

Fuego y evolución en el Mediterráneo

El fuego y los incendios forestales han existido siempre en la historia de la vida terrestre. Un gran número de especies vegetales han adquirido características que les confieren resistencia a los incendios recurrentes

Juli G. Pausas

CONCEPTOS BÁSICOS

- En los matorrales mediterráneos se han seleccionado, a lo largo de la evolución, dos características básicas que favorecen la persistencia en regímenes de incendios recurrentes: la capacidad de rebrotar y la capacidad de reclutar nuevos individuos tras el fuego.
- Las especies no están adaptadas al fuego, sino a un régimen de incendios determinado.
- Los incendios han moldeado numerosas especies de plantas y también a los humanos. Estos, a su vez, han moldeado los regímenes de incendios.

Las plantas y el fuego guardan una estrecha relación desde sus orígenes, ya que las primeras proporcionan oxígeno y combustible, dos elementos básicos para la existencia del segundo. El tercer elemento indispensable para el fuego es una fuente de ignición: rayos, volcanes, meteoritos y otros fenómenos que probablemente han existido siempre en la historia de la Tierra. Tras su aparición en el Silúrico (hace 450 millones de años), las plantas terrestres colonizaron todos los rincones del planeta; con ello incrementaron el oxígeno atmosférico y la biomasa inflamable. Según las huellas de incendios (carbones fósiles), éstos vienen produciéndose desde el inicio de la vida terrestre. Sin embargo, se observa una acumulación de carbones fósiles, indicativa de incendios masivos, en el Carbonífero (hace 359 millones de años). Durante esta época se alcanzó un máximo en la concentración de oxígeno (31 por ciento), que permitía a la vegetación arder incluso en condiciones de humedad elevada. A partir de entonces, los niveles de oxígeno se estabilizaron de forma progresiva; a mediados del Terciario, alcanzaron valores similares a los actuales (21 por ciento).

Además de los cambios en la concentración de oxígeno atmosférico, que tuvieron una incidencia notable en el régimen de incendios durante el Paleozoico, la vida en la Tierra ha sufrido otros grandes cambios que han ido modificando la frecuencia, estacionalidad, intensidad y tipo de incendios, es decir, el régimen de incendios.

En primer lugar, las variaciones de isótopos de oxígeno en los hielos antárticos o en sedimentos oceánicos demuestran que el clima ha ido cambiando durante la historia de la vida en la Tierra. Ello sugiere cambios en el régimen de incendios, puesto que éste depende en gran medida del régimen de precipitación y temperatura.

Otro de los factores que alteran el régimen de incendios corresponde a los cambios en la abundancia de herbívoros, ya que fuegos y herbívoros comparten los mismos recursos (las plantas). La abundancia de grandes herbívoros mantiene unos niveles bajos de biomasa vegetal, lo que limita el tamaño y la intensidad de los incendios. Las extinciones masivas del Cretáceo-Terciario (dinosaurios) y del Holoceno (mamuts) generaron importantes acumulaciones de combustible y modificaron



los regímenes de incendios (pensemos que un elefante actual, más pequeño que muchos herbívoros primitivos, consume unos 200 kilogramos de vegetación al día).

El tercer factor determinante para el régimen de incendios también guarda relación con la fauna: en concreto, con la especie *Homo sapiens*. Por un lado, el dominio del fuego favoreció la evolución de los homínidos. Por otro, durante los últimos milenios, los humanos hemos alterado la estructura de la vegetación (combustible) y el número de igniciones en la mayor parte del planeta.

Todos esos cambios en el régimen de incendios pueden identificarse a partir de los micro y macrocarbones acumulados en turberas y en los fondos oceánicos. Desgraciadamente, existen muy pocos datos de carbones que se remonten al Terciario, pues la mayoría incluyen sólo el Cuaternario y, en especial, el Holoceno (los últimos 12.000 años). Debido a

esta falta de datos, conocemos escasos detalles de la variabilidad temporal de los incendios a lo largo de la historia de la vida.

Las variaciones en el régimen de incendios no son sólo de tipo temporal. Para cada momento de la historia —incluido el actual— existen distintos regímenes en diferentes ecosistemas debido a la variación espacial de los factores que determinan los incendios (estructura de la vegetación, clima, igniciones, herbívoros, etcétera). Las zonas de clima mediterráneo son propensas a los incendios estivales porque en verano el clima es seco y cálido. Por tanto, puede decirse que los incendios en el Mediterráneo son al menos tan antiguos como el clima mediterráneo (Cuaternario) o incluso anteriores, ya que previamente ya se habían dado condiciones climáticas estacionales propicias para incendios. El clima precuaternario probablemente produjo regímenes de incendios similares a

1. TÍPICO INCENDIO del matorral mediterráneo, donde las plantas se ven completamente afectadas por el fuego (incendio de copa).



2. EL BREZO RUBIO (*Erica australis*) rebrota tras un incendio a partir de las yemas que tiene en el lignotubérculo (a). El oxicedro o enebro de miera (*Juniperus oxycedrus*) rebrota poco después de un incendio (b); en la imagen aparece rodeado de plántulas de jaras (*Cistus*). El alcornoque (c) posee una gruesa corteza (corcho) que protege sus tejidos de crecimiento frente a los incendios. La aliaga morisca (*Ulex parviflorus*) es una especie muy inflamable, ya que acumula gran cantidad de biomasa seca y fina que arde con gran facilidad (d). Además, esta especie forma en el suelo un banco de semillas cuya germinación es estimulada por el calor del fuego. El fuego aumenta, pues, la eficacia biológica de esta especie típicamente reclutadora.

los que se dan actualmente en algunas zonas tropicales.

Por qué el mundo es verde

La información disponible en la actualidad nos obliga a abandonar el paradigma tradicional que suponía que los incendios eran un factor reciente en la historia y especialmente ligado a la población humana. Ahora podemos afirmar que el fuego ha estado siempre presente en la historia de la vida, que las especies han ido evolucionando junto con la presencia de incendios recurrentes y que, por tanto, los incendios han contribuido a moldear las especies que pueblan la Tierra.

De la misma manera, el conocimiento actual de la larga historia de incendios en nuestro planeta obliga a modificar las teorías sobre los factores que determinan la vegetación. Se pensaba que la vegetación dependía, sobre todo, de la disponibilidad de recursos, que, a su vez, venía determinada por factores climáticos y por los nutrientes del suelo. Numerosos libros de ecología y vegetación se basan todavía en esta hipótesis.

Ya en los años sesenta se propuso una nueva visión, según la cual la vegetación estaría controlada por depredadores y parásitos; sin la existencia de estos organismos, los herbívoros consumirían toda la vegetación y el mundo dejaría de ser verde. A la luz de la larga historia de fuegos en los ecosistemas terrestres,

es de esperar que los incendios hayan tenido un papel clave en los patrones actuales de vegetación. De hecho, los fuegos son grandes consumidores de vegetación; compiten con los herbívoros por el mismo recurso. Los modelos de simulación de la vegetación a escala global (similares a los que se usan para predecir los cambios climáticos) no reproducen los biomas terrestres a menos que se considere que en muchos ecosistemas se producen incendios de manera recurrente. Por tanto, para entender la vegetación actual debemos tener en cuenta el fuego.

Plantas y fuego en el Mediterráneo

El fuego ejerce un gran impacto en las plantas: destruye la mayoría de sus tejidos aéreos. Es la perturbación natural de mayor impacto en la vegetación (comparado con tormentas, huracanes, herbívoros y sequías, entre otras). Las plantas que medran en ambientes con incendios frecuentes han adquirido, en el transcurso de la evolución, una serie de características funcionales que les confieren resistencia a los incendios reiterados; tales características tienen, por tanto, un valor adaptativo.

En los ecosistemas mediterráneos, sean bosques o matorrales, la mayoría de los incendios son de copa: afectan a toda la parte aérea de las plantas (véase el recuadro “El régimen de incendios”). En estos ambientes, los principales rasgos seleccionados son los que guardan



relación con la capacidad de rebrotar y la capacidad de reclutar nuevos individuos tras el incendio.

En ecosistemas con incendios de superficie, las características que confieren persistencia son el grueso de la corteza de los árboles y la capacidad de rebrotar del sotobosque. En la actualidad, los incendios de superficie son raros en la cuenca mediterránea (se dan en algunos bosques de coníferas de montaña), debido en parte a la política de prevención y extinción de incendios, que ha resultado en importantes acumulaciones de biomasa. Estas acumulaciones facilitan el paso del fuego de la superficie a las copas, lo que genera incendios de mayor intensidad.

Para una planta, la capacidad de rebrotar después de haber quedado completamente afectada por el fuego constituye una característica fundamental para la persistencia en ambientes con incendios frecuentes. Este rasgo confiere resistencia no sólo a las poblaciones, sino también a los individuos, ya que la parte subterránea de la planta no muere. Ello no es exclusivo de los ecosistemas mediterráneos ni de los ecosistemas con incendios recurrentes. Se observa también en numerosas especies de comunidades que raramente arden (selvas tropicales lluviosas, ecosistemas templados fríos y zonas desérticas, entre otras).

La creencia de que los incendios constituyen un fenómeno reciente junto con la ubicuidad

de la capacidad de rebrote han contribuido a considerar el rebrote no como una adaptación al fuego, sino como una adaptación a otras y diversas perturbaciones frecuentes (ventadas, herbivoría, sequías). Sin embargo, el conocimiento actual de la larga historia de incendios en la Tierra sugiere que el fuego también ha contribuido a moldear el rebrote, al menos en algunos linajes. De hecho, la capacidad de rebrotar es un rasgo complejo: existen varios mecanismos, cada uno de ellos relacionado con diferentes presiones de selección natural.

Algunas especies rebrotan a partir de yemas hundidas y fuertemente protegidas por la corteza; la selección de este rasgo parece guardar relación con la protección ante las elevadas temperaturas producidas por los incendios. Otras especies rebrotan a partir de lignotúberculos, estructuras exclusivas de especies de ambientes sometidos a incendios recurrentes. Además, muchas plantas rebrotadoras almacenan en las raíces grandes cantidades de sustancias de reserva para poder regenerar rápidamente la biomasa aérea; esta adaptación supone un gran coste, difícilmente explicable como respuesta a la herbivoría, al menos en plantas leñosas.

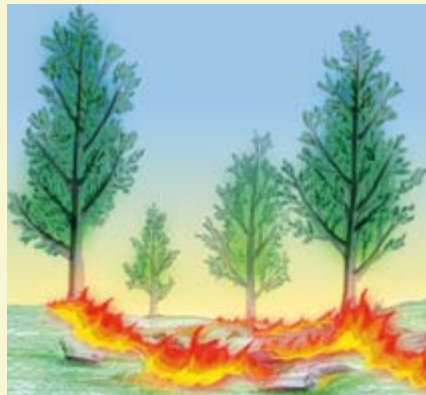
La capacidad de rebrotar es un rasgo muy ancestral. Se observa en un gran número de especies antiguas (helechos y coníferas primitivas, entre otras), si bien algunas la han adquirido de forma secundaria (ciertos pinos);

EL REGIMEN DE INCENDIOS

En una determinada área o ecosistema, los incendios se caracterizan por la frecuencia, intensidad, estacionalidad y tipo. Estos parámetros definen el régimen de incendios. Las especies no están adaptadas al fuego en sí, sino a un régimen de incendios particular. Existen tres tipos básicos de incendios: de copa, de superficie y de subsuelo.



INCENDIOS DE COPA (o de reemplazamiento)
El fuego afecta a la mayor parte aérea de las plantas; la regeneración reemplaza la vegetación. Es el régimen típico de los matorrales mediterráneos y de los bosques densos (encinares, pinares de pino carrasco, etcétera). En los bosques boreales, los incendios también son de copa, pero presentan frecuencias más bajas e intensidades mayores que en los bosques mediterráneos. En los ecosistemas con incendios de copa y frecuencia elevada (matorrales mediterráneos), dominan las especies rebrotadoras y especies con gran capacidad de reclutar después del fuego.



INCENDIOS DE SUPERFICIE
El fuego afecta prácticamente sólo al sotobosque. Suelen ser incendios de poca intensidad pero frecuencia elevada. Se dan en bosques relativamente abiertos, como en las sabanas y en algunos bosques de coníferas de la montaña mediterránea. En estos sistemas dominan los árboles con corteza gruesa y el sotobosque de herbáceas rebrotadoras.



INCENDIOS DE SUBSUELO
No generan llamas en la superficie, sino que arde el subsuelo; se dan típicamente en turberas. Se observan sobre todo en zonas boreales. Actualmente son raros en zonas mediterráneas por la escasez de turberas y su elevada antropización.

estos casos corresponden a especies que viven en ambientes con incendios recurrentes. En la actualidad se están realizando estudios sobre la función del fuego en la evolución de la capacidad de rebrote, pero no hay duda de que ciertos tipos de rebrote de algunos linajes son producto de la historia de fuegos.

La capacidad de reclutar nuevos individuos tras un fuego constituye otra característica común en ambientes mediterráneos; confiere persistencia a las poblaciones en entornos con incendios recurrentes. Esta capacidad se da en plantas que acumulan un banco de semillas (en el suelo o en la copa) resistentes al calor del fuego.

El fuego estimula el reclutamiento mediante varios procesos, según la especie: el calor rompe la dormición de las semillas (en especies con semillas duras e impermeables); el humo estimula la germinación, el crecimiento de las plántulas o ambos (en especies con semillas permeables); y el calor estimula la dispersión de las semillas (en especies serótinas, es decir, con banco de semillas aéreo). Mediante estos procesos, las poblaciones se restablecen rápidamente en los espacios abiertos que los incendios generan; a menudo aumenta el tamaño poblacional respecto a las condiciones previas al incendio.

Dado que las poblaciones que se queman se ven favorecidas (dejan una mayor descen-

dencia), numerosas especies han adquirido rasgos que les confieren una elevada inflamabilidad. De hecho, existe una correlación evolutiva entre la inflamabilidad y la capacidad de reclutar de forma rápida y prolífica nuevos individuos tras un incendio. Esta capacidad es prácticamente exclusiva de los ecosistemas mediterráneos. Su desarrollo responde, sin duda, a la presión de selección que generan los fuegos recurrentes.

Asimismo, la capacidad de producir descendencia rápidamente tras el incendio facilita a los individuos la adquisición de nuevos rasgos (especiación). Ello explica que muchos de los puntos calientes de biodiversidad del planeta correspondan a zonas con incendios frecuentes. En la cuenca mediterránea, la diversificación de numerosos linajes (Cistáceas y algunos linajes de Leguminosas y Labiadas, entre otros) puede estar ligada a los fuegos recurrentes. Esta relación entre diversidad e incendios es aún más evidente en otras zonas de clima mediterráneo, como los matorrales de Sudáfrica o de Australia.

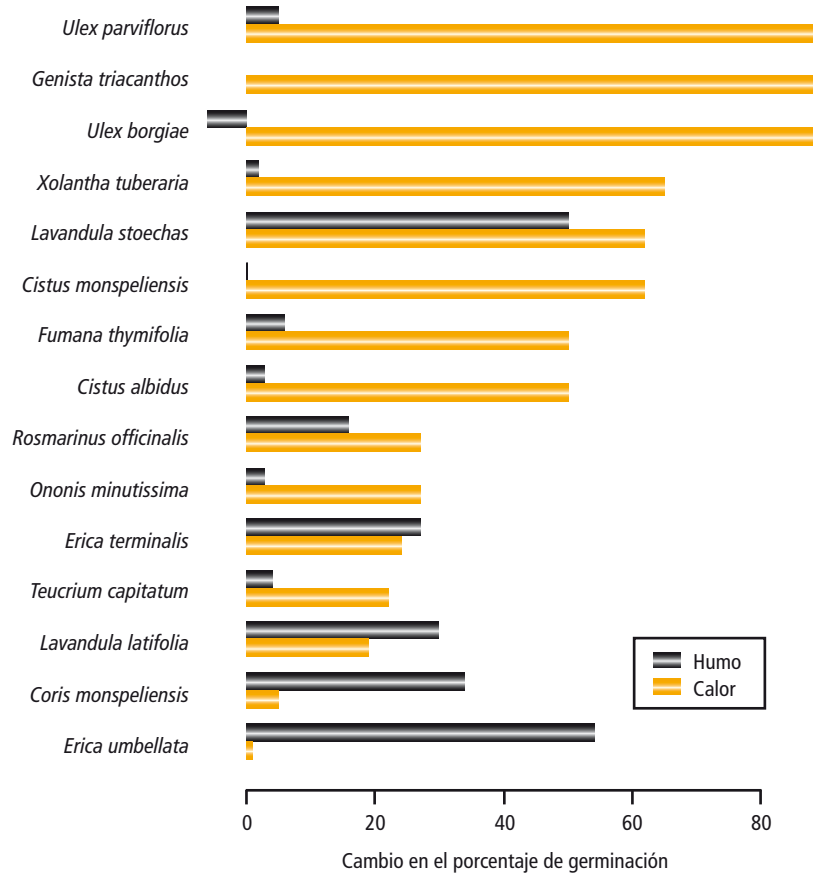
En los ecosistemas mediterráneos con incendios de copa, las plantas cuentan con varios mecanismos de regeneración: las hay que utilizan el rebrote (especies rebrotadoras); otras el reclutamiento (especies germinadoras o reclutadoras); y algunas ambos mecanismos a la vez (especies facultativas). Existen también

especies que carecen de estas estrategias; sus poblaciones desaparecen tras el fuego. Algunas de ellas recolonizan con prontitud (especies con elevada producción de semillas y mecanismos de dispersión eficientes); otras, lentamente.

En la cuenca mediterránea, las capacidades de rebrotar y de reclutar tras un incendio presentan una correlación evolutiva negativa: algunos linajes están dominados por especies rebrotadoras (Fagaceae y Rhamnaceae); otros por reclutadoras (Cistaceae); pero son raros los géneros que poseen ambos tipos de especies, rebrotadoras y germinadoras (algunas Ericaceae y Fabaceae). De hecho, la capacidad de reclutar se adquirió evolutivamente más tarde que la de rebrotar (rasgo muy ancestral), sobre todo en linajes sin capacidad de rebrotar.

En ecosistemas donde los incendios son de superficie, dominan especies de árboles con una corteza gruesa que protege los tejidos vitales del calor de los incendios. Pequeñas diferencias en el grosor de la corteza, especialmente en la parte basal del tronco, pueden condicionar la supervivencia del árbol frente a un incendio de superficie y, por tanto, favorecer la selección de individuos con corteza gruesa. Así, las especies de pinos que viven en zonas con incendios de superficie presentan cortezas más gruesas que las que viven en zonas de incendios de copa, donde la corteza gruesa no proporciona ninguna ventaja. Incluso dentro de la misma especie, poblaciones que medran

JULIO G. PAUSAS (arriba y abajo izquierdo); B. MOREIRA (abajo, derecha)



3. CAMBIO EN EL PORCENTAJE DE GERMINACION de semillas debido al tratamiento con calor o humo (valores positivos indican estimulación de la germinación) para quince especies de plantas mediterráneas.



4. BOSQUE DE PINO NEGRAL (*Pinus nigra*) afectado por un incendio de superficie (izquierda). La mayoría de los árboles sobrevivieron al incendio. En un incendio de copa, como el del matorral mediterráneo que aparece en la fotografía (derecha), las plantas se ven severamente afectadas.

El autor

Juli G. Pausas desarrolla su labor en el Centro de Investigaciones sobre Desertificación (CIDE) del CSIC. Especialista en ecología vegetal, se dedica sobre todo a la ecología del fuego y de la regeneración. Le interesa comprender la función del fuego en la evolución de las especies, las poblaciones, las comunidades y el paisaje.

en zonas con incendios de superficie tienden a desarrollar cortezas más gruesas.

Un caso especial de corteza gruesa y aislante corresponde al de los alcornoques. ¿Qué tipo de escenario favorecería la selección de un material tan aislante para la corteza de un árbol, sino uno con incendios recurrentes? Otras especies (pertenecientes a linajes muy distantes entre sí) presentan cortezas gruesas y fuertemente suberificadas, semejantes a la del alcornoque; todas ellas medran en ambientes con fuegos frecuentes en diversas partes del mundo. Un caso claro de convergencia evolutiva.

Fuego y evolución humana

El origen de los humanos está fuertemente ligado al fuego: *Homo erectus* fue la primera especie que controló el fuego, lo que favoreció la evolución hacia *Homo sapiens*. La ingestión de alimentos cocidos mejoró la dieta en cuanto a valor nutricional (mayor cantidad de proteínas y carbohidratos) y variedad (el efecto detoxificante de la cocción permitió ampliar el abanico de alimentos comestibles). Ello confirió a *Homo erectus* ventaja respecto al resto de homínidos que no utilizaban el fuego.

Además, cocinar forzó el desarrollo de habilidades sociales típicas de los humanos. Se pasó de la recolección y consumo individual e inmediato a la recolección y posterior cocción y consumo colectivo. Esto llevó al reparto de

tareas (recolectar y almacenar comida, vigilar —y robar— la comida almacenada, cocinar, etcétera), así como al acto social de comer y conversar alrededor del fuego. En conjunto, dichos cambios repercutieron en la evolución de características físicas (dientes y mandíbulas de menor tamaño) y sociales.

Cocinar alargó la esperanza de vida, no sólo por el mayor aporte de alimentos, sino también porque el acceso a comida blanda permitía alimentarse incluso cuando la dentadura había perdido dureza y resistencia. Además, al prolongar la esperanza de vida más allá de la edad reproductiva de las mujeres, permitió el cuidado y la reducción de la mortalidad de los nietos (el “efecto abuela”), lo que aumentó todavía más la eficacia biológica de los humanos gracias al uso del fuego.

El fuego también revistió suma importancia para defenderse de depredadores y enemigos. Permitted a los homínidos colonizar ambientes fríos cuando salieron de África. Los más primitivos no dominaban el fuego, por lo que se consideraba un tesoro muy preciado —llegaban a luchar por él—. Se discute todavía el momento en que los humanos domesticaron el fuego. Se han hallado registros de restos de hogueras en el este de África de hace 1,5 millones de años y otros más claros en Oriente Medio de 800.000 años de antigüedad.

Una vez adquirido el control del fuego, los humanos empezaron a utilizarlo para numerosas actividades domésticas (cocinar, producir luz, calentarse) y adquirir recursos del entorno. A menudo quemaban el monte para conseguir brotes tiernos, cazar, generar pastos y luchar entre poblados. También el desarrollo de la agricultura se vio favorecido por el uso del fuego; 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 (desforestar) estos ambientes. Las quemas practicadas por los humanos y la fragmentación del paisaje (y del combustible) debido a la expansión de la agricultura y los poblados hicieron que el régimen de incendios fuera cambiando a lo largo de la historia. En algunos sitios, disminuyó la frecuencia; en otros, aumentó.

Dichos incrementos de población y roturación del suelo se dieron durante el Holoceno, en paralelo al aumento de la sequía característico de este período. No sabemos con certeza en qué medida las alteraciones del régimen de incendios se deben a la actividad humana o a los cambios climáticos; en ese período debieron intervenir ambos factores.

Con la industrialización y la modernización de la sociedad, se produjo en la cuenca mediterránea un cambio drástico en el paisaje y en

REBROTE Y RECLUTAMIENTO

Principales diferencias funcionales entre plantas que rebrotan y plantas que reclutan tras un incendio para especies de la cuenca mediterránea. Se indican tendencias generales; ciertas especies utilizan ambos mecanismos (rebrote y reclutamiento).

	ESTRATEGIA REBROTADORA	ESTRATEGIA RECLUTADORA
Longevidad	Larga	Corta
Edad de maduración	Tardía	Temprana
Velocidad de crecimiento	Lenta	Rápida
Relación biomasa radical/biomasa aérea	Elevada	Baja
Estructura radical	Raíces profundas	Raíces superficiales y más ramificadas
Tipo de fruto (diáspora)	Grande, a menudo carnoso	Pequeño, seco
Tipo de dispersión	Vertebrados	Viento, hormigas
Longevidad de la semilla (en el suelo; en la copa para las especies serotinas)	< 1 año	> 1 año
Tolerancia a la sombra	Alta	Baja
Respuesta a la sequía	Evasión	Tolerancia

LA SEROTINIA: DISPERSION POR FUEGO

Ciertas especies, aunque producen semillas cada año, no las liberan anualmente. En su lugar, las van acumulando en la copa (al menos una parte de la producción), encerradas en estructuras leñosas (conos serótinos), y las liberan cuando se produce un incendio. El calor del fuego abre los conos serótinos y permite la dispersión de las semillas en el ambiente postincendio, un entorno abierto y con elevada disponibilidad de recursos que facilita el reclutamiento de nuevos individuos.

Este fenómeno, la serotinia (o serotimismo), es común en Sudáfrica y Australia, y más raro en el hemisferio norte, donde es casi exclusivo de ciertas coníferas. En la cuenca mediterránea se da en determinados pinos (*Pinus halepensis*, *Pinus brutia*, *Pinus pinaster*) y en el ciprés (*Cupressus sempervirens*). Podría decirse que las especies con conos serótinos están adaptadas al fuego. Sin embargo, si los fuegos son muy frecuentes, de modo que entre un incendio y otro no hay tiempo para que se produzcan suficientes piñas, estos pinos no logran regenerarse. Ello demuestra que las especies no están adaptadas al fuego, sino a un régimen de fuegos determinado (por ejemplo, incendios de copa con intervalos entre incendios mayores a la edad de maduración).

El calor del próximo incendio abrirá estas piñas cerradas (serotinas) de pino carrasco (*Pinus halepensis*) (a) para liberar las semillas y favorecer la regeneración (b).



el régimen de incendios, 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 del combustible y de la continuidad espacial de éste. La proliferación de plantaciones de árboles, sobre todo coníferas, y las políticas de prevención y extinción de incendios contribuyeron a este aumento del combustible inflamable. Este cambio drástico, similar quizás a extinciones pasadas de grandes herbívoros, junto con el incremento de igniciones inherente al aumento de la población, y aderezado con una subida de la temperatura (debido al efecto invernadero) ha generado durante los últimos cuarenta años un aumento del tamaño y la frecuencia de los incendios en muchos de nuestros paisajes. Este incremento se ha producido a pesar de la intensificación paralela de los esfuerzos de control y extinción de fuegos.

Sin duda, existen determinados regímenes de incendios que son naturales y característicos de ciertos ecosistemas. Asimismo, parte de la diversidad de nuestros ecosistemas se explica por la existencia reiterada y predecible de incendios. Sin embargo, también es verdad que determinadas zonas están sufriendo

regímenes de incendios que exceden los parámetros naturales y con graves consecuencias ecológicas.

La gestión forestal no debería dirigirse a la eliminación de los incendios, ya que es prácticamente imposible, además de poco natural. Por el contrario, deberían asumirse ciertos regímenes sostenibles de incendios y aprender a convivir con ellos. Estos regímenes varían con el tipo de ecosistema, ya que cada especie está adaptada a una historia de fuegos distinta. La eliminación temporal de incendios suele conllevar períodos de acumulación de biomasa, que en momentos de sequía pueden generar incendios de gran extensión e intensidad, con consecuencias negativas para la flora y la fauna. El reto de nuestra sociedad consiste en saber gestionar el paisaje y los ecosistemas para reducir los daños que producen los incendios en los humanos (muertes y destrucción de infraestructuras), al propio tiempo que se generan regímenes ecológicamente sostenibles.

Bibliografía complementaria

PLANT PERSISTENCE TRAITS IN FIRE-PRONE ECOSYSTEMS OF THE MEDITERRANEAN BASIN: A PHYLOGENETIC APPROACH. J. G. Pausas y M. Verdú en *Oikos*, vol. 109, págs. 196-202; 2005.

FIRE AS GLOBAL 'HERBIVORE': THE ECOLOGY AND EVOLUTION OF FLAMMABLE ECOSYSTEMS. W. J. Bond, J. E. Keeley en *Trends in Ecology and Evolution*, vol. 20, págs. 387-394; 2005.

A BURNING STORY: THE ROLE OF FIRE IN THE HISTORY OF LIFE. J. G. Pausas y J. E. Keeley en *BioScience*, vol. 59, n.º 7, págs. 593-601; 2009.