

# EL PAPEL EVOLUTIVO DEL FUEGO COMO FACTOR DE SELECCIÓN NATURAL EN MASAS DE PINOS MEDITERRÁNEOS. ESTUDIO DE LOS CONOS SERÓTINOS Y LA FLORACIÓN PRECOZ.

R. TAPIAS, M. BERTOMEU, L. GIL, J.A. PARDOS.

UNIDAD DE ANATOMÍA, FISIOLOGÍA Y MEJORA GENÉTICA. ESCUELA TÉCNICA SUPERIOR DE INGENIEROS DE MONTES. CIUDAD UNIVERSITARIA, 28040 MADRID.

## RESUMEN

Este estudio intenta analizar el papel del fuego como factor de selección del carácter serótino y de la floración precoz de distintas poblaciones de *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. pinea* y *P. nigra*. Los valores observados se discuten en función de diversos factores ambientales (precipitación media anual, crecimiento medio anual de los pies dominantes, productividad primaria neta potencial y duración de la sequía) que condicionan el régimen de fuego a que se ven sometidas.

P. C.: serótino, floración precoz, *Pinus* sp, fuego.

## SUMMARY

This research tries to analyze the role of fire as a selective factor of serotiny and early flowering of different populations of *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. pinea* and *P. nigra*. The grade of serotiny and the age of the first flowering of those populations were discussed in reference to various environmental factors which translate into a definite fire regime in every population.

K. W.: serotiny, early flowering, *Pinus* sp, fire.

## INTRODUCCIÓN

Como estrategia de adaptación al fuego, los conos seróticos suponen la acumulación de semillas en un banco aéreo localizado en el dosel de copas. Las piñas actúan como estructuras protectoras debido a las resinas que mantienen selladas sus escamas, y que solamente se abren y liberan las semillas "en masa" cuando las altas temperaturas del incendio forestal licúan las resinas, asegurando así la continuidad de la especie. Asociada a la serotinidad se presenta otra característica adaptativa, la precocidad de la floración femenina, que implica la formación de un banco de semillas desde edades tempranas.

Se sabe que la expresión de ambos rasgos se encuentra bajo control genético (TEICH, 1970; PERRY Y LOTAN, 1979), siendo el fuego el principal factor selectivo, de modo que para que dicha selección suponga una verdadera ventaja adaptativa, los fuegos deben reunir tres características (MCMASTER y ZEDLER, 1981):

1. Incendios mortales para los árboles afectados.

2. Tamaños de los incendios suficientemente grandes para impedir una diseminación significativa desde áreas no quemadas.

3. Períodos de recurrencia “relativamente” cortos.

Estas condiciones implican que la masa quemada será sustituida por un nuevo regenerado surgido a partir de las semillas contenidas en los conos seróticos. Por otro lado, estas tres características equivalen a determinados regímenes de fuego, ya que las dos primeras hacen referencia a fuegos de gran intensidad, que destruyen las copas y dañan el cámbium impidiendo la supervivencia de los individuos o su restablecimiento vegetativo. El régimen de fuego está determinado fundamentalmente por tres características: la frecuencia, la intensidad y la estación del año en que ocurre.

La medida de la intensidad del fuego más comúnmente utilizada se obtiene (BYRAM, 1959) como producto de el calor liberado por el combustible durante el fuego, la masa de combustible consumida por el fuego y la tasa de propagación del fuego. Estas variables introducen a su vez la influencia de multitud de factores interrelacionados entre sí tales como el contenido de humedad del combustible, el clima, la estación en que tiene lugar el fuego, las propiedades morfológicas y químicas del combustible, el ritmo de acumulación de combustible muerto y su ritmo de descomposición, el nivel de herbívoros, la estructura de la vegetación y la relación combustible/aire, la productividad primaria, etc.

El carácter serótico es muy común en comunidades de leñosas que arden con fuegos de copas en intervalos de una década o más. Si los intervalos de fuego fueran mucho más largos, la ventaja de la serotinidad desaparecería. Las variantes de conos abiertos o débilmente seróticos se asocian con sitios con bajas frecuencias de fuegos y fuegos menos intensos, los cuales no alcanzan el dosel de copas (BOND y VAN WILGEN, 1996).

## MATERIAL Y MÉTODOS

Para seleccionar las poblaciones de *P. pinaster*, *P. halepensis*, *P. pinea* y *P. nigra* se superpusieron los mapas de las regiones procedencia de cada especie y el mapa de frecuencia de incendios por rayo por cuadrículas de 10.000 hectáreas de la D.G.C.N. del período 1986-1995.

Elegidas las poblaciones, se buscaron superficies incendiadas con una antigüedad de entre 10 y 20 años y con regeneración natural posterior. En los regenerados se establecieron parcelas (julio-agosto 1995). La superficie y número de árboles, de los que se tomaron los datos, se recogen en la tabla 1.

En cada parcela se tomaron: la altitud, pendiente y orientación; la altura de diez pies dominantes; el número de pies; el número de conos, anotando el año de maduración (mediante su posición en los verticilos) y su estado (abierto, cerrado, dañada o muerta antes de madurar); y la altura de la primera piña. Además, para cada población se recopilaron los datos de precipitaciones y temperaturas mensuales del INM de las estaciones meteorológicas más cercanas, y edáficos.

Con estos datos se determinaron, para caracterizar las estaciones en que habita cada población, la precipitación medias anual, la duración de la sequía, la productividad primaria neta potencial (Rosenzweig), la densidad y el crecimiento medio anual de los pies dominantes (tabla 1). Para estudiar la presencia de floración femenina precoz y la serotinidad, a partir de los datos tomados en el año 95 y de un modo retrospectivo, se determinó la edad de inicio de la floración, y la cuantía y persistencia de las piñas sin abrir, a través del porcentaje de conos de las cosechas 90-94 cerrados y de los correspondientes de conos de 1, 3 y 5 años de antigüedad (tabla 1).

## RESULTADOS

Se han encontrado diferentes grados de serotinidad y precocidad de la floración en las poblaciones de *P. pinaster* y *P. halepensis* (tabla 1); mientras que, como se esperaba, las poblaciones de *P. pinea* y *P. nigra* carecen de conos seróticos y de precocidad reproductiva, la primera floración femenina se detectó a las edades de 12 y 14 años respectivamente.

Los resultados muestran que las poblaciones de *P. pinaster* presentan mayor variabilidad del grado de serotinidad entre sí que las de *P. halepensis*.

Entre las poblaciones de *P. pinaster*, las que inician la floración femenina a una edad más precoz son Las Nieves, Horcajo y Torneros, a los cuatro años de edad. El resto de las poblaciones, excepto Boniches y Ayora, que comienzan a florecer a los 9 y 11 años respectivamente, lo hace entre los 5 y los 6 años. Por otro lado, todas las poblaciones que presentan un elevado grado de serotinidad son precoces; pero no al revés; es decir, existen poblaciones poco serótinas que presentan floraciones femeninas precoces.

Las poblaciones de *P. pinaster* más serótinas, tanto en cuantía como en persistencia, son las de Tabuyo y Torneros, de la Sierra del Teleno, con porcentajes de conos cerrados superiores al 92% en casi todas las edades estudiadas. Muy serótinas, aunque algo menos que las anteriores son: El Saúgo, Sierra Bermeja y Oña, con porcentajes de conos cerrados de las cosechas 90-94 entre el 84 y el 80%. Con valores intermedios del porcentaje, entorno al 67%, se encuentran las poblaciones de *P. pinaster* de Las Nieves y Ayora. Las poblaciones con menores porcentajes son El Tiemblo, Boniches, Descargamaría y Horcajo, con valores comprendidos entre el 55 y el 46%, y La Adrada y Piedralaves con valores entorno al 33%; y también tienen las menores persistencias.

De las poblaciones de *Pinus halepensis*, la más precoz es Mira, que florece a los cuatro años. Lújar inicia la floración a los cinco años y Ayora, a los ocho años. Todas son muy serótinas, con porcentajes de las cosechas 90-94 superiores al 88% y muy persistentes.

## DISCUSIÓN

La elevada cuantía y persistencia de los conos seróticos de las poblaciones de *P. halepensis* (más del 88% de conos del período 90-94 cerrados e idéntico porcentaje en conos de 3 años de antigüedad), puede deberse a varias razones. Se trata de poblaciones donde los incendios, a pesar de originarse, salvo en el caso de Ayora, con una frecuencia media-baja (1-4 incendios en 10 años para la cuadrícula de 10.000 ha.), son de gran intensidad, debido a la existencia de intervalos "importantes" de tiempo en los que la humedad del combustible es muy baja, ya que estas poblaciones viven en climas con precipitaciones medias anuales muy bajas (463 mm. de media de las tres) y con prolongados períodos de sequía estival (3,5 meses de media). Además, la probabilidad de ocurrencia de incendios de gran intensidad es alta, ya que el clima cálido (son las poblaciones con mayor temperatura media anual) y la frecuencia de incendios baja permiten una mayor acumulación de combustible. Por otro lado, estas poblaciones habitan en lugares donde la ocurrencia de años de sequía es alta. Esto explica que presenten conos seróticos persistentes, ya que es muy probable que algunas veces deban restablecerse en años de sequía, por lo que requieren un potente banco que se consigue con la persistencia de los conos seróticos, pues la irregularidad de la fructificación, debido a la abundancia de años secos, impide alcanzar una dimensión adecuada del banco solamente a partir de las últimas cosechas.

Respecto a las poblaciones de *P. pinaster*, existe una clara diferencia, en función de las condiciones de estación, entre las poblaciones poco serótinas (menos del 55% de conos cerrados) (Descargamaría, Horcajo, Boniches, El Tiemblo, La Adrada y Piedralaves) y las

demás. Así, todas las poblaciones poco serótinas son, después de Las Nieves, las poblaciones con mayores precipitaciones medias anuales, productividades y crecimientos medios anuales de los pies dominantes, y en la mayoría, la duración de la sequía es relativamente baja. Estas condiciones explican el bajo porcentaje de conos seróticos de estas poblaciones, ya que los incendios originados por rayo, de alta frecuencia en la mayoría de estas poblaciones, pueden no convertirse en incendios de gran intensidad, pues los períodos en los que el combustible está suficientemente seco son reducidos. Además, los conos seróticos son poco persistentes (menos del 42% de conos de 3 años de antigüedad cerrados como media), al ser las fructificaciones anuales, muy influenciadas por la precipitación, muy elevadas y regulares, con lo que el restablecimiento después de un fuego destructivo puede apoyarse en gran parte en los aportes de semillas de los años más recientes. Por último, la vulnerabilidad frente al fuego de los pies de estas poblaciones es menor, al ser el crecimiento de los pies más rápido debido a la buena calidad de estación. Esto indica que los resultados no son únicamente explicables en términos de frecuencia y que la intensidad “crítica” del fuego (necesaria para matar el arbolado) puede ser muy variable entre unas poblaciones y otras. Respecto a la floración precoz de algunas de estas poblaciones (4-6 años), ésta se debe también a la buena calidad de las estaciones, que le permite a los pinos alcanzar a una edad temprana, un tamaño y desarrollo de copa adecuado para poder iniciar la floración. Esto se refleja, por un lado, en la altura media de los pinos cuando aparece la primera floración, que toma los mayores valores en casi todas las poblaciones de este grupo; y por otro, en que dentro de este grupo, las poblaciones más precoces son las de mayor crecimiento medio anual de los pies dominantes. Boniches y Piedralaves, que son las poblaciones de menor calidad de este grupo no son precoces.

Dentro del grupo formado por el resto de las poblaciones, se definen como muy serótinas (más del 80% de los conos cerrados) y con floraciones precoces (4-6 años): Tabuyo, Torneros, Sierra Bermeja, Oña y El Saúgo; y con valor intermedio del porcentaje de conos seróticos: Las Nieves y Ayora. Las poblaciones muy serótinas habitan, salvo Sierra Bermeja, en lugares con frecuencia alta o muy alta (entre 5 y más de 10 incendios en 10 años para las cuadrículas de 10.000 ha), y estaciones de baja calidad. La ocurrencia de incendios muy intensos en Sierra Bermeja es posible con una frecuencia de incendios por rayo media-baja, pues la baja precipitación anual (559 mm.) y la sequía duradera (casi 5 meses) posibilitan la acumulación de combustible suficientemente seco.

Las Nieves presenta un porcentaje de conos seróticos muy elevado (67%), que no se corresponde con la frecuencia de incendios media-baja y la elevada calidad de estación, con precipitación anual, productividad y crecimiento medio anual de los pies dominantes muy elevados (los mayores de las poblaciones estudiadas), lo que puede deberse a la posibilidad del origen no local de esta población. La floración precoz (4 años) de esta población se explica también por la elevada calidad de estación. Ayora, presenta un porcentaje de conos cerrados del 66% y floración tardía con una frecuencia de incendios originados por rayo muy elevada (>10 incendios en 10 años para la cuadrícula de 10.000 ha.) y habita en un clima de baja precipitación media anual (442 mm.) y duración de la sequía de casi 3 meses, que explica que la población carezca de floración precoz.

La carencia de conos seróticos y floración precoz de *P. pinea* se comprueba en el caso de la población estudiada (Piedralaves), y se corresponde con el hecho de que dicha población convive con un pino pinaster poco serótico, respondiendo a unas condiciones en las que la serotinidad no se presenta como una gran ventaja adaptativa. Los períodos en los que el combustible está lo suficientemente seco como para permitir el desarrollo de incendios frecuentes de gran intensidad son reducidos debido a la frecuencia media-baja de incendios por rayo (1-4 incendios en 10 años en la cuadrícula de 10.000 hectáreas) y la elevada

precipitación (973 mm.) de la estación. Por otro lado tampoco se requiere una persistencia de los conos serótinicos elevada, como también se comprueba observando los resultados para el *P. pinaster* de esta población, ya que la precipitación y la productividad, relativamente elevada (PPNP=662) suponen la existencia de fructificaciones elevadas. Así, la recuperación del pino pinaster tras un incendio intenso en esta población podrá llevarse a cabo mediante las fructificaciones más recientes de conos serótinicos poco persistentes.

Por último, resaltar que la frecuencia de incendios, por sí sola, es un pobre factor predictivo del tipo de cono dominante, ya que una frecuencia de incendios media-baja supone, en algunas poblaciones de *P. halepensis* estudiadas, mayor número de conos serótinicos y mayor persistencia de estos en comparación con algunas poblaciones de *P. pinaster* en las que la frecuencia es más elevada, y pone de manifiesto que dichas poblaciones de *P. halepensis*, aunque con menor frecuencia de fuegos, tienen mayor probabilidad de ocurrencia de fuegos destructivos, ya que es una especie más vulnerable al fuego que *P. pinaster* (RYAN y REINHARDT, 1988), al tener yemas, ramillas y cortezas menos gruesas, y ser los árboles de alturas menores, por lo que la intensidad crítica necesaria para matar los árboles es menor. Por otro lado, los resultados muestran que las poblaciones de *P. pinaster* presentan mayor variabilidad del grado de serotinidad entre sí que las de *P. halepensis*, lo que se debe a que habitan en condiciones de estación muy variables, que hacen que también lo sea, entre poblaciones, la altura media de los pies, confirmando la hipótesis de BOND y VAN WILGEN (1996) de que donde la vegetación es más alta, la respuesta al fuego es más variable, y haciendo también que los resultados no sean explicables exclusivamente en términos de frecuencia.

## BIBLIOGRAFÍA

BOND, W. J. & VAN WILGEN, B. W.; 1996. *Fire and Plants*. Chapman and Hall, London, 263 páginas.

BYRAM, G. M. (1959). Combustion of forest fuels, in *Forest Fire: Control and Use*, (ed. K. P. Davis), McGraw-Hill, New York, pp. 155-82.

MCMASTER, G. S. & ZEDLER, P. H. (1981). Delayed seed dispersal in *Pinus torreyana*. *Oecologia*, 51, 62-6.

PERRY, D. A. & LOTAN, J. E. (1979). A model for fire selection for serotiny in lodgepole pine. *Evolution*, 33, 958-68.

RYAN, K. C. & REINHARDT, E. D. (1988). Predicting postfire mortality of seven western conifers. *Canadian Journal of Forest Research*, 18, 1291-7.

TEICH, A. H. (1970). Cone serotiny and inbreeding in natural populations of *P. banksia* and *P. contorta*. *Canadian Journal of Botany*, 48, 1805-9.

Especie	Procedencia	Población	Datos parcela			Estación				Resultados											
			Frec. rayo	Area m <sup>2</sup>	pies n°	P mm	S m	PPNP g/m <sup>2</sup> a	Cma mm/a	n° de piñas totales					% de conos cerrados					1ª flor	
										5	3	1	90-94	5	3	1	90-94	5	3	1	90-94
<i>pinaster</i>	Noroeste	Las Nieves	1-4	500	447	1826	1,8	963,2	765	25	32	198	355	72,0	71,9	70,2	67	0,0	4	125	
	La Bureba	Oña	5-10	700	501	739	1,0	605,6	321	65	66	180	543	70,8	83,3	81,7	80,1	0,0	5	95	
	Sª de Gata	Horcajo	1-4	500	948	1587	1,7	718,3	447	2	21	48	118	0,0	52,4	47,9	51,7	0,0	4	115	
		Descargamaría	5-10	200	631	1359	2,0	760,6	460	1	15	38	101	0,0	53,3	44,7	49,5	0,0	5	100	
	Sª de Gredos	El Saugo	5-10	100	336	669	2,3	615,3	444	66	55	36	257	75,8	83,6	80,6	80,5	0,0	6	125	
		La Adrada	>10	500	631	1290	2,5	651,4	653	0	24	85	203	-	20,8	63,5	34,5	34,5	6	135	
		El Tiemblo	5-10	400	521	844	2,5	490,2	395	0	6	20	37	-	33,3	60	45,9	0,0	6	150	
	Sª Cuenca	Piedralaves	1-4	2000	301	973	3,0	662,5	392	2	5	27	57	0,0	0,0	40,7	31,6	24,6	8	187	
		Boniches	5-10	1200	686	676	2,0	653,6	203	1	14	9	53	100	50	88,9	54,7	26,4	9	129	
		Ayora	>10	1400	96	442	2,8	538,2	273	0	12	18	44	-	66,7	83,3	65,9	0,0	11	119	
Sª Bermeja		1-4	900	732	559	4,7	538,9	174	19	34	160	278	73,7	58,8	94,4	83,8	0,0	6	69		
Sª del Teleno	Tabuyo	>10	225	2314	828	1,6	543,4	140	31	71	5	195	90,3	98,6	80	95,4	0,0	5	105		
	Tomeros	>10	250	1390	767,3	2,0	558,0	146	139	60	17	332	86,3	95	100	91,9	0,0	4	61		
Sª Cuenca	Mira	1-4	1200	1291	496	3,0	494,3	202	7	35	211	329	100	88,6	100	96,7	0,0	4	93		
	Lujar	1-4	1000	1026	451	4,7	445,9	203	111	603	222	1754	86,5	84,6	97,3	87,6	0,0	5	78		
<i>pineae</i>	Levante	Ayora	>10	1400	379	442	2,8	538,2	205	5	17	45	92	100	88,2	100	92,4	0,0	8	89	
	Sª Gredos	Piedralaves	1-4	2000	139	973	3,0	662,5	250	0	0	3	3	-	-	0	0	0,0	12	258	
<i>nigra</i>	Sª Cuenca	Villar del Humo	>10	2000	201	453	3,2	331,0	125	0	0	1	1	-	-	0	0	0,0	14	148	

Tabla 1: Procedencias y poblaciones objeto de estudio, Frec: frecuencia de incendios por rayo del período 1986-1995 en cuadrícula de 10.000 ha., Area: superficie estudiada (m<sup>2</sup>), Pies: número de árboles muestreados, P: precipitación media anual (milímetros), S duración de la sequía (meses), PPNP: productividad primaria neta potencial (gramos de materia seca por metro cuadrado y año), Cma: crecimiento medio anual de 10 pies dominantes (milímetros/año), número de piñas de 5, 3 y 1 año de antigüedad y totales correspondientes a las cosechas 90-94 muestreadas, porcentajes de conos cerrados de las categorías anteriores, edad de la primera floración femenina (años) y altura media de la primera floración (cm.).