afectan por el incendio. Por ejemplo, los árboles con corteza muy gruesa en ecosistemas con incendios de superficie o plantas muy poco inflamables.

Tabla 5

Costes (tanto energéticos como de oportunidad) para las plantas de los principales rasgos relacionados con la persistencia en ambientes con incendios recurrentes.

RASGO	COSTE PARA LA PLANTA
Rebrote	Almacenamiento de reservas y mantenimiento de yemas y tejidos de almacenamiento. Acumulación de mutaciones somáticas
Banco de semillas en el suelo	Inversión en cubierta protectora, mantenimiento del embrión vivo, coste por elevada predación en el suelo
Banco de semillas aéreo (serotinia)	Mantenimiento de los conos y las semillas vivas; pérdida de viabilidad de la semilla con el tiempo
Corteza gruesa	Inversión en corteza

Como ya hemos visto al explicar los rasgos de las especies en el capítulo anterior, estas estrategias dependen del régimen de incendios específico. Por ejemplo, algunos árboles con cortezas relativamente gruesas son resistentes a incendios de superficie pero intolerantes a incendios de copa. Las plantas reclutadoras lo son para una frecuencia de incendios determinada; a frecuencias muy elevadas (tiempo entre incendios menor que la edad de maduración) puede que no sean capaces de reclutar, y mostrarse intolerantes a esas frecuencias. Además de estas estrategias básicas, existen estrategias combinadas, por ejemplo, plantas rebrotadoras y reclutadoras, o árboles resistentes a incendios de superficie y rebrotadores después de incendios de copa, etc. En los próximos apartados profundizaremos más en algunos ejemplos de estrategias que han evolucionado en algunos ecosistemas específicos, con elevada recurrencia de incendios.

Tabla 6

Principales estrategias de las plantas en relación con el fuego y algunas características principales: supervivencia de las plantas y persistencia de las poblaciones después de un incendio, y características de la dinámica de las estrategias.

ESTRATEGIA AL FUEGO	SUPERVIVENCIA DE LAS PLANTAS	PERSISTENCIA DE LAS POBLACIONES	DINÁMICA
Intolerante	No	No	Recolonización lenta
Colonizadora	No	(Metapoblación)	Recolonización rápida
Rebrotadora	Sí	Sí	Germinación sin fuego
Reclutadoras	No/variable	Sí	Germinación posfuego abundante
Resistentes	Sí	Sí	Germinación en claros

El mundo de los pinos

Los pinos constituyen un grupo de especies muy diverso (unas 115 especies repartidas principalmente en el hemisferio norte) que presentan una gran variedad de adaptaciones a los incendios. Los pinares recubren grandes extensiones en ecosistemas muy diversos tales como boreales, templados, mediterráneos y tropicales. En los pinos encontramos tres estrategias diferentes en relación con los incendios: 1) los que viven en condiciones extremas (alta montaña, zonas áridas) que raramente están afectados por incendios y que no presentan ninguna característica adaptativa a ellos; 2) los que viven en ecosistemas con incendios de superficie; y 3) los que viven en ecosistemas con incendios de copa (tabla 7). Estos grupos de pinos reciben, respectivamente, el nombre de pinos “intolerantes” al fuego, “resistentes” al fuego de superficie y *pirófitos* (generalmente reclutadores). La mayoría de las especies del primer grupo son del subgénero *Strobus* (*Haploxylon*), mientras que las resistentes y los pirófitos son mayoritariamente del subgénero *Pinus* (*Diploxylon*). El hecho de que las especies que viven bajo diferentes frecuencias de incendios pertenezcan a diferentes subgéneros sugiere que el fuego ha estado moldeando los rasgos de persistencia al fuego desde el Cretáceo, cuando estos dos subgéneros divergieron. Precisamente parece ser que durante el Cretáceo hubo un máximo de concentración de oxígeno en la atmósfera, cosa que estimularía la actividad de los incendios. Las especies que viven en sistemas con incendios de superficie tienen claramente cortezas mucho más gruesas que los demás pinos, tienden a la autopoda de las ramas inferiores, algunas especies pasan por el estadio cespitoso y nunca tienen piñas serótinas. Los pinos que viven en ambientes con incendios de copa (pinos pirófitos) tienen piñas serótinas; además, suelen tener cortezas relativamente finas y presentan retención de las ramas inferiores. También hay pinos que rebrotan después de un incendio a partir de rebrotes epicórmicos (como el pino canario *Pinus canariensis*). Existen algunos pocos casos intermedios asociados normalmente a regímenes de incendios mixtos (variables en el tiempo y en el espacio) o regímenes

que han variado en el tiempo evolutivo.

Tabla 7
Principales características de los pinos, según el tipo de ecosistema en el que viven (basado en el tipo de régimen de incendios: de superficie, de copas o en ecosistemas donde los incendios son muy poco frecuentes o ausentes).

	TIPO DE ECOSISTEMA		
	Con incendios de superficie	**Con incendios de copa**	**Con incendios infrecuentes**
Corteza	Gruesa	Fina, intermedia	Fina
Altura	Elevada	Media/baja	Variable
Serotinia	No	Sí	No
Rebrote	En juveniles	No/sí (adultos)	No
Estado cespitoso	Sí	No	No
Ramas inferiores	Autopoda	Retención	Variable
Reproducción	En claros	Posfuego	En claros
Estrategia ante los incendios	Resistencia	Pirofitismo (reclutadora)	Intolerancia (evitadora)

Los matorrales mediterráneos: rebrotadoras y reclutadoras

Los ecosistemas mediterráneos se distribuyen en cinco regiones: la Cuenca Mediterránea (sur de Europa, norte de África y Oriente Próximo), California, Chile central, el sur de Sudáfrica (la región del Cabo) y el sur y oeste de Australia. En todas estas zonas los incendios son históricamente frecuentes, excepto en Chile, donde los Andes frenan las tormentas (y rayos) estivales. En los matorrales, máquias, chaparrales y bosques bajos mediterráneos, los incendios son de copa (afectan a toda la planta) y de elevada intensidad. En estos sistemas, los rasgos que confieren persistencia a los incendios son fundamentalmente dos: la capacidad de rebrotar (R) y la de reclutar (P) después de un fuego. Para simplificar, esas características se pueden considerar binarias (+/–), de manera que se pueden dar cuatro tipos de estrategias (tabla 8): rebrotadoras obligadas (R+P–), reclutadoras obligadas (R–P+), reclutadoras facultativas (R+P+) y especies que no tienen ninguno de los dos rasgos (R–P–). Estas últimas a veces aparecen después de un fuego no porque sus poblaciones persistan, sino porque los propágulos provienen por dispersión de zonas cercanas (dinámica de metapoblaciones) y, por lo tanto, las podemos llamar colonizadoras posfuego (a menudo se trata de especies ruderales u oportunistas). Hay otras especies R–P– que no tienen elevada capacidad de dispersión y, por lo tanto, si estaban presentes antes del incendio, desaparecen tras este, aunque con los años puedan llegar a recolonizar lentamente el área. Son especies intolerantes a los incendios. Estas especies pueden aparecer en zonas con incendios frecuentes si están refugiadas en partes del paisaje que raramente se ven afectadas por el fuego (roquedos, fondos de valle, humedales).

Todas estas estrategias de regeneración posfuego están fuertemente relacionadas con otras características vitales de las plantas (tabla 9). Por ejemplo, las plantas rebrotadoras invierten más recursos en la parte subterránea de la planta que las reclutadoras obligadas. Eso conlleva que las reclutadoras inviertan más recursos en crecer en altura, y que las rebrotadoras tengan mayor sistema radical, lo que les permite soportar sequías. Debido a la diferente inversión en raíces, las reclutadoras han desarrollado estrategias de tolerancia a la sequía (por ejemplo, baja área foliar específica, elevada longitud radical específica, mayor resistencia a la cavitación, sistema radical más ramificado). En consecuencia, las principales estrategias de regeneración posfuego (rebrotadoras y reclutadoras) son realmente dos síndromes bastante bien diferenciados en la flora mediterránea (tabla 9).

TABLA 8

Clasificación de las especies según las estrategias de regeneración posfuego en matorrales mediterráneos. Las reclutadoras y las rebrotadores tienen mecanismos de regeneración posfuego (regeneración endógena al sistema); la presencia de colonizadoras posfuego indica una regeneración exógena, provenientes por dispersión (dinámica metapoblacional); las especies intolerantes no aparecen después del incendio, aunque pueden recolonizar lentamente después de un periodo largo sin incendios.

		CAPACIDAD DE REBROTAR (R)	
		Sí (R+)	No (R–)
Capacidad de reclutar (con banco de semillas) (P)	Sí (P+)	Reclutadoras facultativas (R+P+)	Reclutadoras obligadas (R–P+)
	No (P–)	Rebrotadoras obligadas (R+P–)	Colonizadoras/ intolerantes (R–P–)

Desde el punto de vista evolutivo, la estrategia rebrotadora obligada (R+P–) parece ser la más antigua (ancestral) en las angiospermas, y proporciona persistencia en una gran variedad de ambientes. Con los incrementos de aridez (durante el Terciario y la transición al Cuaternario), aumentó la previsibilidad de los incendios de alta intensidad capaces de crear espacios para el reclutamiento de plántulas, y por tanto se adquirió la capacidad de reproducción en pulsos posfuego (R+P+). Cambios ambientales más intensos llevaron a que algunos linajes abandonaran el hábito del rebrote y a la evolución de las reclutadoras obligadas (R–P+). Por ejemplo, una elevada intensidad de fuegos podría favorecer a las plantas con semillas duras y resistentes, y perjudicar a los rebrotes, de manera que estos últimos podrían perder su valor adaptativo. Aunque las especies reclutadoras obligadas producen semillas cada año, las semillas se acumulan (banco de semillas) y el reclutamiento ocurre prácticamente solo una vez en la vida de la planta, después de un fuego, cuando además la planta muere. Es decir, las reclutadoras obligadas siguen una estrategia casi monocárpica (se reproducen una sola vez en la vida). Esta estrategia es arriesgada, ya que el éxito de la reproducción de toda la vida de la planta depende de que se den unas condiciones óptimas para la germinación y el reclutamiento tras el fuego (como lluvias apropiadas). Por lo tanto, esa estrategia solo puede haber evolucionado en ambientes con: a) un intervalo entre incendios intermedio, es decir, suficientemente largo como para permitir la maduración de la planta (alcanzar la edad de reproducción) y suficientemente corto como para que la planta se queme antes de la senescencia; y b) una elevada predecibilidad de las lluvias otoñales para asegurar el reclutamiento. Estas dos características se dan en los ecosistemas mediterráneos. La presencia de reclutadoras obligadas en los ecosistemas mediterráneos explica parte de la elevada diversidad de estos.

Una de las características que parece desempeñar un papel relevante en la evolución de las plantas germinadoras es su inflamabilidad. En general, hay una tendencia a que las reclutadoras sean más inflamables que las rebrotadoras. Esto se explica porque la elevada inflamabilidad incrementa la intensidad del fuego, lo que beneficia a las reclutadoras que tienen semillas cuya germinación se estimula por elevadas temperaturas (rompiendo la dormición de las semillas con dormición física). Sin embargo, la elevada intensidad de fuego no proporciona beneficios a las rebrotadoras; al contrario, perjudica a las yemas.

Tabla 9

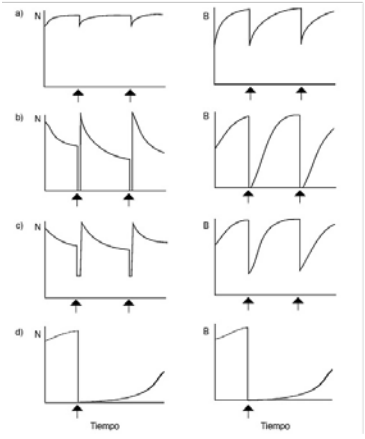
Principales diferencias funcionales entre especies que rebrotan y especies que reclutan (rebrotadoras y reclutadoras obligadas) en ecosistemas con incendios de copa. Se indican tendencias relativas y generales; existen excepciones a estas tendencias, y existen especies que simultáneamente rebrotan y reclutan después de un incendio (tabla 8). Estas diferencias son más acusadas en los ecosistemas mediterráneos de la Cuenca Mediterránea y de California que en los de Australia y Sudáfrica.

	ESTRATEGIA	
	Rebrotadora	**Reclutadora**
Persistencia	Individual	Poblacional
Longevidad	Larga	Corta
Edad de maduración	Tardía	Temprana
Tasa de crecimiento (parte aérea)	Lenta	Rápida
Inflamabilidad	Baja	Elevada
Relación biomasa radical/ biomasa aérea	Elevada	Baja
Sistema radical	Profundas	Superficiales y más ramificadas
Tamaño y tipo de diáspora	Grande, a menudo carnosa	Pequeño, seco
Vector de dispersión de las semillas	Vertebrados	Viento, hormigas
Distancia de dispersión	Larga	Corta
Longevidad del banco de semilla	< 1 año	> 1 año
Germinación estimulada por fuego	No	Calor/humo
Momento de germinación	Entre fuegos	Después de un fuego
Cuajado de las semillas	Bajo	Elevado
Fecundidad	Baja	Elevada
Tolerancia a la sombra	Alta	Baja
Respuesta a la sequía	Evasión	Tolerancia
Eficiencia en el uso del agua	Baja	Elevada
Solapamiento entre generaciones	Elevada	Baja
Origen del linaje	Terciario	Terciario-Cuaternario

Actualmente, las diferentes estrategias posfuego (rebrotadoras, reclutadoras y facultativas) coexisten en climas similares, pero a menudo en micrositios diferentes, de manera que hay una tendencia a que las reclutadoras obligadas ocupen partes del paisaje más secas o pobres en nutrientes, y las rebrotadoras obligadas, las partes más húmedas o fértiles o con suelos fisurados (que permiten el acceso a las capas más profundas y húmedas del suelo). Además, tanto los regímenes de fuego como de lluvias son variables en el tiempo y en el espacio; esta variabilidad temporal y espacial contribuye a entender la coexistencia de las diferentes estrategias.

Figura 11

Esquema simplificado de la dinámica poblacional (N: número de individuos; B: biomasa total) de especies mediterráneas según la estrategia posfuego (véase la tabla 8): rebrotadoras obligadas (a), reclutadoras obligadas (b), reclutadoras facultativas (c), sin ninguna estrategia (intolerante al fuego y con recolonización lenta) (d). Las flechas en el eje del tiempo indican ocurrencia de incendios.



Las sabanas tropicales

Las sabanas constituyen uno de los ecosistemas más abundantes y variados de nuestro planeta, aunque están relativamente poco estudiadas. En general, son ecosistemas con elevada productividad y fuerte estacionalidad, de manera que hay una época del año con abundante agua en la que la vegetación herbácea tiene un rápido crecimiento, y una época muy seca donde esta biomasa herbácea arde fácilmente. Dadas estas condiciones, los incendios son muy frecuentes y de baja intensidad. Existen sabanas donde domina un

estrato arbóreo abierto y un estrato herbáceo denso y muy susceptible al régimen de lluvias; en estos casos, los incendios típicos son de superficie. Los árboles suelen tener cortezas gruesas (al menos en la base) que les permiten soportar incendios de superficie. Respecto a los juveniles, solo pueden sobrevivir los que tienen un crecimiento relativamente rápido que les permite llegar pronto a la altura necesaria para que la copa escape a la altura de las llamas de los incendios de superficie; así ocurre, por ejemplo, en muchas sabanas africanas o australianas y en algunos pinares sabanoides americanos. En algunos casos, los árboles pueden quedarse en el estrato herbáceo durante varios años (banco de juveniles), invirtiendo en raíces y rebrotando después de cada incendio, hasta que el intervalo entre incendios es lo suficientemente largo como para crecer y superar la altura de las llamas (estrategia típica de algunos pinos y algunas palmeras). Existen también especies con troncos semisuculentos resistentes a los incendios. Según las condiciones climáticas y el régimen de incendios, las sabanas pueden estar prácticamente desprovistas de árboles y corresponder a praderas graminoides. En zonas con suelos relativamente pobres, existen sabanas con vegetación leñosa relativamente baja y sin discontinuidad en el combustible entre el estrato herbáceo y las copas de los árboles. Es el caso de muchas zonas del cerrado brasileño. En estas condiciones, el fuego afecta a casi todas las plantas (incendios de copa), aunque son de relativa baja intensidad (y elevada frecuencia). Muchos árboles del cerrado tienen cortezas muy gruesas y suberificadas (figura A.9) a lo largo de todo el tronco y ramas, de manera que las yemas quedan bien protegidas del fuego y rebrotan a partir de yemas epicórmicas.

Por lo tanto, las estrategias de las plantas en relación con el fuego son muy diferentes entre las comunidades mediterráneas y las sabanas tropicales. En estas no hay prácticamente plantas reclutadoras posfuego, ya que el intervalo entre incendios en muy corto y no permite que las plantas lleguen a la edad reproductora. Además, los incendios son poco intensos, de manera que el rebrote a partir de yemas, incluso de yemas en las copas, es muy posible. Esas condiciones de incendios frecuentes y poco intensos han sido el marco ideal para la evolución de las cortezas gruesas y suberificadas que protegen las yemas. También existen algunas especies rebrotadoras en las que el fuego estimula la floración. Además es el marco ideal para plantas herbáceas graminoides rebrotadoras con fotosíntesis C_4; estas especies arden con mucha facilidad pero con relativamente poca intensidad. En las plantas leñosas, la inversión en biomasa subterránea suele ser muy elevada (en relación con la biomasa aérea), con valores extremos en el cerrado brasileño, donde diversas especies tienen forma de árbol subterráneo (tronco y ramas principales subterráneas) y solo salen a la superficie la punta de las ramas con hojas.

Es importante destacar que para poder entender las características de las sabanas también se ha de tener en cuenta el importante papel de los grandes herbívoros (en especial en las sabanas africanas), y la gran cantidad de herbívoros pequeños como las hormigas y termitas. Existe una relación entre los incendios y los herbívoros, ya que ambos consumen los mismos recursos (biomasa vegetal) y, por lo tanto, en cierta manera compiten. Una elevada presión de herbívoros disminuye la biomasa disponible, y por lo tanto los incendios. Los herbívoros también retrasan el crecimiento de los árboles jóvenes e impiden que estos lleguen a la altura en la que están a salvo de las llamas. Las sabanas africanas sin fauna tendrían un régimen de incendios muy diferente.

Existen también sabanas en sistemas templados y mediterráneos que tienen un aspecto muy similar a las sabanas tropicales, y en todas ellas el fuego desempeña un papel muy relevante. Por ejemplo, las sabanas mediterráneas de quercíneas (robles y encinas) tienen también incendios de superficie, y las especies de estos sistemas presentan cortezas más gruesas que otras del mismo género (*Quercus*) que viven en otros ambientes. Estas sabanas de robles y encinas están bien representadas en Norteamérica; en la Cuenca Mediterránea, y debido a la gran influencia humana, muchas han desaparecido o han sido sustituidas por dehesas, que muestran una estructura bastante similar a las sabanas pero muy antropizadas (sistemas agroforestales). Las dehesas actuales se mantienen por el uso en lugar de por incendios. Cabe destacar que el alcornoque (*Q. suber*), que crece en el oeste de la Cuenca Mediterránea, es un árbol extremadamente parecido a muchas especies del cerrado, debido a su corteza gruesa y suberificada (de donde se extrae el corcho), lo que supone un caso claro de convergencia evolutiva (figura A.9). Existen además pinares, tanto tropicales como templados, donde los árboles son bastante altos y con corteza gruesa, y los fuegos son de superficie, muy similares a las sabanas tropicales (como los bosques americanos de *Pinus palustris*). Las

praderas tanto del norte como del sur de América (por ejemplo, la pampa Argentina o las praderas norteamericanas) presentan características similares a las sabanas tropicales no arboladas, y están dominadas por herbáceas graminoides; en estas praderas los incendios son frecuentes, aunque no tanto como en las sabanas tropicales. Además, en las praderas templadas puede existir una interacción entre el fuego y el frío, de tal manera que el frío ralentiza el crecimiento de los árboles y dificulta que consigan alcanzar la altura suficiente para escapar de las llamas, cosa que podría contribuir a que muchas de estas sabanas templadas estén desprovistas de árboles.

El fuego como filtro en las comunidades vegetales

Tradicionalmente las comunidades vegetales se han visto como el producto de las características ambientales (clima y suelo) y las interacciones entre especies (competencia y facilitación). En ese contexto, el fuego se considera una perturbación que destruye las comunidades; después del fuego, muchas especies pueden regenerarse y así recuperar la comunidad. Ahora sabemos que el fuego no es simplemente un proceso que destruye, sino que es parte intrínseca de muchas comunidades y determina su estructura y composición del mismo modo que otros factores como el clima, la fertilidad del suelo o la competencia. En los ecosistemas donde el fuego tiene un papel histórico importante, la composición de las comunidades no se puede explicar solo por las condiciones ambientales y las interacciones entre especies, sino que es necesario considerar el papel del fuego, y en concreto el régimen de incendios, en el ensamblaje de comunidades (figura 12). En muchos casos, el papel del régimen de incendios es más importante que la interacción entre especies. Por ejemplo, una especie puede ser suprimida por competencia con otra especie superior, pero puede tener un banco de semillas persistente, regenerar masivamente después del siguiente incendio y dejar mucha más descendencia que la especie que era competitivamente superior. El clima, el suelo y la estructura de la comunidad determinan la inflamabilidad de esta y, por lo tanto, el régimen de incendios. Las especies que tengan los rasgos necesarios para sobrevivir y reproducirse en ese régimen de incendios podrán formar parte de las comunidades, mientras que las especies que no los tengan pueden formar parte del acervo de especies regional, pero no del local, y quedarán relegadas a zonas que, por sus características topográficas, experimentan pocos incendios (roquedos, fondos de valle, humedales, etc.).

Las interacciones entre especies tienden a facilitar la presencia de especies ecológicamente diferentes (con rasgos funcionales diferentes). Por ejemplo, los procesos de competencia (interacción entre especies en la que al menos una de ellas sale perjudicada) tienden a limitar la coexistencia de especies funcionalmente similares (con rasgos funcionales similares y que comparten nicho ecológico). En cambio, la competencia permite la coexistencia de especies que utilizan recursos de una manera diferente (segregación y complementariedad de nichos). Por ejemplo, plantas con raíces de diferente profundidad (es decir, que exploran diferentes niveles del suelo) no compiten por los mismos recursos subterráneos y, por lo tanto, pueden coexistir más fácilmente. Del mismo modo, la facilitación (interacción entre especies en la que al menos una especie se beneficia y ninguna se perjudica) se da principalmente en especies ecológica y funcionalmente diferentes. Por ejemplo, un árbol puede facilitar el establecimiento de plantas herbáceas. Por lo tanto, las interacciones entre especies tienden a incrementar la diversidad funcional de la comunidad, favoreciendo especies (morfológica o funcionalmente) diferentes.

En condiciones ambientales estresantes (por ejemplo, ecosistemas áridos, ecosistemas con nivel freático muy elevado, ecosistemas de alta montaña) las comunidades tienden a estar constituidas por especies que son relativamente semejantes en sus rasgos funcionales. La razón es que hay algunos rasgos concretos que permiten la persistencia de las especies bajo tales condiciones y, por lo tanto, solo pueden vivir las especies que poseen esos rasgos. Por ejemplo, no cualquier planta puede soportar un clima árido, de manera que en la comunidad se filtran solo las especies que tienen unos rasgos determinados para poder soportar la aridez, y por lo tanto, son especies funcionalmente (y morfológicamente) similares. La abundancia de cactiformes en algunos desiertos, de plantas esclerófilas en los ecosistemas mediterráneos o de herbáceas altas con fotosíntesis C_4 en algunas sabanas son claros ejemplos de comunidades dominadas por especies con rasgos morfofuncionales similares condicionadas por un estrés abiótico. Cuanto más fuerte sea el estrés, menos

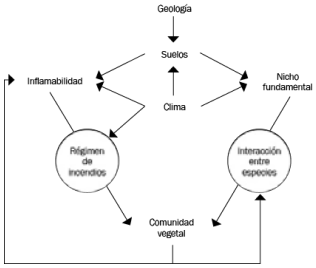
diversidad de estrategias podrá coexistir en el sistema, y más parecidas serán las especies que coexisten. Del mismo modo, para vivir y persistir en un sistema con fuegos recurrentes es necesario tener unos rasgos determinados, y esos rasgos dependerán del régimen de incendios. De este modo, un determinado régimen de incendios puede generar una tendencia a conformar comunidades con plantas funcionalmente parecidas entre sí, es decir, especies con rasgos que les confieran persistencia a ese régimen de incendios. Cuanto más relevante sea el papel del fuego en esa comunidad (por ejemplo, mayor frecuencia de incendios), más parecidas (morfológica/funcionalmente) serán las especies. Por ejemplo, en las comunidades mediterráneas con una relativamente elevada frecuencia de incendios, hay una gran abundancia de arbustos con banco de semillas persistente al fuego que reclutan tras el fuego; los arbustos no rebrotadores sin banco de semillas persistente difícilmente podrán persistir. Algunas sabanas, como por ejemplo el cerrado brasileño, tienen una recurrencia muy elevada de incendios de baja intensidad; en estas condiciones encontramos muchas especies arbustivas con cortezas extremadamente gruesas (figura A.9), mientras que los arbustos con corteza fina difícilmente pueden vivir. En otras sabanas encontramos una gran predominancia de herbáceas graminoides rebrotadoras con fotosíntesis C_4. Es decir, el régimen de incendios limita (filtra) los posibles tipos de plantas que pueden vivir en una zona determinada, de manera semejante a como lo hace el régimen de precipitaciones o el tipo de suelo. De forma que las especies que aparecen en una comunidad no solo son las que pueden vivir en ese clima y suelo determinados, sino que también dependen de las interacciones entre las especies y del régimen de incendios (figura 12). Por supuesto que esto no quiere decir que en estas circunstancias no haya procesos de competencia o facilitación entre especies, sino que el papel relativo del filtro puede ser preponderante en el ensamblaje de las comunidades.

De manera simplificada, una comunidad dominada por procesos de interacción entre especies será una comunidad con elevada riqueza funcional (por ejemplo, las selvas tropicales). En cambio, una comunidad en la que las condiciones ambientales o los incendios ejerzan un rol importante en el filtraje tenderá a ser una comunidad con una riqueza funcional más baja. Eso no siempre quiere decir que la diversidad de especies sea baja; puede haber una gran diversidad de especies que hayan adquirido ese rasgo necesario para vivir en un determinado lugar y que, siendo especies taxonómicamente muy diferentes, sean morfofuncionalmente similares. Por ejemplo, el cerrado brasileño es conocido por su muy elevada diversidad de especies (uno de los puntos calientes de diversidad del mundo). En él encontramos especies taxonómicamente muy diferentes y morfológicamente muy similares (por ejemplo, en relación con las cortezas); de hecho, muchas especies son difíciles de distinguir si no presentan estructuras reproductoras.

En otros casos, la similitud funcional en comunidades fuertemente filtradas por algún tipo de estrés implica una baja diversidad filogenética, aunque no una baja diversidad de especies. Esto se debe a que, en muchos casos, los rasgos de las plantas están conservados a lo largo del tiempo evolutivo, es decir, especies (filogenéticamente) cercanas tienen rasgos parecidos (círculos en la figura 10). Por ejemplo, todos los pinos tienen hojas parecidas, los robles también tienen hojas parecidas entre ellos, las palmeras tienen troncos parecidos, etc. En aquellos casos en los que los rasgos están conservados, el filtraje ambiental determina la formación de comunidades con especies que no solo son parecidas funcionalmente entre sí, sino que además son filogenéticamente cercanas; en estos casos la diversidad filogenética de las comunidades es baja. Por ejemplo, las praderas sabanoides con elevada recurrencia de incendios están dominadas por plantas herbáceas rebrotadoras con fotosíntesis C_4, y la mayoría de ellas pertenecen a la misma familia taxonómica, las gramíneas (*Poaceae*). Aunque la diversidad de especies sea elevada, la diversidad funcional y la filogenética son relativamente bajas. Las comunidades recurrentemente afectadas por incendios en la Cuenca Mediterránea a menudo están dominadas por arbustos reclutadores correspondientes a unas pocas familias (cistáceas, papilonáceas y labiadas) y, por lo tanto, tienen una diversidad filogenética relativamente baja cuando se comparan con comunidades donde los incendios son raros. De manera similar pasa en la región del Cabo en Sudáfrica, uno de los puntos calientes en número de especies; la flora presenta un elevado número de especies por familia. En cualquier caso, no todos los rasgos relacionados con los incendios están conservados en la evolución, y el grado de conservación depende además del linaje. De este modo, como hemos visto, no siempre la similitud fenotípica implica cercanía filogenética y baja diversidad.

FIGURA 12

Las especies que coexisten en una comunidad están determinadas por el suelo (y la geología) y el clima, pues ambos definen tanto el nicho fundamental de las especies como la inflamabilidad del sistema (figura 2). La interacción con las otras especies coexistentes (competencia, facilitación, predación, etc.) y el régimen de incendios determinarán la presencia o ausencia final de cada una de las especies en la comunidad (el ensamblaje de comunidades); a su vez, cambios en la comunidad influyen en la inflamabilidad y en la interacción entre especies (retroalimentación). Tradicionalmente, la ecología se ha dedicado más al estudio de la parte derecha de este esquema que al de la parte izquierda. La ecología del fuego trata de equilibrar este desajuste.



Diversificación

Una de las preguntas clásicas en la ecología es por qué razón zonas con elevada frecuencia de incendios son tan diversas en especies. De los puntos calientes de diversidad del planeta, muchos de ellos corresponden a zonas con incendios recurrentes, tales como California, la región del Cabo (Sudáfrica), el cerrado brasileño, la Cuenca Mediterránea o el suroeste australiano. Estas zonas tienen una elevada diversidad y un alto porcentaje de plantas endémicas. Que los incendios generan diversidad es más que evidente ya que, como hemos visto a lo largo de este libro, la recurrencia de incendios implica la selección de una serie de rasgos necesarios para persistir a ellos y, por lo tanto, genera especies y diversidad, de la misma manera que otras presiones de selección. Para una misma especie, las poblaciones con diferente régimen de incendio tienden a diferenciarse en rasgos que les confieren persistencia a esos regímenes. Esa divergencia de caracteres puede ser el inicio de la diferenciación entre especies, y es una fuente de biodiversidad. Por ejemplo, hay especies de pino que viven tanto en zonas con incendios de copa como en las que no los hay, y las poblaciones con incendios de copa tienen mayor grado de serotinia que las otras. En algunas especies esta diferencia se da solo en la cantidad de piñas serótinas, pero en otras especies, donde probablemente la diferencia entre regímenes de fuego se haya mantenido durante periodos de tiempo muy largos, se han observado más diferencias morfológicas y se han atribuido a subespecies diferentes. Así, los incendios son una presión de selección que genera divergencia de caracteres y, por lo tanto, biodiversidad.

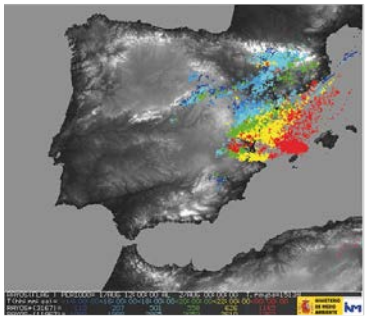
Pero, además, existen evidencias de que los incendios recurrentes incrementan más la diversidad que otras presiones de selección. Esto es especialmente relevante en el caso de las especies reclutadoras obligadas de los ambientes mediterráneos, es decir, en aquellas especies no rebrotadoras que tienen germinación posfuego a partir de un banco de semillas persistente (aéreo o subterráneo). De hecho, entre los géneros de plantas leñosas más diversos que se conocen, gran parte son especies reclutaroras postincendio (*Acacia*, *Erica*, *Grevillia*, *Hakea*, *Aspalatus*; todos ellos con más de un centenar de especies) y viven principalmente en las zonas mediterráneas de Australia y Sudáfrica. Las especies reclutadoras mueren después de verse afectadas por el fuego, de manera que los incendios acortan las generaciones. Por lo tanto, los incendios recurrentes generan una dinámica poblacional muy rápida con generaciones relativamente cortas. Además, en estas especies el reclutamiento se da prácticamente solo una vez en la vida de la planta, después de un fuego, cuando además la planta muere (estrategia monocárpica), por lo que no hay casi solapamiento entre generaciones. Estos dos hechos (tener generaciones cortas y no solapadas) determinan que la tasa de mutaciones y la selección de innovaciones sea muy elevada, lo que podría permitir una rápida diversificación aprovechando así diferentes condiciones locales. Este proceso determinaría, por tanto, una elevada riqueza de especies y de endemismos locales.

Las condiciones climáticas de las comunidades, así como su régimen de incendios, no son condiciones nuevas en las comunidades actuales, sino que aparecieron hace muchos millones de años. Por ejemplo, las condiciones mediterráneas seguramente aparecieron de manera local durante el Terciario y, a medida que la

aridez fue en aumento, las zonas con clima de tipo mediterráneo se fueron extendiendo. Sería en el Cuaternario cuando pasarían a dominar en las zonas que actualmente conocemos. Aparentemente, las sabanas sudamericanas se remontan a unos 4-8 millones de años. La vegetación esclerófila e inflamable en Australia parece ser mucho más antigua (aproximadamente unos 60 millones de años). Por lo tanto, las comunidades no solo ejercieron un papel de filtro, dejando entrar unas especies u otras según sus rasgos, sino que durante millones de años han sido el marco en el que las especies han evolucionado. La evolución de las especies que ocurre dentro de las comunidades, y bajo la presión de un filtro como la recurrencia de incendios, genera inevitablemente especies parecidas en los rasgos relacionados con el fuego, y además son filogenéticamente cercanas. Esto explica la presencia de géneros muy ricos en especies, la mayoría reclutadoras, en zonas como Sudáfrica y Australia. Es decir, una baja diversidad filogenética puede ser fácilmente explicable por diversificación de unos pocos linajes bajo un filtro dentro de una comunidad.

FIGURA A.1

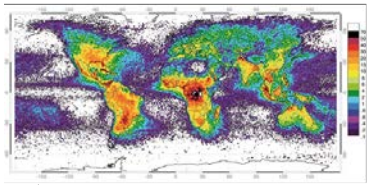
Imagen del 1 de agosto (verano) de la península ibérica que muestra en colores la localización de los 15.134 rayos que se registraron durante 12 horas. Los diferentes colores indican diferentes periodos (intervalos de 2 horas), desde las 14:00 (azul oscuro, en la izquierda) a las 24:00 (rojo, derecha).



EXTRAÍDO DE LA WEB DE LA AGENCIA ESTATAL DE METEOROLOGÍA, ESPAÑA (WWW.AEMET.ES).

FIGURA A.2

Distribución global de los rayos, en número de rayos por km² y año, entre abril de 1995 y febrero de 2003.



CORTESÍA DE LIGHTNING IMAGING SENSOR (LIS), INSTRUMENT TEAM Y EL GLOBAL HYDROLOGY RESOURCE CENTER (GHRC), DE LA NASA.

Figura A.3

Cicatrices de incendios en el tronco de una conífera que sobrevivió a múltiples incendios de superficie en el oeste de los EE UU. Las flechas blancas señalan las cicatrices, y los números corresponden a los años.

FOTO: J. G. PAUSAS.

Figura A.4
Ejemplo de un pinar con incendios de superficie (*Pinus nigra*, Valencia, España).

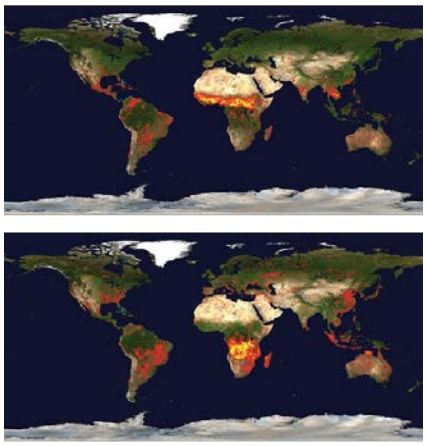
FOTO: J. G. PAUSAS.

Figura A.5
Incendio de copa en un matorral mediterráneo (Valencia, España).

FOTO: J. G. PAUSAS.

Figura A.6

Mapa de la actividad de incendios durante diez días de enero (imagen superior: del 1 de enero de 2011 al 10 de enero de 2011) y durante diez días de julio (imagen inferior: del 30 de junio de 2011 al 9 de julio de 2011) detectados por el sensor MODIS. Los puntos rojos indican la presencia de incendios; las zonas amarillas indican alta densidad de incendios.



CORTESÍA DE FIRMS (FIRE INFORMATION FOR RESOURCE MANAGEMENT SYSTEM), UNIVERSIDAD DE MARYLAND, EE UU.

FIGURA A.7

Rebrote del brezo de invierno (*Erica multiflora*); al fondo se observan rebrotes de la pebrella en floración (*Thymus piperella*).

FOTO: B. MOREIRA.

Figura A.8
Piñas serótinas (*Pinus halepensis*, pino carrasco; Valencia, España).

FOTO: J. G. PAUSAS.

FIGURA A.9

Corteza gruesa y suberificada de *Quercus suber* (alcornoque; Valencia, España; izquierda) y de *Myrcia bella* (Goiás, Brasil; derecha). A pesar de su similitud, corresponden a especies de familias muy diferentes (fagácea y mirtácea, respectivamente), pero las dos viven en ambientes con incendios frecuentes.

FOTOS: J. G. PAUSAS.

FIGURA A.10

La aulaga o aliaga (*Ulex parviflorus*, Fabácea; Valencia, España) es un claro ejemplo de especie reclutadora obligada muy inflamable. Tiene una biomasa muy fina y acumula abundantes ramas secas.

FOTO: J. G. PAUSAS.

CAPÍTULO 5

Incendios en un futuro cambiante

No solo cambia el clima

Dada la estrecha relación entre el clima y los incendios, es de esperar que, en el marco actual de cambio global que sufre el planeta, el régimen de los incendios también cambie. No hay ninguna duda de que vivimos en el contexto de un calentamiento global donde las temperaturas del planeta están aumentando. El régimen de precipitaciones también está cambiando, pero estos cambios son más diversos en el espacio, y mucho más difíciles de predecir. En cualquier caso, las evidencias sugieren que, en general, los cambios en la precipitación no compensarán el incremento en temperatura. Es decir, todo apunta a que en la mayoría de los ecosistemas está disminuyendo la disponibilidad de agua para las plantas y aumenta la frecuencia de sequía; por lo tanto, las condiciones inflamables, es decir, las condiciones apropiadas para los incendios. Al menos en los ecosistemas con suficiente biomasa, este incremento de condiciones inflamables implicará un cambio en el régimen de incendios, ya que, concomitante con el cambio en las condiciones climáticas, está aumentando la densidad de población, y por ende las igniciones. Sin embargo, los cambios que está sufriendo el planeta no son solo cambios climáticos (el calentamiento global), sino que simultáneamente se están produciendo otros cambios que también influyen en gran manera en el régimen de incendios (figura 13). Algunos de ellos son incluso más importantes en determinar la actividad de los incendios que los cambios climáticos *per se*; además, existen interacciones entre los diferentes factores de cambio. A continuación mencionamos los factores más significativos relacionados con el cambio global que tienen implicaciones en el cambio del régimen de incendios.

1. Cambios en la densidad y distribución de la población humana: el incremento de la población conlleva un incremento de las igniciones (tanto accidentales como provocadas), en especial, el incremento de la población urbana (no rural) en zonas periféricas a las ciudades (es decir, en la interfase urbano-forestal). Este incremento de la población es especialmente evidente en las zonas mediterráneas, ya que el clima favorable atrae a muchas personas de otras partes del mundo. Las predicciones sugieren que en algunos ambientes, como los mediterráneos, la densidad de población seguirá aumentando drásticamente, por lo que en estos ecosistemas se espera que las igniciones sigan aumentando. La relevancia de este incremento de igniciones de tipo antropogénico en el régimen de incendios depende de las condiciones ambientales y de la cantidad de igniciones naturales. De las condiciones ambientales, porque las igniciones son necesarias pero no suficientes para generar incendios, ya que se requiere una cierta biomasa y unas condiciones de sequía apropiadas. De la cantidad de igniciones naturales, porque en ecosistemas con elevadas igniciones naturales, el incremento antropogénico puede ser insignificante, tal y como sucede en muchas sabanas africanas. En cualquier caso, en muchos ecosistemas con una época seca (o con frecuentes años secos), el incremento de igniciones puede fácilmente incrementar la actividad de los incendios, aunque la magnitud del incremento no será la misma para todos los ecosistemas y dependerá de las igniciones naturales.

2. Abandono rural: a medida que la industrialización, la modernización y las tecnologías avanzan, las sociedades se van separando de la dependencia de los recursos obtenidos directamente de la naturaleza (agricultura, ganadería, explotación maderera extensiva) y disminuye el uso intensivo de los sistemas naturales y la población que vive de ellos. En consecuencia, se produce al abandono de los paisajes antaño fuertemente utilizados y la acumulación de combustible, tal como ha ocurrido durante las últimas décadas en diversas regiones. En algunos casos, esta gran acumulación de combustible se debe en parte a la ausencia de los herbívoros naturales, que fueron eliminados en el pasado, sustituidos por el uso y el pastoreo, pero de momento no reintroducidos con el abandono de las actividades rurales. Estos cambios de uso incrementan la cantidad y continuidad de la vegetación y, por lo tanto, la inflamabilidad del paisaje.

3. Deforestación y fragmentación: en ecosistemas poco productivos y pobres en vegetación, la deforestación y fragmentación del paisaje pueden llevar a la reducción de los incendios, por la reducción de la continuidad del combustible. En cambio, en ecosistemas forestales densos y húmedos (por ejemplo, selvas), el aclareo y la deforestación aumentan los claros en los bosques, reducen la humedad e incrementan la inflamabilidad del ecosistema. Estos procesos determinan una mayor probabilidad de incendios y, en especial, de incendios más severos.

4. Cambios en la gestión: los cambios socioeconómicos también se traducen en cambios en las políticas de gestión del monte y de los objetivos de estas. Mientras que las culturas tradicionales realizan una gestión enfocada a la producción, las culturas modernas priorizan la conservación y gestión del paisaje para el turismo. En este caso, la cultura europea moderna, que es bosque-céntrica, prioriza una gestión de la protección de los bosques contra los incendios (figura 4) y la realización de plantaciones en las zonas sin árboles (matorrales). En algunos casos, estas plantaciones se realizan con especies no autóctonas y de crecimiento rápido. Todo ello aumenta la cantidad, continuidad e inflamabilidad del combustible.

5. Invasiones vegetales: uno de los productos de la globalización de la humanidad es el incremento masivo de especies invasoras en muchos ecosistemas. En muchos casos, las invasiones cambian sustancialmente la estructura y funcionamiento de los ecosistemas, incluyendo cambios en la estructura e inflamabilidad del combustible. Existen dos modelos básicos de invasiones en relación con los incendios. Uno es la invasión de una especie perenne con elevada inflamabilidad y resistente a fuegos (por ejemplo, una graminoide rizomatosa). Estas especies incrementan la probabilidad de ignición y la intensidad del fuego, a menudo eliminando plantas nativas más sensibles a la elevada intensidad de calor. El segundo modelo se da especialmente en los sistemas mediterráneos de California y Chile, y se refiere a la entrada de anuales invasoras, que incrementan la frecuencia de incendios poco intensos, de manera que desplazan a las plantas nativas reclutadoras (que requieren un periodo más largo sin fuegos para reproducirse).

6. Incremento del dióxido de carbono (CO_2): el efecto a largo plazo en las plantas y ecosistemas del incremento del CO_2 atmosférico debido al consumo de combustibles fósiles (gasolina, petróleo, etc.) es complejo y aún poco conocido. Existen dos mecanismos fisiológicos que son relevantes al respecto. El primero es que el incremento de CO_2 permite a las plantas una mayor tasa fotosintética y un mayor crecimiento, y por lo tanto, una mayor acumulación de biomasa si los otros recursos (agua y nutrientes) no son limitantes. Además, existe un segundo mecanismo por el cual el incremento del CO_2 conlleva un incremento en la eficiencia en el uso del agua (mayor asimilación de carbono con menor pérdida de agua); por lo tanto, este mecanismo genera una mayor productividad en ecosistemas secos donde el agua es limitante. Actualmente ya empiezan a detectarse evidencias de un incremento de la vegetación leñosa en algunas sabanas que podría ser debido al incremento de CO_2 atmosférico. La mayor tasa fotosintética en un ambiente enriquecido con CO_2 también facilita el almacenamiento de reservas (carbohidratos); en las plantas rebrotadoras, y por lo tanto estas se ven favorecidas.

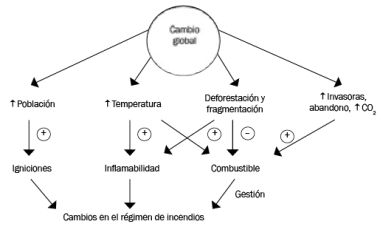
Con la excepción del primer factor, que implica un incremento en las igniciones, la mayoría de los demás factores implican un incremento en la cantidad y continuidad de combustible. En los ecosistemas secos, es decir, en sistemas con regímenes limitados por combustible (figura 5), este incremento conducirá a una mayor actividad de los incendios. Además, dado que el incremento de combustible es un proceso en el espacio, la conectividad del combustible no aumenta de manera lineal, sino exponencial y, por lo tanto, puede fácilmente generar cambios abruptos en el régimen de incendios, más abruptos que los cambios esperados si solo hubiera cambios en el clima. Además, los diferentes factores pueden crear interacciones y sinergias. Por ejemplo, el incremento de combustible en un ecosistema de tipo seco aumenta la susceptibilidad de su régimen de incendios a los cambios climáticos y, por lo tanto, se incrementa la probabilidad de cambios bruscos en el régimen de incendios. En cualquier caso, todos estos factores nos proporcionan información de los posibles cambios a corto o medio plazo. Los cambios en el régimen de incendios a largo plazo son aún más

difíciles de predecir, por varias razones. Primero porque el cambio en el clima y demás motores de cambio arriba mencionados son también difíciles de predecir a largo plazo (algunos dependen de cambios sociopolíticos); además, las interacciones entre factores pueden cambiar con el tiempo. Por ejemplo, un incremento en biomasa puede aumentar la actividad de los incendios, pero este aumento puede, a medio plazo, disminuir suficientemente la biomasa como para volver a reducir la activad de los incendios, aunque probablemente en un paisaje muy diferente al actual.

Por lo tanto, el régimen de incendios futuro no depende solo del clima, sino que hay muchos otros factores que pueden ser incluso más relevantes a la hora de modelar los incendios y los paisajes. La importancia del combustible en los cambios del régimen de incendios sugiere que la gestión territorial constituye un punto clave para el futuro de muchos de nuestros paisajes, ya que ciertas modificaciones en la gestión podrían, potencialmente, moldear el futuro régimen de incendios.

FIGURA 13

Principales motores de cambio del régimen de incendios en el marco del cambio global. Una elevada población suele implicar un incremento en las igniciones; la temperatura incrementa la inflamabilidad de los ecosistemas y puede influir en determinar el aumento o disminución del crecimiento de la vegetación (y por lo tanto del combustible), dependiendo de si se trata de un ecosistema frío o cálido; la deforestación también incrementa la inflamabilidad de los bosques y reduce el combustible; el abandono rural, las especies invasoras y el incremento de CO_2 suelen conducir a un incremento del combustible. El balance final en la modificación del régimen de incendios depende de las condiciones ambientales y de productividad del ecosistema, así como de la posible gestión del combustible.



Los incendios como problema

Sabemos que los incendios son un proceso natural en muchos ecosistemas, y que cada ecosistema tiene un régimen de incendios característico, es decir, un rango de frecuencias, tamaños, intensidades y estacionalidad determinado. En ese rango los incendios son naturales y necesarios para el mantenimiento de la biodiversidad. Fuera de ese rango, los incendios pueden ser insostenibles para el ecosistema. Es decir, el problema no son los incendios en sí, sino cambios en el régimen de incendios que lleven al sistema a un régimen fuera del rango natural y sostenible. Sin embargo, existen dos problemas básicos que a veces se confunden y que hay que diferenciar porque pueden requerir diferentes soluciones: 1) los incendios como un problema para la biodiversidad y los ecosistemas (la perturbación del régimen de incendios); y 2) los incendios como un problema para las actividades humanas en el medio natural (por ejemplo, la urbanización en el medio natural o en la interfase urbano-forestal). Las diferentes soluciones a estos dos problemas pueden ser, a veces, de difícil compatibilidad. Es decir, puede haber un régimen de incendios que sea sostenible para un ecosistema o paisaje determinados, pero no para mantener urbanizaciones e infraestructuras en él; y, al revés, hay regímenes de incendios sostenibles para las urbanizaciones (por ejemplo, la exclusión máxima de los incendios) pero no para los ecosistemas. La gestión de un mundo inflamable requiere equilibrar los beneficios de manera que se minimice el impacto de los incendios en la población sin medrar la sostenibilidad de la biodiversidad, y para ello se requiere considerar tanto aspectos ecológicos como de planificación urbanística.

Ciertamente, los incendios pueden generar diferentes problemas ecológicos que amenazan la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas. Quizá el más claro sea la presencia de incendios en ecosistemas donde históricamente no se daban, de forma que las especies no están adaptadas a ellos. Este es el caso de algunos bosques húmedos (por ejemplo, las selvas lluviosas), así como algunos ambientes áridos o fríos. Pero los incendios también pueden ser un problema ecológico en ambientes adaptados a incendios cuando hay un cambio en el régimen fuera del rango histórico (es decir, un aumento o disminución de la

actividad de incendios respecto al rango natural). A continuación se mencionan algunos de estos problemas que se dan en zonas propensas a incendios.

Uno es el llamado “riesgo de inmadurez”, es decir, que la frecuencia de incendios sea tan elevada que no permita a las especies llegar a su edad de reproducción y, por lo tanto, impida la regeneración de las poblaciones. En estos casos, el tiempo entre dos incendios es menor que el tiempo necesario para que las especies acumulen un banco de semillas importante que asegure la regeneración. Ocurre cuando la frecuencia de incendios de copa es demasiado elevada, y afecta a especies reclutadoras que no poseen la capacidad de rebrotar. Este problema es muy típico (pero no exclusivo) en ecosistemas dominados por especies serótinas (por ejemplo, comunidades de pino carrasco de la Cuenca Mediterránea); a pesar de estar adaptadas a los incendios, una elevada frecuencia las puede eliminar del paisaje (extinción local). La degradación de muchos matorrales mediterráneos a pastizales de anuales, a veces con abundantes especies invasoras (como es el caso por ejemplo de los matorrales de California y Chile), es también la respuesta a una elevada frecuencia de incendios que no permite la regeneración de las especies típicas del matorral, adaptadas a incendios de más intensidad pero de menos frecuencia. En algunos casos, la degradación por riesgo de inmadurez es el producto de un régimen de quemas prescrito pensado para reducir el combustible para proteger zonas urbanas cercanas, sin considerar las consecuencias ecológicas.

En el extremo opuesto al riesgo de inmadurez encontramos el “riesgo de senescencia”, es decir, una recurrencia de incendios muy baja puede hacer que las especies reclutadoras con una longevidad más corta que la frecuencia de incendios no tengan la oportunidad de regenerarse, y acaben muriendo por senescencia sin dejar apenas descendencia. Especies en las que el reclutamiento se da principalmente en condiciones posfuego (especies serótinas, especies con germinación estimulada por calor o humo) son susceptibles a este problema. Además, la baja frecuencia de incendios puede generar una elevada acumulación de biomasa y, finalmente, producir incendios muy intensos que pueden tener efectos negativos para otras especies del ecosistema (tanto de plantas como de animales). Se da en ecosistemas donde la prevención de incendios o la fragmentación han sido excesivas para el ecosistema.

Otro problema que tiene fuertes implicaciones en la biodiversidad es el cambio de tipo de incendios. Por ejemplo, muchos bosques de coníferas viven en sistemas con incendios frecuentes de superficie (incendios frecuentes pero poco intensos; véanse figuras 4 y A.3). En estos casos, las plantas del sotobosque regeneran bien después de incendios frecuentes y los árboles están bien protegidos para ese régimen (por ejemplo, con cortezas gruesas). La protección de los bosques contra incendios reduce su frecuencia, pero conlleva una acumulación de biomasa combustible en el sotobosque. En esas condiciones, la acumulación de hojarasca y combustible arbustivo podría impedir el reclutamiento de la especie arbórea, de manera que pueden morir por senescencia sin dejar descendencia, y los claros del bosque son ocupados por otras especies. Además, en esas condiciones de acumulación de combustible, un simple incendio, aunque sea muy poco frecuente, puede fácilmente llegar a las copas y convertirse en un incendio de copa de elevada intensidad, al cual los árboles no están adaptados. En estas condiciones el árbol no se regenerará, y podría ocurrir una extinción local de la especie. En estos ecosistemas, el problema no es el exceso de incendios, sino el exceso de incendios de elevada intensidad, y las medidas de protección contra todos los incendios no solucionan el problema, sino que lo agravan.

La excesiva eliminación de los incendios en paisajes donde históricamente han sido frecuentes tiene claras implicaciones para muchas especies, no solo de plantas. Por ejemplo, si no hubiera una elevada actividad de incendios en las sabanas africanas, la vegetación arbórea invadiría estas sabanas generando bosques cerrados en los que muchas plantas de ambientes abiertos, así como los grandes mamíferos, no tendrían cabida. Lo mismo ocurre en muchos otros ecosistemas del mundo, tanto en Latinoamérica, Australia o Europa. Por ejemplo, la Cuenca Mediterránea es un punto caliente de biodiversidad a escala mundial, con muchas especies, incluidos vertebrados, típicas de matorrales, de vegetación sabanoide y de otros ecosistemas abiertos (ausentes en el resto de Europa) que dan cuenta del elevado grado de biodiversidad de la cuenca. De hecho, la máxima diversidad se da en paisajes de tipo mosaico, donde coexisten ambientes boscosos con ambientes abiertos generados por incendios; la heterogeneidad es muy importante para la biodiversidad de muchos paisajes, y los incendios son un factor natural primordial para generarla.

Mientras que todos estos cambios en el régimen de incendios pueden poner en peligro algunas especies y ecosistemas, los incendios no son el factor más importante en la degradación de la mayoría de los ecosistemas. En muchos de ellos, la agricultura (y todo lo que conlleva, por ejemplo, deforestación, salinización y desecación de acuíferos, etc.) ha sido el principal factor de destrucción de ecosistemas. En los ecosistemas mediterráneos, los incendios tienen un papel limitado en la degradación de los ecosistemas y su biodiversidad, en especial si lo comparamos con el del mal planeamiento urbano, que conlleva un continuo crecimiento de zonas urbanas en el medio natural, destruyéndolo de una manera prácticamente irreversible. Los factores principales de destrucción de los bosques tropicales son la tala, la caza y el mal uso del territorio; la consecuencia de estos procesos puede llevar a incendios destructivos, pero estos no suelen ser el factor causante inicial de la degradación.

Sin embargo, cuando se habla del problema de los incendios no siempre se refiere a las cuestiones ecológicas, sino también a los problemas que los incendios pueden generar a la sociedad, destruyendo infraestructuras y, en algunos casos, llevándose vidas humanas. Estos problemas son mucho más fáciles de cuantificar (valoración económica) que los problemas ecológicos. Además, los gestores del medio son mucho más sensibles a estos problemas que a los ecológicos, cosa que podría resultar paradójico, ya que los problemas de destrucción de infraestructuras son mucho más fáciles de solucionar (solo se necesita dinero), pero tienen un gran impacto mediático. Por consiguiente, a menudo la gestión de los paisajes inflamables solo se realiza desde la perspectiva de los problemas socioeconómicos, y no de los problemas ecológicos, lo que a veces conduce a una gestión ecológicamente insostenible.

Hacia una gestión de paisajes inflamables

La gestión de paisajes inflamables no es fácil. De hecho, algunas de las regiones tecnológicamente más avanzadas del planeta se encuentran en paisajes muy inflamables (como California y Australia), y no han conseguido una gestión sostenible del paisaje, lo que sugiere que las soluciones no son solo tecnológicas, sino que, probablemente, requieran un cambio de paradigma.

La eliminación total de los incendios forestales, manteniendo la biodiversidad, es imposible y, a menudo, insostenible. La principal excepción serían los bosques tropicales húmedos, donde no hay época seca y los incendios son históricamente muy raros, o en ecosistemas áridos donde históricamente no ha habido suficiente combustible para incendios frecuentes; en esos casos, el mantenimiento de la biodiversidad requiere la máxima reducción posible de los incendios. En la mayoría de los ecosistemas, eliminar del todo los incendios es imposible porque, tarde o temprano, llegará un año o una estación seca y una ignición (ya sea una tormenta seca o una ignición antrópica) y, por lo tanto, prenderán. Además, intentar eliminar los incendios suele ser ecológicamente insostenible, no solo porque hay muchas especies (plantas y animales) adaptadas a espacios abiertos que desaparecerían sin los incendios, sino también porque, cuando llegue ese incendio inevitable, se habrá acumulado tal cantidad de biomasa que la intensidad y extensión del incendio puede ser muy grande (por lo tanto, probablemente un incendio más destructor). El reto de la gestión de paisajes inflamables es aprender a convivir de una manera sostenible con los incendios; esta convivencia será diferente dependiendo del tipo de ecosistema. Pero esta convivencia no es fácil, sobre todo en el marco socioeconómico actual. Por ejemplo, los ecosistemas mediterráneos tienen un clima muy benigno y atraen a mucha población, de manera que casi todas las comunidades naturales están cerca de grandes urbes donde la densidad de población (y, por tanto, de igniciones antrópicas) es muy elevada. Además, el sistema socioeconómico actual premia un urbanismo de grandes extensiones imbricado en el medio natural, lo que dificulta la gestión simultánea de la conservación de los ecosistemas y la protección de estructuras urbanas. De hecho, cuanto mayor es la densidad de la población (humana) que vive en paisajes inflamables, mayor es el riesgo de incendios para la sociedad, aunque no cambie el régimen de incendios, porque más gente y más viviendas están expuestas a este riesgo.

No hay duda de que el régimen de incendios actual de muchos ecosistemas está fuera del rango de sostenibilidad ecológica (tabla 3), en muchos casos por exceso, en algunos otros por defecto (pero demasiado intensos). Tampoco hay duda de que, en muchas zonas, los incendios están generando problemas sociales,

destruyendo infraestructuras o incluso vidas humanas. Por ello, se requiere una gestión adecuada. Las técnicas típicas de gestión en paisajes inflamables se basan en actuaciones antes de los incendios (gestión del paisaje y del combustible), durante los incendios (extinción) y después de los incendios (restauración de ecosistemas degradados por un régimen de incendios inapropiado).

La gestión del combustible consiste en fragmentar y reducir el combustible (por ejemplo, cortafuegos) para disminuir el riego de ignición y la velocidad e intensidad de propagación de los incendios, así como para facilitar el acceso a los medios de extinción. Estas estructuras en el paisaje se pueden realizar y mantener mediante cortas y aclareos, mediante el pastoreo (pastoreo prescrito) o mediante quemas controladas (quemas prescritas). En algunos casos excepcionales, se realiza un diseño integral del paisaje, de tal modo que se sitúan las diferentes unidades del paisaje de una manera estratégica según su inflamabilidad con el fin de generar paisajes rurales resilientes y sostenibles a los incendios frecuentes; por ejemplo, las zonas de pastos y los cultivos se sitúan a barlovento de los vientos dominantes en la época seca (a modo de cortafuegos), mientras que las plantaciones forestales productivas se sitúan a sotavento. El control del combustible ha sido exitoso en algunos casos, pero no siempre, y su efectividad depende especialmente del tipo de vegetación, la topografía y el régimen de vientos. En general, el coste de mantenimiento suele ser elevado. Existen ejemplos donde la extinción y gestión de combustible ha reducido el tamaño de incendios y ha salvado de las llamas a zonas urbanas y propiedades. Pero en otros casos, donde los incendios suelen ocurrir en condiciones climáticas y de viento extremas, los medios de extinción y los cortafuegos pueden ser bastante ineficientes. A veces, incluso, los cortafuegos pueden constituir un punto de entrada de especies invasoras o de vegetación herbácea altamente inflamable, y en algunas zonas con elevada pendiente sobre suelos poco estructurados pueden llegar a ser un punto de partida para procesos erosivos. Además, la evaluación de la efectividad tanto de la extinción como de los tratamientos de combustible no se puede hacer después de un incendio (a corto plazo), sino que requiere de una visión a escala espacial y temporal amplia. Esto se debe a que estas actuaciones pueden ser efectivas a corto plazo, ante uno o varios incendios determinados, al reducir dramáticamente el tamaño de estos. Pero la reducción del tamaño de los incendios puede conducir, a medio o largo plazo, a una elevada cantidad de combustible en el paisaje, de manera que fácilmente llegue un año seco que genere un incendio grande y que compense el balance total del área quemada a largo plazo. De hecho, existen modelos de simulación de incendios que predicen que, en muchos casos, la extinción no reduce el área total quemada (acumulada) a largo plazo; si esto es cierto, lo que dependerá de las características del ecosistema, pondría en tela de juicio las grandes inversiones en extinción. En cualquier caso, para cada ecosistema o paisaje que se vaya a gestionar sería necesario evaluar realmente la efectividad de la extinción y de los tratamientos de combustible a una escala temporal y espacial grande, y considerar las consecuencias ecológicas, antes de poder determinar la conveniencia real y la metodología apropiada para la gestión del medio natural. Desgraciadamente, estas evaluaciones (costes y beneficios) son muy raras.

Una de las formas de control de combustible económicamente muy eficiente, aunque impopular en algunas sociedades, es la realización de quemas prescritas. Además, estas quemas podrían simular un régimen de incendios similar al natural (restauración de los regímenes de incendios). Por ejemplo, en muchos ecosistemas con incendios de superficie, en especial los bosques de coníferas americanos, a menudo se realizan quemas prescritas frecuentes en el sotobosque, con la finalidad de mantener el combustible bajo y que un posible incendio no afecte a las copas; estas quemas intentan imitar regímenes naturales de incendios de superficie. En muchos de estos casos se consigue el efecto deseado sin afectar de manera negativa al ecosistema. También existen ejemplos positivos de quemas prescritas en algunas zonas tropicales (sabanas). En algunos lugares se están utilizando quemas prescritas del sotobosque en plantaciones forestales para prevenir los incendios de copa (mucho más catastróficos). En la Cuenca Mediterránea estas técnicas se usan poco. Las quemas prescritas en zonas con incendios de copa son mucho más complicadas; por ejemplo, en California, a menudo se realizan quemas prescritas en el matorral y no siempre con éxito. Para mantener el matorral a un nivel bajo de combustible que dificulte la propagación de incendios intensos a zonas habitadas, se requiere una frecuencia elevada de quemas, mucho más elevada que la frecuencia natural. En muchos casos, esta frecuencia elevada no permite que las plantas lleguen a la edad de maduración y producción de

semillas (riesgo de inmadurez); en consecuencia, desaparecen especies, el matorral nativo se degrada, y es sustituido por un pastizal con abundantes plantas invasoras; en este caso, se trataría de un régimen de quemas ecológicamente insostenible. Ese matorral está adaptado a incendios de elevada intensidad, pero no a incendios frecuentes de poca intensidad. Además, en muchas zonas del matorral californiano, los grandes incendios se suelen dar en épocas con fuertes vientos y, en esas condiciones, la edad y cantidad del combustible es poco relevante. A similares conclusiones se ha llegado en matorrales de Sudáfrica. De este modo, actualmente se sugiere que la gestión del combustible en muchas zonas de matorral puede ser bastante ineficiente. Otro problema asociado a las quemas prescritas es que, por razones de seguridad, a menudo no se realizan en la época más seca, sino en primavera u otoño (estacionalidad no natural); en estas condiciones, tanto las plantas como los animales están en estados fenológicos diferentes comparados con los estados que presentan durante los incendios naturales, y eso puede conllevar problemas de sostenibilidad ecológica (por ejemplo, mayor mortalidad, falta de semillas para la regeneración, momento de nidificación de animales, etc.).

En cualquier caso, para una buena gestión se requiere una evaluación rigurosa y a largo plazo de los costes y beneficios, tanto económicos como ecológicos; estas evaluaciones no se han realizado para la mayoría de ecosistemas, y la gestión aún se basa en una visión a corto plazo y, a menudo, sin considerar los aspectos ecológicos.

Hay ecosistemas que han sido degradados por un régimen de incendios inapropiado, aunque, en muchos casos, la degradación no se debe a los incendios, sino a la historia de uso previa (talas, cultivos, etc.) que hace que los ecosistemas sean mucho más vulnerables a la degradación por incendios. Por ejemplo, gran parte de los paisajes de la Cuenca Mediterránea fueron abancalados y cultivados en el pasado, y luego abandonados. Actualmente presentan comunidades seminaturales, con restos de bancales. A veces, los incendios pueden generar en estas comunidades procesos de erosión y pérdida de suelo (por ejemplo, por degradación de los bancales) mucho más fácilmente que las comunidades naturales.

Existe una serie de técnicas para la restauración de paisajes y ecosistemas con incendios frecuentes; son muy variadas, e incluyen la aplicación de estructuras para retener el suelo y evitar al erosión (paja, ramas, troncos, etc.), la siembra de plantas herbáceas también para proteger el suelo, la plantación de especies con elevada resistencia y resiliencia a los incendios (como plantas rebrotadoras en zonas con elevada frecuencia de incendios) e, incluso, quemas prescritas para la restauración de los regímenes de incendios que incrementen la heterogeneidad y la biodiversidad (por ejemplo, en algunas zonas donde los fuegos han estado artificialmente excluidos durante las últimas décadas). La restauración ecológica es un área de trabajo actualmente muy activa y en expansión. En general, la restauración debería generar paisajes con regímenes de incendios sostenibles desde un punto de vista social y ecológico.

Sin embargo, para evitar riesgos en propiedades e infraestructuras, es necesario considerar no solo la gestión de la vegetación, sino también la gestión y planificación urbana. En muchos casos, sería necesario plantearse la conveniencia de instalar esas infraestructuras (como urbanizaciones) en paisajes inflamables y, cuando se decida hacerlo, se debería aplicar una estricta regulación. Por ejemplo, existen restricciones y códigos estrictos para la planificación urbana y la construcción de viviendas en zonas con riesgo sísmico, con riesgo volcánico o en zonas con inundaciones frecuentes. Sin embargo, esas restricciones están ausentes o son muy limitadas en los ecosistemas propensos a incendios. Parte de la razón de la ausencia de estas normativas es que se creía que los incendios se podrían evitar con una política de prevención y extinción, al contrario que los volcanes o las riadas. Sin embargo, actualmente sabemos (y además la experiencia lo demuestra) que en muchos ecosistemas los incendios no son evitables, a pesar de los grandes presupuestos destinados a ello, al menos sin poner en riesgo la biodiversidad de los ecosistemas. Por ejemplo, en el sur de California, una zona con muy buen desarrollo tecnológico, arden alrededor de unas mil viviendas al año debido a incendios forestales, y otras zonas mediterráneas están copiando el modelo urbanístico de California. Por lo tanto, se hace necesario tener en cuenta a los incendios en la planificación urbana y en la construcción y diseño de las construcciones. En paisajes mediterráneos, muchas de las urbanizaciones en la interfase urbano-forestal se diseñan sin considerar el riesgo de incendios de la zona y sin pensar en una posible evacuación rápida y óptima de las personas, o se construyen casas de material inflamable, o jardines

inflamables alrededor de las casas, etc. Una correcta planificación urbana, la delimitación de zonas con diferente riesgo de incendios y la elaboración de restricciones y códigos de urbanización, construcción y ajardinamiento en zonas propensas a incendios reducirían drásticamente el “problema” de los incendios. En muchos ecosistemas, la correcta planificación urbana sería mucho más eficiente para proteger infraestructuras y vidas humanas que la gestión de combustible. El reto de nuestra sociedad es saber gestionar el paisaje y los ecosistemas para reducir los peligros que producen los incendios a los humanos (vidas e infraestructuras), pero generando regímenes ecológicamente sostenibles.

Bibliografía

A continuación se ofrecen algunas referencias sobre aspectos ecológicos de los incendios forestales (ecología del fuego), tanto de carácter general como específicas para la Cuenca Mediterránea. No se trata de un listado exhaustivo, sino de una selección de artículos que reflejan la información aportada en este libro. Además, el lector podrá encontrar información complementaria en la siguiente página web: http://www.uv.es/jgpausas/incendios/

Libros

Bond, W. J. y Van Wilgen, B. W. (1996): *Fire and Plants*, Chapman & Hall, Londres.

Cochrane, M. A. (ed.) (2009): *Tropical Fire Ecology*, Springer.

Keeley, J. E.; Bond, W. J.; Bradstock, R. A.; Pausas, J. G. y Rundel, P. W. (2012): *Fire in Mediterranean Ecosystems: Ecology, Evolution and Management*, Cambridge University Press, Cambridge.

Artículos científicos de carácter general

Bond, W. J. y Keeley, J. E. (2005): "Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems", *Trends Ecol. Evol.*, 20, pp. 387-394.

Keeley, J. E. (2012): "Ecology and evolution of pine life histories", *Ann. For. Sci.*

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, pp. 219-250.

Keeley J. E.; Pausas, J. G.; Rundel, P. W.; Bond, W. J. y Bradstock, R. A. (2011): "Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits", *Trends Plant Sci.*, 16, pp. 406-411.

Pausas, J. G. y Keeley, J. E. (2009): "A burning story: The role of fire in the history of life", *Bioscience*, 59, pp. 593-601.

Pausas, J. G. y Paula, S. (2012): "Fuel shapes the fire-climate relationship: evidence from Mediterranean ecosystems", *Global Ecol. Biogeogr.*

Rodríguez-Trejo, D. A. y Fulé, P. Z. (2003): "Fire ecology of Mexican pines and fire management proposal", *Int. J. Wildland Fire*, 12, pp. 23-37.

Artículos científicos sobre la Cuenca Mediterránea

Moreira, B.; Tormo, J.; Estrelles, E. y Pausas, J. G. (2010): "Disentangling the role of heat and smoke as germination cues in Mediterranean Basin flora", *Ann. Bot.*, 105, pp. 627-635.

Moreira, B.; Tormo, J.; Pausas, J. G. (2012): "To resprout or not to resprout: factors driving intraspecific variability in resprouting", *Oikos*.

Paula, S.; Arianoutsou, M.; Kazanis, D.; Tavsanoglu, Ç.; Lloret, F.; Buhk, C.; Ojeda, F.; Luna, B.; Moreno, J. M.; Rodrigo, A.; Espelta, J. M.; Palacio, S.; Fernández-Santos, B.; Fernandes, P. M. y Pausas, J. G. (2009): "Fire-related traits for plant species of the Mediterranean Basin", *Ecology*, 90, p. 1420.

Paula, S. y Pausas, J. G. (2006): "Leaf traits and resprouting ability in the Mediterranean basin", *Funct. Ecol.*, 20, pp. 941-947.

— (2008):"Burning seeds: germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability", *J. Ecol.*, 96, pp. 543-552.

Pausas, J. G. (2004): "Changes in fire and climate in the eastern Iberian Peninsula (Mediterranean basin)", *Clim. Change*, 63, pp. 337-350.

Pausas, J. G. y Fernández-Muñoz, S. (2012): "Fire regime changes in the Western Mediterranean Basin: from fuel-limited to drought-driven fire regime", *Clim. Change*. 110, pp. 215-226.

Verdú, M. y Pausas, J. G. (2007): "Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities", *J. Ecol.*, 95, pp. 1316-1323.

Artículos de divulgación

Ojeda, F. (2001): "El fuego como factor clave en la evolución de plantas mediterráneas", en R. Zamora y F. I. Pugnaire (eds.): *Ecosistemas mediterráneos. Análisis funcional*, CSIC, AEET, pp. 319-349.

Pausas, J. G. (2004): "La recurrencia de incendios en el monte mediterráneo", en R. Vallejo (ed.): *Avances en el estudio de la gestión del monte mediterráneo*, CEAM, Valencia, pp. 47-64.

— (2010): "Fuego y evolución en el Mediterráneo", *Investigación y Ciencia*, 407, pp. 56-63.

— (2011): "El foc en els ecosistemes terrestres: ara i sempre", *Mètode* 70, pp. 13-19.

Pausas, J. G. y Vallejo, R. (2008): "Bases ecológicas para convivir con los incendios forestales en la Región Mediterránea. Decálogo", *Ecosistemas*, 17, pp. 128-129.

Glosario

Adaptación al fuego: se considera un rasgo adaptado al fuego aquel que: 1) aumenta la eficacia biológica de la planta (la supervivencia y/o el reclutamiento) después de un fuego, y además que 2) se ha moldeado durante la evolución como respuesta a incendios recurrentes. Si solo se cumple la primera premisa, entonces es un rasgo que tiene un valor adaptativo, pero no es realmente una adaptación al fuego (y se podría considerar una exaptación). Entre los ejemplos de adaptaciones al fuego se incluye la serotinia, los lignotubérculos, el reclutamiento estimulado por el fuego y las cortezas muy gruesas. El rebrote tiene un gran valor adaptativo en ecosistemas con incendios recurrentes, pero en muchos casos puede que no sean una adaptación al fuego, sino a otras presiones selectivas.

Bioma: grandes tipos de vegetación muy relacionados con tipos de clima y que se distribuyen en diferentes continentes. Son ejemplos la tundra, los bosques boreales, las selvas lluviosas, las sabanas, los ecosistemas mediterráneos, los bosques templados, las estepas y los desiertos.

Dormición: periodo durante el cual una semilla viable en el suelo no germina. La dormición finaliza cuando se dan las condiciones apropiadas para la germinación. No todas las plantas presentan semillas con dormición. En algunas especies, el calor o el humo del fuego rompe la dormición y estimula la germinación (especies reclutadoras posfuego).

Exaptación: véase Adaptación al fuego.

Ecología del fuego: es la ciencia que estudia el papel del fuego en los organismos y los ecosistemas (es decir, la ciencia biológica que estudia los incendios forestales). Se basa en la teoría ecológica y en la teoría de la evolución de las especies.

Fenología: estudio de los ciclos estacionales de los seres vivos (estados fenológicos). Se utiliza tanto en plantas (por ejemplo, la floración, la producción de semillas, la caída de hojas en otoño, etc.) como en animales (la cría, llegada de aves migratorias, etc.).

Incendio: fuego que se propaga sin control humano.

Incendio forestal: fuego no controlado (sea de origen natural o antrópico) que se propaga por la vegetación, sean bosques o de cualquier otro tipo (sabanas, praderas, matorrales, pastizales, humedales, turberas, etc.). A veces también se utiliza el término “fuego forestal”. Los incendios de sabana, de sotobosque, de pradera, de copa, de superficie, etc., son tipos de incendios forestales.

Incendio de copa: incendio forestal en el cual el fuego afecta prácticamente a toda la parte aérea de las plantas (y a todos los estratos de la vegetación). El fuego puede propagarse por las copas independientemente de la propagación por la superficie (incendio de copa independiente), simultáneamente por la superficie y por las copas (incendio de copa activo) o solo por la superficie y afectando a las copas desde la superficie (incendio de copa pasivo). A los fuegos de copa a veces también se les llama “incendios de reemplazamiento” porque en la mayoría de los casos la regeneración reemplaza la vegetación previa al fuego.

Incendio de subsuelo: incendio que no suele generar llamas en la superficie, sino que lo que arde es el subsuelo; se da típicamente en turberas. Se observa tanto en zonas boreales y templadas como en tropicales, y es raro en zonas mediterráneas.

Incendio de superficie: incendio en el que el fuego se propaga en la superficie, por el estrato herbáceo o la hojarasca. Dependiendo de la densidad de árboles, los incendios de superficie se suelen llamar “incendios de sotobosque” (en bosques densos), “incendios de sabana” (en bosques abiertos y sabanas) o “incendios de pradera” (en praderas y llanuras sin árboles). Típicamente son incendios poco intensos pero frecuentes.

Inflamabilidad: facilidad en generar llama e iniciar un fuego.

Intensidad de fuego: energía desprendida por el fuego.

Interfase urbano-forestal: transición entre la zona urbana (con elevada densidad de viviendas: pueblos, ciudades, etc.) y la zona natural (sin o con muy pocas viviendas: bosques, matorrales, etc.). Actualmente, a menudo se instalan urbanizaciones con una densidad intermedia de viviendas, imbricadas entre la vegetación. En ecosistemas muy inflamables, estos paisajes son difíciles de gestionar de manera sostenible (preservar las viviendas de los incendios y, a la vez, la biodiversidad de los ecosistemas).

Pirófita (pirofitismo): las plantas pirófitas son aquellas que se ven favorecidas por los incendios, es decir, que aumentan el tamaño poblacional con la presencia de incendios recurrentes. En general son plantas reclutadoras (es decir, con fuerte germinación después de incendios) y con elevada inflamabilidad.

Plántula: primera etapa de desarrollo de una planta, después de la germinación de la semilla, y que dura hasta la formación de las primeras hojas verdaderas (no cotiledonares).

Posfuego (= posincendio): relativo al periodo de tiempo después de que el fuego haya afectado a la vegetación; en general se refiere al primer año después del incendio. Por ejemplo, regeneración posfuego, dinámica posfuego, germinación posfuego, reclutamiento posfuego, etc., hacen referencia a la regeneración, dinámica, germinación y reclutamiento que se da el primer año después del incendio.

Quema prescrita: fuegos en la vegetación realizados de manera planificada y controlada para alcanzar un objetivo específico, en general relacionado con la gestión. También se utiliza el término “fuegos planeados”.

Quemas experimentales: son quemas controladas, normalmente de tamaño reducido, con finalidades de aprendizaje. Por ejemplo, se realizan para estudiar el comportamiento del fuego bajo diferentes condiciones (clima, topografía, viento, humedad, etc.), para estudiar la resistencia de materiales y vehículos utilizados en la extinción, para estudiar la respuesta de las especies y ecosistemas a los incendios en diferentes condiciones (estación, humedad, etc.), etc. Constituyen una herramienta fundamental en ecología, ya que permite analizar las características de los organismos y los ecosistemas antes del paso del fuego y compararlas con los procesos posfuego (por ejemplo, mortalidad de plantas, regeneración, erosión, colonización).

Rebrotadora (posfuego): planta que, después de un incendio que ha afectado a la mayoría de la parte aérea de la planta, tiene la capacidad de sacar nuevos tallos (rebrotes) y por lo tanto sobrevivir al incendio. Se llaman “rebrotadoras obligadas” aquellas especies que después de un incendio solo se regeneran por rebrote, y el reclutamiento por semillas se da en años sin incendio. Se utiliza rebrotadora o rebrotante indistintamente (según el país).

Reclutadora (posfuego): planta que después de un incendio presenta un pulso de reclutamiento. Puede ser una “reclutadora obligada” si no tiene capacidad de rebrotar (muere después del incendio) o una “reclutadora facultativa” si, además de presentar un pulso de reclutamiento, también rebrota. El término se refiere a condiciones posfuego (es decir, durante el primer año después del fuego) porque, en sentido estricto, todas las plantas superiores tienen posibilidad de reclutar nuevos individuos. Las especies reclutadoras posfuego también se denominan germinadoras o semillantes.

Régimen de incendios: conjunto de características de los incendios en un área o ecosistema determinados y a lo largo de un periodo de tiempo, especialmente en referencia a la frecuencia, intensidad, estacionalidad y tipo.

Severidad de un incendio: grado de afectación producido por el fuego (en la vegetación, en los árboles, en el suelo, en los ecosistemas, etc.).

Valor adaptativo: véase Adaptación al fuego.

Índice de contenido

- Incendios forestales
  - Créditos
  - Prólogo
  - Capítulo 1. Un mundo inflamable
    - ¿Qué son los incendios forestales?
    - ¿Por qué se queman los ecosistemas?
    - Los incendios y el clima
    - El régimen de incendios
    - Incendios en el mundo
  - Capítulo 2. Los incendios en la historia
    - Los incendios en la historia de la Tierra
    - El fuego y el origen de los humanos
    - Uso tradicional del fuego
    - Cambios socioeconómicos
    - ¿Regímenes naturales o antrópicos?
  - Capítulo 3. ¿Cómo sobreviven las plantas a los incendios?
    - El rebrote
    - El reclutamiento posfuego
    - La floración posfuego
    - La corteza gruesa
    - La inflamabilidad
    - Otros rasgos: el caso de los pinos y las palmeras
  - Capítulo 4. Estrategias y procesos evolutivos
    - Adaptaciones y exaptaciones
    - Estrategias evolutivas
    - El mundo de los pinos
    - Los matorrales mediterráneos: rebrotadoras y reclutadoras
    - Las sabanas tropicales
    - El fuego como filtro en las comunidades vegetales
    - Diversificación
  - Capítulo 5. Incendios en un futuro cambiante
    - No solo cambia el clima
    - Los incendios como problema
    - Hacia una gestión de paisajes inflamables
  - Bibliografía
    - Libros
    - Artículos científicos de carácter general
    - Artículos científicos sobre la Cuenca Mediterránea
    - Artículos de divulgación
  - Glosario