

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES DE ESPAÑA**

**EL FUEGO
EN EL SISTEMA TIERRA**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN
COMO ACADÉMICO DE NÚMERO POR EL
EXCMO. SR. D. JOSÉ MANUEL MORENO RODRÍGUEZ

Y CONTESTACIÓN DEL
EXCMO. SR. D. FRANCISCO GARCÍA NOVO

EL DÍA 22 DE MAYO DE 2024



MADRID
Domicilio de la Academia: Valverde, 22
www.rac.es

**REAL ACADEMIA DE CIENCIAS
EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES DE ESPAÑA**

**EL FUEGO
EN EL SISTEMA TIERRA**

DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN
COMO ACADÉMICO DE NÚMERO POR EL

EXCMO. SR. D. JOSÉ MANUEL MORENO RODRÍGUEZ

Y CONTESTACIÓN DEL

EXCMO. SR. D. FRANCISCO GARCÍA NOVO

EL DÍA 22 DE MAYO DE 2024



MADRID
Domicilio de la Academia
Valverde, 22

A Carmen
Tanto monta, monta tanto

A mis hijas
Ya nada fue igual

ISSN: 0214-9540

ISBN: 978-84-87125-85-0

Depósito legal: M-12851-2024

ÍNDICE

Preámbulo	7
Los factores que controlan el fuego	13
El oxígeno	14
Las fuentes de ignición	17
Los primeros vegetales de la Tierra	19
El fuego a través de la historia de la Tierra	23
Los primeros incendios del Silúrico y el Devónico	23
Carbonífero y Pérmico	23
Triásico y Jurásico	24
Cretácico	25
Cenozoico	26
Los humanos y el fuego	29
Origen del uso del fuego	29
El fuego como herramienta para transformar el paisaje	32
La cuenca mediterránea como ejemplo del uso del fuego	35
Las huellas del fuego en la flora y vegetación actuales	37
Regeneración tras el fuego por rebrote	38
Floración inducida por el fuego	40
Regeneración tras el fuego por semillas	41
La inflamabilidad del combustible	46
Principales biomas del mundo controlados por el fuego	51
El bosque boreal	51
Las sabanas tropicales	52
Los ecosistemas de tipo mediterráneo	53
Tendencias recientes de los incendios en el mundo	57
Tendencias globales	57
Tendencias por regiones	59

Efectos del fuego sobre el balance radiativo y los ciclos biogeoquímicos	69
Emisiones de gases de efecto invernadero de vida larga	69
Efectos sobre el ozono	72
Efectos sobre el albedo	73
Efecto de los aerosoles	74
Cambios futuros en el régimen de incendios	77
Índices de peligro de incendio o climáticos	77
Estimación de la actividad de incendios	79
Conclusiones	85
Bibliografía	87
Contestación del Excmo. Sr. D. Francisco García Novo	125

*El fuego es en gran medida una creación de la vida.
La vida creó el oxígeno en la atmósfera, y cuando la vida
comenzó a colonizar los continentes,
creó combustible y organizó este combustible para
los incendios, que normalmente eran prendidos por un rayo*

S. PYNE

The Age of Fire, entrevista de A. Dunker a S. Pyne por la
publicación de su libro *The Pyrocene*, enero, 2022

Excelentísimo Sr. Presidente de la Academia
Excelentísimos señoras y señores académicos
Señoras y señores

PREÁMBULO

El fuego ha sido una herramienta usada por los agricultores de nuestro país para deshacerse de la maleza y meter el ganado a pastar en sotos y riberas. Los pastores utilizaban el fuego para eliminar los matorrales y rejuvenecer los pastos en las zonas de montaña. La quema de rastrojos ha sido común para deshacerse de forma rápida de los restos de las cosechas. El pastoreo y las extracciones de leña reducían el combustible de los montes, por lo que hasta la década de 1960 los incendios eran escasos en nuestro país. La emigración masiva del campo y el consiguiente abandono de tierras durante esa década, junto a las repoblaciones de coníferas de las décadas anteriores, hizo que los montes acumulasen combustible, con lo que los incendios comenzaron a ocupar las noticias. Los servicios forestales ya estaban enfrentando cada verano un número importante de incendios forestales y las campañas de prevención del fuego se hicieron eco de ello. La de 1962-1963 nos presentó a Fidel, el conejo guardabosques, que nos recordaba que no había que tirar colillas ni cerillas porque el monte era bueno para todos. El lema “*cuando el monte se quema, algo suyo se quema*” no lo hemos olvidado quienes entonces éramos niños.

Pero, pese a que los incendios forestales y el uso del fuego en la gestión agrícola estaban presentes en nuestra vida cotidiana, durante mis estudios de licenciatura en Biología en la Universidad Complutense no recuerdo que el fuego se mencionase en asignatura alguna. Los primeros trabajos españoles en revistas indexadas aparecieron a mediados de la década de

1980. Es verdad que, entonces, no todo se publicaba en este tipo de revistas; de hecho, el profesor García Novo publicó un estudio sobre el papel del fuego en la vegetación de Doñana en 1977 (García Novo, 1977), en las actas de un simposio que fueron de obligada lectura para quienes nos incorporamos a investigar sobre este tema. Aun así, globalmente creo que esa estadística refleja la realidad del interés por el fuego en la ciencia española de aquel momento.

Hoy sabemos que el fuego es un proceso ecológico que juega un papel clave en la estructura y funcionamiento de muchos ecosistemas terrestres y afecta al funcionamiento del sistema Tierra, como veremos. El fuego ha marcado la evolución de muchos linajes de plantas desde hace millones de años, así como la estructura y el funcionamiento de una parte importante de los biomas terrestres. Además, el fuego viene ligado estrechamente al origen de la especie humana, y ha sido una herramienta usada por todas las culturas para colonizar y transformar el territorio. A pesar de ello, su papel sobre los ecosistemas terrestres y el sistema Tierra en su conjunto ha sido infravalorado por la ciencia hasta muy recientemente (Bond y Keeley, 2005).

En este discurso haré un repaso de la historia del fuego en el planeta. Usaré el fuego como ejemplo para demostrar cómo las condiciones de nuestro planeta, incluido su clima, son el resultado de factores externos, la energía procedente del sol en primer y fundamental lugar, pero no solo. Antes bien, los procesos internos debidos a la biosfera, en interacción con otros factores, han sido cruciales en determinar cómo son buena parte de los ecosistemas, y cómo funciona el planeta. Hablaré primero de los factores que controlan el fuego y cómo han cambiado con el tiempo. Veremos cómo el fuego ha estado presente desde hace millones de años y ha ejercido tal presión selectiva sobre las plantas y la vegetación que es imposible entenderlas sin dicha perturbación. Me detendré también en la aparición de los homínidos y nuestra especie y su relación con el fuego. Los incendios ocurren en buena parte del planeta, y su incidencia está cambiando como consecuencia del cambio climático y otros cambios que les afectan. Veremos cuáles son las tendencias recientes en el mundo y en las regiones más afectadas por el fuego, incluyendo los países de la cuenca mediterránea. Los incendios producen cambios en la superficie terrestre y liberan gases y compuestos que se dispersan en la atmósfera y afectan al balance radiativo, a los procesos biogeoquímicos y al clima. Finalmente, haré una valoración de como los incendios se verán afectados por el cambio climático, tanto a nivel global como en la región mediterránea.

Antes de entrar en materia, quiero agradecer a los miembros de esta Academia por haberme elegido para formar parte de una de las instituciones científicas españolas de mayor prestigio y reconocimiento. Doy las gracias, en particular, a los académicos de la Sección de Ciencias Naturales Ana Crespo de las Casas, Miguel Delibes de Castro y Francisco García Novo, por proponerme para ello. Me complace que sea el académico Francisco García Novo quien haga la contestación de mi discurso, pues él ha sido un referente en la Ecología desde que yo empecé mi carrera científica.

Se me ha asignado la medalla número 14 que han ocupado hasta ahora ilustres académicos, el último de ellos Emiliano de Aguirre Enríquez. La excelencia académica de todos ellos me embarga, pues es difícil estar a su altura, pero eso es lo que me motiva para contribuir a hacer que esta Academia siga siendo un referente de nuestra ciencia. Emiliano de Aguirre, en su respuesta al discurso de toma de posesión del académico Francisco García Novo terminaba preguntándose *“en qué medida o hasta qué punto los conocimientos inferidos acerca de los factores de cambio ecológicos y sus efectos en el pasado pueden ayudarnos en nuestra responsabilidad actual sobre el entorno y su sostenibilidad”* (Aguirre Enríquez, 2007). La pregunta sigue teniendo total validez y yo, hoy, abundaré en documentar la importancia de conocer los devenires del pasado para gestionar el futuro, puesto que los actores ecológicos (las especies) cargan con una mochila fruto de su paso por el tiempo en entornos siempre cambiantes. Sin conocer lo que portan, será difícil adoptar las decisiones adecuadas para la gestión ecológicamente sostenible del territorio.

Permítanme que también reconozca a quienes me han ayudado a hacer que este momento sea posible. Primero, a mis padres, Antonio y Esperanza, por su determinación inquebrantable para que sus hijos estudiaran a pesar de vivir en un pueblo donde no había quien pudiese enseñar más allá de lo básico. Los comienzos no fueron fáciles para los tres hermanos que fuimos (Óscar nos dejó hace tiempo), pero, a veces, la fortuna te sonríe. Mi hermano mayor, Antonio, que trabajaba en Madrid, sin decírmelo (entonces, el teléfono no era de uso común), solicitó por mí una beca a un programa internacional para estudiar el último curso de bachiller en Estados Unidos, con la fortuna de que superé las pruebas de selección y me la concedieron. Así, con un interregno de un año en Madrid, pasé de un pueblo de un país subdesarrollado como era España, al país que más desarrollado estaba. Esto me permitió descubrir el mundo y me dio un idioma y una segunda patria.

La vida en los campus universitarios de mi época no fue la ideal para aprender, preocupados como estábamos por conquistar las libertades negadas durante tanto tiempo. Yo viví con protagonismo las convulsiones del tardofranquismo y sufrí sus inesperados e injustificables zarpazos. El profesor Salvador Rivas Martínez me acogió en su grupo de Botánica de la Facultad de Biología de la Universidad Complutense y luego en la de Farmacia, donde se trasladó el mismo año que yo acabé la carrera. Él me inició en el estudio de la flora y vegetación de España. Comencé un primer proyecto de tesis doctoral sobre taxonomía, pero ambos nos dimos cuenta de que a mí me interesaba saber por qué unos taxones eran distintos de otros, más que su clasificación. Mi interés por el idioma alemán y la ecología me llevó a hacer una estancia en la Universidad de Gotinga, Alemania, donde el profesor Heinz Ellenberg, aunque mayor, transmitía entusiasmo por entender las características ecológicas que diferenciaban a tal o cual comunidad vegetal, y me animó a encaminar mi tesis por esa vía a mi vuelta a España, como así hice. Durante mi tesis me encontré con el fuego, pero el pensamiento geobotánico europeo del momento no lo había asimilado en su doctrina. Al terminarla puse rumbo a California para investigar sobre esta perturbación. El profesor Walter C. Oechel me acogió en su Grupo de Ecología de Sistemas, en San Diego (CA, EE. UU), y me dio alas y recursos para desarrollar una ambiciosa investigación sobre el chaparral californiano.

La ecología del fuego en sentido amplio, incluyendo la influencia del clima y el cambio climático en los incendios, ha sido mi principal línea de investigación. Los estudiantes de máster, los doctorandos y los técnicos de laboratorio son la vida de los grupos de investigación, y sin ellos no podríamos realizar lo que hacemos. Agradezco a todos los que han trabajado conmigo por haberme dedicado sus más jóvenes y entusiastas años. Agradezco también a mi grupo de investigación que me ha acompañado hasta ahora y tantos colegas que, con el tiempo, nos hemos hecho amigos. La investigación con fuego necesita de zonas experimentales; yo he tenido la suerte de contar para estos fines con el apoyo de los directores de la finca estatal de Los Quintos de Mora. Ricardo Vélez me apoyó para abrirme paso en este campo de investigación.

Además de la investigación, he dedicado mucho tiempo a tareas de gestión científica o académica y a la traslación de la ciencia a las políticas. No puedo dejar de nombrar a algunas personas que me han ayudado en estos cometidos. Luis Oro Giral, Ana Crespo de las Casas, Philippe Burdeaux, Heinz Ott y Roberto Fantechi me ayudaron en mi tiempo dedicado a la

gestión de la investigación; Martin Parry, Joseph Alcamo, Chris Field y Vicente Barros, entre otros muchos más, contribuyeron a hacer mi paso por el Grupo Intergubernamental de Expertos en Cambio Climático (IPCC, por sus siglas inglesas) una de las experiencias más enriquecedoras de mi vida. Mi dedicación a este tema recibió el apoyo de la Oficina Española de Cambio Climático, lo que agradezco; sin mencionar a todos los que me ayudaron, quiero nombrar a Valvanera Ulargui y a Conchita Martínez.

Luis Ortega, Luis Arroyo y Ernesto Martínez fueron instrumentales para mi marcha a la Universidad de Castilla-La Mancha a fundar una Facultad de Ciencias del Medio Ambiente, donde he pasado la última parte de mi vida profesional. Allí he dedicado grandes esfuerzos a la gestión académica, ilusionado por contribuir a dar a los jóvenes de mi región las oportunidades que yo no tuve en mi niñez.

Finalmente, quiero reconocer a mi mujer, Carmen Fenoll, por estar siempre a mi lado, haber sido también mi colega y haberme ayudado a resolver no pocos problemas, y a mis hijas, Clara e Irene, porque su compañía y la aventura de verlas crecer, tiznándose conmigo de vez en cuando, han sido un estímulo para dedicarme a esta profesión que, junto con ellas, ha sido la pasión de mi vida. Sin más preámbulos, vayamos a lo sustantivo

LOS FACTORES QUE CONTROLAN EL FUEGO

El fuego es una combustión, esto es, un proceso químico por el que la materia orgánica se oxida de forma rápida, produciendo luz y calor, al tiempo que los compuestos químicos de la materia vegetal se transforman en gases, carbón, cenizas y partículas. La combustión muy raramente es espontánea, por lo que se requiere una fuente de calor externa que active el proceso (Pyne, 1984). Por tanto, para que haya fuego se precisa oxígeno, materia vegetal y una fuente de ignición (Fig. 1). La materia vegetal contiene diversos compuestos orgánicos (e.g., celulosa, lignina, etc.), sales minerales y agua. Una vez se produce la combustión el paso a incendio está regulado por otros factores, de los que el tiempo atmosférico es fundamental, pues controla la humedad de los combustibles. El contenido en humedad es crítico pues, antes de que una partícula vegetal se inflame, tiene que evaporarse todo el agua que contiene. A partir de una determinada temperatura se produce la pirólisis de la materia orgánica, dando lugar a la formación de compuestos gaseosos que entran en combustión y forman la llama (Pyne, 1984). La combustión por llama producirá CO_2 , vapor de agua, otros gases (CO , CH_4 , etc.), cenizas y hollín. La pirólisis forma carbón en la superficie de la partícula, el cual es susceptible de seguir oxidándose de manera lenta y sin llama. Esto da lugar a una combustión latente (Ward, 2001), que no libera hollín, pero sí gases que contienen más CO que la combustión por llama. Cuando esta se hace intensa, la combustión se vuelve incandescente, y adquiere el típico brillo de la brasa. La combustión latente puede ser muy duradera en turberas y sitios ricos en materia orgánica (Rein, 2013). El ejemplo más paradigmático es el de la Montaña Ardiente de Australia, que tiene una veta rica en carbón que lleva quemándose desde hace más de 6.000 años (Ellyett y Fleming, 1974). Aunque la fase inicial de todo fuego es endotérmica, una vez que comienza la combustión el proceso se vuelve exotérmico, y continuará hasta que el combustible se agote, siempre y cuando las condiciones meteorológicas no lo impidan. La meteorología y el clima son factores cruciales en el fuego, pues directa o indirectamente afectan a la vegetación y a su estado hídrico, determinando el régimen de fuego en un lugar dado. A escalas mayores, otros factores entran en juego, como el cambio climático, el cambio de vegetación o el cambio en los factores que controlan las igniciones. Finalmente, a escala de millones de años, la composición atmosférica, junto con el clima y la evolución de los vegetales han determinado la historia del fuego en la Tierra (Fig. 1), como veremos a continuación.

El oxígeno

La atmósfera de la Tierra fue inicialmente anaeróbica, por lo que no podía albergar fuego. El oxígeno atmosférico procede casi enteramente de la fotosíntesis, proceso metabólico realizado por diferentes organismos en el que se genera materia orgánica al tiempo que se libera oxígeno. La oxigenación asociada a la aparición de organismos fotosintéticos ocurrió por pasos: el primero, hace 2400-2100 Ma¹, hizo que la atmósfera pasara de tener trazas de este gas a alcanzar concentraciones pequeñas, del orden de 10^{-3} a 10^{-1} NAA (niveles atmosféricos actuales); el segundo, hace 800-630 Ma, situó a la atmósfera en concentraciones mayores, pero aun bajas (0,1-0,5 NAA); un tercer paso de menor magnitud ocurrió hace 450-400 Ma, y permitió alcanzar niveles de O₂ próximos a los actuales (Lyons et al., 2014). Durante los últimos ~400 Ma la concentración de O₂ ha variado poco y su cambio ha estado regulado por procesos biogeoquímicos internos al sistema Tierra. La mayor parte de la materia orgánica que genera la fotosíntesis vuelve a oxidarse, consumiendo parte del oxígeno producido en el proceso, por lo que el balance neto es casi nulo. No obstante, una pequeña parte de lo fotosintetizado no se oxida, por lo que contribuirá a aportar oxígeno a la atmósfera de forma neta. La tasa de enterramiento de carbono (materia orgánica) en el fondo oceánico, que luego se termina incorporando a la litosfera, es el principal proceso que controla el oxígeno atmosférico (Alcott et al., 2019). Los incendios han jugado un papel crucial en este proceso al afectar a la mayor o menor cobertura vegetal del planeta. Esta determina la meteorización de las rocas y consiguiente liberación de fósforo (P) al suelo y a las corrientes de agua que terminan en el mar. Los flujos de P al océano son determinantes de la productividad primaria neta en este medio y de las tasas de enterramiento de C y, con ello, de la concentración de oxígeno en la atmósfera (Lenton y Watson, 2000).

La colonización terrestre por las primeras plantas hace 470 Ma llegó a ser suficientemente grande como para tener una producción primaria capaz de elevar de forma significativa la concentración de O₂ (Dahl y Arens, 2020; Lenton et al., 2016). Así, a finales del Silúrico se superó la concentración del 13%, mientras que en el Pérmico se alcanzaron máximos del >30% (Scott y Glasspool, 2006). Estos niveles de oxígeno constituyen lo que se ha llamado “ventana del fuego”, ya que por debajo del 12-15% la vegetación no arde (Belcher y McElwain, 2008), mientras que por enci-

¹ Abreviaturas de tiempo: Ma= millones de años; ka= miles de años; a= años

ma del 30% arde tanto que impediría la presencia continua de vegetación, la cual quedaría restringida a los lugares más húmedos de planeta (Vitali et al., 2022). A una escala temporal de millones de años, el fuego ha actuado como regulador de la concentración de O_2 . A concentraciones altas de O_2 , el fuego disminuye la cobertura vegetal y, por tanto, los flujos de P al mar, lo que reduce la productividad primaria neta, el enterramiento de C y el contenido de O_2 en la atmósfera. A bajas concentraciones de O_2 , la persistencia de la vegetación favorecería la descomposición de las rocas y consiguiente formación de suelo. Esto haría que los flujos de P al mar aumenten, con el consiguiente incremento de la productividad primaria neta, de la tasa de enterramiento de C y del aumento de la concentración de oxígeno atmosférico (Lenton et al., 2018).

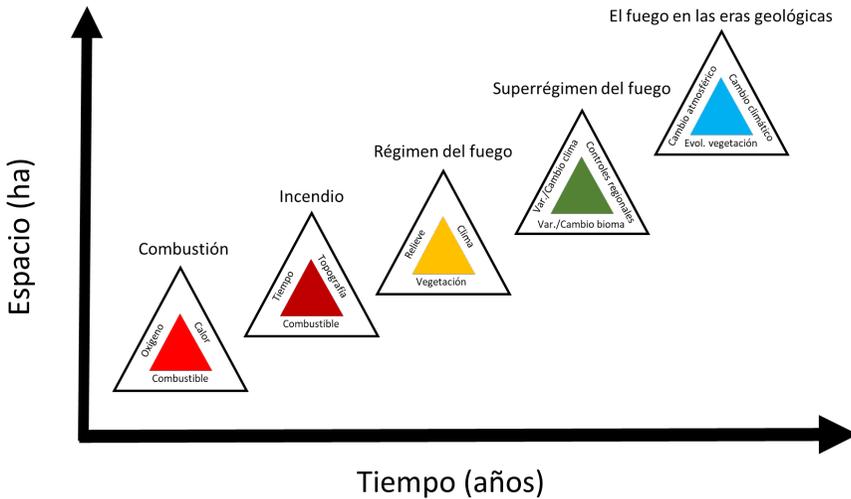


Figura 1. Los factores que controlan el fuego varían a diferentes escalas espaciales y temporales, tal como se refleja en los diferentes triángulos del fuego. Para que haya fuego tiene que producirse una combustión, que está controlada por la disponibilidad de oxígeno, una fuente externa de calor y una partícula de combustible que pueda arder. El fuego se transforma en un incendio cuanto el tiempo atmosférico es propicio para ello, propagándose por un paisaje que tiene una determinada topografía, y quemando combustible en forma de vegetación. En un lugar dado, el tipo de incendios que se dan depende del clima, de las fuentes de ignición y de la vegetación existente, lo que conforma el régimen de fuego o de incendios. Conforme aumenta el espacio y el tiempo se dan cambios en el clima, en la vegetación y en otros factores regionales que controlan las igniciones del fuego. A lo largo de las eras geológicas, los cambios de la concentración de O_2 , de CO_2 , del clima y la evolución de la vegetación determinan el fuego a escala del planeta en su conjunto. Modificado de Moritz et al., 2005; Scott et al., 2014; Whitlock et al., 2010.

Tras la colonización terrestre de las plantas, la actividad de incendios en el planeta ha estado estrechamente ligada a la concentración de O₂, por lo que se ha usado la cantidad de inertinita, un resto fósil procedente de la combustión de la turba, para calcular las fluctuaciones de O₂ atmosférico a lo largo de los periodos geológicos (Glasspool y Scott, 2010) (Fig. 2). En realidad, la reconstrucción de la concentración atmosférica de O₂ es complicada, y las cifras varían según los métodos que se usen para inferirla. Por ello, las cifras de concentración de O₂ que emergen de la combinación de los distintos métodos presentan un rango de incertidumbre grande.

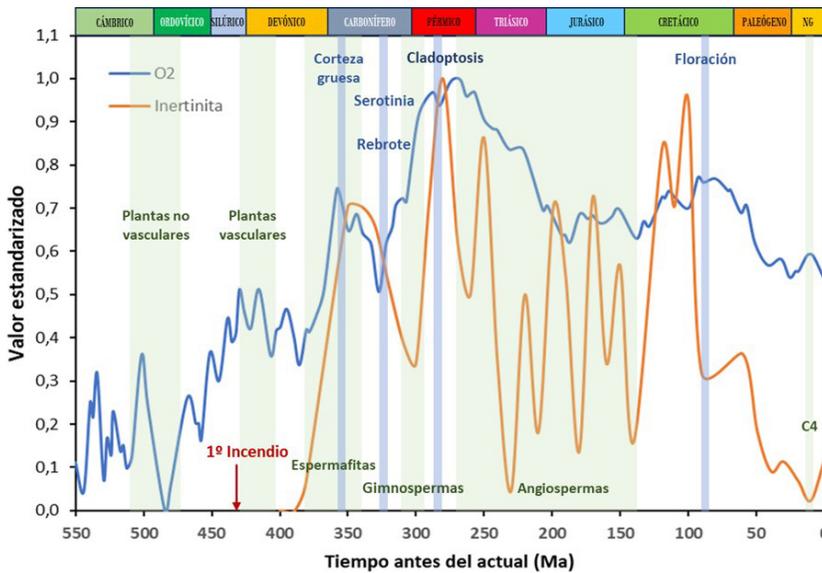


Figura 2. Valores estandarizados de la concentración atmosférica de O₂ (azul oscuro) y del porcentaje de inertinita en el carbón mineral (naranja). Los valores de O₂ son la línea central de la estimación de Mills et al. (2023), que está basada en el nuevo balance isotópico de O₂ de GEOCARBSULFOR. La concentración máxima de O₂ (>30%) se ha estimado que ocurrió hace 272 Ma. Los valores de inertinita se han obtenido de Glasspool y Scott, 2010. La estandarización se ha realizado como sigue: $(V_i - V_{min}) / (V_{max} - V_{min})$, donde V=valores, max/min= máximo o mínimo de la serie. En verde se representa los periodos de aparición de algunos grupos vegetales (plantas no vasculares, plantas vasculares, espermafitas, gimnospermas y angiospermas). C4, hace referencia al tiempo en el que las plantas con ese tipo de metabolismo empezaron a hacerse dominantes en las sabanas. En azul, se representa la aparición de determinados caracteres asociados con la respuesta de las plantas al fuego (corteza gruesa, serotinia, rebrote en coníferas, cladoptosis y floración). La flecha roja indica el primer incendio del que se tienen registros. Fuentes y significados según texto más adelante.

Los aspectos más sobresalientes de la variación de la concentración de oxígeno en la atmósfera a través del tiempo son los siguientes: durante el Paleozoico medio ocurrió una progresiva oxigenación, hasta superar el 13% en el Silúrico, coincidiendo con la colonización del medio terrestre por las primeras plantas (plantas primitivas no vasculares); en el Carbonífero temprano se alcanzaron concentraciones próximas al 25%, mientras que en el Pérmico se llegó a los niveles máximos nunca alcanzados, que se estima superaron el 30%; tras este pico, durante el Triásico-Jurásico la concentración bajó hasta niveles algo superiores a la concentración actual; en el Cretácico aumentó de nuevo hasta niveles superiores al 26%; desde entonces la concentración disminuyó durante el Paleógeno hasta niveles similares a los actuales (Mills et al., 2023) (Fig. 2). La concentración de O_2 se ha mantenido estable en épocas recientes (Liu et al., 2019a) hasta que ha empezado a disminuir con la quema de combustibles fósiles (Huang et al., 2018), si bien no lo suficiente como para que afecte al fuego.

Las fuentes de ignición

La principal fuente de ignición natural son los rayos que se dan en todo el planeta y desde sus orígenes. Las altas temperaturas que se generan al contactar el rayo con el suelo derriten el cuarzo que, al enfriarse, forma una estructura vidriosa denominada fulgurita (Pasek et al., 2012). Hay presencia de fulgurita en los registros fósiles anteriores a la colonización del planeta por las plantas, por lo que se piensa que, una vez hubo suficiente combustible para arder, los incendios no se han visto limitados por la falta de rayos (Scott y Jones, 1991). Otras fuentes de ignición son los volcanes, aunque su importancia es local; también pueden producir incendios las chispas que se producen en la caída de rocas en precipicios y laderas inestables, el impacto de los meteoritos y la combustión espontánea en turberas por liberación de gases que se autoinflaman (Scott, 2000). No obstante, actualmente las igniciones de origen humano son las más abundantes (Ganteaume and Syphard 2018).

El rayo es una descarga eléctrica muy energética (5.000 a 10.000 amperios) que se produce por la separación de cargas positivas y negativas en las nubes y entre estas y la superficie terrestre. Conviene diferenciar entre relámpago, que es el destello (dt) producido por una descarga eléctrica, y el rayo, que es la descarga. Cada destello puede tener múltiples descargas (dc), aunque por su rapidez no podemos diferenciarlas visualmente. Los rayos que aquí nos interesan son los que viajan desde las nubes a la tierra. Cada día se producen 18.000 tormentas en la Tierra, que producen $46 dt s^{-1}$,

lo que resulta en $6 \text{ dc km}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (Albrecht et al., 2016; Dwyer y Uman, 2014) (Fig. 3).

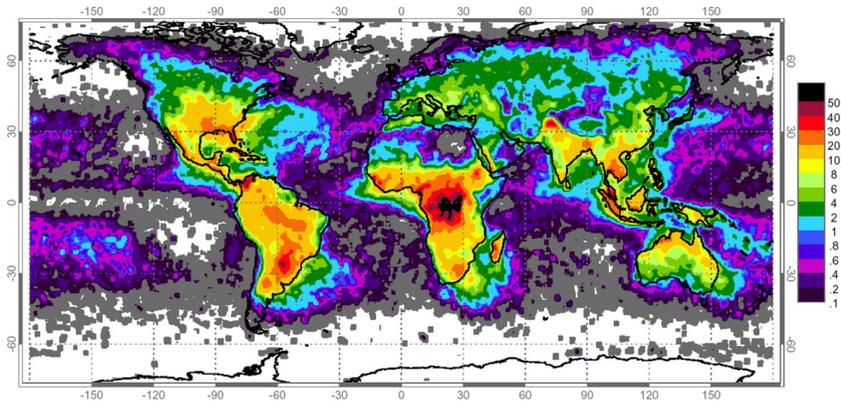


Figura 3. Mapa global de la frecuencia anual de destellos (Num. $\text{km}^{-2} \text{ a}^{-1}$). Las áreas con mayor frecuencia están situadas en los trópicos, mientras que es muy baja en los polos y océanos. De NASA/GHRC/NSSTC Lightning Team (descargado el 20/03/2024). <https://earthobservatory.nasa.gov/images/2002/where-lightning-strikes>

Los rayos son más frecuentes en la tierra que en el mar, debido a la mayor generación de convectividad, así como durante la tarde y en el verano. Su distribución geográfica es heterogénea, siendo más abundantes en los trópicos que en latitudes superiores, aunque dentro de una determinada latitud hay variaciones regionales acusadas (Albrecht et al., 2016). A nivel local, la frecuencia de rayos y los incendios que producen varían según la altitud o el tipo de vegetación (Vázquez y Moreno, 1998). La producción de rayos varía de año en año, dependiendo de los modos de variación climática y oceánica a gran escala. La mayor cantidad de rayos se produce durante la oscilación Sur, más conocida como El Niño, debido, presumiblemente, al incremento de tormentas que conlleva (Dowdy, 2016).

La ignición por un rayo depende del tipo de combustible y de su estado, particularmente su humedad (Renkin y Despain, 1992). Los combustible porosos y secos son los más fácilmente inflamables. Piénsese en cómo las chispas producidas por el pedernal al rascarlo con el eslabón son suficientes para encender la yesca. Los rayos se producen durante las tormentas, pero no todas ellas son igualmente peligrosas; las secas, esto es, aquellas que no aportan lluvia porque la que producen se evapora antes de llegar al suelo, son las más peligrosas (Pineda y Rodríguez, 2023). No obstante, la capacidad de producir un incendio no se restringe a estas condiciones. El rayo puede prender el tronco de un árbol bajo condiciones húmedas y man-

tenerse en combustión latente durante días o semanas, hasta que se avive bajo condiciones meteorológicas más favorables y origine un incendio (Flannigan y Wotton, 1991). Según estudios realizados en EE. UU, Canadá y España, la eficiencia de los rayos para producir incendios es muy variable, oscilando entre 1/25 a 1/1400 fuegos/*dt*. Las eficiencias más altas se dan en bosques de coníferas y las más bajas en praderas (Latham y Williams, 2001; Pineda et al., 2014).

Los primeros vegetales de la Tierra

Antes de que las plantas invadiesen la tierra, desde el Precámbrico esta había sido colonizada por procariotas y protistas fotosintetizadores, dando lugar a un variado bioma formado por biopelículas, costras y tapetes microbianos, en los que las cianobacterias ocupaban un papel crucial. Las plantas actuales o embriófitos forman un linaje único dentro de los carófitos, algas verdes de agua dulce (Bowman, 2022). Según relojes moleculares, los embriófitos empezaron a colonizar el planeta entre el Cámbrico y el Ordovícico temprano (515-470 Ma), mientras que las plantas superiores portadoras de un sistema vascular (traqueófitos) lo hicieron entre el Ordovícico temprano y el Silúrico tardío (472-429 Ma) (Morris et al., 2018). La colonización terrestre duró un tiempo prolongado y ocurrió por fases, coincidiendo con la adquisición por las plantas de características que les permitieron alejarse de los ambientes húmedos y ocupar medios más secos, hasta terminar ocupando los lugares más inhóspitos del planeta. Las fases de colonización fueron (Dahl y Arens, 2020; Edwards y Selden, 1992) (en la Fig. 2 se presentan algunas de estas fases):

1. Plantas no vasculares sin raíces (515-470 Ma) (Cámbrico-Ordovícico medio): Las primeras plantas terrestres eran de muy pequeño porte y estaban asociadas a ambientes con abundante disponibilidad de agua. Estas pequeñas pioneras, similares a los actuales musgos y hepáticas (briófitos), tenían una organización muy simple y carecían de las principales invenciones anatómicas para evitar la desecación y para extraer agua del suelo y transportarla al resto de la planta. Esta flora estaba geográficamente muy extendida, existiendo poca variación, tanto espacial como temporal. Aun así, pudieron llegar a ocupar un 44% de la superficie terrestre de aquel momento.
2. Plantas vasculares con raíces adheridas al suelo (430-410 Ma) (Silúrico): Entre el Ordovícico tardío y el Silúrico temprano aparecieron las primeras plantas vasculares con tejidos que les permitían transportar el agua, aunque sus raíces estaban aún poco desarrolladas. Su altura llegaba a alcanzar 1 m, como en el caso del licopodiófito *Baragwanathia*.

Los briófitos empezaron a ser menos abundantes, indicando la creciente dominancia de las primeras plantas vasculares, aunque estas aún no se alejaban de los medios húmedos.

- Plantas vasculares con raíces algo profundas (410-390 Ma) (Devónico): Plantas vasculares con raíces aún poco profundas, en las que se observa micorrización, que estaban formadas por licópsidos, helechos verdaderos y progimnospermas que se expandían por hábitats más secos. La altura que alcanzaban era de 1 a 3 m, llegando hasta 8 m en algún caso (Fig. 4). El análisis de isótopos del C (^{13}C vs. ^{12}C) ha permitido constatar que algunas de estas especies colonizaron ya ambientes secos, alejados de las zonas permanentemente húmedas, con lo que los paisajes empezaron a poblarse de plantas de manera más continua.

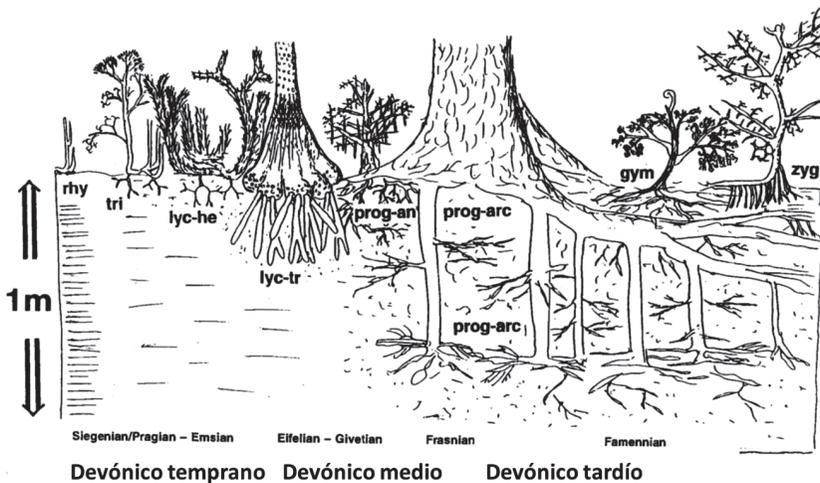


Figura 4. Diagrama de los tamaños relativos, las morfologías y la profundidad de penetración en el suelo de una selección de plantas del Devónico temprano, medio y tardío. **rhy:** riniófitos, como *Aglaoophyton* o *Hornephyton*; **tri:** trimerófitos, como *Psilophyton*; **lyc-he:** licopodiófitos herbáceos primitivos, como *Asteroxylon* o *Drepanophycus*; **lyc-tr:** licopodiófitos arbóreos primitivos, como *Lepidosigillaria* o *Cyclostigma*; **prog-an:** progimnospermas aneurófitas, como *Tetraxylopteris*; **prog-arc:** progimnospermas, como *Archaeopteris*; **zyg:** helechos zigoptéridos, como *Rhacophyton*; **gym:** gimnospermas primitivas, como *Elkinsia* o *Moresnetia*. La barra de la esca es de 1 m. De Algeo et al. 2001.

- Árboles con sistemas radiculares profundos (390-370 Ma) (Devónico): La colonización terrestre más extensa vino de la mano de dos procesos interrelacionados, el desarrollo de raíces profundas y el crecimiento vertical, procesos que se dieron paulatinamente desde la aparición de las primeras raíces verdaderas. Las raíces fueron esenciales para formar el biotipo arbóreo. Los restos fósiles de los bosques más viejos datan de hace 385 Ma (Devónico tardío). El prototipo de especie dominante era

- la progimnosperma *Arquaeopterix*, que podía alcanzar hasta 30 m de altura y 1,5 m de diámetro, con raíces extensas, aunque sin profundizar más de 1 m, y con hojas caducas, probablemente para hacer frente a la estación seca, que se acumularían para formar un horizonte de hojarasca. Esta especie dominó hasta su desaparición en el límite del Devónico con el Carbonífero. Junto a esta se desarrollaron también distintos grupos de helechos arborescentes (e.g., *Wattieza*), con raíces aún poco profundas, así como licopodiófitos.
5. Plantas con semillas (380–340 Ma)(Devónico-Carbonífero): Las primeras plantas se reproducían por esporas, lo que pudo limitar su extensión a ambientes húmedos, toda vez que la fecundación de los gametos requiere un medio acuático. No obstante, hay musgos que llegan a colonizar medios muy secos. Se piensa que la aparición de la semilla fue fundamental para eludir las necesidades de agua en un momento tan crucial del ciclo vital de la planta como es la reproducción. Los espermatófitos (plantas con semillas) comenzaron a expandirse en el Devónico tardío, y se hicieron dominantes tras un proceso de explosión en el Carbonífero, cuando eliminaron a sus antecesoras, las progimnospermas. Las coníferas aparecieron hace 323-299 Ma (Carbonífero), junto a cícadas y ginkgos. En el Pérmico, aparecieron en latitudes altas plantas deciduas, con géneros como *Cordaites* y *Glossopteris*.
 6. Las angiospermas (-270-140 Ma) (Pérmico medio): La aparición de las modernas plantas con flores (*Angiospermae*) marcó el último gran salto de la colonización de los hábitats terrestres por las plantas. Su origen se remonta al Pérmico medio (270-140 Ma), aunque sigue siendo bastante desconocido y es tema de debate (Sauquet et al., 2022). Su diversificación, no obstante, no ocurrió hasta el Cretácico, en el contexto de la ruptura del supercontinente Pangea, coincidiendo con un intenso vulcanismo, un aumento de la concentración de CO₂ (que se multiplicó hasta por cuatro) y un aumento de las temperaturas (de 3°C a 6°C). En poco tiempo (125-72 Ma), experimentaron una diversificación extraordinaria (Li et al., 2019; Silvestro et al., 2021). Las plantas con flores presentan tamaños y biotipos variados (herbáceos o leñosos, anuales o perennes, geófitos y terófitos a fanerófitos), que requieren desde unos días a unos pocos años para alcanzar la madurez sexual, lo que es importante para soportar una frecuencia alta de incendios. Presentan hojas caducas o perennes de múltiples formas, y una enorme diversidad de flores y frutos (Benton et al., 2022). La rápida diversificación de las angiospermas llamó la atención a Darwin, que se refirió a ella como “un misterio abominable”, “nada más extraordinario” o “un fenómeno de lo más desconcertante” ([tomado de (Cascales-Miñana et al., 2016)]. Recientemente, se

ha sugerido que esta rápida evolución pudo haber estado influida por la alta actividad de incendios de ese periodo geológico (Bond y Scott, 2010), como se describirá más adelante.

En resumen, en las primeras fases de la colonización terrestre de las plantas el combustible era escaso, restringido a zonas húmedas, y pudo arder cuando la concentración de O_2 fue alta, pero no produciría incendios grandes o de alta intensidad. No obstante, la acumulación de turba que originaron los primeros briófitos fue suficiente para que, junto con la alta concentración de O_2 , pudiese arder durante periodos prolongados. La gran cantidad de inertinita que se encuentra en los depósitos de carbón desde el Devónico temprano atestigua este hecho. Los incendios no fueron extensos y severos hasta que aparecieron las primeras plantas leñosas de porte arbóreo (nanofanerófitos y fanerófitos), con sistemas radiculares más profundos. Esto les permitió adquirir mayor tamaño y expandirse por el paisaje más allá de las zonas con humedad permanente, lo que ocurrió a finales del Devónico. La aparición de las progimnospermas en el Carbonífero facilitó importantes acumulaciones de combustible que promovieron incendios intensos y extensos. En esta época aparecieron en las plantas caracteres ligados al fuego que aún perduran (He et al., 2016).

EL FUEGO A TRAVÉS DE LA HISTORIA DE LA TIERRA

Los primeros incendios del Silúrico y el Devónico

Las primeras evidencias de fuego se basan en los restos fósiles carbonizados de una vegetación formada por nematófitos (plantas talosas) y el hongo *Prototaxites* que fueron carbonizados por incendios de baja temperatura, aunque a veces fueron también intensos (>750 °C), ocurridos a mediados del Silúrico, hace 430 Ma. Las fuentes de ignición serían los rayos, que descargarían sobre los gigantescos *Prototaxites* (sus cuerpos alcanzaban hasta 8 m de altura), quemando la vegetación que habría a su alrededor. El análisis de los combustibles quemados durante este periodo refleja que la mayor parte eran briófitos. Se estima que para esa fecha la concentración atmosférica de oxígeno debió superar el 16%, y puede que incluso estuviese próxima a la actual (Glasspool y Gastaldo, 2022). A partir de que se excedió el umbral de concentración atmosférica que permitió el fuego, se inauguró el control de la capacidad redox del planeta por la vía del fuego y su capacidad de interferir en los flujos de P al océano (Lenton et al., 2016).

Aunque hay más evidencias de incendios sobre vegetación más desarrollada, como riniófitos, de esa fecha temprana (420 Ma) (Glasspool et al., 2004), existe una brecha en los depósitos de restos carbonizados hasta finales del Devónico. Para entonces, la vegetación se había hecho más extensiva, pasando a estar dominada por helechos zigoptéridos herbáceos y licópodos. En el Devónico medio y tardío aparecieron árboles que formaban bosques que se extendieron por hábitats cada vez más secos (Algeo et al., 2001; Dahl y Arens, 2020). Aun así, los restos de carbones son escasos hasta el Mississipiense (Carbonífero temprano). Los incendios en el Devónico eran de baja intensidad, compatibles con incendios de superficie más que de copas (Rimmer et al., 2015). Una prueba de la extensión del fuego en el planeta es que los sedimentos marinos empiezan a contener restos carbonáceos de manera más persistente, lo que sugiere un mayor transporte desde la tierra al mar. Todo ello apunta a que al final del Devónico se dio por primera vez una expansión de la vegetación terrestre, coincidiendo con un aumento de la concentración de oxígeno, lo que favoreció la ocurrencia de incendios (Rimmer et al., 2015).

Carbonífero y Pérmico

Durante el Carbonífero temprano la Tierra había sido colonizada ya por los primeros árboles, dando lugar a formaciones boscosas, que se expandieron por hábitats más secos debido a la adquisición por las plantas de un apar-

to radicular más desarrollado (Dahl y Arens, 2020). La concentración de oxígeno aumentó hasta niveles muy por encima de los actuales, alcanzándose el máximo en el Pérmico, con valores que pudieron llegar o superar el 30%. Las altas temperaturas, la moderada precipitación y la estacionalidad en estas épocas permitieron la existencia de abundantes incendios. Los restos de carbón (Fig. 5) aumentaron desde el Carbonífero medio al Pérmico tardío. Esto tuvo un profundo efecto sobre la biota vegetal terrestre, cuyos efectos aún perduran (Rimmer et al., 2015; Scott, 2000). Esto se evidencia en que la estructura de las piñas serótinas, esto es, que permanecen cerradas en el árbol durante años, de las coníferas actuales emergió hace 330 Ma en los antecesores de este grupo de plantas (Fig. 2). La serotinia es un carácter íntimamente ligado al fuego, como se describirá luego, y debió aparecer en un ambiente típico de incendios de copas y de alta intensidad, característico de este periodo, lo que indica que el fuego ha seleccionado las características de las plantas desde hace millones de años (He et al., 2016).

Triásico y Jurásico

Durante la mayor parte del Triásico el clima fue árido o semiárido, con condiciones muy cálidas al principio para ir enfriándose paulatinamente (Götz y Uhl, 2022). El final del Pérmico está marcado por la mayor extinción de especies acaecida en la Tierra, produciéndose un colapso de los ecosistemas terrestres (Vajda et al., 2020). Durante el Triásico temprano y medio se produce una brecha en los registros de los depósitos de carbones, habiéndose considerado este periodo como de baja actividad de incendios. Se ha sugerido que esta brecha fósil estuvo causada por la pérdida de vegetación y la disminución de la concentración de oxígeno. No obstante, esto se contradice con la presencia de grandes anfibios que necesitaban concentraciones de más del 15% para respirar. Además, la existencia de registros con carbones en distintas partes del planeta sugiere que la falta de incendios no fue tan total como se ha sugerido (Götz y Uhl, 2022). En todo caso, desde la crisis del Pérmico-Triásico tuvieron que pasar más de 40 Ma hasta que los incendios adquirieron niveles similares a los de antes del Triásico (Abu Hamad et al., 2012).

El paso del Triásico al Jurásico estuvo marcado por un aumento de la concentración de CO₂, lo que originó una presión selectiva sobre el tipo de hojas, habiendo evidencias de cambios en las hojas de los árboles, que pasaron de ser anchas a estrechas, con el consiguiente aumento de su inflamabilidad (Belcher et al., 2010). Las temperaturas y la estacionalidad del clima aumentaron. La menor concentración de O₂ hizo que el control del

fuego pasase a depender del clima. Los incendios aumentaron hasta niveles previos a la depresión del Triásico, con tendencia a ocurrir en la época seca (Uhl et al., 2012). En el Jurásico medio se han encontrado ciclos de la frecuencia de incendios asociados a un clima estacional seco, que estuvieron relacionado con los cambios en la excentricidad terrestre (Zhang et al., 2023).

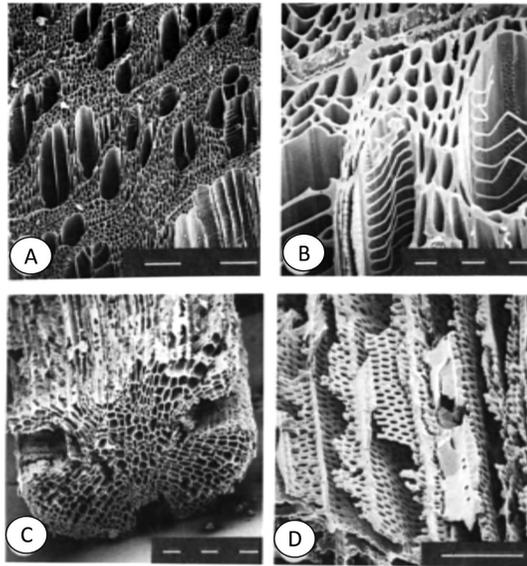


Figura 5. Micrografías al microscopio electrónico de: A. Carbón de haya (*Fagus*) procedente de un fuego reciente de origen humano (Box Hill, U.K.) (escala= 100 μm). B. Magnificación de A en la que se muestran los vasos conductores (escala= 10 μm). C) Eje de pteridospermas fusinitizado del Carbonífero inferior (Berwickshire, U.K.) (escala= 100 μm). D) Detalle de C en el que se muestran los poros de las traqueidas (escala= 10 μm). La fusinita es carbón vegetal fosilizado y es la madre del carbón mineral. De Scott, 1989.

Cretácico

Los niveles de O_2 aumentaron durante este periodo hasta superar el 25%. Por otra parte, la concentración de CO_2 continuó siendo elevada y, consiguientemente, también lo fueron las temperaturas. Los incendios aumentaron desde el Cretácico temprano, con un máximo al final de este periodo, para luego descender, aunque se mantuvieron en tasas altas hasta el Cretácico tardío. Se ha documentado una correlación positiva entre la actividad de incendios y la concentración de O_2 , lo que sugiere que esta respuesta estuvo marcada por el aumento de la concentración de este gas. No se ha detectado una correlación entre la actividad de incendios y la concentración de CO_2 , la cual se usa como indicador de la actividad de rayos, lo que

avala que estos no fueron un factor determinante (Lü et al., 2023). Por el contrario, sí se ha encontrado una relación positiva entre los incendios y los índices de dominancia de las angiospermas, lo que avala el papel de este grupo vegetal en la actividad de incendios (Denis et al., 2017). La amplia representación de indicadores de incendios en el registro fósil ha llevado a considerar este periodo como un mundo de gran incidencia de incendios, por lo que ha sido calificado como el ardiente Cretácico (Brown et al., 2012; He y Lamont, 2018).

Se ha sugerido que la alta actividad de incendios fue crucial para la evolución de la flora. Los bosques de coníferas, helechos arborescentes y cícadas eran abundantes al inicio del Cretácico. El aumento de la frecuencia de incendios abrió espacios para promover la entrada de las angiospermas, un grupo presente desde, al menos, finales del Triásico, si no antes, aunque con muy baja representación (Li et al., 2019; Silvestro et al., 2021). Se ha propuesto que la presencia de estas plantas en el sotobosque pudo afectar a los incendios debido a su mayor inflamabilidad, contribuyendo así a su expansión y diversificación hasta hacerse dominantes al final de este periodo (Belcher and Hudspith, 2017). Las angiospermas podrían haberse recuperado más rápidamente tras el fuego que las gimnospermas debido a sus mayores tasas de crecimiento y menores tiempos para alcanzar la madurez sexual (Bond y Midgley, 2012). Una mayor velocidad de crecimiento, junto con la alta concentración de CO₂ del momento, les habría permitido acumular combustible rápidamente tras un incendio, favoreciendo así el ciclo del fuego. La frecuencia de incendios aumentó tanto como para hacer que las más lentas gimnospermas, cuyos bosques eran abundantes al inicio de este periodo, no pudiesen regenerar sus poblaciones. La presión del fuego sobre las gimnospermas se refleja en la aparición en esta época de cortezas gruesas, un carácter ligado a la protección frente al fuego (He et al., 2012) (Fig. 2). Esto ha llevado a sugerir que el fuego jugó un papel determinante en la diversificación de las angiospermas (Bond y Scott, 2010), grupo de plantas que ha terminado dominando la Tierra.

Cenozoico

La llegada del Cenozoico está acompañada de una caída en el contenido de inertinita en los registros fósiles. Este se mantuvo relativamente alto hasta el Paleoceno, pero descendió rápidamente durante casi todo el Terciario, hasta alcanzar niveles muy bajos (Diessel, 2010; Scott, 2000). Las razones de este descenso no están claras, habiéndose aducido que, además de una baja actividad de incendios, podría existir un efecto dilución por la baja

compresión de estos depósitos (Diessel, 2010). Estudios en diferentes partes del mundo muestran la persistencia de restos de carbón fósil durante el Paleógeno y Neógeno (Uhl et al., 2022), lo que avala la persistencia de cierta actividad de incendios durante este tiempo. Registros de depósitos marinos del océano Pacífico Norte reflejan bien el bajo nivel de incendios (Herring, 1985). No obstante, a finales del Mioceno (~7 Ma) muestran un aumento exponencial de la actividad de incendios, lo que se pensó que podría estar relacionado con la aparición de las sabanas y praderas dominadas por plantas de tipo C4 (Keeley y Rundel, 2005), sin duda un hecho de la mayor relevancia en este periodo por la significación de este bioma. Sin embargo, se ha propuesto que este aumento pudo ser debido en parte a sesgos en la preservación del registro fósil, no a los incendios, por lo menos en semejante magnitud (Vachula y Cheung, 2021).

Las sábanas merecen una atención especial por su importancia sobre el fuego. Están dominadas por plantas de tipo C4, particularmente por gramíneas. Por su estructura de la hoja y su ruta fotosintética, estos vegetales están particularmente bien adaptados a condiciones de altas temperaturas, sequedad y baja concentración de CO₂. Con algún altibajo, la concentración de CO₂ comenzó a disminuir desde ~1600 ppm en el Óptimo Climático del Eoceno Temprano, hace 53-51 Ma, hasta el Pleistoceno. Desde el Mioceno al Pleistoceno la concentración fluctuó entre 400 y 200 ppm, excepto en el Mioceno medio, en que se mantuvo en torno a 500 ppm. La concentración durante el Plioceno y Pleistoceno siempre ha sido inferior a la actual (420 ppm) (The Cenozoic CO₂ Proxy Integration Project Consortium et al., 2023). La barrera de CO₂ inferior a ~500 ppm es importante, toda vez que por debajo de ella las plantas C4 son más competitivas que las C3 (Cerling et al., 1997). Análisis filogenéticos sitúan el origen de las gramíneas con metabolismo de tipo C4 en el Oligoceno temprano (32-25 Ma), justo coincidiendo con el descenso de la concentración de CO₂ durante ese periodo (Christin et al., 2008). Un proceso similar sufrió el resto de las eudicotiledóneas con este metabolismo (Christin et al., 2011).

A pesar de que la aparición de las plantas C4 data de principios del Oligoceno, y que la aparición de paisajes abiertos propios de las praderas estuvo presente en la mayor parte de los continentes desde hace 24 -18 Ma, consistente con el clima más frío que se instaló en la Tierra, la dispersión y dominancia de las plantas C4 en los ambientes tropicales y subtropicales no ocurrió hasta hace ~10 Ma (Fig. 2). Este proceso no vino acompañado de una caída aparente de CO₂ (Steinthorsdottir et al., 2021). La mayor presencia de plantas C4 en África vino acompañada de un enfriamiento global

que trajo consigo mayor aridez y estacionalidad de las lluvias. Esto causó una mayor apertura del paisaje, pasándose de ambientes forestales más cerrados y con poca luz en el sotobosque a otros más abiertos, dominados por praderas de gramíneas y otras especies, tanto de tipo C3 como C4. La estacionalidad de las lluvias hizo que al final de la estación seca hubiese abundante combustible altamente inflamable, lo que facilitaría los incendios. Entre 7 y 6 Ma se constata un aumento notable de restos de carbón en los registros fósiles, consistente con una mayor actividad de incendios, así como una mayor abundancia de plantas C4 (Hoetzel et al., 2013; Miao et al., 2022). Resultados similares se han encontrado en el Este de Asia (Hui et al., 2021; Miao et al., 2019). Las plantas C4 desplazarían competitivamente a los árboles, con menor capacidad de regenerarse ante incendios frecuentes, así como a las plantas C3, por su menor capacidad de crecimiento (Keeley y Rundel, 2005). En resumen, todo indica que la dominancia de las plantas de tipo C4 estuvo ligada al fuego y a la estacionalidad de las lluvias. La presencia de grandes herbívoros también contribuyó a ello, al abrir el paisaje.

Desde hace 6 Ma, la actividad de incendios se ha mantenido relativamente estable. En este tiempo, la expansión de las plantas C4 ha continuado, probablemente como consecuencia de cambios en el clima, particularmente la aridificación. La modelización muestra que la disminución de la concentración de CO₂ que supuso pasar de un ciclo glaciario-interglaciario de 40 ka a otro de 100 ka en la transición del Plioceno medio, hace 900 ka, haría que la mayor competitividad de las plantas C4 sobre las C3 bajo condiciones de baja disponibilidad hídrica fuese suficiente para mantener su dominancia, todo ello independientemente del fuego (Ecker et al., 2020). Es interesante hacer notar que las bajas concentraciones de CO₂ fueron determinantes para que las praderas y sabanas tropicales dominadas por plantas C4 se expandiesen por el mundo de la mano de un aumento de los incendios. Esto resultaría siendo de enorme importancia para la aparición de nuestra especie, como veremos luego. Hace 14,5-14,0 Ma fue la última vez que la atmósfera tuvo una concentración de CO₂ superior a la actual (The Cenozoic CO₂ Proxy Integration Project Consortium et al., 2023). El aumento de la concentración del dióxido de carbono atmosférico actual es de tal magnitud que, de seguir así, en pocas décadas sobrepasaremos la barrera de las 500 ppm que marca el hito de la menor competitividad de las plantas C4 frente a las C3. Paradójicamente, nuestra actividad está sentando las bases para acabar con las plantas que permitieron alumbrar a nuestra especie, como veremos a continuación.

LOS HUMANOS Y EL FUEGO

Actualmente, el hombre es el primer causante de incendios forestales en el mundo. El uso del fuego ha estado estrechamente vinculado a nuestra especie, y todas las culturas lo han usado hasta nuestros días. El fuego ha sido uno de los grandes descubrimientos de nuestros antepasados. En palabras de Darwin:

El [hombre] ha descubierto el arte de hacer fuego, que convierte las raíces duras y fibrosas en digestibles, y las raíces o hierbas venenosas en inocuas. Este descubrimiento del fuego, probablemente el más grande jamás hecho por el hombre, excepto el lenguaje, data de antes de los albores de la historia.” (Darwin, 1888).

En base a datos moleculares, se estima que el linaje de los homínidos divergió del de los chimpancés y bonobos a finales del Mioceno en el este de África, hace entre 9 y 5 Ma (Bobe y Wood, 2022), en paisajes de tipo sabana (Keeley y Rundel, 2005). Como se ha dicho, este bioma se caracteriza por una estructura de árboles dispersos en una matriz de gramíneas altas y arbustos, en el que los incendios son recurrentes. La persistencia de hábitats abiertos (<40% de cobertura arbórea) data de al menos 6 Ma (Cerling et al., 2011). Los primeros fósiles de *Homo* datan de hace 2,8 Ma (Villmoare et al., 2015), y los de humanos anatómicamente modernos de 300 ka (Bergström et al., 2021). Esto indica que la presencia del bioma sabanoide antecedió a nuestros antepasados más próximos en varios millones de años, por lo que sus ancestros tuvieron un tiempo prolongado de adaptación al mismo, durante el cual sus encuentros con el fuego debieron ser frecuentes (Ségalen et al., 2007).

Origen del uso del fuego

Conocer cómo los homínidos llegaron a usar el fuego es un tema que ha centrado el debate de la evolución humana (Gowlett, 2016), habiéndose planteado dos hipótesis. Unos piensan que la adquisición del dominio del fuego fue casual, y estuvo relacionada con la manufactura de herramientas líticas. En algún momento, una chispa causada al golpear dos piedras entre sí habría dado lugar a un fuego accidental. Recuerdo que yo, de niño, jugaba con mis amigos a ver quién producía más chispas al chocar dos piedras entre sí; no todas las piedras eran buenas para ello, y aprendíamos rápidamente a seleccionar las más apropiadas. La producción de herramientas líticas lleva consigo la generación de chispas, por lo que no es descartable que se aprendiese a hacer fuego tan pronto se conocieron

los combustibles apropiados para arder. Una vez que se aprendió a hacer fuego, su uso se habría impuesto por las innumerables ventajas que aportaba, como cocinar la comida, producir luz, ahuyentar a los enemigos, etc. Un elemento central de esta hipótesis es la posibilidad que ofrecía el fuego para cocinar, con la consiguiente ampliación de recursos que conllevaba (Wrangham, 2009).

Otros sostienen que la adquisición del fuego vino ligada al encuentro repetido de nuestros antepasados con los incendios que regularmente se producían en el hábitat sabanoide. El campeo por las zonas quemadas tendría ventajas para el avistamiento y la adquisición de presas y otros recursos que explotaban, por lo que la presión selectiva para usar estas zonas sería muy elevada (Parker et al., 2016). Esta teoría se apoya en el comportamiento de algunos primates actuales. Por ejemplo, los chimpancés (*Pan troglodytes* Blumenbach) observan el fuego con calma y cambian sus movimientos en anticipación del comportamiento del fuego, lo que sugiere que los fundamentos cognitivos de la conceptualización del fuego podrían ser un rasgo primitivo de los homínidos (Pruetz y LaDuke, 2010). Los babuinos (*Papio anubis* Lesson) utilizan activamente las zonas quemadas para alimentarse de brotes tiernos o de insectos churruscados por el fuego (Parker et al., 2016). Igualmente, los monos verdes de la sabana (*Chlorocebus aethiops* L.) amplían sus áreas de campeo a las zonas recién quemadas (Herzog et al., 2014) para consumir semillas, animales o geófitos que han podido ser “cocinados” por el fuego, ya que son fácilmente accesibles. Sea como fuere, nuestros ancestros devinieron pirófilos activos para explotar mejor las ventajas del fuego (Parker et al., 2016). Para poder reproducir un incendio solo necesitaban transportar una rama prendida de un área recién quemada a otra no quemada, lo que les permitiría controlar la explotación de unos recursos que serían más difíciles de adquirir sin fuego. Los cambios en la dentición sugieren que las primeras especies de *Homo* (*H. erectus* Dubois, *H. ergaster* Groves & Mazak) ya consumían alimentos cocinados hace 2 Ma. El uso deliberado del fuego para la gestión del paisaje -y no una casualidad- pudo estar en los orígenes del control de esta técnica por parte de nuestros ancestros (Parker et al., 2016).

Determinar desde cuándo nuestros antepasados vienen usando el fuego no es sencillo, por cuanto los restos de una fogata no son diferenciables de los de un incendio. Los arqueólogos se han centrado en buscar indicios de ello en sitios con persistencia prolongada de nuestros antepasados, bajo la asunción de que sería posible encontrar restos de hogares. A partir de restos líticos se ha documentado la existencia continua de fuego en un lugar dado hace 2,5 Ma. El fuego podría preservarse a partir de incendios naturales o haber sido

prendido a voluntad. Para lo primero se necesitaba una estructura social bien establecida y conocimientos de los combustibles que permitiesen seleccionar los de combustión lenta. Las evidencias más sólidas del uso del fuego por nuestros antepasados proceden de varios sitios del este de África (Kenia, Zambia) (1,5 Ma) o del sur de África (1,0 Ma). En Israel se han encontrados restos de hace 0,7 Ma que evidencian la presencia continuada de fuego. En China hay restos ligados a *Homo erectus* de 0,7-0,4 Ma. No obstante, las evidencias más claras del uso del fuego por homínidos proceden de numerosos sitios de la cuenca mediterránea y Europa central, los últimos ligados a los neandertales, que datan de 400 ka (Gowlett, 2016). En la cueva de Quesen (Israel) se ha documentado la presencia repetida de restos de fuego causados por homínidos hace 400 ka. La aparición de huesos con cortes y raspaduras indica que las piezas de caza se despiezaban en torno al hogar (Karkanas et al., 2007). El uso del fuego debió cobrar fuerza hace 400-300 ka a través de un proceso de difusión cultural (MacDonald et al., 2021; Roebroeks y Villa, 2011). Los neandertales y primeros humanos modernos utilizaban el fuego no solo para calentarse y cocinar, sino también para alumbrarse y como herramienta tecnológica, como se deduce de la aparición de instrumentos líticos con empuñaduras que requieren pegamentos (brea o yeso) para cuya elaboración se precisa fuego y una técnica elaborada (Koller et al., 2001). El uso de ornamentos de conchas de gasterópodos perforadas data de hace 120 ka, lo que indica que el uso de cuerda o cuero para fabricar un taladro estaba extendido en aquel momento. Estos elementos son necesarios para hacer un arco de fuego, lo que indica que la tecnología para hacer fuego estaba disponible (Gowlett, 2016).

La relación entre el fuego y nuestra especie ha sido tan estrecha que se ha sugerido que fuimos parcialmente seleccionados por él. Nuestros antepasados eran cazadores-recolectores, con una división de las tareas según la cual los hombres se encargaban de la caza, por lo que pasaban más tiempo fuera del campamento base, mientras que las mujeres se dedicaban a la recolección y a la preparación de los alimentos. Esto último las habría llevado a permanecer más tiempo alrededor del fuego, aumentando con ello su exposición a las partículas aéreas contaminantes procedentes del mismo. Por otro lado, al emigrar la especie humana fuera de África hacia continentes más fríos, el uso del fuego para calentarse se hizo más necesario, de ahí también que tuviesen una mayor exposición a los contaminantes del fuego. Estudios epidemiológicos muestran que la sensibilidad al cáncer de pulmón es mayor en las poblaciones procedentes de zonas cálidas que frías y en los hombres que en las mujeres (Platek et al., 2002), lo que avalaría la hipótesis de la selección diferenciada por la exposición ancestral al fuego. No obstante, re-

cientemente se ha documentado que las mujeres de América del Pleistoceno tardío y el Holoceno temprano recolectaban, pero también cazaban, incluso animales grandes (Haas et al., 2020), un patrón que se observa también en las sociedades cazadoras-recolectoras actuales (Anderson et al., 2023). Por ello, el estereotipo de la división de tareas entre el hombre y la mujer debe ser revisado, con sus consiguientes efectos evolutivos.

Otro asunto que ha llamado la atención de los investigadores es el de la posible relación entre la ausencia de placentofagia en nuestra especie y su relación con el fuego². A diferencia del resto de los primates, las mujeres no ingieren la placenta tras el parto. Se ha propuesto que la exposición al humo y la ceniza contendría sustancias tóxicas que serían filtradas por la placenta, con sus consiguientes efectos negativos sobre la madre en caso de ingerirla (Young et al., 2012). Estudios epidemiológicos muestran que la ingesta por las mujeres de placenta en distintos tipos de preparados no conlleva efectos positivos, pero sí negativos, tanto para la madre como para el recién nacido, y se deben, entre otros, a la presencia de metales pesados y otros tóxicos en dicho órgano (Farr et al., 2018). Los experimentos usados en estos estudios no contienen muestras de mujeres expuestas al fuego, por lo que no está claro si en las condiciones de vida primitivas se darían estos efectos.

El fuego como herramienta para transformar el paisaje

Si bien el uso continuo de fuego por los humanos y sus antecesores se remonta a hace más de un cuarto de millón de años, cabe preguntarse a partir de cuándo se detecta la huella de nuestros antepasados, incluyendo a nuestra especie, en el paisaje. Como se ha dicho, nuestra especie surgió hace unos 300 ka en África (Bergström et al., 2021). Restos de los primeros grupos de humanos anatómicamente modernos fuera de África se encuentran en Grecia (210 ka), Israel (191-177 ka) (Stringer, 2016), China (80 ka) (Liu et al., 2015) y Australia (65 ka) (Clarkson et al., 2017). Los primeros restos en centro Europa datan de hace 56-51 ka, mientras que los últimos restos de neandertales en nuestro continente son de hace 42-40 ka, lo que indica una coexistencia prolongada de ambas especies (Slimak et al., 2022). En su colonización de los continentes, ¿existen evidencias de cambios en el paisaje a gran escala ocasionados por el uso del fuego?

² Agradezco a Miguel Delibes por llamarme la atención sobre este hecho.

Se ha sugerido que uno de los posibles cambios asociados a la irrupción de nuestra especie fue la desaparición de la megafauna (Smith et al., 2016), particularmente en Australia y América (Norte y Sur), donde la especie humana era una invasora, a diferencia de África, donde era nativa y había evolucionado junto a ella (Barnosky et al., 2004). Aunque con gran controversia (Bowman, 1998), se ha propuesto que la extinción de la megafauna australiana fue debida a la utilización extensiva del fuego en el paisaje, coincidiendo con la llegada de nuestra especie a esa zona del mundo (Miller et al., 2005). No obstante, el análisis de microcarbones de un amplio conjunto de registros sedimentarios de Australasia de hace 70 ka a 10 ka muestra que la colonización por nuestra especie de esa parte del mundo no estuvo acompañada de un cambio en la frecuencia de incendios. Antes bien, los incendios hasta el Holoceno reciente fluctuaron en relación con los cambios climáticos a escalas de miles de años y, posiblemente, con los ciclos de Dansgaard-Oeschger (DA) a escalas menores, mostrando el papel dominante del clima en la frecuencia de incendios hasta hace pocos miles de años (Mooney et al., 2011). Resultados similares se han obtenido para el continente europeo en base a restos de microcarbones procedentes de sondas marinas extraídas frente a las costas de Portugal y Francia, con edades de 70 ka y 10 ka. Los incendios siguieron las pautas del clima y sus posibles repercusiones sobre la biomasa, sin que haya evidencia de una alteración de estos por parte de los humanos modernos a su llegada a esta parte del mundo o durante el resto del paleolítico superior por los neandertales (Daniau et al., 2010).

Estudios recientes muestran que es improbable que el aumento de las igniciones causadas por los humanos haya sido el factor responsable de las extinciones de la megafauna. Antes bien, la falta de consumición de la biomasa por los grandes herbívoros extintos aumentó el combustible, por lo que terminó afectando positivamente a los incendios (Rule et al., 2012). De esta manera, la invasión humana afectó a la biomasa quemada a escala del sistema Tierra de manera indirecta, debido a la extinción de la megafauna durante el Plioceno tardío por las razones que fuere, incluida la propia colonización de los humanos como causa más directa, y no el clima (Karp et al., 2021; Sandom et al., 2014). Esto no quiere decir que nuestros antepasados no afectasen al paisaje a nivel local de manera directa a través del fuego, sino que no existen pruebas de una alteración significativa de la frecuencia de incendios, que siguió estando dominada por el clima.

Las interacciones de los humanos con el paisaje se intensificaron con la aparición de la agricultura, hace unos 12.000 a. Las primeras evidencias de

uso continuado del fuego sobre el paisaje por los humanos proceden de Australia, donde, hace unos 11 ka, se produjo un cambio de régimen de incendios de uno de menor frecuencia y mayor intensidad a otro de mayor frecuencia y menor intensidad, que estuvo causado por el uso del fuego de los aborígenes (Bird et al., 2024). La quema global de biomasa aumentó rápidamente al inicio del Holoceno, para estabilizarse durante el Holoceno medio hasta hace 3000 a; entre 3000 y 2000 a hubo un aumento de la biomasa quemada, para declinar posteriormente hasta la época industrial, en la que creció fuertemente hasta el siglo pasado, en que disminuyó hasta la actualidad (Marlon et al., 2013; Marlon et al., 2016). Aunque se ha propuesto que la quema de biomasa en el Holoceno tendría una magnitud como para haber afectado al ciclo del C, y manifestarse en cambios en la concentración atmosférica de CO₂ y CH₄ (Ruddiman, 2003), las evidencias existentes no lo corroboran (Marlon et al., 2013; Marlon et al., 2016). El aumento de la población y de la superficie cultivada tampoco se corresponden bien con la biomasa quemada. Estas pautas de variación globales y regionales coinciden más bien con variaciones de la temperatura, salvo el incremento observado entre 3.000 y 2.000 a. En este periodo aumentó la expansión agrícola en Europa, Asia y América Central, pero no en el resto mundo. La sincronía de este aumento de la actividad de fuego a nivel global hace poco probable que sea debido al uso del fuego por nuestra especie, y apunta más bien a una influencia climática global que está por probar.

Las evidencias existentes no excluyen que las actividades humanas hayan jugado un papel importante sobre la quema de biomasa a nivel local. De hecho, los cambios en el paisaje pueden haberse producido no tanto por una mayor extensión del fuego en relación con un régimen controlado por rayos, sino por su variación en los patrones espaciales y temporales. Incendios pequeños, más frecuentes y menos severos, de origen antrópico, generarían un paisaje más diverso que un régimen de incendios controlado por rayos, que produciría incendios de mayor tamaño y severidad. Esos paisajes en mosaico aumentarían la productividad de la caza de pequeños vertebrados que tuviesen sus refugios en madrigueras, actividad que se vería facilitada por el mejor avistamiento y la reducción del esfuerzo de paso a través de una vegetación menos densa (Bliege Bird et al., 2008).

La cuenca mediterránea como ejemplo del uso del fuego

Si analizamos en detalle lo ocurrido a nivel regional usando la cuenca mediterránea como modelo, está bien documentado que en el Neolítico se usaba el fuego para limpiar los bosques para la agricultura y el pastoreo, existiendo evidencias de ello desde hace al menos 8.000 a (Vannière et al., 2008). Esto coincide con la disminución de polen de especies arbóreas y el aumento de carbonos en los registros lacustres, así como de otros indicadores asociados a nuestra presencia, como el polen de especies cultivadas o ruderales, esporas de hongos coprófilos asociados al ganado u otros. La mayor presencia de fuego llevó asociado un cambio en la vegetación (Carrión et al., 2007; Vannière et al., 2008) (ver ejemplo de la Fig. 6), pasando a abundar los matorrales. De igual manera, hubo un cambio en el tipo de incendios; mientras que al principio los incendios eran pequeños y recurrentes, de menor intensidad, afectando a una vegetación cerrada, desde hace 8.000 a los incendios son más grandes y de mayor intensidad, coincidentes con la conversión del bosque a matorral (Genet et al., 2021).

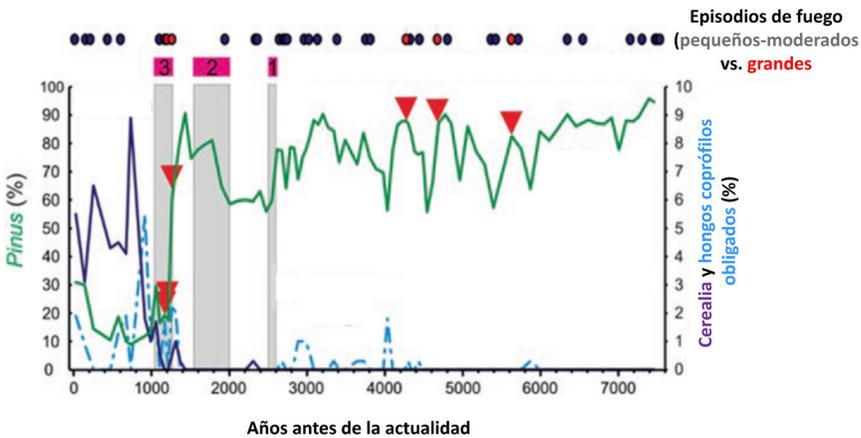


Figura 6. Disminución de los bosques de *Pinus nigra* J.F. Arnold en la meseta norte ibérica (Tubilla del Oeste, Yacimientos de Lago, Burgos, España) por cambios relacionados con la colonización humana y la intensificación agrícola. La reconstrucción de los episodios de incendios locales y lejanos se hizo a partir de la detección de picos en las series macroscópicas de carbón vegetal durante los últimos 7.000 años. Los picos “pequeños-moderados” son interpretados como incendios superficiales, mientras que los picos “grandes” (triángulos rojos) están relacionados con incendios de copas. Las barras grises representan eventos históricos en base a la arqueología local: 1. Asentamientos de la Edad del Hierro; 2. Asentamientos romanos; 3. Guerras medievales entre cristianos y musulmanes. *Pinus*, Cerealia (polen de *Pinus* y cereales) y los porcentajes de hongos coprófilos obligados (%) indican la abundancia de pinos en la vegetación lejana a regional, y de agricultura y pastoreo locales, respectivamente. Este ejemplo muestra como la llegada del hombre y el cambio en el régimen de fuego llevó a la drástica disminución de *P. nigra* en la zona. Datos originales de Morales-Molino et al., 2017; tomado de Moreno et al., 2021.

Conforme avanzó la agricultura en sucesivas oleadas de colonización, la presión humana se hizo más patente. A partir de hace 4.000-3.500 a se detecta un aumento generalizado de restos de carbón en los registros fósiles, consistente con las grandes transformaciones paisajísticas de la cultura de la Edad del Bronce, que marcan un cambio definitivo en el uso del fuego y una transformación importante de los paisajes mediterráneos (Vannière et al., 2011). Hasta esa fecha, el clima fue el factor que marcó el devenir de los incendios, independientemente de que hubiese huellas de nuestros antepasados. A partir de ese momento, la frecuencia de incendios estuvo controlada por las actividades agropastorales (Rius et al., 2012). Esto se demuestra por la asincronía de los incendios entre zonas próximas, lo que indica que estaban controlados por factores locales, presumiblemente los humanos que los causaban, y no por factores de gran escala, como el clima, que deberían haber afectado por igual a zonas próximas (Carcaillet, 1998). Consiguientemente, el fuego se consolidó como un elemento de cambio del paisaje y de creación de diversidad de la vegetación (Lestienne et al., 2020).

LAS HUELLAS DEL FUEGO EN LA FLORA Y VEGETACIÓN ACTUALES

Las altas temperaturas son letales para los tejidos vegetales, ya que por encima de 55°C se desnaturalizan la mayoría de las proteínas. No obstante, las especies vegetales que habitan los entornos propensos al fuego presentan características que les permiten persistir tras un incendio. Estas características afectan a la capacidad de los individuos vegetales para sobrevivir al fuego o para responder a él mediante procesos que activan la floración tras el mismo, la dispersión de las semillas o su germinación en respuesta al fuego o a productos derivados de él. Además, la inflamabilidad de los propios vegetales puede ser útil en la competencia ente especies. La pregunta que emerge es, ¿han surgido estas características como respuesta a la presión evolutiva del fuego o, por el contrario, son el resultado de otras presiones selectivas (e.g., fertilidad del suelo, sequía, herbivoría, estacionalidad del clima, etc.) que han sido útiles una vez que ocurre un fuego? En otras palabras, la pregunta es si estamos ante adaptación o exaptación al fuego (Bradshaw et al., 2011; Keeley et al., 2011).

Para poder saberlo deberíamos conocer cuándo emergió una determinada característica, si estuvo asociada al fuego, cuál es su ventaja evolutiva y si fue fijada genéticamente (Lamont y He, 2017). Obviamente, la tarea no es fácil, pues tenemos que remontarnos al origen de las plantas. La disponibilidad reciente de relojes moleculares datados está permitiendo conocer cuándo aparecieron determinadas características y vincularlas con las condiciones del momento, incluyendo la presencia de fuego. El buen conocimiento de la flora australiana y la secular presencia del fuego en ese continente están siendo cruciales para avanzar en nuestra comprensión del papel evolutivo del fuego (Lamont et al., 2019). Hay que recordar que cuando nos referimos a fuego en realidad queremos decir un determinado régimen de fuego, entendido este como las característica del fuego con relación a cuándo ocurren [e.g., años desde el último incendio, frecuencia espacial o puntual, estacionalidad], dónde ocurren [e.g., tamaño del incendio, forma, mosaicidad] y cómo queman [e.g., incendio de superficie, copas o subsuelo, comportamiento del fuego, intensidad y severidad del fuego] (Krebs et al., 2010). Una característica determinada es susceptible de conferir ventaja bajo un régimen de incendios dado, no en cualquiera de ellos. A continuación, analizaremos algunas de estas características que son comunes en los ecosistemas en los que el fuego es frecuente, intentando buscar su origen en el tiempo y su posible vinculación con el fuego, aunque sin entrar en detalles sobre si constituyen adaptaciones o exaptaciones, ya que esa discusión está fuera de este discurso.

Regeneración tras el fuego por rebrote

Cuando una planta se quema puede ocurrir que sobreviva mediante regeneración vegetativa, rebrotando a partir de yemas y meristemas protegidos que resisten el calentamiento excesivo (se las denomina R+, de rebrotadora) o que muera, y la población se regenere a partir de semillas almacenadas en la bóveda vegetal o en el suelo (S+, semilladora). Más raramente, puede que las plantas ni rebroten (R-) ni germinen tras el fuego (S-), o que puedan regenerarse por ambos mecanismos (rebrote y semilla, R+S+) (Bond y Van Wilgen, 1996) (Fig. 7).

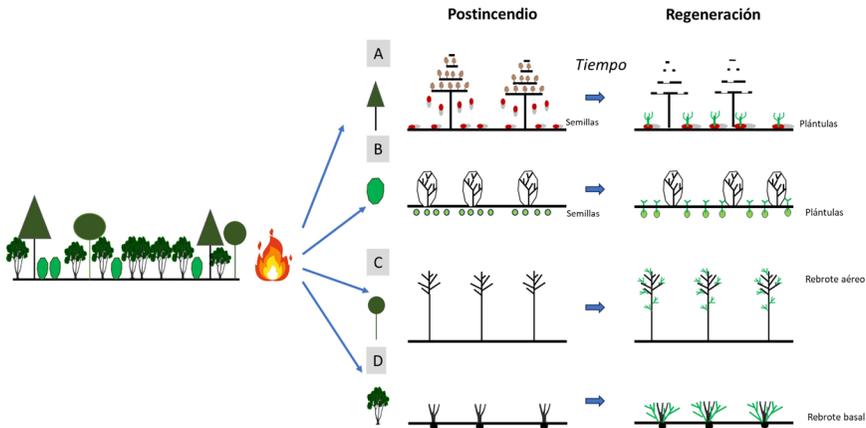


Figura 7: Esquema de los mecanismos de regeneración postincendio: A. Regeneración por semillas (R-S+) almacenadas en las bóvedas en estróbilos y frutos serófitos que se abren tras el paso del fuego, liberando así las semillas; B. Regeneración por semillas (R-S+) almacenadas en el suelo. Para germinar, muchas especies precisan ser expuestas al calor, al humo u a otros factores relacionados con el fuego. C. Regeneración por rebrote de yemas aéreas (apicales, auxiliares o epicórmicas) (R+S-). D. Regeneración por rebrote de yemas situadas en la base del tallo, en la corona de la raíz, en cepas u otras estructuras subterráneas. R= planta rebrotadora; S= planta semilladora; +: presencia; -: ausencia.

En el caso de las rebrotadoras, el número, localización y grado de protección de las yemas y tejidos vegetales que sobreviven al fuego varía entre especies. Las yemas pueden ser apicales, axilares o accesorias, pudiendo encontrarse en la parte aérea, en la base del tallo, esto es, en el cuello de la raíz, en la base del tallo, pero por debajo del cuello de la raíz (cepas [lignotubers en inglés]) o en partes subterráneas de la planta como bulbos, rizomas o raíces secundarias (Clarke et al., 2013). El tipo de protección de las yemas varía igualmente, pudiendo estar formada por las bases de las hojas que protegen la yema, escamas de las yemas, primordios foliares superpuestos sobre la yema o cortezas densas que protegen tanto las yemas como otros meristemas. Algunos ejemplos de nuestra flora según el tipo de yema: *Chamaerops humilis* L. (palmito; yema terminal), *Quercus suber* L.

(alcornoque; yemas epicórmicas), *Erica australis* L. (brezo rubio, yemas de cepa), *Quercus coccifera* L. (coscoja; yemas de raíces secundarias).

Aunque la mayoría de las plantas tienen cierta capacidad de rebrotar ante una perturbación que elimine total o parcialmente su parte aérea, como en el caso de vientos fuertes, precipitación extrema de nieve, crecida de agua, defoliación por herbivoría, sequía, etc., los requisitos para regenerarse tras estos fenómenos no son equiparables a los exigidos por el fuego. Las altas temperaturas del fuego requieren un nivel de protección física de las yemas y meristemas que excede al de cualquier otra perturbación. Evitar que la eventualidad de un incendio ocasione la muerte de las yemas y tejidos meristemáticos precisa una inversión que va más allá de simplemente disponer de yemas para rebrotar, y supone un alto coste para la planta. Por ejemplo, las yemas adventicias de los tallos y el tronco de la muy longeva *Sequoia sempervirens* End. (secuoya roja) raramente se activan, dado que viven en un ambiente de incendios de superficie. Sin embargo, a veces estos suben a las copas. El árbol entonces activa yemas que pueden tener más de 1.000 años, utilizando reservas de carbono de más de medio siglo de edad. Esto supone una inversión extraordinaria para prepararse para una eventualidad que, de darse, sería letal (Peltier et al., 2023). Esto ha llevado a algunos investigadores a hipotetizar que la característica de rebrotar tras el fuego sería la más primitiva y procedería de plantas que no eran capaces de sobrevivir al fuego (Lamont et al., 2019).

Según relojes moleculares con datación, la capacidad de rebrotar tras el fuego es una característica que apareció hace 330 Ma en las coníferas (Carbonífero medio) (He et al., 2016) Fig. 2). Análisis filogenéticos de la flora australiana muestran que la capacidad de rebrotar está en la base de los árboles filogenéticos de todos los linajes de plantas, siendo secundaria su pérdida y consiguiente capacidad de regenerarse tras el fuego por semillas, de lo que hablaremos luego. La capacidad de rebrotar está en la base de los árboles filogenéticos de todas las familias y de la mayoría de los géneros, es el carácter ancestral de todos los órdenes y está en la base de la separación de las plantas con semillas y los helechos, hace 380 Ma. Puesto que la mayoría de los órdenes actuales tienen 70 Ma (Cretácico superior), esto indica que este carácter se ha mantenido desde entonces hasta ahora (Lawes et al., 2022).

El grosor de la corteza del tallo es el principal factor que determina la capacidad de resistencia del cambium (meristemo que forma los tejidos vasculares) al calor (van Mantgem y Schwartz, 2003). El grosor de la corteza, en particular la corteza externa, está estrechamente relacionado con el fuego (Rosell, 2016). La presencia de cortezas gruesas (>15 mm), capaces de so-

portar incendios de baja intensidad, típicos de incendios de superficie (Uhl y Kauffman, 1990), apareció por primera vez en una progimnosperma hace 359-347 Ma (Carbonífero temprano) (Decombeix, 2013) (Fig. 2). La capacidad de activar yemas epicórmicas (i.e., yemas y meristemos en tejidos viejos) es mayoritaria entre las gimnospermas, lo que apunta a una estrecha relación entre el fuego y la evolución de este grupo de plantas desde su aparición (He et al., 2016). Evidencias de una corteza gruesa en angiospermas (vgr., *Eucalyptus*), con capacidad de formar yemas epicórmicas, datan del Paleoceno, hace 60 Ma (Crisp y Cook, 2013).

Floración inducida por el fuego

Algunas plantas rebrotadoras florecen rápidamente tras el fuego, durante el primer o pocos primeros años tras la quema (Fig. 8). A veces, el proceso es tan rápido que la floración puede producirse en apenas 24hs tras el incendio (Fidelis et al., 2019). Florecer pronto tiene ventajas adaptativas, como disponer de mayor acceso a los polinizadores, facilitar la dispersión de las semillas por el viento o acumular semillas en el banco edáfico cuanto antes, en previsión del siguiente incendio. Esto es particularmente importante para plantas con baja fecundidad y sensibles a la luz, ya que una vez que se cierre la cubierta vegetal serán excluidas por otras de mayor porte. Las altas temperaturas son el factor inductor de la floración, ya que simulaciones con otros cambios que produce el fuego no desencadenan la misma respuesta. En algún caso se ha encontrado relación con el humo, posiblemente por el etileno producido durante la combustión, pero el fenómeno no es generalizado (Lamont y Downes, 2011). No obstante, existe controversia sobre los factores que inducen la pronta floración (Pyke, 2017).

Se han encontrado 50 familias con floración promovida por el fuego, que forman un componente importante de los brezales australianos y las sabanas de Australasia y Suráfrica, y están ampliamente repartidas en los ecosistemas de tipo mediterráneo, donde abundan los geófitos (Le Maitre y Brown, 1992). Hasta un 66% de las especies del cerrado brasileño tienen esta estrategia (Zirondi et al., 2021). La familia *Haemodoroceae*, cuyo origen se remonta a 90 Ma, es la más antigua con este tipo de carácter (Fig. 2). Otra familia con representación extensa es la *Asphodelaceae*, con especies de este tipo que se remontan a 5 Ma, tras la aparición de la familia hace 75 Ma. Con todo, el grupo más abundante con floración promovida por el fuego lo forman las orquídeas terrestres, con linajes que pueden llegar a remontarse hasta 60 Ma (Lamont y Downes, 2011).



Figura 8. Floración masiva de *Narcissus triandrus* subsp. *pallidulus* (Graells) Rivas Goday durante el primer año tras un incendio en una dehesa abandonada e invadida por matorrales de *Cistus ladanifer* L. Incendio de Anchuras (Toledo), 2002. Foto: J.M. Moreno.

Regeneración tras el fuego por semillas

Muchos vegetales no resisten las altas temperaturas del incendio y mueren. La población se recupera por medio de semillas que sobreviven al fuego. Estas pueden estar protegidas en los estróbilos y frutos que permanecen sin dispersar en las bóvedas vegetales (serotinia) o en el suelo. El paso del fuego es fundamental para inducir la dispersión de las semillas de los estróbilos y frutos serótinicos o para romper la latencia de las semillas del banco del suelo. Que las semillas germinen tras el paso del fuego es ventajoso para su establecimiento, dadas las mejores condiciones de luz, temperatura y nutrientes, así como la reducción de la competencia con las plantas adultas afectadas por el fuego. Germinar entre incendios hace que el reclutamiento sea prácticamente nulo (Parra y Moreno, 2018). Tras el fuego, las plantas S+ germinan profusamente durante el primer año (Moreno et al., 2011) (Fig. 9). En general, la estrategia de las semilladoras ha sido seleccionada en ambientes con incendios de copas, intensos y en suelos más pobres en nutrientes que los de las especies rebrotadoras, más propias de ambientes más ricos en nutrientes e incendios de superficie. El carácter S+

aparece como secundario en los análisis filogenéticos, habiendo aparecido numerosas veces a partir de plantas inicialmente rebrotadoras (Lawes et al., 2022). A continuación, repasaremos con detalle los diversos aspectos de este heterogéneo grupo.

Serotinia y dispersión de semillas mediada por el fuego

Las plantas serótinas retienen sus semillas en la bóveda vegetal durante un número variable de años. La dispersión sin fuego raramente produce reclutamiento. El fuego funde las ceras que mantienen cerrados los frutos o estróbilos, provocando su dehiscencia y consiguiente dispersión de semillas (piriscencia). Las semillas dispersadas carecen de dormancia y germinarán en cuanto las condiciones de temperatura y humedad sean adecuadas, permitiendo así la regeneración de la población (Lamont et al., 1991). Las plantas serótinas son comunes en los ecosistemas propensos al fuego y abundan tanto en las gimnospermas como en las angiospermas, estando ampliamente representadas en el suroeste de Australia, la región del Cabo y, en menor medida, en California y la región mediterránea (He y Lamont, 2018). *Pinus halepensis* Mill. sería un buen ejemplo de planta serótina en nuestras latitudes.

La serotinia apareció por primera vez en coníferas, hace 332 Ma (Carbonífero tardío)(Fig. 2), y entre las modernas *Pinaceae*, hace 89 Ma (Cretácico tardío) (He et al., 2016). Otra familia moderna de gimnospermas con representantes de serotinia son las *Cupresaceae*; el ancestro común de dos géneros representativos (*Callitris* y *Widdringtonia*) data de hace 92 Ma (Cretácico tardío) (Mao et al., 2012). Entre las angiospermas, los registros más antiguos aparecen en el linaje de las *Proteaceae* (74 Ma, Cretácico tardío) y en el de las *Grevilloideae*, ancestrales del género *Banksia* (62 Ma, Paleoceno temprano)(He et al., 2011; Lamont y He, 2012).

Germinación inducida por el fuego

Algunas especies regeneran su población tras el fuego a partir de semillas almacenadas en el suelo, donde permanecen latentes. Para que la germinación ocurra, se necesita alguna señal que rompa la latencia. Dos son las principales señales derivadas del fuego que desencadenan la germinación: calor y productos químicos derivados de la combustión. Ciertas especies tienen semillas con dormancia física causada por una cubierta impermeable de células en empalizada en la semilla o el fruto, lo que impide su imbibición, prerequisite para la germinación. Tras la dispersión, las semillas

pueden perdurar en estado latente en el suelo durante décadas (Baskin et al., 2000). El fuego, las fluctuaciones de temperatura o el paso por el tracto digestivo de algunos herbívoros, entre otros factores, fracturan la cubierta o desencajan unas estructuras especializadas de que disponen para impedir el paso del agua, permitiendo que esta llegue al embrión. En general, estas semillas no suelen tener mecanismos adicionales de dormancia, por lo que la germinación se pone en marcha tan pronto se embeben.

Hay unas 15 familias de especies con este tipo de dormancia, entre las que se incluyen las *Fabaceae* y las *Cistaceae*, dos familias con especial representación en los ecosistemas propensos al fuego de la cuenca mediterránea, con géneros como *Ulex*, *Cytisus* y *Genista* entre las fabáceas o *Cistus* y *Halimium* entre las cistáceas, y de Australia, con el género *Acacia* entre otras fabáceas (Baskin et al., 2000). Un análisis detallado de la distribución mundial de las especies de la familia *Fabaceae* y su correlación con factores climáticos muestra que las especies con dormancia física tienen semillas más pequeñas y abundan en el extratropical, en zonas secas y frías, particularmente con heladas, mientras que las semillas sin dormancia son mayores y abundan más en los ambientes tropicales y húmedos (Wyse y Dickie, 2018). No se observa una aparente relación entre la dormancia física y el fuego, aunque esto no se ha estudiado globalmente. Dada la vinculación del tipo de dormancia con el clima, y puesto que distintos factores pueden desencadenar la respuesta germinativa de las especies con dormancia física, algunos investigadores cuestionan su relación con el fuego. No obstante, si bien las altas temperaturas fluctuantes del verano pueden inducir la rotura de la dormancia en algunas semillas, su exposición al fuego rompe la latencia de la mayoría de ellas. Esto se manifiesta luego en un pulso de germinación y emergencias tras el fuego (Fig. 9).

Los nueve órdenes en los que se enmarcan las 15 familias con dormancia física aparecieron en el Cretácico tardío o Terciario temprano. Por tanto, cabe decir que la dormancia física ha estado presente desde >100 Ma. No existen restos fósiles antiguos de la estructura de estas semillas, excepto en una especie de *Rhus* (*Anacardiaceae*) que data de hace 43 Ma, y cuya estructura se asemeja a las especies actuales. La aparición de este tipo de dormancia durante el Terciario parece que vino asociada al enfriamiento y a la sequía (Baskin et al., 2000). La aparición de las *Fabaceae* se ha establecido en la transición del Cretácico/Paleógeno, cuando se diferencian de las *Polygalaceae*, lo que coincide con la aparición de la dormancia física frente a especies sin dormancia. Los restos fósiles más antiguos de la familia datan de 73,5 Ma (Cretácico superior), situándose la cúspide de la di-

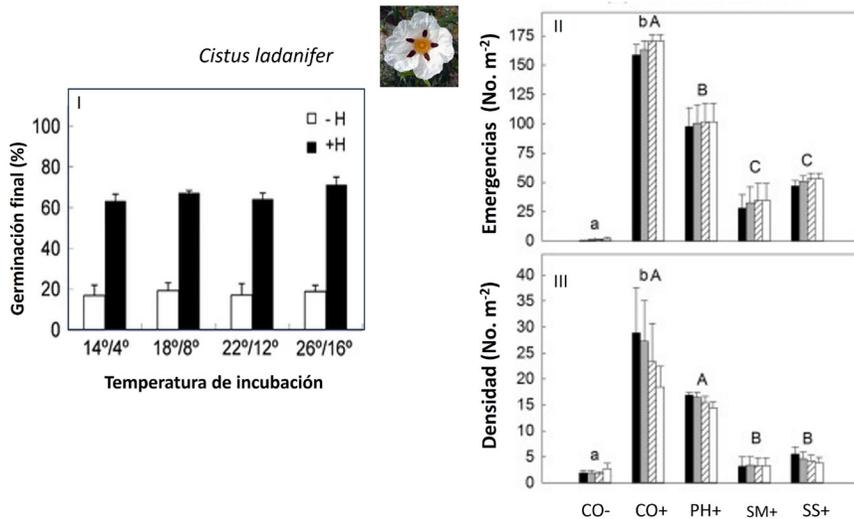


Figura 9. Panel izquierdo: Germinación final de *Cistus ladanifer* (Cistaceae)(jara pringosa) de 16 poblaciones elegidas a lo largo de un gradiente altitudinal en el Sistema Central y sometidas a un choque térmico (90 °C durante 10 minutos) antes de ser puestas a germinar bajo cuatro regimenes de temperaturas máximas y mínimas, incluyendo temperaturas mayores que las que se observan en la actualidad y que se esperan ocurran bajo el cambio climático (I). El choque térmico promovió la germinación, sin que hubiese variaciones a lo largo del gradiente altitudinal. La temperatura de incubación tampoco afectó a la germinación, lo que indica que se trata de una especie muy resistente a los cambios de temperatura en su medio. Panel derecho: Emergencia de plántulas (II) y densidad de plantas (III) de *Cistus ladanifer* en parcelas experimentales en Los Quintos de Mora (Los Yébenes, TO, España) sometidos a tratamiento de: no quemado (-) [control, CO-], o quemado (+) [control (CO+, precipitación normal), precipitación histórica (PH+, simulación de la precipitación media histórica), sequía moderada (SM+, 25% de reducción de la precipitación y sequía de mayo a septiembre), sequía severa (SS+, 45% de reducción de la precipitación y sequía de abril a octubre)]. El estudio duró cuatro años. Las simulaciones de lluvia o sequía se hicieron mediante toldos motorizados y un sistema de riego automático para excluir la lluvia o imponerla en caso de que no hubiese sido suficiente para completar la serie histórica, ajustada a las reducciones impuestas. Nótese la práctica ausencia de emergencia sin quemar (CO-), de manera que la densidad se mantuvo estable. Por el contrario, tras la quema, la emergencia se multiplicó, aunque fue menor en los tratamientos de sequía. Con el tiempo, la mortalidad de plántulas disminuyó la densidad, aun así, incluso en el peor tratamiento de sequía, la densidad en el cuarto año estuvo por encima de la inicial. La mortalidad tras este tiempo suele ser debida a procesos de autoclareo. Las letras dentro de las gráfica significan diferencias estadísticamente significativas. De Chamorro et al., 2013 y Parra y Moreno, 2018.

versificación posterior de la familia hace 58-56 Ma (Jaganathan y Berry, 2023). En base a paleorregistros, el origen de las *Cistaceae* se remonta a 23 Ma (Oligoceno tardío), en los bosques subtropicales europeos. La diferenciación de las *Cistaceae* actuales ocurrió en la cuenca mediterránea hace 18,5-10,1 Ma (Mioceno tardío), con la aparición de los géneros *Cistus* y *Halimium* hace 5,3 Ma (Plioceno)(Guzmán y Vargas, 2009).

Los productos derivados de la combustión vegetal contenidos en el humo rompen la latencia fisiológica de un número importante de especies que almacenan sus semillas en el suelo (Staden et al., 2000). Entre los diversos productos químicos que inducen la germinación, los que mayor atención han recibido y están más extendidos son los relacionados con el butenolido, y se denominan karrikinas (Flematti et al., 2004). Estas se acoplan con proteínas específicas para promover la formación de hidrolasas que catalizan las reacciones que dan inicio al proceso germinativo. Además, las karrikinas están estrechamente ligadas a las estrigolactonas, unas hormonas vegetales derivadas de los carotenoides. Este sistema regula procesos de desarrollo que, además de la germinación, incluyen la fotomorfogénesis de las plántulas y el desarrollo de las raíces y sus nodos (Waters y Nelson, 2023). Las karrikinas, junto con otros compuestos del humo (gliceronitrilo, etileno, dióxido de nitrógeno), se adsorben a las partículas del suelo y a las semillas, rompiendo la latencia de estas una vez expuestas a ellos. Son, por tanto, señales muy específicas que desencadenan respuestas germinativas perfectamente acopladas al fuego. Aunque hay karrikinas de origen biológico no ligadas al fuego, la inducción de la germinación la producen las sustancias procedentes de la combustión de los polímeros que componen la pared celular vegetal.

La respuesta a las karrikinas se encuentra en numerosas familias de angiospermas de ambientes propensos al fuego de África del Sur, Australia, California y la cuenca mediterránea, entre otras. La respuesta se induce también en plantas ruderales y hortícolas, no necesariamente de ambientes propensos al fuego (Dixon et al., 2009). De hecho, esto ha llevado a cuestionar el papel del fuego como elemento evolutivo. No obstante, dada la presencia de proteínas que actúan como transductores del butenolido en las plantas y la presencia de estos compuestos en el humo, parece que la respuesta más parsimoniosa sería acoplar la germinación a compuestos de este tipo, como las karrikinas. La aparición de esta respuesta en plantas propias de ambientes no expuestos al fuego sugiere que dicha condición ancestral se ha preservado con el tiempo, dada la importancia del fuego en la diversificación de las angiospermas (Lamont et al., 2019).

La inflamabilidad del combustible

Los ecosistemas propensos al fuego tienen una vegetación altamente inflamable, lo que llevó hace tiempo a postular que su inflamabilidad habría sido seleccionada por el fuego (Mutch, 1970). Como se ha explicado más arriba, distintas especies resisten al fuego a través de respuestas diferenciadas. Más aún, en ausencia de fuego, estas especies no prosperarían, por lo que la aplicación regular de fuego en los ecosistemas propensos a él es fundamental para su conservación. Dado que algunas especies son más tolerantes que otras, sobre todo a la intensidad del fuego (Moreno y Oechel, 1994), esto llevó a plantear la hipótesis de que la mayor inflamabilidad de ciertas especies les permitiría desplazar competitivamente a sus vecinas (Bond y Midgley, 1995). Experimentos en los que se manipuló la cantidad de biomasa en pie mostraron que retener o no las ramas inferiores muertas podría afectar a la severidad del incendio, con los consiguientes efectos negativos sobre aquellas plantas más sensibles y, por tanto, el mantenimiento de las ramas muertas podría ser un carácter seleccionable (Schwilk, 2003). Recientemente se ha argüido que la cantidad y calidad del combustible y su distancia al suelo pueden afectar a los patrones espaciales de calentamiento, habiéndose sugerido que estos habrían sido objeto de selección a fin de asegurar un determinado nivel de intensidad de fuego, dado que el exceso de calor suele ser negativo para todas las especies que se regeneran tanto por rebrote como por semilla (Gagnon et al., 2010).

Ocurre, sin embargo, que la inflamabilidad es una característica no unitaria y sus distintos componentes pueden afectar de manera diferente a la regeneración tras del fuego (Michelaki et al., 2020). La capacidad de un determinado individuo para moldear los patrones espaciales de la severidad del fuego depende de la interacción con las condiciones meteorológicas y la topografía (Viedma et al., 2015), por lo que la relación entre la inflamabilidad y sus efectos no está asegurada (Midgley, 2013). La capacidad de individuos de pequeño tamaño para afectar de manera sensible a la severidad del fuego a una escala útil para interferir en las relaciones competitivas entre especies (e.g., rebrotadora frente a semilladora) excede lo esperable de este carácter. Consiguientemente, las posiciones sobre la inflamabilidad como carácter objeto de selección están encontradas (Bowman et al., 2014; Pausas et al., 2017).

Los caracteres que favorecen la inflamabilidad de la vegetación ejercen su papel a través de otras respuestas evolutivas de las plantas al fuego, como la capacidad de rebrotar, florecer o germinar tras el mismo. No obstante, mientras que la influencia de estas respuestas sobre la eficacia reproductiva

es clara, y su origen puede datarse y relacionarse con el fuego, la de las características de la inflamabilidad no lo está de igual manera, y puede confundirse con respuestas a otros factores ambientales (Bowman et al., 2014). Por tanto, estaríamos ante un fenómeno de exaptación, más que de adaptación. Veamos algunos ejemplos: 1) El contenido en humedad del combustible es un factor determinante de su inflamabilidad, pero está estrechamente vinculado a la disponibilidad de agua en el suelo y a las características ecofisiológicas de la planta (Griebel et al., 2023). 2) Las plantas inflamables suelen tener un alto contenido en compuestos orgánicos secundarios que aumenta su inflamabilidad y la consiguiente propagación del fuego (Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016). Sin embargo, estos productos son también condicionantes de la herbivoría (Mithöfer y Boland, 2012). 3) El tamaño, forma y densidad de las hojas es sensible a diferentes componentes de la inflamabilidad (Murray et al., 2013). No obstante, la inflamabilidad varía según el estado vivo o muerto de las hojas. Las hojas grandes, planas y poco densas forman una hojarasca porosa que permite el avance de los incendios de superficie; por el contrario, las hojas estrechas y pequeñas forman hojarascas más densas, que no permiten tan fácilmente los incendios de superficie, pero promueven una mayor combustión cuando están en la planta, favoreciendo los incendios de copas (de Magalhães y Schwilk, 2012). Por consiguiente, los efectos de un determinado carácter varían según dónde se produzca el fuego.

La retención de las hojas y flores y el autoaclareo de las ramas inferiores son dos caracteres que han merecido particular atención, y cuya relación con el tipo de fuego que pueden causar es más unívoca. La retención de las hojas y las flores secas promueve una mayor intensidad del fuego que, cuando lleva asociada la serotinia, favorecería la liberación de las semillas tras el fuego. Evidencias de estos caracteres aparecieron en especies de *Banksia*, cuyo origen data de hace 60,8 Ma (Paleoceno) (He et al., 2011). En sistemas forestales con árboles de gran porte, la posibilidad de que un incendio de superficie llegue a las copas depende de la estructura del bosque, esto es, de que exista continuidad del combustible en la vertical, lo que puede obtenerse con la formación de un sotobosque variado en altura (Fig. 10) o con la persistencia en el tronco de las ramas inferiores conforme el árbol crece en altura y estas se secan por falta de luz.

Cuando hay continuidad del combustible en la vertical por la retención de las ramas secas u otras causas, un incendio de superficie podrá subir a las copas, ya que la altura de llama que se genere por la hojarasca será suficiente como para alcanzar las ramas más bajas y, así, irá subiendo hacia

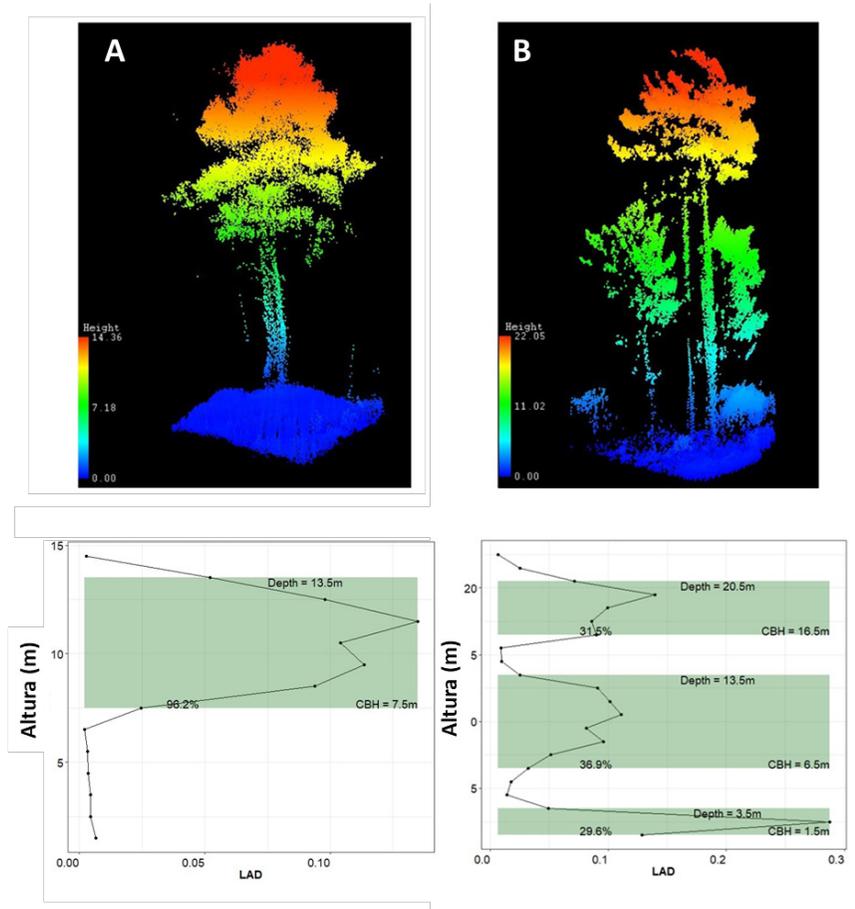


Figura 10. Ejemplo de dos tipos de estructuras de bosque de pinares de *Pinus pinaster* Ait. y su repercusión sobre el tipo de incendio. A. Estructura arbórea con un único estrato (copa). B. Estructura arbórea con tres estratos (superficie, intermedio, copa) con poca distancia entre ellos. En el primer caso se requerirá una gran altura de llama para que un incendio de superficie suba a las copas. En el segundo, la menor diferencia entre niveles permitirá que el incendio suba de un estrato a otro y luego a la copas, por lo que se hará más intenso. Altura= altura de los distintos estratos (m); CBH= altura de la base de la copa de cada nivel (m); LAD = densidad de área foliar del perfil del árbol; Depth= altura de la profundidad o espesor de los estratos (m); %= porcentaje de LAD contenido en cada estrato. La estructura de los árboles se ha compuesto usando datos obtenidos con un equipo lidar (LidarPOD) de alta resolución, sobrevolado en un vehículo aéreo no tripulado a una altura de 40-50 m, y un programa específico realizado para tal fin. De Viedma et al. 2024.

arriba hasta alcanzar la copa del árbol. Por el contrario, si las ramas secas se caen al suelo, un incendio de superficie no subirá a las copas, ya que la altura de llama generada por la hojarasca y los restos leñosos del suelo no será suficientemente alta como para conectar la superficie con la copa. La evolución ha operado sobre la capacidad o no de perder las ramas inferiores cuando se secan. Si estas se caen, los incendios serán de superficie, poco intensos y sin afectar a las copas, y se seleccionarán cortezas densas en la base del tronco, que lo protegerán del fuego. Si las ramas muertas persisten en el tronco del árbol, éstas harán de escalera del fuego, por lo que generarán incendios de copas e intensos. En estas condiciones, la corteza puede ser fina, pues el árbol sucumbirá al fuego. En este caso, la regeneración ocurrirá a partir de semillas almacenadas en los estróbilos y frutos serótilos en las copas, que se abrirán al paso del fuego, liberando así las semillas a partir de las cuales se recuperará la población.

Existen registros fósiles de coníferas walchianas, un grupo extinto, abundante durante el Carbonífero y Pérmico temprano (279-272 Ma), que muestran cladoptosis, esto es, desprendimiento regular de las ramas, hasta el penúltimo nivel. La pérdida de las ramas inferiores parece que estuvo relacionada con el crecimiento en altura y se dio en un contexto de abundantes incendios, propios de esa época. Esto permitiría a estas plantas limitar los incendios de copas (Looy, 2013). La abscisión de las ramas muertas apareció también en las coníferas del género *Pinus* hace 90 Ma (Cretácico), y su adquisición sería secundaria frente al mantenimiento de las ramas muertas en el tronco, que aparece como la condición basal (He et al., 2016).

PRINCIPALES BIOMAS DEL MUNDO CONTROLADOS POR EL FUEGO

Los incendios afectan a prácticamente todos los biomas del planeta, salvo a los desiertos (Andela et al., 2017). Muchos de los ecosistemas actuales dependen del fuego y, en su ausencia, serían muy diferentes y tendrían mayor biomasa en pie. El fuego actuaría como un gran herbívoro que modificaría la estructura y composición de estos ecosistemas (Bond y Keeley, 2005). Los humanos proveemos numerosas igniciones, lo que está haciendo que las zonas propensas al fuego se expandan geográficamente, afectando a zonas más húmedas de las que quemarían los incendios producidos por rayos (Vázquez y Moreno, 1998), al tiempo que se amplía también la estación de incendios (Balch et al., 2017; Vázquez y Moreno, 1995). Para que pueda entenderse cómo el fuego ha moldeado nuestros ecosistemas, paso a describir las características de los biomas del mundo que tienen una mayor dependencia del fuego. Con ello no busco ser exhaustivo, sino ilustrar en qué medida el fuego los ha moldeado durante el curso de la historia de la Tierra hasta nuestros días.

El bosque boreal

El bosque boreal ocupa 13×10^4 Mha, y se expande alrededor del hemisferio Norte por el territorio circumpolar de Eurasia (70%) y América del Norte (30%), entre las isoterma de 13°C y 18°C del mes de julio. En su conjunto, representa el mayor sistema boscoso del planeta. El fuego y la defoliación por insectos son sus dos principales perturbaciones que, además, interactúan entre sí, pues la mortalidad de árboles producida por la defoliación incide positivamente sobre el fuego (Fleming et al., 2002). Cada año se queman 7,7 Mha (2,2 en Norteamérica y 5,6 en Eurasia) (Giglio et al., 2013). El periodo de retorno del fuego excede de 100 años, siendo mayor en América que en Rusia (Van Der Werf et al., 2017a). La comparación de la taiga rusa con el bosque boreal norteamericano de Canadá ilustra bien el papel del fuego en este bioma y las diferencias que existen entre estas dos grandes áreas. En la taiga rusa, los incendios se dan principalmente en primavera, y su origen es humano, mientras que en Norteamérica ocurren en verano, y los causan los rayos. Los fuegos de la taiga son de superficie, de poca intensidad y menor tamaño que los de Norteamérica, que son de copas y de muy alta intensidad. Las especies de la taiga (e.g., *Larix sibirica* Ledeb, *Pinus sylvestris* L.) tienen la corteza inferior del tronco bien desarrollada, lo que protege al cambium de los incendios de superficie. Además, los árboles pierden las ramas muertas, con lo que evitan que el fuego suba a las copas. Por el contrario, las especies norteamericanas (e.g., *Picea*

mariana Britton, Sterns & Poggenb., *Pinus banksiana* Lamb.) tienen corizas finas, no se desprenden de las ramas inferiores secas, por lo que el fuego asciende a las copas, y tienen piñas serótinas que persisten cerradas en la bóveda del árbol durante años, hasta que las altas temperaturas del incendio las abren y desencadenan la dispersión de las semillas, permitiendo así la regeneración de la población (de Groot et al., 2013).

Las sabanas tropicales

Las sabanas se dan en el mundo subtropical, tanto al Norte como al Sur del Ecuador, cubriendo un sexto de la superficie terrestre, siendo particularmente abundantes en África ($15,1 \times 10^4$ Mha), América del Sur ($2,1 \times 10^4$ Mha) y Australia ($2,0 \times 10^4$ Mha). La vegetación es abierta, con proporciones variables de plantas herbáceas, matorrales y árboles, donde abundan las gramíneas con metabolismo C4. Su clima es estacional cálido, libre de heladas, con una época seca y otra lluviosa en la que la vegetación crece a tasas muy elevadas. Las sabanas ocupan extensiones que están determinadas por la precipitación total, su estacionalidad, el tipo de suelo y el fuego. Las plantas C4 son extremadamente productivas bajo el clima y la luz de estos ambientes subtropicales, pero no son competitivas cuando la intensidad lumínica es pequeña, bajo cubiertas vegetales densas de arbustos o árboles. Su productividad primaria neta media es muy elevada, de $14.400 \text{ kg ha}^{-1} \text{ a}^{-1}$, con valores máximos que la duplican (Grace et al., 2006). La carga de combustible de las gramíneas aumenta con la precipitación. Tras el fuego, esta aumenta durante los 4-5 primeros años, a partir de los cuales la pérdida de vigor y la herbivoría la mantienen estable. En las praderas africanas se han descrito cargas de combustible de gramíneas que varían de 1.600 kg ha^{-1} a $14.400 \text{ kg ha}^{-1}$. La intensidad del fuego aumenta con la carga de combustible, lo que determina la mortalidad de plántulas y árboles. Mientras que los incendios de baja intensidad permiten que la mayoría de los árboles sobreviva, rebrotando de las partes aéreas, los de alta intensidad causan una alta mortalidad, y los que sobreviven lo hacen rebrotando desde la base. Consiguientemente, la dinámica de los árboles está ligada al régimen de incendios; mientras que los incendios con recurrencias bajas son de baja intensidad y permiten el establecimiento de nuevos árboles, los menos frecuentes son de alta intensidad e impiden el reclutamiento (Govender et al., 2006). Los intervalos de retorno del fuego fluctúan de 3 a 5 años, aunque esto varía según zonas y presiones antrópicas, de manera que, en algunos casos extremos, se quema casi la totalidad del territorio disponible cada año (Pricope y Binford, 2012; Russell-Smith et al., 1997).

Muchas de las zonas cubiertas por sabana, particularmente donde la precipitación es muy alta, tienen potencial para albergar vegetación arbórea, por lo que el bosque y la sabana son estados alternativos de formaciones estables (Staver et al., 2011). No obstante, el desequilibrio hacia la sabana viene determinado por la cubierta de gramíneas C4. Su alta productividad e inflamabilidad, sobre todo al final de la estación seca, favorece la recurrencia del fuego, lo que mantiene al sistema abierto en un ciclo de retroalimentación positiva. Por el contrario, donde las gramíneas son menos abundantes, la cubierta se cierra; bajo estas condiciones, la menor inflamabilidad del combustible y su mayor humedad hacen que el sistema permanezca cerrado. El fuego es el factor determinante que mantiene la formación sabanoide, convirtiéndolo en el bioma más propenso al fuego (Archibald et al., 2013; Lehmann et al., 2011).

Las plantas de la sabana muestran adaptaciones típicas de los ecosistemas propensos al fuego. Las plántulas de los árboles almacenan rápidamente sustancias de reserva en las raíces o rizomas de forma que, de haber un fuego, puedan rebrotar fácilmente. Además, crecen rápidamente en altura para escapar de las llamas en caso de incendios de alta intensidad. Asimismo, tienen cortezas gruesas que les permiten proteger sus tejidos meristemáticos del fuego, y muchas especies pueden inducir yemas epicórmicas para restaurar rápidamente la bóveda vegetal tras el fuego. Por su parte, las gramíneas C4 son altamente tolerantes al fuego, rebrotando tras el mismo desde la base, son intolerantes a la sombra, tienen bajas tasas de descomposición, por lo que su biomasa muerta se acumula, se desecan rápidamente tras el cese de las lluvias y tienen una estructura que favorece la propagación del fuego. Todo ello les hace prosperar bien en estos ambientes (Ratnam et al., 2011).

Los ecosistemas de tipo mediterráneo

En los lados oeste de los continentes, a latitudes intermedias (30-40° N o S) (Fig. 11), el clima es suave y estacional, con precipitaciones en los meses frescos y sequía durante el verano. Bajo estas condiciones, tanto en la cuenca mediterránea como en California, en el suroeste y sur de Australia, en la región del Cabo en Suráfrica o en el centro de Chile se dan bosques de poco porte o matorrales que reciben nombres específicos (encinar, matorral, garriga, maquis o phrygana, entre otros, en la cuenca mediterránea, chaparral en California, kwongan en Australia, fynbos en Suráfrica y matorral en Chile). Aunque la extensión de las zonas mediterráneas del mundo es pequeña ($3,3 \times 10^4$ Mha), su biodiversidad está en segundo orden, tras los trópicos, lo que las convierte en zonas de especial interés biológico (Myers et al., 2000).



Figura 11. Distribución de las zonas con clima de tipo mediterráneo en el mundo (California, centro de Chile, cuenca mediterránea, región del Cabo, suroeste y sur de Australia). De Rundel et al. 2016.

Las hojas de las plantas son siempreverdes, abundando las esclerofilas (e.g., *Quercus*, *Pinus*, *Olea* [cuenca mediterránea], *Ceanothus*, *Malosma*, *Arctostaphylos* [California], *Protea*, *Leucospermum*, *Erica* [Sudáfrica], *Eucalyptus*, *Hakea*, *Banksia* [Australia], *Quillaja*, *Lithraea*, *Peumus* [Chile]). La sequía estival marca el ciclo de la vegetación. Estos son ecosistemas medianamente productivos, lo que les permite sostener una vegetación abundante y continua en el paisaje, suficiente como para albergar incendios de copas e intensos. El fuego es secular en estas zonas, salvo en Chile, debido al bloqueo de las tormentas por los Andes y la corriente fría de Humboldt. La frecuencia de incendios varía desde pocos años a unas cuantas décadas, aunque el régimen de incendios actual está totalmente modificado por la influencia humana (Rundel et al., 2016).

La vegetación presenta todas las características de los ecosistemas propensos al fuego. Así, existen plantas con alta capacidad de rebrote a partir de todo tipo de estructuras aéreas o subterráneas, incluyendo cepas. El alcornoque (*Quercus suber* L.) es un ejemplo paradigmático de la cuenca mediterránea de una especie que es capaz de rebrotar de yemas epicórmicas protegidas por una de las cortezas más gruesas que existen, como lo son numerosas especies de eucalipto en Australia. Igualmente, hay especies con capacidad de almacenar sus semillas en las bóvedas (serotinia) (*Banksia*, *Protea*, *Eucalyptus*, *Pinus*) y dispersarlas tras el fuego (Lamont et al., 1991). Asimismo, existen numerosas especies con semillas capaces de germinar en respuesta al calor (*Cistus*, *Ceanothus*, *Phylica*, *Acacia*) o los pro-

ductos de la combustión contenidos en el humo, con cifras que, para las especies analizadas, varían desde el 47% en los matorrales australianos, al 65% en el chaparral o al 72% en el fynbos (Gómez-González et al., 2008; Keeley y Bond, 1997). En general, las semillas de muchas especies son tolerantes a las altas temperaturas, independientemente de que necesiten o no estímulos del fuego para germinar (Luna et al., 2007). Tras el fuego, bien por rebrote bien por semilla, el ecosistema se regenera rápidamente, de manera que en pocos años es capaz de soportar un nuevo incendio. No obstante, incendios demasiado frecuentes, incluso si no son muy intensos, pueden colapsar el ecosistema (Zedler et al., 1983).

En contraste con las otras zonas mediterráneas, la ausencia secular de incendios en Chile ha seleccionado especies cuyas semillas sucumben al calor del fuego (Ocampo-Zuleta et al., 2022), y el humo tampoco las activa e incluso las inhibe (Gómez-González et al., 2008), lo que pone en peligro la regeneración del matorral chileno ante la creciente presión actual de incendios de origen antrópico (Úbeda y Sarricolea, 2016).

TENDENCIAS RECIENTES DE LOS INCENDIOS EN EL MUNDO

Tendencias globales

En 2020, la temperatura media global superficial de la Tierra fue 1,1°C mayor que en la época preindustrial. Desde 1970, la temperatura ha aumentado a mayor ritmo que en ningún otro periodo de 50 años en los últimos 2000 años. Este aumento de temperatura ha ocasionado olas de calor más frecuentes y extensas en distintas áreas del planeta, así como episodios de sequía extrema. El cambio climático ha aumentado la probabilidad de ocurrencia conjunta de olas de calor y sequía (IPCC, 2023). La severidad del tiempo atmosférico del fuego, medida por los tres índices de peligro de incendio más usados en el mundo, ha aumentado en todos los continentes, excepto en Australia. Más aún, la superficie que ha experimentado altos índices de peligro de incendio también ha aumentado en este tiempo (Jolly et al., 2015). El incremento de la severidad del tiempo del fuego a escala global, sobre todo de la extrema, se ha reflejado en aumentos de los percentiles 95 del índice de peligro de incendio FWI, del índice inicial de propagación del sistema de peligro de incendio canadiense y del déficit de la presión de vapor de agua. Buena parte de la superficie mundial susceptible de arder ha experimentado cambios significativos en estas variables y valores extremos (Jain et al., 2022; Jones et al., 2022). Igualmente, ha aumentado la desecación, medida por el número de días que los combustibles finos tienen un contenido en humedad que hace que el riesgo de incendio sea extremo (Ellis et al., 2022).

Según estimaciones basadas en satélites, durante la década 2001-2020 se quemaron anualmente en el mundo 774 Mha, lo supone un 5,9% de la superficie terrestre, excluyendo las cubiertas permanentes de nieve o hielo (Fig. 12). Las áreas más afectadas fueron las zonas tropicales del norte y sur de África, con casi 500 Mha entre ambas, el sureste asiático (59 Mha), la región de Australasia (56 Mha) y la zona tropical sur de América del Sur (54 Mha). La vegetación herbácea y arbustiva es la más afectada, ya que un 60% de lo quemado corresponde a sabanas o praderas tropicales (Chen et al., 2023). Desde 1996, los incendios en el mundo han disminuido (Andela et al., 2017). Entre 2001 y 2020, el descenso anual ha sido de 1,2% (Chen et al., 2023) (Fig. 12). La tendencia descendente ha sido significativa en todas las bandas latitudinales, excepto en la boreal (60-90°N). Por tipos de vegetación, la tendencia ha sido significativa para las sabanas y praderas, no así para los bosques. La disminución ha sido debida, mayoritariamente, a un menor número de incendios, más que a una reducción en su tamaño,

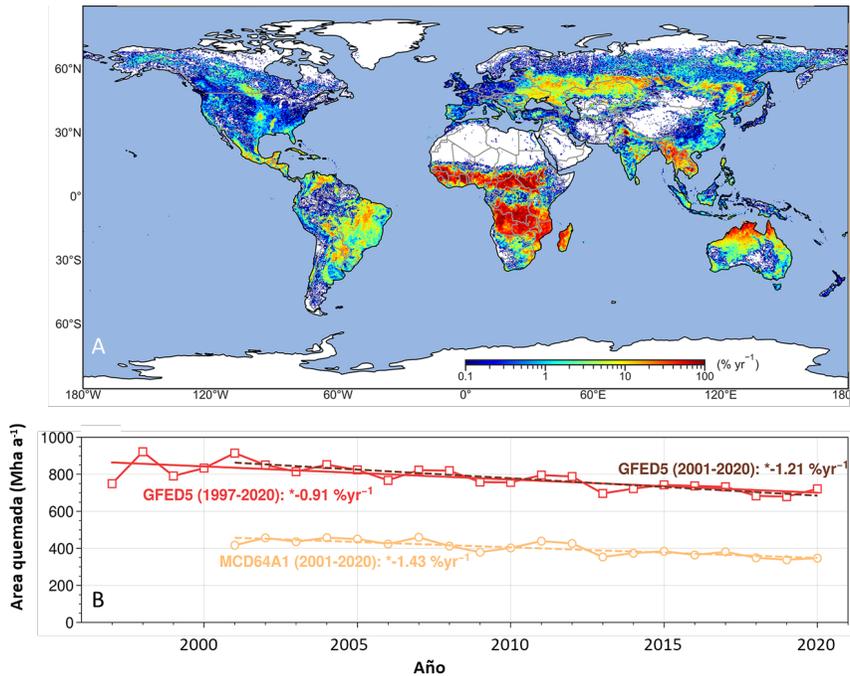


Figura 12. A. Distribución global del área quemada anual GFDED5, expresada como porcentaje de la superficie que puede quemarse en cada celda de la rejilla de $0.25^\circ \times 0.25^\circ$ en que se ha dividido el mundo, desde 2001 a 2020. B. Tendencia a largo plazo del área quemada ($\% \text{ a}^{-1}$) de la base de datos GFED5 para distintos periodos y comparación con la base de datos MCD64A1. Nótese la tendencia negativa de todas las bases de datos. De Chen et al., 2023.

aunque ambos han disminuido (Andela et al., 2017). Los aumentos de la población, del área de cultivo y de la densidad ganadera han sido responsables de esta disminución, aunque su papel ha sido variable según el bioma (Andela et al., 2017). La mayor pérdida de superficie quemada se ha debido, fundamentalmente, a la menor quema de sabanas y praderas debido a los cambios de uso del suelo en esos territorios, particularmente en África (Andela et al., 2017).

Tendencias por regiones

África

Como se ha comentado, las sabanas africanas han sufrido una disminución de la actividad de incendios. Dado que están más limitadas por la disponibilidad de combustible que por las condiciones para arder, los cambios de uso del suelo, incluyendo la ganadería, han sido determinantes (Andela y Van Der Werf, 2014). No obstante, no todas ellas están limitadas de igual manera. Existen evidencias de que el clima ha contribuido también a limitar la actividad de incendios en las sabanas húmedas, las cuales no se mantienen como tal en ausencia de fuego. En este caso, la limitación ha sido por el aumento de la precipitación (Zubkova et al., 2019).

Suramérica

La selva amazónica y el cerrado (Fig. 13) son los dos biomas principales de la región. Los incendios son sensibles al clima, particularmente a las sequías, pero también a la deforestación y otros cambios de uso del suelo y socioeconómicos. No obstante, sus efectos varían según el bioma. En la Amazonía, la deforestación, la expansión agrícola y la fragmentación aumentan los incendios. Por el contrario, en el cerrado, la deforestación aumenta los incendios, pero la expansión agrícola y la fragmentación los disminuye (Ribeiro et al., 2024; Rosan et al., 2022). La deforestación en la



Figura 13. Quema experimental del programa Prevfogo (Gobierno Federal de Brasil) en el cerrado (Guripí, Tocantins, Brasil), julio de 2016. Se observa la estructura abierta del bosque, con abundante sotobosques de gramíneas que son las que conducen el fuego. En ausencia del fuego, la estructura se cierra, pasando a convertirse en un bosque cerrado e impenetrable. Foto: M. Giongo.

Amazonía disminuyó un 80% desde su máximo en 2004 hasta 2012, aunque últimamente está volviendo a aumentar (Silva Junior et al., 2021). Las políticas de exclusión del fuego en el cerrado brasileño también han disminuido los incendios (Schmidt y Eloy, 2020). No obstante, ambos sistemas son sensibles a las sequías, que es cuando se producen más incendios (Rosan et al., 2022), las cuales están incrementando en frecuencia e intensidad (Cunha et al., 2019). Desde junio de 2023 a enero de 2024, la Amazonía está sufriendo una sequía excepcional que, en parte, ha sido atribuida al calentamiento global (Clarke et al., 2024). Los incendios han pasado de estar controlados por la deforestación a hacerlo por la sequía. Por ejemplo, la sequía de 2015 supuso un aumento del 35% en los incendios frente a los doce años anteriores, caracterizados por una disminución de más del 70% en la deforestación (Aragão et al., 2018). Globalmente, la tendencia de ambos biomas ha sido hacia la disminución de los incendios en las décadas recientes (Jones et al., 2022; Schmidt y Eloy, 2020), todo ello a pesar del calentamiento climático observado (Flores et al., 2024).

Norteamérica

En el oeste de los EE.UU. la actividad de incendios está estrechamente relacionada con el clima, aunque las variables climáticas que los controlan varían según el tipo de vegetación (Littell et al., 2009). Los incendios han aumentado de forma significativa en las últimas décadas, tanto en número, como en área quemada, en su tamaño medio y en su severidad (Dennison et al., 2014; Miller et al., 2009; Westerling, 2016). Asimismo, la estación de incendios se ha alargado debido, entre otros, al anticipo del deshielo (Westerling, 2016), y se ha hecho más severa, debido a un clima más cálido y seco (Parks y Abatzoglou, 2020), consistente con el cambio climático observado (Abatzoglou et al., 2018; Williams et al., 2019).

Canadá junto con Alaska tienen la segunda mayor parte de bosque boreal del mundo. Aunque no todo Canadá es boreal, usaremos los datos a nivel de país para determinar las tendencias actuales en dicho bioma. Las situaciones de periodos largos sin lluvia, consistentes con patrones de circulación general de bloqueo, son determinantes del área quemada anualmente (Flannigan y Harrington, 1988; Macias Fauria y Johnson, 2006). En las últimas décadas, el número de incendios ha disminuido, mientras que el área quemada ha aumentado. Asimismo, los incendios muy grandes, que son los que desproporcionadamente queman una mayor superficie, han aumentado. Igualmente, la estación de incendios se ha alargado, de forma que estos ocurren cada vez más pronto y más tarde (Hanes et al., 2019). No

se ha observado relación entre la severidad del tiempo del fuego y el área quemada, y sí una pequeña, pero significativa, tendencia hacia la disminución de la severidad del tiempo del fuego, aunque variable geográficamente (Guindon et al., 2021; Whitman et al., 2022). La mayor severidad del tiempo del fuego está afectando a la frontera entre el bosque boreal y la tundra, haciendo que los incendios estén afectando de forma creciente a este último bioma, que no está adaptado al fuego (McCarty et al., 2021). Tendencias similares se han observado en Alaska, donde durante las últimas décadas se ha experimentado un aumento en el área quemada, en los años extremos y en la aparición de incendios grandes en otoño (Kasischke et al., 2010).

El cambio que se está viviendo en esas latitudes lo refleja bien lo ocurrido en 2023, cuando Canadá experimentó una estación de incendios sin precedentes, quemándose más de 15 Mha, unas siete veces la media anual. Los incendios comenzaron a finales de abril y terminaron en noviembre, y fueron propiciados por un deshielo más temprano de lo normal, una sequía prolongada y temperaturas excepcionalmente altas, que superaron la media de mayo a octubre en 2.2°C, un récord extraordinario. Esto hizo que el tiempo del fuego fuese excepcional durante meses y en muchas partes del país. Muchos incendios ardieron durante meses, dando lugar a un aumento desusado de los incendios muy grandes (>50 kha) (Jain et al., 2024). Estudios de atribución en la parte oriental del país han concluido que el cambio climático ha hecho que el pico de severidad del tiempo del fuego observado de mayo a junio haya sido el doble de probable, y que su intensidad haya aumentado en un 20% (Barnes et al., 2023).

Rusia y Escandinavia

Los estudios basados en datos satelitarios que abarcan toda o la mayor parte de esta vasta extensión de bosque boreal no han encontrado una tendencia significativa de cambio en la actividad de incendios durante las últimas décadas (Jones et al., 2022; Tomshin y Solovyev, 2022). No obstante, hay diferencias entre regiones; mientras que el oeste de Siberia ha experimentado una tendencia significativa de descenso de la actividad de incendios, el este lo ha hecho al alza (García-Lázaro et al., 2018; Tomshin y Solovyev, 2022). Este ascenso ha venido acompañado de un aumento de la temperatura y una disminución de las precipitaciones en verano (Ponomarev et al., 2016; Tomshin y Solovyev, 2022). Los incendios están sirviendo de mecanismo para facilitar el avance del bosque hacia la tundra en las zonas de contacto de ambos biomas (Sizov et al., 2020). Las condiciones

más cálidas durante el verano están facilitando los incendios de subsuelo, que queman capas profundas de materia orgánica, y se mantienen latentes durante el invierno hasta su reactivación en la primavera siguiente (Xu et al., 2022). La frecuencia de estos incendios está correlacionada con la mayor superficie quemada anualmente, y su aparición creciente en los últimos años es una característica del cambio climático que se está experimentando en este bioma (Scholten et al., 2021).

Sur y sureste asiáticos

Durante los últimos 20 años no se han observado tendencias significativas relevantes en la actividad de incendios en la mayoría de los países del sur y sudeste de Asia. La mayoría de los incendios ocurren en zonas de cultivos y su frecuencia es muy alta, casi anual. Las relaciones tanto con la temperatura como con la precipitación no son significativas o, cuando lo son, explican poco, lo que implica un alto nivel de control humano sobre los incendios (Vadrevu et al., 2022; Vadrevu et al., 2019). Las tendencias relativas a las áreas boscosas quemadas son similares, no siendo significativas en la mayoría de los países, incluyendo los más grandes, que son los que más se queman (Indonesia e India). En general, existe una gran variabilidad interanual de la actividad de incendios (Vadrevu et al., 2022). Esta variabilidad es particularmente acusada en los países del sudeste asiático (e.g., Indonesia), y está relacionada con las oscilaciones climáticas periódicas de gran escala, como el fenómeno de El Niño. Las sequías durante estos eventos son el factor desencadenante de la alta actividad de incendios (Wooster et al., 2012). Durante el evento de El Niño de 1997/1998 se produjo la mayor liberación de CO₂ por fuego registrada en los bosques tropicales (Page et al., 2002). Junto al clima, los cambios de uso del suelo, en concreto la deforestación y la desecación de suelos turbosos para plantar palma de aceite, son los factores que más han contribuido a explicar las tendencias de cambio de los incendios. Esto se ve bien en la isla de Borneo, donde la distribución geográfica de las áreas quemadas ha ido cambiando conforme se iban colonizando nuevas áreas. Más aún, la propensión del clima para producir una alta frecuencia de incendios aumentó desde los años 1980 hasta finales de los 1990, descendiendo posteriormente. Dado que el país no ha desarrollado una alta capacidad de lucha contra el fuego, esto sugiere que los cambios producidos en el paisaje han modificado su predisposición al fuego (Sloan et al., 2017).

Australia

Durante las últimas décadas, los índices de peligro de incendio de las zonas boscosas del este y sur del país han aumentado sus valores medios y extremos, aunque con variaciones regionales. Los mayores aumentos se dan en la primavera y el verano, lo que implica una estación de incendios potencialmente más larga (Canadell et al., 2021; Dowdy, 2018). Asimismo, las condiciones atmosféricas favorables para los incendios extremos han aumentado (Canadell et al., 2021). El fenómeno de El Niño trae consigo condiciones más severas a la región, aunque varían según zonas (Dowdy, 2018). Estos cambios observados son en parte atribuibles al calentamiento global (van Oldenborgh et al., 2021). Los días con tormentas secas, que producen rayos que causan la mitad del área quemada en el país han disminuido en la mayor parte del país, excepto en el sureste, donde han aumentado más del 50% (Canadell et al., 2021). El área quemada ha aumentado en las últimas tres décadas, y lo ha hecho en todas las estaciones, particularmente en otoño. La estación de incendios se ha alargado, particularmente en primavera. Los incendios de gran tamaño también han aumentado en las dos últimas décadas. El aumento ocurre tanto en el norte (tropical) como en el sur (templado), y los incendios están penetrando cada vez más en ecosistemas que antes no se quemaban. El periodo de retorno del fuego está acortándose en muchas zonas, lo que pone en peligro la estabilidad de muchos ecosistemas (Canadell et al., 2021).

El llamado “verano negro de Australia”, que hace referencia al episodio de incendios ocurrido en el verano austral de 2019/2020, refleja bien el cambio en el régimen de incendios que está ocurriendo en las zonas boscosas del país. La estación de incendios en el sur y este de la nación vino precedida por un aumento de las temperaturas y por una sequía extrema que, en algunos, sitios duraba ya tres años, con atmósferas muy desecantes causadas por los altos déficits de presión de vapor de agua; esta sequía ha sido atribuida en parte cambio climático (Devanand et al., 2024). Todo ello originó un aumento de los índices de peligro de incendio. Los incendios grandes comenzaron en el mes de septiembre, y muchos de ellos estuvieron activos durante meses, hasta que se produjeron las primeras lluvias en febrero. En marzo, se habían quemado 10,2 Mha, de las cuales 8,3 Mha eran de bosque, el 97% de ellas de bosque nativo. La proporción del bioma australiano de bosque templado de hoja ancha y mixto quemado ascendió al 23% del total, algo desproporcionado con respecto a la historia reciente de incendios en el país y con respecto a la media del 5% que se quema en otros biomas de bosque continental en el resto del mundo. La intensidad del fuego alcanzada fue desconocida,

y se produjeron numerosos pirocúmulonimbos que alcanzaron la alta atmósfera. Muchos incendios adquirieron grandes dimensiones (>100 ka), llegándose a superar las 510 ka, lo que supuso un récord en los registros del país. Los incendios causaron un alto número de muertes, así como la destrucción de miles de casas y otras propiedades. Se calcula que 70 especies animales perdieron partes sustanciales ($>30\%$) de su territorio, 21 de las cuales estaban ya amenazadas de extinción (Boer et al., 2020; Davey y Sarre, 2020; Ward et al., 2020). Aunque situaciones tan extremas pueden llegar a darse cuando coinciden los picos de amplitud de varias oscilaciones climáticas de gran escala (El Niño, la oscilación antártica, el dipolo del océano Índico), el cambio climático sin duda contribuyó a una estación de incendios de una magnitud sin precedentes (van Oldenborgh et al., 2021).

La cuenca mediterránea

La región se ha calentado más que la media mundial (Seneviratne et al., 2016). La precipitación está disminuyendo en general, salvo en el sur de Italia y el oeste de la Península Ibérica (Caloiero et al., 2018a; Philandras et al., 2011; Zittis, 2018). Las sequías también están aumentando, aunque con variaciones geográficas (Caloiero et al., 2018b; Sousa et al., 2011), así como los episodios conjuntos de altas temperaturas y sequía (Vogel et al., 2021). Los índices de peligro de incendio han aumentado en las últimas décadas, tanto en sus valores medios como en los extremos (Dupire et al., 2017; Fréjaville y Curt, 2015; Giannaros y Papavasileiou, 2023; Venäläinen et al., 2014) (Fig. 14). No obstante, no todas las regiones han sufrido igual cambio, siendo la península Ibérica y el norte de África las que han experimentado los mayores aumentos (Giannaros et al., 2021). Igualmente, el cambio no es igual a lo largo del año, siendo la primavera la más afectada en ciertos países (Dupire et al., 2017). En algunos países, el incremento del peligro de incendio ha sido atribuido al cambio climático (Barbero et al., 2020). Los países mediterráneos del sur de Europa han ganado superficie forestal desde mediados del siglo pasado, debido al abandono y a la reforestación, mayoritariamente con coníferas (Ascoli et al., 2021; Falcucci et al., 2007; Moreno et al., 2021; Palmero-Iniesta et al., 2021), por lo que la peligrosidad de los paisajes ha aumentado.

El área quemada anualmente muestra valores relativos a su superficie forestal mucho mayores en los países del sur de Europa, particularmente Portugal, España, sur de Francia, Italia y Grecia (EUMed), que en los del norte de África y Turquía. Mientras que en los países africanos no se obser-

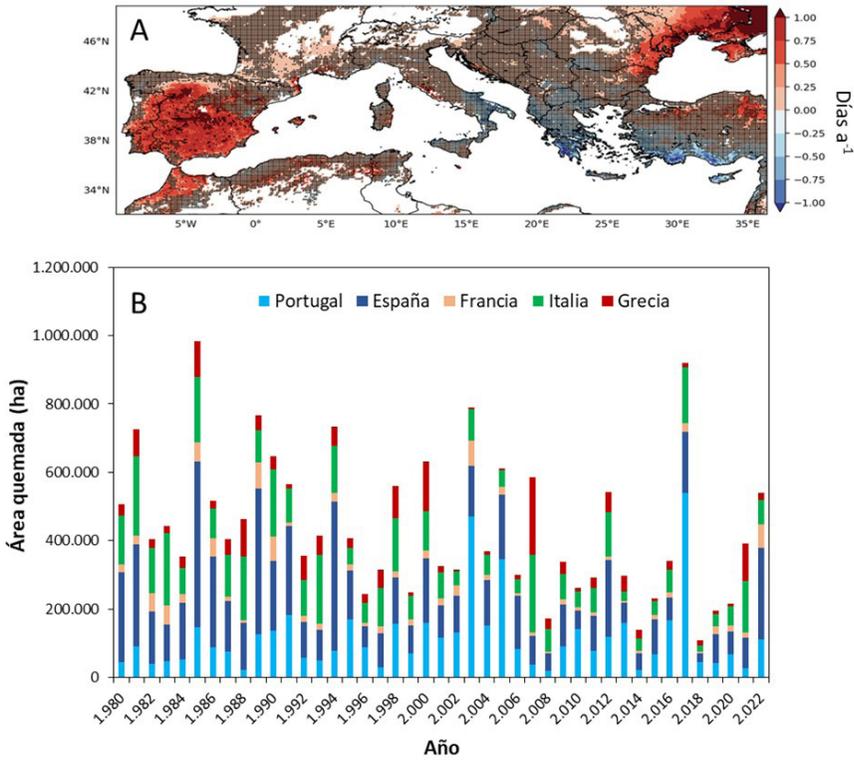


Figura 14. A. Cambios (días a⁻¹) durante 1987-2016 con valores extremos (>30) del índice de peligro FWI en el sur de Europa y norte de África. B. Área quemada (ha) anualmente en los países del sur de Europa (EUMed) durante las últimas décadas. Nótese que, a pesar de la tendencia creciente del número de días con índices de peligro extremos, particularmente en el oeste, la tendencia del área quemada del conjunto de los países EUMed es significativamente decreciente ($y=6.138x + 576.356$; $R^2=0,14$; $p=0,01$), aunque se observan grandes fluctuaciones en los últimos años, coincidiendo con temporadas extremas en algunos de los países (e.g., Portugal, 2017). De Giannaros et al., 2021 y elaboración propia a partir de datos de San-Miguel-Ayanz et al., 2023.

van tendencias claras en cuanto al área quemada anualmente, en EUMed, incluyendo Turquía, la tendencia reciente ha sido hacia la disminución (Moreno et al., 2021) (Fig. 14). Esta tendencia es visible desde principios de los años 1990, aunque ha habido desfases temporales entre los países, sobre todo de Portugal y Grecia, que han sido los últimos en mostrar tendencias decrecientes (Moreno et al., 2021). Si en EUMed se quemaban cada año unas 556 kha en los años 1980, en la década de 2010 dicha cifra se redujo a 333 kha.

Este cambio de tendencia se ha producido a pesar del cambio climático y el cambio paisajístico, siendo responsable de ella las altas capacidades de extinción desarrolladas, particularmente por el uso de aeronaves (Rodríguez et al., 2020; Urbieto et al., 2019). La lucha contra el fuego es efectiva en detener los incendios que se dan cuando las condiciones de peligro de incendio son poco severas, pero cuando lo son, los incendios grandes tienden a prosperar (San-Miguel-Ayanz et al., 2013), y la capacidad de lucha es menos efectiva (Evin et al., 2018). Otras tendencias recientes observadas son el incremento en la severidad de los incendios y la disminución en la tasa relativa de recuperación de la vegetación tras el fuego (Nolè et al., 2022). Una característica de los incendios en la región es el alto grado de concentración del área quemada en unos pocos incendios, observándose una tendencia al alza en España y Portugal (Royé et al., 2020).

A pesar de las altas capacidades de extinción, el cambio climático y paisajístico está teniendo consecuencias. Recientemente, se han observado incendios en la región (e.g., Portugal en 2017) de intensidad y velocidad de propagación desusadas, que son capaces de generar pirocúmulos que penetran en la estratosfera (Castellnou et al., 2022), y con una intensidad de frente de llama que impide la extinción (Castellnou et al., 2019). Estos episodios extremos, de singular virulencia, vienen jalonando la historia de los incendios en los países mediterráneos, tanto del norte como del sur de la cuenca. En la última década, el cociente entre el año con mayor superficie quemada y el menor fue de 4 en toda EUMed. Pero esta cifra es muy variable entre países, llegando a alcanzar un valor de 14 en España y de 24 en Portugal. En el mencionado 2017 se quemaron en ese país 539 kha, lo que representó un 11% de la superficie forestal del país (San-Miguel-Ayanz et al., 2018).

El último año excepcional lo tuvimos en 2022, y afectó al oeste del Mediterráneo (Portugal, España y sureste y suroeste de Francia, este último en la costa atlántica). En España, el verano fue el más cálido desde que se tienen registros, anotándose tres olas de calor que duraron 41 días, siendo alguna de ellas la más intensa y extensa conocida. En España, ese año fue el sexto más seco desde que se tienen registros (AEMET, 2023). La estación de incendios vino marcada por incendios tempranos de grandes proporciones en el noroeste de España y en las dos regiones de Francia. En algunas regiones (noroeste y centro oeste de España y suroeste de Francia), el área quemada superó en varias veces (hasta en 55 veces en el suroeste de Francia) los registros históricos. En España fue el año con más superficie

quemada en las dos últimas décadas, multiplicando casi por tres el valor medio anual, con un número elevado (57) de incendios grandes (>500 ha) (MITECO, 2023). Aunque los incendios grandes solo fueron un 12% en toda la zona, la proporción quemada por ellos fue del 82%. La sequedad del combustible fue el factor determinante, dándose valores extremos del déficit de la presión de vapor de agua. Consecuentemente, la mayoría de los incendios quemaron bajo índices de peligro de incendio muy altos. A pesar de que en la región la gran mayoría de los incendios son de origen humano, los incendios causados por rayos quemaron una proporción significativa del total (Rodrigues et al., 2023).

EFFECTOS DEL FUEGO SOBRE EL BALANCE RADIATIVO Y LOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS

Los incendios y la quema de biomasa modifican el albedo de la superficie terrestre y son una fuente importante de emisiones de gases de efecto invernadero de vida larga, de precursores del ozono troposférico y de aerosoles (Crutzen et al., 1979). Por sus efectos directos e indirectos sobre el balance radiativo de la Tierra y los ciclos biogeoquímicos, en particular los del C y N, afectan al clima, lo que los convierte en una componente esencial del sistema Tierra (Bowman et al., 2009; Ward et al., 2012), como veremos a continuación.

Emisiones de gases de efecto invernadero de vida larga

Según la base de datos satelitarios GFED4s, durante las dos últimas décadas los incendios forestales emitieron a la atmósfera $2,2 \text{ Pg C a}^{-1}$ ⁽³⁾ (van der Werf et al., 2017b). Para poder contextualizar estas cifras valga recordar que durante 2023 las emisiones anuales procedentes de los combustibles fósiles ascendieron a $9,9 \text{ Pt C}$ (Friedlingstein et al., 2023). Dada la variación existente entre fuentes de cálculo, la incertidumbre sobre lo emitido por el fuego es grande, con estimaciones que varían de $1,8$ a $2,3 \text{ Pg C a}^{-1}$, (van Marle et al., 2017). La capacidad de los incendios para generar emisiones no puede infravalorarse. En 1997, como consecuencia de un El Niño muy intenso, los incendios en el sureste asiático, buena parte de ellos de turba, liberaron a la atmósfera entre $0,8$ y $2,6 \text{ Pg C}$ (Page et al., 2002). Los excepcionales incendios de Canadá de 2023 liberaron $0,6 \text{ Pg C}$, una cantidad superior a la emitida anualmente por cualquier país, excepto los tres mayores emisores del mundo (China, EE. UU e India) (Byrne et al., 2023).

Los patrones espaciales de emisión reflejan los de las áreas quemadas, por lo que África se sitúa a la cabeza de las emisiones, con un 58% del total (van Marle et al., 2017). A pesar de que el área quemada ha tendido a disminuir recientemente, las emisiones totales se han mantenido debido a un incremento en la intensidad de emisión, esto es, la cantidad de C emitida por unidad de superficie quemada, al arder una mayor proporción de superficie boscosa que de sabanas y praderas (Zheng et al., 2021). Las emisiones medias anuales de los tres gases de efecto invernadero de vida larga más abundantes (CO_2 , CH_4 y N_2O) debidas a los incendios representaron el 23% de todas las emisiones procedentes de los combustibles fósiles en

³ $1 \text{ Pg} = 10^{15} \text{ g}$ o 10^9 t o 1 Gt ; P= peta; g= gramo, t= tonelada métrica; G= Giga.

2014. La mayor contribución fue la del CO₂ (90%), seguida del CH₄ (6,7%) y el N₂O (3,3%) (van der Werf et al., 2017b). Los incendios emiten también hidrocarburos halogenados, aunque su efecto sobre el forzamiento radiativo, esto es, la diferencia entre los flujos de energía entrante y saliente en la alta atmósfera, es despreciable.

Estas emisiones, no obstante, no son adiciones netas a la atmósfera, puesto que, dependiendo del tipo de vegetación que se quema, en un periodo de tiempo relativamente corto el carbono emitido habrá sido fijado de nuevo por la vegetación que se regenera tras el incendio. Dado que la mayor parte de la vegetación que se quema está formada por plantas herbáceas o arbustos de zonas tropicales altamente productivas, con periodos de rotación de incendios de apenas unos años, la persistencia media en la atmósfera del carbono liberado por el fuego es muy corta, por lo que su contribución a la concentración media de CO₂ atmosférico no es muy elevada. Usando modelos, se estima que, durante la época preindustrial, bajo un régimen estacionario de fuego, en ausencia de incendios la concentración atmosférica de CO₂ habría sido 41 ppm inferior a la normal en aquel tiempo (280 ppm). El impacto de los incendios sobre el forzamiento radiativo sería de +0,83 W m⁻², lo que implica que las emisiones de los incendios tienden a calentar el planeta (Ward et al., 2012). Para poder contextualizar esta cifra nótese que el forzamiento neto de todas las actividades humanas y naturales en 2019 fue de 2,72 W m⁻², lo que, hasta entonces, había producido un calentamiento global de 1,07 °C (Forster et al., 2021).

Para calcular cuál es la contribución actual de los incendios al forzamiento radiativo que causa el calentamiento global en marcha hay que diferenciar los ecosistemas que se queman regularmente de los que no. Las emisiones de los segundos serían contribuciones netas a la atmósfera, a pesar de que algunas puedan volver a fijarse por la vegetación con el tiempo. En este grupo se incluyen, principalmente, las emisiones causadas por la deforestación y por la quema de turba. Corrigiendo las cifras globales anteriores por las de estos incendios, la contribución al balance de los gases de efecto invernadero fue equivalente al 6% de las emisiones anuales totales en 2014, fecha en la que se realizaron estos cálculos (Van Der Werf et al., 2017a). Bowman et al. (2009) calcularon, sobre datos de 2005, que el forzamiento radiativo de estos tres gases por los incendios no ordinarios sería equivalente al 17,5% del total de los gases emitidos por todas las fuentes.

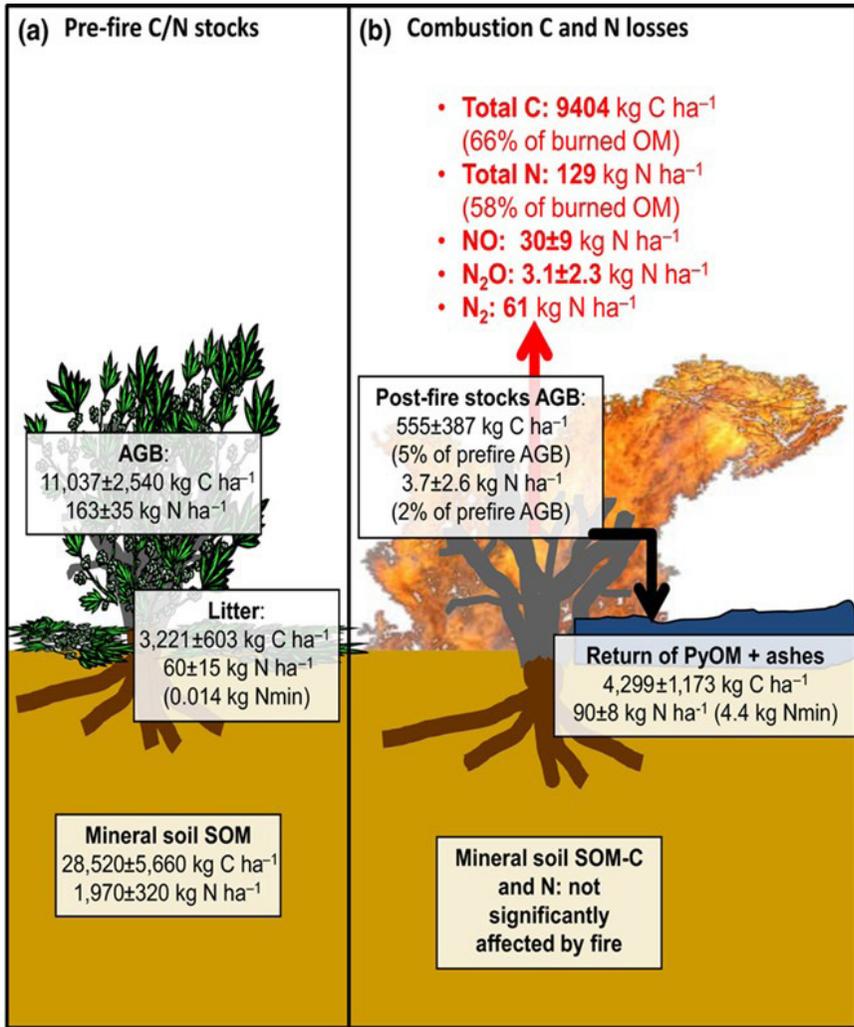


Figura 15. Balance de N y C tras una quema experimental en un jaral-brezal viejo de Los Quintos de Mora (Los Yébenes, TO, España). A. Existencias de C y N en la biomasa aérea (AGB), en la hojarasca (*litter*) y en el suelo hasta 45 cm de profundidad (*mineral soil* SOM). B. Pérdidas directas por combustión de C, óxido nítrico (NO), óxido nitroso (N₂O) y dinitrógeno (N₂). Las pérdidas totales de C y N fueron calculadas como la diferencia entre la biomasa aérea y la hojarasca antes del fuego (AGB + *litter*) y la biomasa aérea postincendio (AGB), más la pirolizada (PyOM) y las cenizas (*ashes*). Las pérdidas gaseosas de NO, N₂O y N₂ por la combustión fueron calculadas aplicando factores de emisión a la biomasa quemada. Nótese que las pérdidas de C y N supusieron un 66% y 58%, respectivamente, del C y N total existentes en la biomasa aérea y en la hojarasca antes del fuego. De Dannenmann et al., 2018.

Efectos sobre el ozono

El ozono no se emite directamente, sino que se forma a partir de reacciones fotoquímicas de gases precursores, principalmente NO_x , CO , CH_4 y compuestos orgánicos no metánicos (NMOC, de sus siglas inglesas). Los incendios forestales emiten cantidades importantes de estos gases, así como una gran variedad de NMOC. La influencia directa de los incendios sobre la concentración de ozono debido a la emisión de precursores de vida corta (i.e., hidrocarburos no metánicos [NMHC] y NO_x) se denomina forzamiento radiativo de vida corta del ozono (Ward et al., 2012). De estos, Andreae (2019) lista unos 90 compuestos entre hidrocarburos no metánicos (NMHC) y compuestos de carbono orgánicos volátiles oxigenados (VOCO), lo que da idea de la complejidad de la química desencadenada por la combustión de la biomasa.

Los incendios son también una fuente de emisión de compuestos nitrogenados, como los NO_x mencionados y otros en varios estados de oxidación o reducción, incluyendo nitrógeno molecular, que proceden de la propia materia orgánica de la vegetación y el suelo (Dannenmann et al., 2018) (Fig. 15). Hasta un 50% del N contenido en la biomasa puede liberarse como nitrógeno molecular, por lo que los incendios son una fuente de desnitrificación importante (Crutzen y Andreae, 1990). Más aún, la desnitrificación en forma de emisiones de N_2O puede continuar tras el fuego (Karhu et al., 2015). La eficiencia de la combustión determina la cantidad de emisiones y su naturaleza. Cuanto mayor sea esta, más abundan las especies de nitrógeno oxidadas (NO , N_2), mientras que las reducidas (e.g., NH_3) abundan más en los incendios latentes. Por tanto, la cantidad de NO_x varía dependiendo del grado de combustión y del tipo de combustible, siendo las sabanas el tipo de vegetación con mayores emisiones de esta naturaleza. Por otro lado, el cociente NMOC/ NO_x varía también según la naturaleza de lo quemado, siendo las sabanas las que menor valor tienen, lo que abunda en la producción de NO_x en ambientes con una intensa radiación solar (Jaffe y Wigder, 2012). La producción de ozono tiene un impacto negativo sobre las plantas y su productividad, habiéndose estimado disminuciones de la productividad primaria bruta por este oxidante de hasta $0,91 \text{ Pg C a}^{-1}$ (Yue y Unger, 2018), lo que equivale a 0,8% de la productividad primaria bruta terrestre.

Sobre datos de 1990, se calcula que la quema de biomasa supuso un forzamiento radiativo de $0,15 \text{ Wm}^{-2}$ (Ito et al., 2007), lo que equivale a un 43% del forzamiento radiativo del ozono en 2005. Basándose en los NO_x , y corrigiendo las emisiones totales por la parte correspondiente a la deforesta-

ción y la quema de turba, se ha estimado que los incendios supondrían un 17% del forzamiento radiativo de este gas en 2005 (Bowman et al., 2009). No obstante, estas cifras tienen una gran incertidumbre pues, además de los NO_x , otros factores influyen sobre la dinámica del ozono troposférico.

Efectos sobre el albedo

Los incendios forestales tienen un efecto directo sobre la capacidad de la superficie terrestre de reflejar o absorber la radiación solar, al eliminar parte de la vegetación, particularmente las hojas, quemar la hojarasca y la vegetación de superficie y socarrar las ramas y el suelo, tiñéndolos de negro. En los bosques con cubierta nival el fuego aumenta la cantidad de nieve que llega al suelo en invierno, aumentando su albedo, por lo que contribuye a su enfriamiento. Aunque el impacto inmediato del fuego sobre el albedo es grande, su efecto es fugaz, ya que la regeneración tenderá a cubrir de nuevo la superficie quemada con plantas verdes, tanto más rápidamente cuanto mayor sea la productividad. Así, mientras que las sabanas y praderas volverán a recuperar rápidamente sus propiedades anteriores a la quema, los bosques, particularmente en latitudes altas, tardarán años en hacerlo. Se calcula que los incendios aumentan la temperatura de la superficie terrestre en $0,15^\circ\text{C}$ durante el primer año tras el fuego. No obstante, a partir del quinto año el efecto neto es negativo (enfriamiento). Esto es debido a que la vegetación verde que se desarrolla en las primeras fases postincendio refleja más la radiación, por lo que su efecto es el de aumentar el albedo (Liu et al., 2019b).

Globalmente, el calentamiento durante el primer año es equivalente a un 62% del efecto causado por todas las emisiones procedentes de los incendios. El efecto es tanto mayor cuanto más alta sea la severidad del fuego, y es particularmente más acusado en los bosques boreales que en las sabanas (Liu et al., 2019b). Más aún, cuanto mayor es la severidad del incendio, más duradero es su efecto, al retardar la regeneración de la vegetación. El impacto global de los incendios sobre el forzamiento radiativo se estima en $-0,20 \text{ W m}^{-2}$ (Ward et al., 2012). El efecto neto debido a la deforestación y quema de biomasa sería el 50% de esta cantidad (Bowman et al., 2009).

La vida media de los aerosoles en la atmósfera es de unos pocos días, tras los cuales caerán al suelo o al mar por deposición seca o húmeda. Por su efecto sobre el albedo, resultan importantes las partículas de carbón negro que caigan sobre superficies con un albedo alto, como las áreas cubiertas por nieve y hielo. El carbón negro sobre estas superficies aumentará la ra-

diación absorbida, haciendo que se calienten y derritan en parte. Este impacto del carbón negro es debido fundamentalmente a los incendios que ocurren en la zona boreal. El forzamiento producido por este efecto es muy pequeño ($<0,01 \text{ W m}^{-2}$) (Ward et al., 2012). Si, además, tenemos en cuenta que el efecto a considerar sería solo el debido a la deforestación, podemos considerar que el efecto neto que aquí nos ocupa es prácticamente nulo (Bowman et al., 2009).

Efecto de los aerosoles

Los incendios son la principal fuente de aerosoles carbonáceos (55-60% de las emisiones primarias) (Andreae, 2019). Según su naturaleza (carbono orgánico o carbón negro), su impacto sobre la radiación es distinto; los compuestos de carbono orgánico tienden a reflejar la radiación mientras que los de carbón negro la absorben. El efecto neto es que los primeros tienden a enfriar la atmósfera y los segundos a calentarla. El calentamiento hace que el agua se evapore, por lo que el albedo disminuye. Además, los aerosoles pueden actuar como núcleos de condensación de agua o hielo, cambiando la vida media y el albedo de las nubes (Ward et al., 2012). Los incendios aumentan la profundidad óptica de los aerosoles, esto es, la atenuación de la radiación que producen, hasta un 14%. Esto hace que la radiación neta en la superficie disminuya entre $0,55$ y $1,59 \text{ W m}^{-2}$, con el consiguiente descenso de la temperatura ($0,08 \text{ }^\circ\text{C}$ a $0,17 \text{ }^\circ\text{C}$). El calentamiento troposférico y el enfriamiento en la superficie disminuyen la circulación de Hadley (Tosca et al., 2013). Los aerosoles impactan sobre el ciclo hidrológico, al disminuir la precipitación ($0,01$ a $0,07 \text{ mm día}^{-1}$), la evapotranspiración y la escorrentía, así como el transporte de agua de los océanos a los continentes (Li et al., 2022).

Los aerosoles emitidos por el fuego disminuyen la calidad del aire, aumentando la morbilidad humana como consecuencia del incremento de micropartículas (e.g., $\text{PM}_{2,5}$). Se estima que los incendios causan cada año 330.000 muertes, cifra que puede aumentar durante los años de El Niño hasta más de 500.000 muertes (Johnston et al., 2012). El mayor impacto se debe a las muertes relacionadas con enfermedades cardiovasculares, seguido de las respiratorias (Chen et al., 2021).

La disminución de la temperatura y los cambios de precipitación causados por los aerosoles tienen también efectos indirectos sobre la productividad primaria global. Aunque la dispersión de la luz hace que esta aumente, ello no es suficiente para compensar los efectos sobre el clima y la radiación,

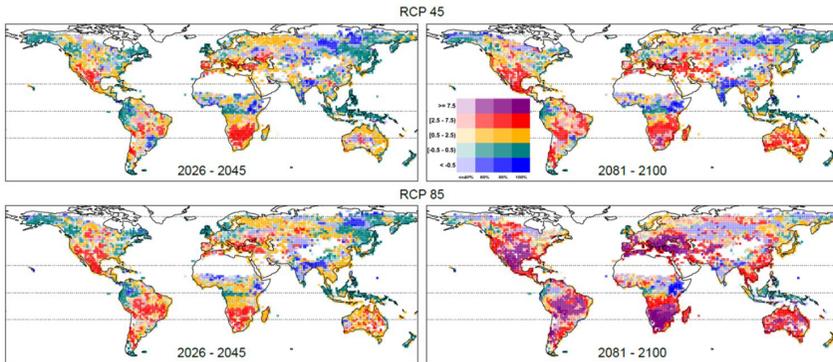


Figura 16. Anomalías previstas para el índice de peligro de incendio FWI según un conjunto de modelos ESM (siglas inglesas de Earth System Models) de clima futuro para dos periodos (2026-2045 y 2081-2100) y dos escenarios de emisiones del IPCC (RCP4.5 y RCP8.5). Los distintos colores indican la magnitud y dirección del cambio y su intensidad el grado de concordancia entre los modelos. Nótese al incremento tan importante de las anomalías cuanto mayores son las emisiones y conforme nos adentramos en el siglo XXI. De Bedia et al., 2015.

habiéndose estimado disminuciones de la productividad primaria bruta de hasta $2,8 \text{ Pg C a}^{-1}$, o un 2,5% de la total terrestre (Xu et al., 2021).

Las corrientes piroconvectivas ascendentes causadas por un incendio contienen también polvo, con emisiones directas que se estiman en 20 Tg a^{-1} ⁽⁴⁾. Tras el incendio, la falta de cobertura vegetal favorece que el viento desnude la superficie, causando nuevas emisiones postincendio que se estiman en 100 Tg a^{-1} . Las mayores emisiones proceden de incendios de copas. El polvo y los demás materiales del humo contienen Fe y P, entre otros minerales, que serán dispersados por la circulación general y, eventualmente, parte de ellos caerá al océano donde ambos pueden ser elementos limitantes de la productividad primaria. Se ha calculado que el contenido en Fe procedente de los incendios puede suponer más del 20% del aporte global por polvo (Hamilton et al., 2022).

La importancia de los cambios atmosféricos y los aportes de nutrientes al océano producidos por los incendios podemos verla en el ejemplo del “verano negro de Australia” de 2019-2020 (Boer et al., 2020). Los incendios formaron nubes de pirocúmulonimbos que ascendieron hasta 35 km, penetrando en la estratosfera y esparciéndose por todo el hemisferio Sur, modi-

⁴ $1 \text{ Tg} = 10^{12} \text{ g}$ o 10^6 t o 1 Mt ; Tg= teragramo; g=gramo; t= tonelada; Mt=mega tonelada

ficando la atmósfera durante meses. Su efecto fue similar al de muchas explosiones volcánicas (Khaykin et al., 2020). Los aerosoles estaban cargados de Fe, entre otros nutrientes, y su deposición en zonas del océano del Sur (30-65°S), cuya productividad está limitada por este nutriente, originó florecimientos de algas, con el consiguiente aumento de la productividad primaria, que se estima aumento hasta un 3% (Tang et al., 2021). Puesto que los aerosoles también contienen P y otros minerales, esta cifra puede ser conservadora (Hamilton et al., 2022). Más aún, el enfriamiento causado por los cambios atmosféricos fue de tal magnitud que originó un desplazamiento hacia el Norte de la zona de convergencia intertropical, enfriando la superficie del océano Pacífico tropical. El enfriamiento se mantuvo hasta finales de 2022 y la modelización sugiere que contribuyó al fuerte fenómeno de La Niña durante 2020-2022. Esto es, las emisiones causadas por estos grandes incendios pudieron afectar al clima global del planeta (Fasullo et al., 2023). No obstante, el fenómeno de La Niña se prolongó hasta 2023 y las razones de esta triple inmersión, como se la ha llamado, son objeto de debate (Iwakiri et al., 2023).

CAMBIOS FUTUROS EN EL RÉGIMEN DE INCENDIOS

Índices de peligro de incendio o climáticos

A escala mundial, la severidad del tiempo del fuego de la estación de incendios ha sido estudiada usando el índice de peligro canadiense (FWI) para dos escenarios⁵ de emisiones (RCP4.5 y RCP8.5)(Bedia et al., 2015) (Fig. 16) o para aumentos de la temperatura de 1,5 y 2,0 °C (Son et al., 2021), entre otros. En general, la severidad media de la estación de incendios, su duración y los valores extremos aumentarán a lo largo del siglo XXI, y lo harán tanto más cuanto mayores sean las emisiones de gases de efecto invernadero o más aumenten las temperaturas. Valores más extremos significan que los incendios serán mayores, pero el número y consiguiente área quemada dependerá de los controles sobre las fuentes de ignición y la configuración del paisaje. Los cambios no son iguales en todas las regiones, siendo particularmente acusados en el bioma boreal, por su mayor grado de calentamiento (Flannigan et al., 2013). Los peligros asociados a un aumento global de la temperatura son menores a 1,5°C que a 2°C (Son et al., 2021), lo que indica que mitigar el cambio climático es efectivo en reducir los riesgos. Otros autores han usado índices de sequía como indicador del potencial de incendio, obteniendo resultados similares a lo descrito anteriormente (Liu et al., 2010). De igual manera, el uso de una única variable, como el déficit de la presión de vapor, arroja también un mayor potencial de incendios en el mundo cuanto mayores sean las emisiones de gases de efecto invernadero (Clarke et al., 2022).

⁵ Un escenario es una descripción plausible del futuro, por lo que se construyen sobre un conjunto de asunciones internamente coherentes de los impulsores de cambio. El informe especial sobre Escenarios de Emisiones del IPCC (SRES) estableció una serie de escenarios para la modelización del clima futuro que varían según las trayectorias de desarrollo y la gobernanza mundial, a partir de las cuales se generan diferentes niveles de emisiones de gases de efecto invernadero y otros cambios que afectan al clima. Los escenarios SRES que se listan en este texto son, por orden creciente de emisiones, B1, B2, A1B, A2. La segunda ola de escenarios se denomina RCP.XX (RCP, iniciales en inglés de “Representative Concentration Pathways” [trayectorias de concentración representativa]). Estos abarcan series temporales de emisiones y concentraciones de la gama completa de gases de efecto invernadero y aerosoles y gases químicamente activos, así como del uso del suelo y de la cubierta terrestre. Las dos cifras del final (XX) indican el forzamiento (en $W m^{-2}$) en 2100. En paralelo a los anteriores se han desarrollado los escenarios SSP.XX (SSP, iniciales de “Shared Socioeconomic Pathways” [trayectorias socioeconómicas compartidas]). Estos son un conjunto de escenarios de cambio socioeconómico hasta finales de siglo que se usan para derivar emisiones de gases de efecto invernadero y otros cambios relevantes para el clima. Las cifras del final significan lo mismo que en los RCP. Los SSP fueron diseñados para complementar los RCP y su uso integrado sirve para explorar las opciones socioeconómicas de un determinado cambio climático. Fuente: Nakicenovic et al., 2000; IPCC, 2022.

En la cuenca mediterránea se prevé un aumento de la severidad de la estación de incendios y de su duración, según el índice de peligro de incendio FWI y el escenario A1B. Las magnitudes absolutas del cambio varían ligeramente entre países, siendo mayores en la península Ibérica, sur de Francia y Turquía. Los aumentos son pequeños hasta mediados de siglo, incrementándose posteriormente. Se proyecta también un aumento en las situaciones extremas, aunque el cálculo de estos valores adolece de mayor nivel de incertidumbre (Bedia et al., 2014). Similares resultados se han obtenido usando dos escenarios (2°C y RCP8.5) para Europa y Turquía (De Rigo et al., 2017), en los que se muestra que cuanto mayores sean las emisiones mayores serán los cambios en el índice de peligro. El peligro de incendio aumenta también hacia el norte, expandiendo así las áreas propensas al fuego (De Rigo et al., 2017). Estudios para la península Ibérica muestran que la duración de la estación de incendios aumenta hacia la primavera y el otoño, al tiempo que se hace más extrema (Calheiros et al., 2021), consistente con el aumento de la duración del verano (Peña-Ortiz et al., 2015). La incorporación al FWI de situaciones de inestabilidad atmosférica, más proclives a los grandes incendios, refleja un incremento de estas situaciones extremas, sobre todo para escenarios de clima sin mitigación (RCP8.5), aunque, en menor medida, para otros con mayor mitigación (RCP2.6) (Bento et al., 2023). Resultados similares se han obtenido para simulaciones realizadas para Italia (Faggian, 2018), Grecia (Karali et al., 2013; Rovithakis et al., 2022) o Francia (Fargeon et al., 2020). Igualmente, se prevé un aumento de la severidad de la estación de incendios en las Islas Canarias (Carrillo et al., 2022)

Simulaciones basadas en escenarios medios (SSP2-4.5), que anticipan un aumento global de la temperatura de 2.7°C para finales de siglo, arrojan un importante incremento en la probabilidad de peligro de incendio catastrófico ($FWI > 63$), así como un aumento de la duración de estación de incendios. El riesgo aumenta con el tiempo, desde mediados a finales de siglo (El Garroussi et al., 2024). Los incendios grandes tienden a ocurrir bajo ciertas condiciones atmosféricas y climáticas. Las situaciones de altas temperaturas con sequía moderada o alta son las más extremas. El análisis de la ocurrencia futura de estas condiciones para escenarios medios (RCP4.5) y altos (RCP8.5) de emisiones muestra que tales situaciones aumentarán para finales de siglo en un 14% o 30% para cada uno de los respectivos escenarios. Esto sugiere que la frecuencia y extensión de los grandes incendios aumentará en la región (Ruffault et al., 2020).

Estimación de la actividad de incendios

Modelos empíricos

El uso de modelos empíricos a nivel global para predecir la futura actividad del incendios muestra que esta aumentará con el cambio climático. No obstante, las predicciones varían entre modelos de clima, por lo que es más robusto utilizar un conjunto de ellos que uno solo (Moritz et al., 2012). El cambio viene determinado por la sensibilidad actual a distintos factores (clima o combustibles), siendo esto lo que determina el cambio futuro. Así, los mayores cambios suelen darse en las zonas del hemisferio norte, donde los incendios se ven más limitados por las temperaturas que por la precipitación, aunque cuando esta aumenta se sobrepone al cambio anterior. En las zonas más limitadas por el combustible (e.g., sabanas), el aumento de las temperaturas y la disminución de las precipitaciones conlleva una menor productividad y consecuentemente menos incendios. Esto lleva a que en el futuro habrá zonas en las que los incendios tiendan a aumentar (gran parte del bioma boreal, incluso en los biomas templados) y zonas donde tiendan a disminuir (zonas tropicales). Asimismo, habrá zonas “ganadoras” de incendios, donde los incendios se expandan, y otras “perdedoras”, donde se retiren (Krawchuk et al., 2009; Senande-Rivera et al., 2022). Los cambios son mayores cuanto más alto es el nivel de emisiones (Moritz et al., 2012). No obstante, escenarios con menor nivel de emisiones pueden dar lugar a un aumento de los incendios debido a la mayor presión humana y a los cambios de uso del suelo (Pechony y Shindell, 2010).

Para la cuenca mediterránea se prevé que, basándose en las relaciones pasadas entre el índice de peligro FWI y el área quemada, esta aumente en los países EUMed entre un 66% a un 140% para finales de siglo y para escenarios bajos (B2) o altos (A2) en emisiones, respectivamente. Las diferencias entre países pueden ser considerables, variando desde aumentos del 43% (Italia) al 839% (España) (Amatulli et al., 2013). Usando un escenario medio en emisiones (B1) y el índice FWI como predictor, se prevé que el área quemada durante la segunda mitad de este siglo aumente moderadamente (7% y 11% para 2050-2080 y 2070-2100, respectivamente) en Portugal (Pereira et al., 2013). Con similares predictores, se prevé también un aumento notable del número de incendios, de los incendios grandes (>100 ha) y del área quemada en el sur de Francia para escenarios de emisiones medios (RCP4.5) o altos (RCP8.5). Las diferencias no son acusadas hasta mediados de siglo. Para entonces se prevé que la temperatura alcance 2°C de aumento y los incendios grandes y el área quemada aumenten más del

40%. Igualmente, se prevé que los incendios se expandan a zonas en las que anteriormente no ocurrían (Pimont et al., 2023).

Los cambios espaciales del fuego debido al cambio climático regional han sido estudiados utilizando variables climáticas y conjuntos de modelos de clima futuro para valorar cómo el tipo de cambio de clima futuro puede afectar a la probabilidad de ocurrencia de incendios. Se analizan dos síndromes de cambio de clima (cálido-húmedo o cálido-seco) y ambos terminan afectando positivamente a la probabilidad de incendio para finales de siglo. Sin embargo, en muchas zonas la probabilidad de incendio depende del síndrome que se manifieste. Bajo el síndrome cálido-seco, se prevé que la probabilidad de incendio aumente en latitudes altas y que disminuya en latitudes bajas. Lo contrario se predice para el síndrome cálido-húmedo, esto es, disminuciones en latitudes altas y aumentos en latitudes bajas (Battlori et al., 2013). En otras palabras, el tipo de cambio climático que se manifieste será determinante de la probabilidad de incendio en el futuro, y no necesariamente el calentamiento regional implica un aumento de la actividad de incendios en todo el territorio, sino que los diversos controles que operan sobre el crecimiento de la vegetación (temperatura, precipitación) pueden determinar el resultado final, produciéndose desplazamientos de los incendios hacia una u otra latitud.

En otros casos, se han usado también variables meteorológicas como predictores. Así, para la península Ibérica y el último cuarto de siglo se predice que el área quemada se multiplique por dos o tres veces en base a un escenario de emisiones altas (A1B) y distintas variables meteorológicas como predictores (Sousa et al., 2015). Con base también en variables meteorológicas, usando escenarios de emisiones altos y bajos (A2, B2, respectivamente), se predicen incrementos en el área quemada para finales de siglo de más de tres veces, siendo mayores en el escenario más intenso (Vázquez de la Cueva et al., 2012). Dada la importancia de la sequía en los incendios, algunos autores han utilizado este tipo de índices para predecir los incendios en EUMed en el futuro, y calentamientos globales de 1,5, 2 y 3°C, obteniendo aumentos del área quemada para finales de siglo que varían del 40-54%, al 62-78% y al 96-187%, para los respectivos niveles de calentamiento (Turco et al., 2018).

Modelos de proceso

Los modelos de proceso se basan en la simulación de determinados procesos que afectan al fuego y de los cuales se tiene conocimiento. La aplicación de estos modelos a escala global estima que el área quemada anualmente variará a lo largo del siglo, dependiendo de las emisiones de gases de efecto invernadero en interacción con las actividades humanas. La tendencia negativa que se observa en las últimas décadas se mantendrá y será mayor bajo escenarios bajos en emisiones (RCP2.6), compatibles con 2°C de calentamiento. La tendencia sigue siendo negativa bajo escenarios intermedios (RCP4.5 y RCP6.0) (Park et al., 2021; Wu et al., 2021), pero pasa a ser positiva bajo escenarios de emisiones muy intensas (RCP8.5) (Wu et al., 2021). Estos escenarios, aunque se han usado mucho en el pasado, se calcula que, si se cumplen los compromisos del Acuerdo de París, estarían fuera de lo esperable (Rogelj et al., 2023). Por tanto, es probable que la tendencia hacia la disminución de la actividad de incendios se mantenga negativa durante este siglo (Fig. 17).

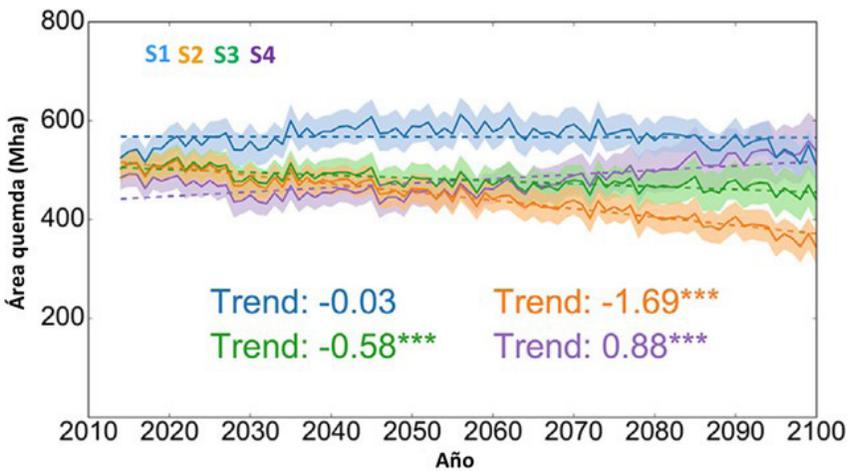


Figura 17. Área quemada para el periodo 2014-2100 según cuatro escenarios de emisiones y correspondientes escenarios socioeconómicos (S1, S2, S3 y S4). Los escenarios de emisiones corresponden a RCP2.6, RCP4.5, RCP6.0 y RCP8.5, respectivamente. Las áreas sombreadas muestran la desviación estándar de las 34 simulaciones. Trend= Tendencias según la prueba de Mann-Kendall. *** $p < 0,001$. Nótese la tendencia nula o negativa en todos los escenarios, excepto el más intenso en emisiones. De Wu et al., 2021.

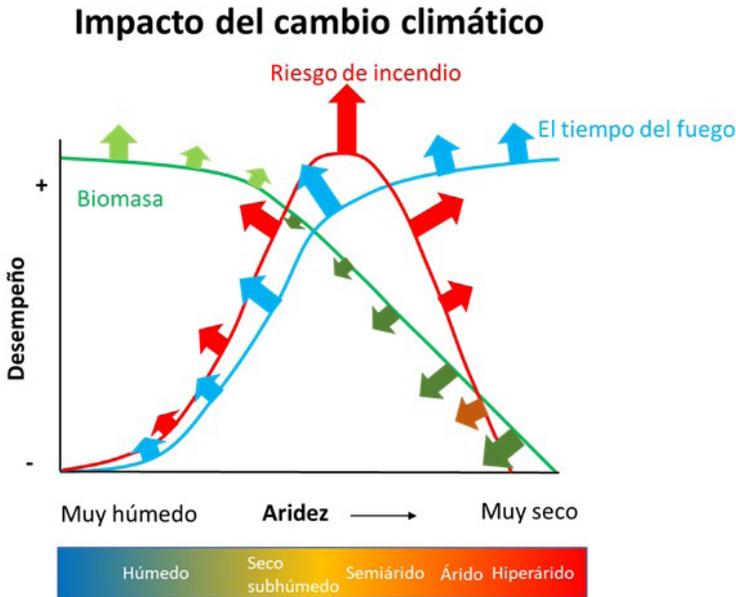


Figura 18. Esquema conceptual de cómo el cambio climático afecta a la biomasa y al tiempo del fuego y, con ello, al riesgo de incendio a lo largo de un gradiente de aridez que incluye las zonas con clima mediterráneo. El riesgo de incendio es bajo en las zonas áridas, por falta de combustible, a pesar de que el tiempo atmosférico del fuego es muy favorable. Por el contrario, en las zonas húmedas el riesgo de incendio es bajo, porque el exceso de humedad de los combustibles impide que ardan. Con el cambio climático, las zonas húmedas serán más cálidas, con lo que, independientemente de que aumente la biomasa, el riesgo de incendio aumentará. En las zonas áridas o más secas, la disminución de la biomasa por condiciones más secas hará que el riesgo disminuya. Consiguientemente, el fuego se expandirá hacia las zonas más norteñas y altas, mientras que retirará de las zonas más sureñas y bajas.

Los factores más determinantes de estas tendencias son la deforestación, que se reduce (Park et al., 2021), y la población, que, con sus efectos sobre las igniciones, la urbanización y los cambios de uso del suelo produce cambios que se contraponen a los del clima (Wu et al., 2021). Los efectos de la población son particularmente notables en las zonas tropicales y subtropicales para escenarios bajos en emisiones. Conforme estas aumenten y, en consecuencia, lo haga el calentamiento global, este pasa a ser más importante, de manera que su efecto termina dominando en más de la mitad del planeta, produciendo efectos importantes en latitudes altas, por el calentamiento, y en los trópicos, por la desecación (Wu et al., 2021). La disminución del área quemada en escenarios bajos en emisiones tendría como consecuencia una menor emisión de CO₂ por los incendios (Park et al., 2023), y un efecto de mitigación equivalente a 0,11°C para finales de siglo (Wu et al., 2022).

En la cuenca mediterránea el agua es un factor limitante. Su papel en los incendios ha sido explorado con escenarios de clima futuro y un modelo semiempírico (SIERRA) ajustado a una vegetación de matorral y bosque de *Pinus pinaster* Aiton en Córcega (Francia). El aumento del estrés hídrico con el cambio climático hace que aumente la frecuencia de incendios, lo cual impide que el pinar se regenere, resultando en paisajes dominados por matorrales (Mouillot et al., 2002). Usando los escenarios de clima futuro B2 y A2, y un modelo de vegetación ajustado a zonas del noreste de España se puso de manifiesto que el régimen de incendios cambia dependiendo de la humedad dominante en el territorio. Así, en áreas secas, dominadas por *Pinus halepensis* Mill., donde los incendios han sido prevalentes, se prevé un gradual aumento de su frecuencia, de manera que el paisaje terminaría dominado por matorrales, como ocurría en el caso anterior. Por el contrario, en las zonas más húmedas, dominadas por *Pinus nigra* J.F. Arnold y *Pinus sylvestris* L. el fuego no estaba presente. Sin embargo, la mayor disponibilidad de combustible y las condiciones más propicias para el fuego causadas por el cambio climático multiplicarán los incendios, incluyendo los de gran tamaño. La intolerancia de estas especies a los incendios recurrentes de alta severidad terminará resultando también en un cambio de la vegetación dominante (Loepfe et al., 2012). En resumen, dependiendo de los factores que controlan el fuego (agua, temperatura) el resultado del cambio climático puede ser diferente (Fig. 18). Incendios más frecuentes pueden transformar los paisajes y hacer que los matorrales dominen.

Además del agua, el efecto del aumento del CO₂ atmosférico sobre el crecimiento de las plantas puede ser importante para el fuego. La aplicación de dos modelos dinámicos de vegetación global a Europa, bajo escenarios de clima futuro y trayectorias socioeconómicas determinadas (RCP2.6-SSP5 y RCP8.5-SSP1) arroja un incremento del área quemada en los países mediterráneos (Portugal, España, Italia, Grecia) para finales de siglo, tanto mayor cuanto más altas sean las emisiones (14-17% y 60-71%, respectivamente para uno u otro modelo y escenarios), aunque con un nivel alto de incertidumbre. El CO₂, al aumentar el crecimiento vegetal y, por tanto, el combustible, fue un factor importante, contribuyendo casi tanto como el clima al aumento del área quemada en ambos escenarios. Más aún, al igual que en otras simulaciones globales o regionales, se detecta la expansión del fuego hacia zonas en las que antes no estaba presente (Wu et al., 2015) (Fig. 18).

CONCLUSIONES

A lo largo de este discurso espero haber puesto de manifiesto que el fuego es una pieza esencial del funcionamiento de nuestro planeta. Al configurar la composición y estructura de algunos de los ecosistemas más abundantes del mundo controla parte del funcionamiento del sistema Tierra, así como la biodiversidad existente. Más aun, los incendios controlan las características de la atmósfera y de la superficie terrestre, y afectan directamente a los ciclos biogeoquímicos de algunos de los principales elementos (C y N), con sus consiguientes efectos sobre el clima. Los incendios cambian los aportes de P al océano, el macronutriente más limitante en este medio, con lo que controlan la productividad primaria del planeta en el largo plazo. A través del control de los flujos de C hacia el fondo del océano, el fuego ha controlado la concentración de oxígeno a largo plazo. El fuego viene jugando este papel desde que la fotosíntesis produjo suficiente oxígeno como para que los combustibles terrestres, esto es, los vegetales, pudiesen arder. La evolución de nuestra especie no es concebible sin el concurso del fuego. Actualmente, nuestra especie está cambiando la actividad de incendios en el mundo a través de los cambios de uso del suelo, del clima y de otros de naturaleza global que está causando. En el futuro próximo, los incendios se volverán más extremos en muchas partes del mundo de no detener el calentamiento global que venimos causando.

Los ecosistemas propensos al fuego son producto de él y precisan del fuego para mantenerse. Sin embargo, la gestión en muchos países sigue viendo el fuego como algo negativo, al margen de las implicaciones ecológicas que tiene. Por ello, y vista su enorme importancia, urge aceptar que en zonas propensas al fuego sus ecosistemas dependen de él, por lo que hay que aprender a vivir con él y a gestionar los ecosistemas con el conocimiento ecológico que hemos atesorado durante las últimas décadas. El problema no es si fuego sí o fuego no, sino cuánto, cuándo y dónde tener fuego. El cambio en el modelo de gestión en las países propensos al fuego, como España, es urgente, pues el nuevo clima causado por la actividad humana hace que las condiciones de peligro aumenten y lleguen a ser extremas durante buena parte del verano, como estamos viviendo en los últimos años. En este contexto, a pesar de la predisposición de la sociedad para proteger y conservar la biodiversidad (García Novo, 2007), será difícil mantener nuestros paisajes forestales, al estar muy cargados de combustible. Su conservación, y con ello las especies que albergan, es un reto, pues los paisajes mejor conservados suelen disfrutar de alguna figura legal de protección, pero, precisamente por ello, suelen tener más combustible, por lo que tienden a albergar los incendios de mayor tamaño (Arellano-del-Verbo et al., 2023), que son más intensos e impactan más negativa-

mente sobre el ecosistema. Urge cambiar el paradigma de gestión del fuego, incorporando su función ecológica a todos los niveles de la planificación forestal (Moreira et al., 2020). Si no lo hacemos, con el clima tan severo que tenemos ante nosotros, será difícil mantener nuestros paisajes cubiertos de vegetación, por lo que estaremos expuestos a desastres como los que se han vivido recientemente en otras zonas del planeta.

Muchas gracias.

BIBLIOGRAFÍA

Abatzoglou, J.T., Williams, A.P., Boschetti, L., Zubkova, M. y Kolden, C.A., 2018. Global patterns of interannual climate–fire relationships. *Global Change Biology*, 24(11): 5164-5175.

Abu Hamad, A.M.B., Jasper, A. y Uhl, D., 2012. The record of Triassic charcoal and other evidence for palaeo-wildfires: Signal for atmospheric oxygen levels, taphonomic biases or lack of fuel? *International Journal of Coal Geology*, 96-97: 60-71.

AEMET, 2023. Informe sobre el estado del clima de España 2022, Madrid.

Aguirre Enríquez, E.d., 2007. Contestación al discurso leído en el acto de su recepción como académico de número por el Excmo. Sr. D. Francisco García Novo. En: Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales (Ed.), *La Diversidad Biológica*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid, pp. 253-323.

Albrecht, R.I., Goodman, S.J., Buechler, D.E., Blakeslee, R.J. y Christian, H.J., 2016. Where Are the Lightning Hotspots on Earth? *Bulletin of the American Meteorological Society*, 97(11): 2051-2068.

Alcott, L.J., Mills, B.J.W. y Poulton, S.W., 2019. Stepwise Earth oxygenation is an inherent property of global biogeochemical cycling. *Science*, 366(6471): 1333-1337.

Algeo, T.J., Scheckler, S.E. y Maynard, J.B., 2001. 12. Effects of the Middle to Late Devonian spread of vascular land plants on weathering regimes, marine biotas, and global climate. En: P.G. Gensel y D. Edwards (Eds.), *Plants invade the land: evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press, Nueva York, N.Y., USA, pp. 213-236.

Amatulli, G., Camia, A. y San-Miguel-Ayanz, J., 2013. Estimating future burned areas under changing climate in the EU-Mediterranean countries. *Science of The Total Environment*, 450-451: 209-222.

Andela, N., Morton, D.C., Giglio, L., Chen, Y., van der Werf, G.R., Kasibhatla, P.S., DeFries, R.S., Collatz, G.J., Hantson, S., Kloster, S., Bachelet, D., Forrest, M., Lasslop, G., Li, F., Mangeon, S., Melton, J.R., Yue, C. y Randerson, J.T., 2017. A human-driven decline in global burned area. *Science*, 356(6345): 1356-1362.

Andela, N. y Van Der Werf, G.R., 2014. Recent trends in African fires driven by cropland expansion and El Niño to La Niña transition. *Nature Climate Change*, 4(9): 791-795.

Anderson, A., Chilczuk, S., Nelson, K., Ruther, R. y Wall-Scheffler, C., 2023. The Myth of Man the Hunter: Women's contribution to the hunt across ethnographic contexts. *PLOS ONE*, 18(6): e0287101.

Andreae, M.O., 2019. Emission of trace gases and aerosols from biomass burning – an updated assessment. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 19(13): 8523-8546.

Aragão, L.E.O.C., Anderson, L.O., Fonseca, M.G., Rosan, T.M., Vedovato, L.B., Wagner, F.H. et al., 2018. 21st Century drought-related fires counteract the decline of Amazon deforestation carbon emissions. *Nature Communications*, 9(1): 536.

Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Gómez-Dans, J.L. y Bradstock, R.A., 2013. Defining pyromes and global syndromes of fire regimes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(16): 6442-6447.

Arellano-del-Verbo, G., Urbieto, I.R. y Moreno, J.M., 2023. Large-fire ignitions are higher in protected areas than outside them in West-Central Spain. *Fire*, 6(1): 28.

Ascoli, D., Moris, J.V., Marco, M. y Lorenzo, S., 2021. Land use change towards forests and wooded land correlates with large and frequent wildfires in Italy. *Annals of Silvicultural Research*, 46(2): 177-188.

Balch, J.K., Bradley, B.A., Abatzoglou, J.T., Nagy, R.C., Fusco, E.J. y Mahood, A.L., 2017. Human-started wildfires expand the fire niche across the United States. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(11): 2946-2951.

Barbero, R., Abatzoglou, J.T., Pimont, F., Ruffault, J. y Curt, T., 2020. Attributing increases in fire weather to anthropogenic climate change over France. *Frontiers in Earth Science*, 8: 104.

Barnes, C., Boulanger, Y., Keeping, T., Gachon, P., Gillett, N., Boucher, J. et al., 2023. Climate change more than doubled the likelihood of extreme fire weather conditions in Eastern Canada, Grantham Institute for Climate Change, Londres.

Barnosky, A.D., Koch, P.L., Feranec, R.S., Wing, S.L. y Shabel, A.B., 2004. Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents. *Science*, 306(5693): 70-75.

Baskin, J.M., Baskin, C.C. y Li, X., 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*, 15(2): 139-152.

Batllori, E., Parisien, M.-A., Krawchuk, M.A. y Moritz, M.A., 2013. Climate change-induced shifts in fire for Mediterranean ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 22(10): 1118-1129.

Bedia, J., Herrera, S., Camia, A., Moreno, J.M. y Gutiérrez, J.M., 2014. Forest fire danger projections in the Mediterranean using ENSEMBLES regional climate change scenarios. *Climatic Change*, 122: 185-199.

Bedia, J., Herrera, S., Gutiérrez, J.M., Benali, A., Brands, S., Mota, B. y Moreno, J.M., 2015. Global patterns in the sensitivity of burned area to fire-weather: Implications for climate change. *Agricultural and Forest Meteorology*, 214: 369-379.

Belcher, C.M., Mander, L., Rein, G., Jarvis, F.X., Haworth, M., Hesselbo, S.P., Glasspool, I.J. y McElwain, J.C., 2010. Increased fire activity at the Triassic/Jurassic boundary in Greenland due to climate-driven floral change. *Nature Geoscience*, 3(6): 426-429.

Belcher, C.M. y McElwain, J.C., 2008. Limits for Combustion in Low O₂ Redefine Paleatmospheric Predictions for the Mesozoic. *Science*, 321(5893): 1197-1200.

Bento, V.A., Lima, D.C.A., Santos, L.C., Lima, M.M., Russo, A., Nunes, S.A., DaCamara, C.C., Trigo, R.M. y Soares, P.M.M., 2023. The future of extreme meteorological fire danger under climate change scenarios for Iberia. *Weather and Climate Extremes*: 100623.

Benton, M.J., Wilf, P. y Sauquet, H., 2022. The Angiosperm Terrestrial Revolution and the origins of modern biodiversity. *The New Phytologist*, 233(5): 2017-2035.

Bergström, A., Stringer, C., Hajdinjak, M., Scerri, E.M.L. y Skoglund, P., 2021. Origins of modern human ancestry. *Nature*, 590(7845): 229-237.

Bird, M.I., Brand, M., Comley, R., Fu, X., Hadeen, X., Jacobs, Z., Rowe, C., Wurster, C.M., Zwart, C. y Bradshaw, C.J.A., 2024. Late Pleistocene emergence of an anthropogenic fire regime in Australia's tropical savannahs. *Nature Geoscience*, 17(3): 233-240.

Bliege Bird, R., Bird, D.W., Codding, B.F., Parker, C.H. y Jones, J.H., 2008. The "fire stick farming" hypothesis: Australian Aboriginal foraging strategies, biodiversity, and anthropogenic fire mosaics. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(39): 14796-14801.

Bobe, R. y Wood, B., 2022. Estimating origination times from the early hominin fossil record. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 31(2): 92-102.

Boer, M.M., Resco de Dios, V. y Bradstock, R.A., 2020. Unprecedented burn area of Australian mega forest fires. *Nature Climate Change*, 10(3): 171-172.

Bond, W.J. y Keeley, J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(7): 387-394.

Bond, W.J. y Midgley, J.J., 1995. Kill thy neighbour: an individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos*: 79-85.

Bond, W.J. y Midgley, J.J., 2012. Fire and the angiosperm revolutions. *International Journal of Plant Sciences*, 173(6): 569-583.

Bond, W.J. y Scott, A.C., 2010. Fire and the spread of flowering plants in the Cretaceous. *The New Phytologist*, 188(4): 1137-1150.

Bond, W.J. y Van Wilgen, B.W., 1996. Fire and plants. *Population and Community Series*, 14. Chapman and Hall, Londres, 263 pp.

Bowman, D.M., 1998. The impact of Aboriginal landscape burning on the Australian biota. *The New Phytologist*, 140(3): 385-410.

Bowman, D.M., Balch, J.K., Artaxo, P., Bond, W.J., Carlson, J.M., Cochrane, M.A., D'Antonio, C.M., DeFries, R.S., Doyle, J.C. y Harrison, S.P., 2009. Fire in the Earth system. *Science*, 324(5926): 481-484.

Bowman, D.M.J.S., French, B.J. y Prior, L.D., 2014. Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in Plant Science*, 5, art. 590.

Bowman, J.L., 2022. The origin of a land flora. *Nature Plants*, 8(12): 1352-1369.

Bradshaw, S.D., Dixon, K.W., Hopper, S.D., Lambers, H. y Turner, S.R., 2011. Little evidence for fire-adapted plant traits in Mediterranean climate regions. *Trends in Plant Science*, 16(2): 69-76.

Brown, S.A.E., Scott, A.C., Glasspool, I.J. y Collinson, M.E., 2012. Cretaceous wildfires and their impact on the Earth system. *Cretaceous Research*, 36: 162-190.

Byrne, B., Liu, J., Bowman, K., Pascolini-Campbell, M., Chatterjee, A., Pandey, S., Miyazaki, K., van der Werf, G., Wunch, D. y Wennberg, P., 2023. Unprecedented Canadian forest fire carbon emissions during 2023, Preprint, accessed 20/03/2024, Research Square.

Calheiros, T., Pereira, M.G. y Nunes, J.P., 2021. Assessing impacts of future climate change on extreme fire weather and pyro-regions in Iberian Peninsula. *Science of The Total Environment*, 754: 142233.

Caloiero, T., Caloiero, P. y Frustaci, F., 2018a. Long-term precipitation trend analysis in Europe and in the Mediterranean basin. *Water and Environment Journal*, 32(3): 433-445.

Caloiero, T., Veltri, S., Caloiero, P. y Frustaci, F., 2018b. Drought Analysis in Europe and in the Mediterranean Basin Using the Standardized Precipitation Index. *Water*, 10(8): 1043.

Canadell, J.G., Meyer, C.P., Cook, G.D., Dowdy, A., Briggs, P.R., Knauer, J., Pepler, A. y Haverd, V., 2021. Multi-decadal increase of forest burned area in Australia is linked to climate change. *Nature Communications*, 12(1): 6921.

Carcaillet, C., 1998. A spatially precise study of Holocene fire history, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *Journal of Ecology*, 86(3): 384-396.

Carrillo, J., Pérez, J.C., Expósito, F.J., Díaz, J.P. y González, A., 2022. Projections of wildfire weather danger in the Canary Islands. *Scientific Reports*, 12(1): 8093.

Carrión, J.S., Fuentes, N., González-Sampériz, P., Quirante, L.S., Finlayson, J.C., Fernández, S. y Andrade, A., 2007. Holocene environmental change in a montane region of southern Europe with a long history of human settlement. *Quaternary Science Reviews*, 26(11-12): 1455-1475.

Cascales-Miñana, B., Cleal, C.J. y Gerrienne, P., 2016. Is Darwin's 'Abominable Mystery' still a mystery today? *Cretaceous Research*, 61: 256-262.

Castellnou, M., Bachfischer, M., Miralles, M., Ruiz, B., Stoof, C.R. y Vilà-Guerau de Arellano, J., 2022. Pyroconvection Classification Based on Atmospheric Vertical Profiling Correlation With Extreme Fire Spread Observations. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 127(22): e2022JD036920.

Castellnou, M., Prat-Guitart, N., Arilla, E., Larrañaga, A., Nebot, E., Castellarnau, X., Vendrell, J., Pallàs, J., Herrera, J. y Monturiol, M., 2019. Empowering strategic decision-making for wildfire management: Avoiding the fear trap and creating a resilient landscape. *Fire Ecology*, 15: 1-17.

Cerling, T.E., Harris, J.M., MacFadden, B.J., Leakey, M.G., Quade, J., Eisenmann, V. y Ehleringer, J.R., 1997. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary. *Nature*, 389(6647): 153-158.

Cerling, T.E., Wynn, J.G., Andanje, S.A., Bird, M.I., Korir, D.K., Levin, N.E., Mace, W., Macharia, A.N., Quade, J. y Remien, C.H., 2011. Woody cover and hominin environments in the past 6 million years. *Nature*, 476(7358): 51-56.

Chamorro, D., Luna, B. y Moreno, J.M., 2013. Germination response to various temperature regimes of four Mediterranean seeder shrubs across a range of altitudes. *Plant Ecology*, 214(12): 1431-1441.

Chen, G., Guo, Y., Yue, X., Tong, S., Gasparrini, A., Bell, M.L., Armstrong, B., Schwartz, J., Jaakkola, J.J. y Zanobetti, A., 2021. Mortality risk attributable to wildfire-related PM_{2.5} pollution: a global time series study in 749 locations. *The Lancet Planetary Health*, 5(9): e579-e587.

Chen, Y., Hall, J., van Wees, D., Andela, N., Hantson, S., Giglio, L., van der Werf, G.R., Morton, D.C. y Randerson, J.T., 2023. Multi-decadal trends and variability in burned area from the fifth version of the Global Fire Emissions Database (GFED5). *Earth System Science Data*, 15(11): 5227-5259.

Christin, P.-A., Besnard, G., Samaritani, E., Duvall, M.R., Hodkinson, T.R., Savolainen, V. y Salamin, N., 2008. Oligocene CO₂ decline promoted C₄ photosynthesis in grasses. *Current Biology*, 18(1): 37-43.

Christin, P.-A., Osborne, C.P., Sage, R.F., Arakaki, M. y Edwards, E.J., 2011. C₄ eudicots are not younger than C₄ monocots. *Journal of Experimental Botany*, 62(9): 3171-3181.

Clarke, B., Barnes, C., Rodrigues, R., Zachariah, M., Stewart, S., Raju, E., Baumgart, N., Heinrich, D., Libonati, R., Santos, D., Albuquerque, R., Alves, L., Pinto, I., Otto, F., Kimutai, J., Philip, S., Kew, S. y Bazo, J., 2024. Climate change, not El Niño, main driver of extreme drought in highly vulnerable Amazon River Basin, Grantham Institute for Climate Change, Londres.

Clarke, H., Nolan, R.H., Resco de Dios, V., Bradstock, R., Griebel, A., Khanal, S. y Boer, M.M., 2022. Forest fire threatens global carbon sinks and population centres under rising atmospheric water demand. *Nature Communications*, 13(1): 7161.

Clarke, P.J., Lawes, M.J., Midgley, J.J., Lamont, B.B., Ojeda, F., Burrows, G.E., Enright, N.J. y Knox, K.J.E., 2013. Resprouting as a key functional trait: how buds, protection and resources drive persistence after fire. *The New Phytologist*, 197(1): 19-35.

Clarkson, C., Jacobs, Z., Marwick, B., Fullagar, R., Wallis, L., Smith, M., Roberts, R.G., Hayes, E., Lowe, K. y Carah, X., 2017. Human occupation of northern Australia by 65,000 years ago. *Nature*, 547(7663): 306-310.

Crisp, M.D. y Cook, L.G., 2013. How was the Australian flora assembled over the last 65 million years? A molecular phylogenetic perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44: 303-324.

Crutzen, P.J. y Andreae, M.O., 1990. Biomass Burning in the Tropics: Impact on Atmospheric Chemistry and Biogeochemical Cycles. *Science*, 250(4988): 1669-1678.

Crutzen, P.J., Heidt, L.E., Krasnec, J.P., Pollock, W.H. y Seiler, W., 1979. Biomass burning as a source of atmospheric gases CO, H₂, N₂O, NO, CH₃Cl and COS. *Nature*, 282(5736): 253-256.

Cunha, A.P.M.A., Zeri, M., Deusdará Leal, K., Costa, L., Cuartas, L.A., Marengo, J.A., Tomasella, J., Vieira, R.M., Barbosa, A.A., Cunningham, C., Cal Garcia, J.V., Broedel, E., Alvalá, R. y Ribeiro-Neto, G., 2019. Extreme Drought Events over Brazil from 2011 to 2019. *Atmosphere*, 10(11): 642.

Dahl, T.W. y Arens, S.K.M., 2020. The impacts of land plant evolution on Earth's climate and oxygenation state – An interdisciplinary review. *Chemical Geology*, 547: 119665.

Daniau, A.-L., d'Errico, F. y Sánchez Goñi, M.F., 2010. Testing the hypothesis of fire use for ecosystem management by Neanderthal and Upper Palaeolithic modern human populations. *PLOS ONE*, 5(2): e9157.

Dannenmann, M., Díaz-Pinés, E., Kitzler, B., Karhu, K., Tejedor, J., Ambus, P. et al., 2018. Postfire nitrogen balance of Mediterranean shrublands: Direct combustion losses versus gaseous and leaching losses from the postfire soil mineral nitrogen flush. *Global Change Biology*, 24(10): 4505-4520.

Darwin, C., 1888. *The descent of man: and selection in relation to sex*. John Murray, Albemarle Street., London.

Davey, S.M. y Sarre, A., 2020. The 2019/20 Black Summer bushfires. *Australian Forestry*, 83(2): 47-51.

de Groot, W.J., Cantin, A.S., Flannigan, M.D., Soja, A.J., Gowman, L.M. y Newbery, A., 2013. A comparison of Canadian and Russian boreal forest fire regimes. *Forest Ecology and Management*, 294: 23-34.

de Magalhães, R.M.Q. y Schwilk, D.W., 2012. Leaf traits and litter flammability: evidence for non-additive mixture effects in a temperate forest. *Journal of Ecology*, 100(5): 1153-1163.

De Rigo, D., Libertà, G., Durrant, T.H., Vivancos, T.A. y San-Miguel-Ayanz, J., 2017. Forest fire danger extremes in Europe under climate change: variability and uncertainty, Publications Office of the European Union.

Decombeix, A.-L., 2013. Bark Anatomy of an Early Carboniferous Tree from Australia. *IAWA Journal*, 34(2): 183-196.

Denis, E.H., Pedentchouk, N., Schouten, S., Pagani, M. y Freeman, K.H., 2017. Fire and ecosystem change in the Arctic across the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Earth and Planetary Science Letters*, 467: 149-156.

Dennison, P.E., Brewer, S.C., Arnold, J.D. y Moritz, M.A., 2014. Large wildfire trends in the western United States, 1984–2011. *Geophysical Research Letters*, 41(8): 2928-2933.

Devanand, A., Falster, G.M., Gillett, Z.E., Hobeichi, S., Holgate, C.M., Jin, C. et al., 2024. Australia's Tinderbox Drought: An extreme natural event likely worsened by human-caused climate change. *Science Advances*, 10(10): eadj3460.

Diessel, C.F.K., 2010. The stratigraphic distribution of inertinite. *International Journal of Coal Geology*, 81(4): 251-268.

Dixon, K.W., Merritt, D.J., Flematti, G. y Ghisalberti, E., 2009. Karrikinolide—a phytoreactive compound derived from smoke with applications in horticulture, ecological restoration and agriculture. *Acta Horticulturae*, 813(2009): 155-170.

Dowdy, A.J., 2016. Seasonal forecasting of lightning and thunderstorm activity in tropical and temperate regions of the world. *Scientific Reports*, 6(1): 20874.

Dowdy, A.J., 2018. Climatological variability of fire weather in Australia. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 57(2): 221-234.

Dupire, S., Curt, T. y Bigot, S., 2017. Spatio-temporal trends in fire weather in the French Alps. *Science of The Total Environment*, 595: 801-817.

Dwyer, J.R. y Uman, M.A., 2014. The physics of lightning. *Physics Reports*, 534(4): 147-241.

Ecker, M., Kelley, D. y Sato, H., 2020. Modelling the effects of CO₂ on C3 and C4 grass competition during the mid-Pleistocene transition in South Africa. *Scientific Reports*, 10(1): 16234.

Edwards, D. y Selden, P.A., 1992. The development of early terrestrial ecosystems. *Botanical Journal of Scotland*, 46(2): 337-366.

El Garroussi, S., Di Giuseppe, F., Barnard, C. y Wetterhall, F., 2024. Europe faces up to tenfold increase in extreme fires in a warming climate. *npj Climate and Atmospheric Science*, 7(1): 30.

Ellis, T.M., Bowman, D.M.J.S., Jain, P., Flannigan, M.D. y Williamson, G.J., 2022. Global increase in wildfire risk due to climate-driven declines in fuel moisture. *Global Change Biology*, 28(4): 1544-1559.

Ellyett, C.D. y Fleming, A.W., 1974. Thermal infrared imagery of The Burning Mountain coal fire. *Remote Sensing of Environment*, 3(1): 79-86.

Evin, G., Curt, T. y Eckert, N., 2018. Has fire policy decreased the return period of the largest wildfire events in France? A Bayesian assessment based on extreme value theory. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 18(10): 2641-2651.

Faggian, P., 2018. Estimating fire danger over Italy in the next decades. *Euro-Mediterranean Journal for Environmental Integration*, 3(1): 15.

Falcucci, A., Maiorano, L. y Boitani, L., 2007. Changes in land-use/land-cover patterns in Italy and their implications for biodiversity conservation. *Landscape Ecology*, 22(4): 617-631.

Fargeon, H., Pimont, F., Martin-StPaul, N., De Caceres, M., Ruffault, J., Barbero, R. y Dupuy, J., 2020. Projections of fire danger under climate change over France: where do the greatest uncertainties lie? *Climatic Change*, 160(3): 479-493.

Farr, A., Chervenak, F.A., McCullough, L.B., Baergen, R.N. y Grünebaum, A., 2018. Human placentophagy: a review. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*, 218(4): 401.e1-401.e11.

Fasullo, J.T., Rosenbloom, N. y Buchholz, R., 2023. A multiyear tropical Pacific cooling response to recent Australian wildfires in CESM2. *Science Advances*, 9(19): eadg1213.

Fidelis, A., Rosalem, P., Zanzarini, V., Camargos, L.S. y Martins, A.R., 2019. From ashes to flowers. *Ecology*, 100(5): 1-4.

Flannigan, M., Cantin, A.S., de Groot, W.J., Wotton, M., Newbery, A. y Gowman, L.M., 2013. Global wildland fire season severity in the 21st century. *Forest Ecology and Management*, 294: 54-61.

Flannigan, M.D. y Harrington, J.B., 1988. A Study of the Relation of Meteorological Variables to Monthly Provincial Area Burned by Wildfire in Canada (1953–80). *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 27(4): 441-452.

Flannigan, M.D. y Wotton, B.M., 1991. Lightning-ignited forest fires in northwestern Ontario. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(3): 277-287.

Flematti, G.R., Ghisalberti, E.L., Dixon, K.W. y Trengove, R.D., 2004. A Compound from Smoke That Promotes Seed Germination. *Science*, 305(5686): 977-977.

Fleming, R.A., Candau, J.-N. y McAlpine, R.S., 2002. Landscape-Scale Analysis of Interactions between Insect Defoliation and Forest Fire in Central Canada. *Climatic Change*, 55(1): 251-272.

Flores, B.M., Montoya, E., Sakschewski, B., Nascimento, N., Staal, A., Betts, R.A. et al., 2024. Critical transitions in the Amazon forest system. *Nature*, 626(7999): 555-564.

Forster, P., Storelvmo, T., Armour, K., Collins, W., Dufresne, J.-L., Frame, D., Lunt, D., Mauritsen, T., Palmer, M. y Watanabe, M., 2021. The Earth's energy budget, climate feedbacks, and climate sensitivity. En: V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani et al. (Eds.), *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., New York, N.Y., USA, pp. 923–1054.

Fréjaville, T. y Curt, T., 2015. Spatiotemporal patterns of changes in fire regime and climate: defining the pyroclimates of south-eastern France (Mediterranean Basin). *Climatic Change*, 129(1): 239-251.

Friedlingstein, P., O'Sullivan, M., Jones, M.W., Andrew, R.M., Bakker, D.C.E., Hauck, J. et al., 2023. Global Carbon Budget 2023. *Earth System Science Data*, 15(12): 5301-5369.

Gagnon, P.R., Passmore, H.A., Platt, W.J., Myers, J.A., Paine, C.E.T. y Harms, K.E., 2010. Does pyrogenicity protect burning plants? *Ecology*, 91(12): 3481-3486.

García-Lázaro, J.R., Moreno-Ruiz, J.A., Riaño, D. y Arbelo, M., 2018. Estimation of Burned Area in the Northeastern Siberian Boreal Forest from a Long-Term Data Record (LTDR) 1982–2015 Time Series. *Remote Sensing*, 10(6): 940.

García Novo, F., 1977. The effects of fire in the vegetation of Doñana National Park. En: H.A. Mooney y C.E. Conrad (Editores), *Environmental Consequences of Fire and Fuel Management in Mediterranean Ecosystems*. USDA Forest Service General Technical Report WO-3, Palo Alto, CA, USA, pp. 318-325.

García Novo, F., 2007. Discurso leído en el acto de su recepción como académico de número por el Excmo. Sr. D. Francisco García Novo. En: *Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, (Ed.), *La Diversidad Biológica*. Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Madrid, pp. 7-251.

Genet, M., Daniau, A.-L., Mouillot, F., Hanquiez, V., Schmidt, S., David, V., Georget, M., Abrantes, F., Anschutz, P., Bassinot, F., Bonnin, J., Dennielou, B., Eynaud, F., Hodell, D.A., Mulder, T., Naughton, F., Rossignol, L., Tzedakis, P. y Sánchez-Goñi, M.F., 2021. Modern relationships between microscopic charcoal in marine sediments and fire regimes on adjacent landmasses to refine the interpretation of marine paleofire records: An Iberian case study. *Quaternary Science Reviews*, 270: 107148.

Giannaros, T.M., Kotroni, V. y Lagouvardos, K., 2021. Climatology and trend analysis (1987–2016) of fire weather in the Euro-Mediterranean. *International Journal of Climatology*, 41(S1): E491-E508.

Giannaros, T.M. y Papavasileiou, G., 2023. Changes in European fire weather extremes and related atmospheric drivers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 342: 109749.

Giglio, L., Randerson, J.T. y van der Werf, G.R., 2013. Analysis of daily, monthly, and annual burned area using the fourth-generation global fire emissions database (GFED4). *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(1): 317-328.

Glasspool, I. y Scott, A., 2010. Phanerozoic atmospheric oxygen concentrations reconstructed from sedimentary charcoal. *Nature Geoscience*, 3(10.1038).

Glasspool, I.J., Edwards, D. y Axe, L., 2004. Charcoal in the Silurian as evidence for the earliest wildfire. *Geology*, 32(5): 381-383.

Glasspool, I.J. y Gastaldo, R.A., 2022. Silurian wildfire proxies and atmospheric oxygen. *Geology*, 50(9): 1048-1052.

Gómez-González, S., Sierra-Almeida, A. y Cavieres, L.A., 2008. Does plant-derived smoke affect seed germination in dominant woody species of the Mediterranean matorral of central Chile? *Forest Ecology and Management*, 255(5): 1510-1515.

Götz, A.E. y Uhl, D., 2022. Triassic micro-charcoal as a promising puzzle piece in palaeoclimate reconstruction: An example from the Germanic Basin. *Annales Societatis Geologorum Poloniae*, 92: 219-231.

Govender, N., Trollope, W.S.W. y Van Wilgen, B.W., 2006. The effect of fire season, fire frequency, rainfall and management on fire intensity in savanna vegetation in South Africa. *Journal of Applied Ecology*, 43(4): 748-758.

Gowlett, J.A.J., 2016. The discovery of fire by humans: a long and convoluted process. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1696): 20150164.

Grace, J., José, J.S., Meir, P., Miranda, H.S. y Montes, R.A., 2006. Productivity and carbon fluxes of tropical savannas. *Journal of Biogeography*, 33(3): 387-400.

Griebel, A., Boer, M.M., Blackman, C., Choat, B., Ellsworth, D.S., Madden, P., Medlyn, B., Resco de Dios, V., Wujeska-Klause, A., Yebra, M., Younes Cardenas, N. y Nolan, R.H., 2023. Specific leaf area and vapour pressure deficit control live fuel moisture content. *Functional Ecology*, 37(3): 719-731.

Guindon, L., Gauthier, S., Manka, F., Parisien, M.-A., Whitman, E., Bernier, P., Beaudoin, A., Villemaire, P. y Skakun, R., 2021. Trends in wildfire burn severity across Canada, 1985 to 2015. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(9): 1230-1244.

Guzmán, B. y Vargas, P., 2009. Historical biogeography and character evolution of Cistaceae (Malvales) based on analysis of plastid *rbcL* and *trnL-trnF* sequences. *Organisms Diversity & Evolution*, 9(2): 83-99.

Haas, R., Watson, J., Buonasera, T., Southon, J., Chen, J.C., Noe, S., Smith, K., Viviano Llave, C., Eerkens, J. y Parker, G., 2020. Female hunters of the early Americas. *Science Advances*, 6(45): eabd0310.

Hamilton, D.S., Perron, M.M., Bond, T.C., Bowie, A.R., Buchholz, R.R., Guieu, C., Ito, A., Maenhaut, W., Myriokefalitakis, S. y Olgun, N., 2022. Earth, wind, fire, and pollution: Aerosol nutrient sources and impacts on ocean biogeochemistry. *Annual Review of Marine Science*, 14: 303-330.

Hanes, C.C., Wang, X., Jain, P., Parisien, M.-A., Little, J.M. y Flannigan, M.D., 2019. Fire-regime changes in Canada over the last half century. *Canadian Journal of Forest Research*, 49(3): 256-269.

He, T., Belcher, C.M., Lamont, B.B. y Lim, S.L., 2016. A 350-million-year legacy of fire adaptation among conifers. *Journal of Ecology*, 104(2): 352-363.

He, T. y Lamont, B.B., 2018. Baptism by fire: the pivotal role of ancient conflagrations in evolution of the Earth's flora. *National Science Review*, 5(2): 237-254.

He, T., Lamont, B.B. y Downes, K.S., 2011. *Banksia* born to burn. *The New Phytologist*, 191(1): 184-196.

He, T., Pausas, J.G., Belcher, C.M., Schwilk, D.W. y Lamont, B.B., 2012. Fire-adapted traits of *Pinus* arose in the fiery Cretaceous. *The New Phytologist*, 194(3): 751-759.

Herring, J.R., 1985. Charcoal Fluxes into Sediments of the North Pacific Ocean: The Cenozoic Record of Burning. En: E.T. Sundquist y W.S. Broecker (Eds.), *The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Archean to Present*. American Geophysical Union, pp. 419-442.

Herzog, N.M., Parker, C.H., Keefe, E.R., Coxworth, J., Barrett, A. y Hawkes, K., 2014. Fire and home range expansion: A behavioral response to burning among savanna dwelling vervet monkeys (*Chlorocebus aethiops*). *American Journal of Physical Anthropology*, 154(4): 554-560.

Hoetzel, S., Dupont, L., Schefuß, E., Rommerskirchen, F. y Wefer, G., 2013. The role of fire in Miocene to Pliocene C4 grassland and ecosystem evolution. *Nature Geoscience*, 6(12): 1027-1030.

Huang, J., Huang, J., Liu, X., Li, C., Ding, L. y Yu, H., 2018. The global oxygen budget and its future projection. *Science Bulletin*, 63(18): 1180-1186.

Hui, Z., Gowan, E.J., Hou, Z., Zhou, X., Ma, Y., Guo, Z. y Zhang, J., 2021. Intensified fire activity induced by aridification facilitated Late Miocene C4 plant expansion in the northeastern Tibetan Plateau, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 573: 110437.

IPCC, 2022: Annex II: Glossary [Möller, V., R. van Diemen, J.B.R. Matthews, C. Méndez, S. Semenov, J.S. Fuglestedt, A. Reisinger (eds.)]. En: H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, M. Tignor, E.S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Löschke, V. Möller, A. Okem, B. Rama (Eds.), *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 2897–2930.

IPCC, 2023: Summary for Policymakers. En: Core Writing Team, H. Lee and J. Romero (Eds.), *Climate Change 2023: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, IPCC, Geneva, Switzerland, pp. 1-34.

Ito, A., Sudo, K., Akimoto, H., Sillman, S. y Penner, J.E., 2007. Global modeling analysis of tropospheric ozone and its radiative forcing from biomass burning emissions in the twentieth century. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 112(D24).

Iwakiri, T., Imada, Y., Takaya, Y., Kataoka, T., Tatebe, H. y Watanabe, M., 2023. Triple-Dip La Niña in 2020–23: North Pacific Atmosphere Drives 2nd Year La Niña. *Geophysical Research Letters*, 50(22): e2023GL105763.

Jaffe, D.A. y Wigder, N.L., 2012. Ozone production from wildfires: A critical review. *Atmospheric Environment*, 51: 1-10.

Jaganathan, G.K. y Berry, K., 2023. Climate Change during Cretaceous/Paleogene as a Driving Force for the Evolutionary Radiation of Physical Dormancy in Fabaceae. *Seeds*, 2(3): 309-317.

Jain, P., Barber, Q.E., Taylor, S., Whitman, E., Acuna, D.C., Boulanger, Y., Chavardès, R.D., Chen, J., Englefield, P. y Flannigan, M., 2024. Canada Under Fire—Drivers and Impacts of the Record-Breaking 2023 Wildfire Season, ESS Open Archive. February 28, 2024.

Jain, P., Castellanos-Acuna, D., Coogan, S.C.P., Abatzoglou, J.T. y Flannigan, M.D., 2022. Observed increases in extreme fire weather driven by atmospheric humidity and temperature. *Nature Climate Change*, 12(1): 63-70.

Johnston, F.H., Henderson, S.B., Chen, Y., Randerson, J.T., Marlier, M., DeFries, R.S., Kinney, P., Bowman, D.M. y Brauer, M., 2012. Estimated global mortality attributable to smoke from landscape fires. *Environmental Health Perspectives*, 120(5): 695-701.

Jolly, W.M., Cochrane, M.A., Freeborn, P.H., Holden, Z.A., Brown, T.J., Williamson, G.J. y Bowman, D.M.J.S., 2015. Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature Communications*, 6(1): 7537.

Jones, M.W., Abatzoglou, J.T., Veraverbeke, S., Andela, N., Lasslop, G., Forkel, M., Smith, A.J.P., Burton, C., Betts, R.A., van der Werf, G.R., Sitch, S., Canadell, J.G., Santín, C., Kolden, C., Doerr, S.H. y Le Quéré, C., 2022. Global and Regional Trends and Drivers of Fire Under Climate Change. *Reviews of Geophysics*, 60(3): e2020RG000726.

Karali, A., Roussos, A., Giannakopoulos, C., Hatzaki, M., Xanthopoulos, G. y Kaoukis, K., 2013. Evaluation of the Canadian Fire Weather Index in Greece and Future Climate Projections. En: C.G. Helmis y P.T. Nastos (Eds.), *Advances in Meteorology, Climatology and Atmospheric Physics*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 501-508.

Karhu, K., Dannenmann, M., Kitzler, B., Díaz-Pinés, E., Tejedor, J., Ramírez, D.A., Parra, A., Resco de Dios, V., Moreno, J.M., Rubio, A., Guimaraes-Povoas, L., Zechmeister-Boltenstern, S., Butterbach-Bahl, K. y Ambus, P., 2015. Fire increases the risk of higher soil N₂O emissions from Mediterranean *Macchia* ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 82: 44-51.

Karkanas, P., Shahack-Gross, R., Ayalon, A., Bar-Matthews, M., Barkai, R., Frumkin, A., Gopher, A. y Stiner, M.C., 2007. Evidence for habitual use of fire at the end of the Lower Paleolithic: Site-formation processes at Qesem Cave, Israel. *Journal of Human Evolution*, 53(2): 197-212.

Karp, A.T., Faith, J.T., Marlon, J.R. y Staver, A.C., 2021. Global response of fire activity to late Quaternary grazer extinctions. *Science*, 374(6571): 1145-1148.

Kasischke, E.S., Verbyla, D.L., Rupp, T.S., McGuire, A.D., Murphy, K.A., Jandt, R., Barnes, J.L., Hoy, E.E., Duffy, P.A. y Calef, M., 2010. Alaska's changing fire regime—implications for the vulnerability of its boreal forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 40(7): 1313-1324.

Keeley, J.E. y Bond, W.J., 1997. Convergent seed germination in South African fynbos and Californian chaparral. *Plant Ecology*, 133(2): 153-167.

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 in Plant Science*, 16(8): 406-411.

Keeley, J.E. y Rundel, P.W., 2005. Fire and the Miocene expansion of C4 grasslands. *Ecology Letters*, 8(7): 683-690.

Khaykin, S., Legras, B., Bucci, S., Sellitto, P., Isaksen, L., Tencé, F., Bekki, S., Bourassa, A., Rieger, L., Zawada, D., Jumelet, J. y Godin-Beekmann, S., 2020. The 2019/20 Australian wildfires generated a persistent smoke-charged vortex rising up to 35 km altitude. *Communications Earth & Environment*, 1(1): 22.

Koller, J., Baumer, U. y Mania, D., 2001. High-tech in the Middle Palaeolithic: Neandertal-manufactured pitch identified. *European Journal of Archaeology*, 4(3): 385-397.

Krawchuk, M.A., Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Van Dorn, J. y Hayhoe, K., 2009. Global Pyrogeography: the Current and Future Distribution of Wildfire. *PLOS ONE*, 4(4): e5102.

Krebs, P., Pezzatti, G.B., Mazzoleni, S., Talbot, L.M. y Conedera, M., 2010. Fire regime: history and definition of a key concept in disturbance ecology. *Theory in Biosciences*, 129(1): 53-69.

Lamont, B.B. y Downes, K.S., 2011. Fire-stimulated flowering among resprouters and geophytes in Australia and South Africa. *Plant Ecology*, 212(12): 2111-2125.

Lamont, B.B. y He, T., 2012. Fire-adapted Gondwanan Angiosperm floras evolved in the Cretaceous. *BMC Evolutionary Biology*, 12(1): 223.

Lamont, B.B. y He, T., 2017. Fire-proneness as a prerequisite for the evolution of fire-adapted traits. *Trends in Plant Science*, 22(4): 278-288.

Lamont, B.B., He, T. y Yan, Z., 2019. Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biological Reviews*, 94(3): 903-928.

Lamont, B.B., Le Maitre, D., Cowling, R. y Enright, N., 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review*, 57: 277-317.

Latham, D. y Williams, E., 2001. Lightning and forest fires. En: E.A: Johnson y K. Miyanishi (Eds.), *Forest Fires*. Academic Press, San Diego, CA, USA, pp. 375-418

Lawes, M.J., Crisp, M.D., Clarke, P.J., Murphy, B.P., Midgley, J.J., Russell-Smith, J., Nano, C.E.M., Bradstock, R.A., Enright, N.J., Fontaine, J.B., Gosper, C.R. y Woolley, L.-A., 2022. Appraising widespread resprouting but variable levels of postfire seeding in Australian ecosystems: the effect of phylogeny, fire regime and productivity. *Australian Journal of Botany*, 70(2): 114-130.

Le Maitre, D. y Brown, P., 1992. Life cycles and fire-stimulated flowering in geophytes. En: B.W. van Wilgen, D.M. Richardson, F.J. Kruger y H.J. van Hensbergen (Eds.), *Fire in South African mountain fynbos: Ecosystem, community and species response at Swartboskloof*. Ecological Studies. Springer-Verlag, Inc., New York, NY., USA, pp. 145-160.

Lehmann, C.E.R., Archibald, S.A., Hoffmann, W.A. y Bond, W.J., 2011. Deciphering the distribution of the savanna biome. *The New Phytologist*, 191(1): 197-209.

Lenton, T.M., Dahl, T.W., Daines, S.J., Mills, B.J.W., Ozaki, K., Saltzman, M.R. y Porada, P., 2016. Earliest land plants created modern levels of atmospheric oxygen. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(35): 9704-9709.

Lenton, T.M., Daines, S.J. y Mills, B.J.W., 2018. COPSE reloaded: An improved model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. *Earth-Science Reviews*, 178: 1-28.

Lenton, T.M. y Watson, A.J., 2000. Redfield revisited: 2. What regulates the oxygen content of the atmosphere? *Global Biogeochemical Cycles*, 14(1): 249-268.

Lestienne, M., Jouffroy-Bapicot, I., Leysenne, D., Sabatier, P., Debret, M., Albertini, P.-J., Colombaroli, D., Didier, J., Hély, C. y Vannièrè, B., 2020. Fires and human activities as key factors in the high diversity of Corsican vegetation. *The Holocene*, 30(2): 244-257.

Li, F., Lawrence, D.M., Jiang, Y., Liu, X. y Lin, Z., 2022. Fire Aerosols Slow Down the Global Water Cycle. *Journal of Climate*, 35(22): 7219-7233.

Li, H.-T., Yi, T.-S., Gao, L.-M., Ma, P.-F., Zhang, T., Yang, J.-B., Gitzendanner, M.A., Fritsch, P.W., Cai, J. y Luo, Y., 2019. Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5(5): 461-470.

Littell, J.S., McKenzie, D., Peterson, D.L. y Westerling, A.L., 2009. Climate and wildfire area burned in western U.S. ecoprovinces, 1916–2003. *Ecological Applications*, 19(4): 1003-1021.

Liu, H., Zartman, R.E., Ireland, T.R. y Sun, W.-d., 2019a. Global atmospheric oxygen variations recorded by Th/U systematics of igneous rocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(38): 18854-18859.

Liu, W., Martínón-Torres, M., Cai, Y.-j., Xing, S., Tong, H.-w., Pei, S.-w., Sier, M.J., Wu, X.-h., Edwards, R.L. y Cheng, H., 2015. The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature*, 526(7575): 696-699.

Liu, Y., Stanturf, J. y Goodrick, S., 2010. Trends in global wildfire potential in a changing climate. *Forest Ecology and Management*, 259(4): 685-697.

Liu, Z., Ballantyne, A.P. y Cooper, L.A., 2019b. Biophysical feedback of global forest fires on surface temperature. *Nature Communications*, 10(1): 214.

Loepfe, L., Martínez-Vilalta, J. y Piñol, J., 2012. Management alternatives to offset climate change effects on Mediterranean fire regimes in NE Spain. *Climatic Change*, 115: 693-707.

Looy, C.V., 2013. Natural history of a plant trait: branch-system abscission in Paleozoic conifers and its environmental, autecological, and ecosystem implications in a fire-prone world. *Paleobiology*, 39(2): 235-252.

Lü, D.-W., Du, W.-X., Zhang, Z.-H., Gao, Y., Wang, T.-T., Xu, J.-C., Zhang, A.-C. y Wang, C.-S., 2023. A synthesis of the Cretaceous wildfire record related to atmospheric oxygen levels? *Journal of Palaeogeography*.

Luna, B., Moreno, J.M., Cruz, A. y Fernández-González, F., 2007. Heat-shock and seed germination of a group of Mediterranean plant species growing in a burned area: An approach based on plant functional types. *Environmental and Experimental Botany*, 60(3): 324-333.

Lyons, T.W., Reinhard, C.T. y Planavsky, N.J., 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere. *Nature*, 506(7488): 307-315.

MacDonald, K., Scherjon, F., van Veen, E., Vaesen, K. y Roebroeks, W., 2021. Middle Pleistocene fire use: The first signal of widespread cultural diffusion in human evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(31): e2101108118.

Macias Fauria, M. y Johnson, E.A., 2006. Large-scale climatic patterns control large lightning fire occurrence in Canada and Alaska forest regions. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 111(G4).

Mao, K., Milne, R.I., Zhang, L., Peng, Y., Liu, J., Thomas, P., Mill, R.R. y S. Renner, S., 2012. Distribution of living Cupressaceae reflects the breakup of Pangea. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(20): 7793-7798.

Marlon, J.R., Bartlein, P.J., Daniiau, A.-L., Harrison, S.P., Maezumi, S.Y., Power, M.J., Tinner, W. y Vanniére, B., 2013. Global biomass burning: a synthesis and review of Holocene paleofire records and their controls. *Quaternary Science Reviews*, 65: 5-25.

Marlon, J.R., Kelly, R., Daniiau, A.L., Vanniére, B., Power, M.J., Bartlein, P., Higuera, P., Blarquez, O., Brewer, S., Brücher, T., Feurdean, A., Romera,

G.G., Iglesias, V., Maezumi, S.Y., Magi, B., Courtney Mustaphi, C.J. y Zhihai, T., 2016. Reconstructions of biomass burning from sediment-charcoal records to improve data-model comparisons. *Biogeosciences*, 13(11): 3225-3244.

McCarty, J.L., Aalto, J., Paunu, V.-V., Arnold, S.R., Eckhardt, S., Klimont, Z., Fain, J.J., Evangeliou, N., Venäläinen, A. y Tchebakova, N.M., 2021. Reviews & syntheses: arctic fire regimes and emissions in the 21st century. *Biogeosciences Discussions*, 2021: 1-59.

Miao, Y., Nie, J., Hu, X., Wan, Z., Zhao, B., Zhao, Y., Yang, J., Ncube, L., van Niekerk, H.J., Zhang, H. y Chen, T., 2022. Wildfire history and savanna expansion across southern Africa since the late Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 603: 111189.

Miao, Y., Wu, F., Warny, S., Fang, X., Lu, H., Fu, B., Song, C., Yan, X., Escarguel, G. y Yang, Y., 2019. Miocene fire intensification linked to continuous aridification on the Tibetan Plateau. *Geology*, 47(4): 303-307.

Michelaki, C., Fyllas, N.M., Galanidis, A., Aloupi, M., Evangelou, E., Arianoutsou, M. y Dimitrakopoulos, P.G., 2020. Adaptive flammability syndromes in thermo-Mediterranean vegetation, captured by alternative resource-use strategies. *Science of The Total Environment*, 718: 137437.

Midgley, J.J., 2013. Flammability is not selected for, it emerges. *Australian Journal of Botany*, 61(2): 102-106.

Miller, G.H., Fogel, M.L., Magee, J.W., Gagan, M.K., Clarke, S.J. y Johnson, B.J., 2005. Ecosystem collapse in Pleistocene Australia and a human role in megafaunal extinction. *Science*, 309(5732): 287-290.

Miller, J.D., Safford, H.D., Crimmins, M. y Thode, A.E., 2009. Quantitative Evidence for Increasing Forest Fire Severity in the Sierra Nevada and Southern Cascade Mountains, California and Nevada, USA. *Ecosystems*, 12(1): 16-32.

Mills, B.J.W., Krause, A.J., Jarvis, I. y Cramer, B.D., 2023. Evolution of Atmospheric O₂ Through the Phanerozoic, Revisited. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 51(1): 253-276.

MITECO, 2023. Los Incendios Forestales en España. 1 de enero -31 de diciembre. Avance Informativo, Madrid.

Mithöfer, A. y Boland, W., 2012. Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1): 431-450.

Mooney, S.D., Harrison, S.P., Bartlein, P.J., Daniau, A.L., Stevenson, J., Brownlie, K.C., Buckman, S., Cupper, M., Luly, J., Black, M., Colhoun, E., D'Costa, D., Dodson, J., Haberle, S., Hope, G.S., Kershaw, P., Kenyon, C., McKenzie, M. y Williams, N., 2011. Late Quaternary fire regimes of Australasia. *Quaternary Science Reviews*, 30(1): 28-46.

Morales-Molino, C., Tinner, W., García-Antón, M. y Colombaroli, D., 2017. The historical demise of *Pinus nigra* forests in the Northern Iberian Plateau (south-western Europe). *Journal of Ecology*, 105(3): 634-646.

Moreira, F., Ascoli, D., Safford, H., Adams, M.A., Moreno, J.M., Pereira, J.M., Catry, F.X., Armesto, J., Bond, W. y González, M.E., 2020. Wildfire management in Mediterranean-type regions: paradigm change needed. *Environmental Research Letters*, 15(1): 011001.

Moreno, J.M., Morales-Molino, C., Torres, I. y Arianoutsou, M., 2021. Fire in Mediterranean pine forests: Past, present and future. En: G. Ne'eman y Y. Osem (Eds.), *Pines and Their Mixed Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. *Managing Forest Ecosystems*. Springer, pp. 421-456.

Moreno, J.M. y Oechel, W.C., 1994. Fire intensity as a determinant factor of postfire plant recovery in southern California chaparral. En: J.M. Moreno y W.C. Oechel (Eds.), *The Role of Fire in Mediterranean-type Ecosystems*. *Ecosystem Studies*. Springer-Verlag, Inc., New York, Berlin, Heidelberg, pp. 26-45.

Moreno, J.M., Zuazua, E., Pérez, B., Luna, B., Velasco, A. y Resco de Dios, V., 2011. Rainfall patterns after fire differentially affect the recruitment of three Mediterranean shrubs. *Biogeosciences*, 8(12): 3721-3732.

Moritz, M.A., Morais, M.E., Summerell, L.A., Carlson, J.M. y Doyle, J., 2005. Wildfires, complexity, and highly optimized tolerance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(50): 17912-17917.

Moritz, M.A., Parisien, M.-A., Batllori, E., Krawchuk, M.A., Van Dorn, J., Ganz, D.J. y Hayhoe, K., 2012. Climate change and disruptions to global fire activity. *Ecosphere*, 3(6): art49.

Morris, J.L., Puttick, M.N., Clark, J.W., Edwards, D., Kenrick, P., Pressel, S., Wellman, C.H., Yang, Z., Schneider, H. y Donoghue, P.C.J., 2018. The timescale of early land plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(10): E2274-E2283.

Mouillot, F., Rambal, S. y Joffre, R., 2002. Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in a Mediterranean-type ecosystem. *Global Change Biology*, 8(5): 423-437.

Murray, B.R., Hardstaff, L.K. y Phillips, M.L., 2013. Differences in leaf flammability, leaf traits and flammability-trait relationships between native and exotic plant species of dry sclerophyll forest. *PLOS ONE*, 8(11): e79205.

Mutch, R.W., 1970. Wildland Fires and Ecosystems--A Hypothesis. *Ecology*, 51(6): 1046-1051.

Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. y Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.

Nolè, A., Rita, A., Spatola, M.F. y Borghetti, M., 2022. Biogeographic variability in wildfire severity and post-fire vegetation recovery across the European forests via remote sensing-derived spectral metrics. *Science of The Total Environment*, 823: 153807.

Nakicenovic, N., Alcamo, J., Davis, G., de Vries, B., Fenhann, J., Gaffin, S., Gregory, K., Grissbler, A., Jung, T.Y., Kram, T., Lebre La Rovere, E., Michaelis, L., Mori, S., Morita, T., Pepper, W., Pitcher, H., Price, L., Riahi, K., Roehrl, A., Rogner, H-H., Sankovski, A., Schlesinger, M., Shukla, P., Smith, S., Robert, S., Rooijen, S., Victor, N., Dadi, Z. 2000. Emissions Scenarios. En: N. Nakicenovic y R. Swart (Eds.), *Special Report on Emissions Scenarios. A Special Report of Working Group III of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K., pp. 239-292.

Ocampo-Zuleta, K., Gómez-González, S. y Paula, S., 2022. Generalised seed mortality driven by heat shock in woody plants from Mediterranean Chile. *International Journal of Wildland Fire*, 31(11): 1080-1088.

Ormeño, E., Céspedes, B., Sánchez, I.A., Velasco-García, A., Moreno, J.M., Fernandez, C. y Baldy, V., 2009. The relationship between terpenes

and flammability of leaf litter. *Forest Ecology and Management*, 257(2): 471-482.

Page, S.E., Siegert, F., Rieley, J.O., Boehm, H.-D.V., Jaya, A. y Limin, S., 2002. The amount of carbon released from peat and forest fires in Indonesia during 1997. *Nature*, 420(6911): 61-65.

Palmero-Iniesta, M., Pino, J., Pesquer, L. y Espelta, J.M., 2021. Recent forest area increase in Europe: expanding and regenerating forests differ in their regional patterns, drivers and productivity trends. *European Journal of Forest Research*, 140(4): 793-805.

Park, C.Y., Takahashi, K., Li, F., Takakura, J., Fujimori, S., Hasegawa, T., Ito, A., Lee, D.K. y Thiery, W., 2023. Impact of climate and socioeconomic changes on fire carbon emissions in the future: Sustainable economic development might decrease future emissions. *Global Environmental Change*, 80: 102667.

Park, C.Y., Takahashi, K., Takakura, J., Li, F., Fujimori, S., Hasegawa, T., Ito, A. y Lee, D.K., 2021. How Will Deforestation and Vegetation Degradation Affect Global Fire Activity? *Earth's Future*, 9(5): e2020EF001786.

Parker, C.H., Keefe, E.R., Herzog, N.M., O'connell, J.F. y Hawkes, K., 2016. The pyrophilic primate hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 25(2): 54-63.

Parks, S.A. y Abatzoglou, J.T., 2020. Warmer and Drier Fire Seasons Contribute to Increases in Area Burned at High Severity in Western US Forests From 1985 to 2017. *Geophysical Research Letters*, 47(22): e2020GL089858.

Parra, A. y Moreno, J.M., 2018. Drought differentially affects the post-fire dynamics of seeders and resprouters in a Mediterranean shrubland. *Science of The Total Environment*, 626: 1219-1229.

Pasek, M.A., Block, K. y Pasek, V., 2012. Fulgurite morphology: a classification scheme and clues to formation. *Contributions to Mineralogy and Petrology*, 164(3): 477-492.

Pausas, J.G., Alessio, G.A., Moreira, B. y Segarra-Moragues, J.G., 2016.

Secondary compounds enhance flammability in a Mediterranean plant. *Oecologia*, 180(1): 103-110.

Pausas, J.G., Keeley, J.E. y Schwilk, D.W., 2017. Flammability as an ecological and evolutionary driver. *Journal of Ecology*, 105(2): 289-297.

Pechony, O. y Shindell, D.T., 2010. Driving forces of global wildfires over the past millennium and the forthcoming century. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(45): 19167-19170.

Peltier, D.M.P., Carbone, M.S., Enright, M., Marshall, M.C., Trowbridge, A.M., LeMoine, J., Koch, G. y Richardson, A.D., 2023. Old reserves and ancient buds fuel regrowth of coast redwood after catastrophic fire. *Nature Plants*.

Peña-Ortiz, C., Barriopedro, D. y García-Herrera, R., 2015. Multidecadal variability of the summer length in Europe. *Journal of Climate*, 28(13): 5375-5388.

Pereira, M.G., Calado, T.J., DaCamara, C.C. y Calheiros, T., 2013. Effects of regional climate change on rural fires in Portugal. *Climate Research*, 57(3): 187-200.

Philandras, C.M., Nastos, P.T., Kapsomenakis, J., Douvis, K.C., Tselioudis, G. y Zerefos, C.S., 2011. Long term precipitation trends and variability within the Mediterranean region. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 11(12): 3235-3250.

Pimont, F., Ruffault, J., Opitz, T., Fargeon, H., Barbero, R., Castel-Clavera, J., Martin-StPaul, N., Rigolot, E. y Dupuy, J.-L., 2023. Future expansion, seasonal lengthening and intensification of fire activity under climate change in southeastern France. *International Journal of Wildland Fire*, 32(1): 4-14.

Pineda, N., Montanyà, J. y van der Velde, O.A., 2014. Characteristics of lightning related to wildfire ignitions in Catalonia. *Atmospheric Research*, 135-136: 380-387.

Pineda, N. y Rodríguez, O., 2023. ERA5 Reanalysis of Environments Conducive to Lightning-Ignited Wildfires in Catalonia. *Atmosphere*, 14(6): 936.

Platek, S.M., Gallup, G.G. y Fryer, B.D., 2002. The fireside hypothesis: was there differential selection to tolerate air pollution during human evolution? *Medical Hypotheses*, 58(1): 1-5.

Ponomarev, E.I., Kharuk, V.I. y Ranson, K.J., 2016. Wildfires dynamics in Siberian larch forests. *Forests*, 7(6): 125.

Pricope, N.G. y Binford, M.W., 2012. A spatio-temporal analysis of fire recurrence and extent for semi-arid savanna ecosystems in southern Africa using moderate-resolution satellite imagery. *Journal of Environmental Management*, 100: 72-85.

Pruetz, J.D. y LaDuke, T.C., 2010. Brief communication: Reaction to fire by savanna chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) at Fongoli, Senegal: Conceptualization of “fire behavior” and the case for a chimpanzee model. *American Journal of Physical Anthropology*, 141(4): 646-650.

Pyke, G.H., 2017. Fire-stimulated flowering: a review and look to the future. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 36(3): 179-189.

Pyne, S.J., 1984. Introduction to wildland fire. *Fire management in the United States*. John Wiley & Sons, 455 pp.

Ratnam, J., Bond, W.J., Fensham, R.J., Hoffmann, W.A., Archibald, S., Lehmann, C.E.R., Anderson, M.T., Higgins, S.I. y Sankaran, M., 2011. When is a ‘forest’ a savanna, and why does it matter? *Global Ecology and Biogeography*, 20(5): 653-660.

Rein, G., 2013. Smouldering fires and natural fuels. En: C.M. Belcher (Ed.), *Fire phenomena and the Earth system: an interdisciplinary guide to fire science*. Wiley and Sons, Oxford, U.K., pp. 15-33.

Renkin, R.A. y Despain, D.G., 1992. Fuel moisture, forest type, and lightning-caused fire in Yellowstone National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(1): 37-45.

Ribeiro, A.F.S., Santos, L., Randerson, J.T., Uribe, M.R., Alencar, A.A.C., Macedo, M.N., Morton, D.C., Zscheischler, J., Silvestrini, R.A., Rattis, L., Seneviratne, S.I. y Brando, P.M., 2024. The time since land-use transition drives changes in fire activity in the Amazon-Cerrado region. *Communications Earth & Environment*, 5(1): 1-11.

Rimmer, S.M., Hawkins, S.J., Scott, A.C. y Cressler, W.L., 2015. The rise of fire: Fossil charcoal in late Devonian marine shales as an indicator of expanding terrestrial ecosystems, fire, and atmospheric change. *American Journal of Science*, 315(8): 713-733.

Rius, D., Vanni re, B. y Galop, D., 2012. Holocene history of fire, vegetation and land use from the central Pyrenees (France). *Quaternary Research*, 77(1): 54-64.

Rodrigues, M., Cunill Camprub ,  ., Balaguer-Romano, R., Coco Meg a, C.J., Casta ares, F., Ruffault, J., Fernandes, P.M. y Resco de Dios, V., 2023. Drivers and implications of the extreme 2022 wildfire season in Southwest Europe. *Science of The Total Environment*, 859: 160320.

Rodrigues, M., Jim nez-Ruano, A. y de la Riva, J., 2020. Fire regime dynamics in mainland Spain. Part 1: Drivers of change. *Science of The Total Environment*, 721: 135841.

Roebroeks, W. y Villa, P., 2011. On the earliest evidence for habitual use of fire in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(13): 5209-14.

Rogelj, J., Fransen, T., den Elzen, M.G.J., Lamboll, R.D., Schumer, C., Kuramochi, T., Hans, F., Mooldijk, S. y Portugal-Pereira, J., 2023. Credibility gap in net-zero climate targets leaves world at high risk. *Science*, 380(6649): 1014-1016.

Rosan, T.M., Sitch, S., Mercado, L.M., Heinrich, V., Friedlingstein, P. y Arag o, L.E., 2022. Fragmentation-driven divergent trends in burned area in Amazonia and Cerrado. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5: 801408.

Rosell, J.A., 2016. Bark thickness across the angiosperms: more than just fire. *The New Phytologist*, 211(1): 90-102.

Rovithakis, A., Grillakis, M.G., Seiradakis, K.D., Giannakopoulos, C., Karali, A., Field, R., Lazaridis, M. y Voulgarakis, A., 2022. Future climate change impact on wildfire danger over the Mediterranean: The case of Greece. *Environmental Research Letters*, 17(4): 045022.

Roy , D., Tedim, F., Mart n-Vide, J., Salis, M., Vendrell, J., Lovreglio, R., Bouillon, C. y Leone, V., 2020. Wildfire burnt area patterns and trends in

Western Mediterranean Europe via the application of a concentration index. *Land Degradation & Development*, 31(3): 311-324.

Ruddiman, W.F., 2003. The Anthropogenic Greenhouse Era Began Thousands of Years Ago. *Climatic Change*, 61(3): 261-293.

Ruffault, J., Curt, T., Moron, V., Trigo, R.M., Mouillot, F., Koutsias, N., Pimont, F., Martin-StPaul, N., Barbero, R., Dupuy, J.-L., Russo, A. y Belhadj-Khedher, C., 2020. Increased likelihood of heat-induced large wildfires in the Mediterranean Basin. *Scientific Reports*, 10(1): 13790.

Rule, S., Brook, B.W., Haberle, S.G., Turney, C.S.M., Kershaw, A.P. y Johnson, C.N., 2012. The Aftermath of Megafaunal Extinction: Ecosystem Transformation in Pleistocene Australia. *Science*, 335(6075): 1483-1486.

Rundel, P.W., Arroyo, M.T., Cowling, R.M., Keeley, J.E., Lamont, B.B. y Vargas, P., 2016. Mediterranean biomes: evolution of their vegetation, floras, and climate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47: 383-407.

Russell-Smith, J., Ryan, P.G. y Durieu, R., 1997. A LANDSAT MSS-Derived fire history of kakadu national park, monsoonal northern Australia, 1980-94: Seasonal extent, frequency and patchiness. *Journal of Applied Ecology*: 748-766.

San-Miguel-Ayanz, J., Durrant, T., Boca, R., Libertà, G., Branco, A., de Rigo, D., Ferrari, D., Maianti, P., Artés Vivancos, T., Costa, H. y Lana, F., 2018. Forest Fires in Europe, Middle East and North Africa 2017, Joint Research Center of the European Union, Luxembourg.

San-Miguel-Ayanz, J., Durrant, T., Boca, R., Maianti, P., Libertà, L., Oom, D., Branco, A., de Rigo, D., Suarez-Moreno, M., Ferrari, D., Roglia, E., Scionti, N., Broglia, M., Onida, M., T, Tistan, A. y Loffler, P., 2023. Forest Fires in Europe, Middle East and North Africa 2022, Joint Research Centre of the European Union, Luxembourg.

San-Miguel-Ayanz, J., Moreno, J.M. y Camia, A., 2013. Analysis of large fires in European Mediterranean landscapes: Lessons learned and perspectives. *Forest Ecology and Management*, 294: 11-22.

- Sandom, C., Faurby, S., Sandel, B. y Svenning, J.-C., 2014. Global late Quaternary megafauna extinctions linked to humans, not climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1787): 20133254.
- Sauquet, H., Ramírez-Barahona, S. y Magallón, S., 2022. What is the age of flowering plants? *Journal of Experimental Botany*, 73(12): 3840-3853.
- Schmidt, I.B. y Eloy, L., 2020. Fire regime in the Brazilian Savanna: Recent changes, policy and management. *Flora*, 268: 151613.
- Scholten, R.C., Jandt, R., Miller, E.A., Rogers, B.M. y Veraverbeke, S., 2021. Overwintering fires in boreal forests. *Nature*, 593(7859): 399-404.
- Schwilk, D.W., 2003. Flammability is a niche construction trait: canopy architecture affects fire intensity. *The American Naturalist*, 162(6): 725-733.
- Scott, A.C., 1989. Observations on the nature and origin of fusain. *International Journal of Coal Geology*, 12(1-4): 443-475.
- Scott, A.C., 2000. The Pre-Quaternary history of fire. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 164(1): 281-329.
- Scott, A.C., Bowman, D.M., Bond, W.J., Pyne, S.J. y Alexander, M.E., 2014. *Fire on Earth: An Introduction*. John Wiley & Sons, Chichester, U.K., 434 pp.
- Scott, A.C. y Glasspool, I.J., 2006. The diversification of Paleozoic fire systems and fluctuations in atmospheric oxygen concentration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(29): 10861-10865.
- Scott, A.C. y Jones, T.P., 1991. Fossil charcoal: a plant-fossil record preserved by fire. *Geology Today*, 7(6): 214-216.
- Ségalen, L., Lee-Thorp, J.A. y Cerling, T., 2007. Timing of C4 grass expansion across sub-Saharan Africa. *Journal of Human Evolution*, 53(5): 549-559.
- Senande-Rivera, M., Insua-Costa, D. y Miguez-Macho, G., 2022. Spatial and temporal expansion of global wildland fire activity in response to climate change. *Nature Communications*, 13(1): 1208.

Seneviratne, S.I., Donat, M.G., Pitman, A.J., Knutti, R. y Wilby, R.L., 2016. Allowable CO₂ emissions based on regional and impact-related climate targets. *Nature*, 529(7587): 477-483.

Silva Junior, C.H.L., Pessôa, A.C.M., Carvalho, N.S., Reis, J.B.C., Anderson, L.O. y Aragão, L.E.O.C., 2021. The Brazilian Amazon deforestation rate in 2020 is the greatest of the decade. *Nature Ecology & Evolution*, 5(2): 144-145.

Silvestro, D., Bacon, C.D., Ding, W., Zhang, Q., Donoghue, P.C., Antonelli, A. y Xing, Y., 2021. Fossil data support a pre-Cretaceous origin of flowering plants. *Nature Ecology & Evolution*, 5(4): 449-457.

Sizov, O., Ezhova, E., Tsymbarovich, P., Soromotin, A., Prihod'ko, N., Petäjä, T., Zilitinkevich, S., Kulmala, M., Bäck, J. y Köster, K., 2020. Fire and vegetation dynamics in north-west Siberia during the last 60 years based on high-resolution remote sensing. *Biogeosciences Discussions*, 2020: 1-34.

Slimak, L., Zanolli, C., Higham, T., Frouin, M., Schwenninger, J.-L., Arnold, L.J. et al., 2022. Modern human incursion into Neanderthal territories 54,000 years ago at Mandrin, France. *Science Advances*, 8(6): eabj9496.

Sloan, S., Locatelli, B., Wooster, M.J. y Gaveau, D.L.A., 2017. Fire activity in Borneo driven by industrial land conversion and drought during El Niño periods, 1982–2010. *Global Environmental Change*, 47: 95-109.

Smith, F.A., Doughty, C.E., Malhi, Y., Svenning, J.-C. y Terborgh, J., 2016. Megafauna in the Earth system. *Ecography*, 39(2): 99-108.

Son, R., Kim, H., Wang, S.-Y.S., Jeong, J.-H., Woo, S.-H., Jeong, J.-Y., Lee, B.-D., Kim, S.H., LaPlante, M. y Kwon, C.-G., 2021. Changes in fire weather climatology under 1.5° C and 2.0° C warming. *Environmental Research Letters*, 16(3): 034058.

Sousa, P.M., Trigo, R.M., Aizpurua, P., Nieto, R., Gimeno, L. y García-Herrera, R., 2011. Trends and extremes of drought indices throughout the 20th century in the Mediterranean. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 11(1): 33-51.

Sousa, P.M., Trigo, R.M., Pereira, M.G., Bedia, J. y Gutiérrez, J.M., 2015. Different approaches to model future burnt area in the Iberian Peninsula. *Agricultural and Forest Meteorology*, 202: 11-25.

Staden, J.V., Brown, N.A.C., Jäger, A.K. y Johnson, T.A., 2000. Smoke as a germination cue. *Plant Species Biology*, 15(2): 167-178.

Staver, A.C., Archibald, S. y Levin, S.A., 2011. The Global Extent and Determinants of Savanna and Forest as Alternative Biome States. *Science*, 334(6053): 230-232.

Steinthorsdottir, M., Coxall, H.K., de Boer, A.M., Huber, M., Barbolini, N., Bradshaw, C.D. et al., 2021. The Miocene: The Future of the Past. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 36(4): e2020PA004037.

Stringer, C., 2016. The origin and evolution of *Homo sapiens*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1698): 20150237.

Tang, W., Lloret, J., Weis, J., Perron, M.M.G., Basart, S., Li, Z., Sathyendranath, S., Jackson, T., Sanz Rodriguez, E., Proemse, B.C., Bowie, A.R., Schallenberg, C., Strutton, P.G., Matear, R. y Cassar, N., 2021. Widespread phytoplankton blooms triggered by 2019–2020 Australian wildfires. *Nature*, 597(7876): 370-375.

The Cenozoic CO₂ Proxy Integration Project Consortium, Hönisch, B., Royer, D.L., Breecker, D.O., Polissar, P.J., Bowen, G.J. et al., 2023. Toward a Cenozoic history of atmospheric CO₂. *Science*, 382(6675): eadi5177.

Tomshin, O. y Solovyev, V., 2022. Spatio-temporal patterns of wildfires in Siberia during 2001–2020. *Geocarto International*, 37(25): 7339-7357.

Tosca, M.G., Randerson, J.T. y Zender, C.S., 2013. Global impact of smoke aerosols from landscape fires on climate and the Hadley circulation. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 13(10): 5227-5241.

Turco, M., Rosa-Cánovas, J.J., Bedia, J., Jerez, S., Montávez, J.P., Llasat, M.C. y Provenzale, A., 2018. Exacerbated fires in Mediterranean Europe due to anthropogenic warming projected with non-stationary climate-fire models. *Nature Communications*, 9(1): 3821.

Úbeda, X. y Sarricolea, P., 2016. Wildfires in Chile: A review. *Global and Planetary Change*, 146: 152-161.

Uhl, C. y Kauffman, J.B., 1990. Deforestation, fire susceptibility, and potential tree responses to fire in the eastern Amazon. *Ecology*, 71(2): 437-449.

Uhl, D., Jasper, A. y Schweigert, G., 2012. Charcoal in the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Western and Central Europe—palaeoclimatic and palaeoenvironmental significance. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 92: 329-341.

Uhl, D., Spiekermann, R., Wuttke, M., Poschmann, M.J. y Jasper, A., 2022. Wildfires during the Paleogene (late Eocene–late Oligocene) of the Neuwied Basin (W-Germany). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 297: 104565.

Urbieto, I.R., Franquesa, M., Viedma, O. y Moreno, J.M., 2019. Fire activity and burned forest lands decreased during the last three decades in Spain. *Annals of Forest Science*, 76: 1-13.

Vachula, R.S. y Cheung, A.H., 2021. Late Neogene surge in sedimentary charcoal fluxes partly due to preservation biases, not fire activity. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 567: 110273.

Vadrevu, K., Eaturu, A., Casadaban, E., Lasko, K., Schroeder, W., Biswas, S., Giglio, L. y Justice, C., 2022. Spatial variations in vegetation fires and emissions in South and Southeast Asia during COVID-19 and pre-pandemic. *Scientific Reports*, 12(1): 18233.

Vadrevu, K.P., Lasko, K., Giglio, L., Schroeder, W., Biswas, S. y Justice, C., 2019. Trends in Vegetation fires in South and Southeast Asian Countries. *Scientific Reports*, 9(1): 7422.

Vajda, V., McLoughlin, S., Mays, C., Frank, T.D., Fielding, C.R., Tevyaw, A., Lehsten, V., Bocking, M. y Nicoll, R.S., 2020. End-Permian (252 Mya) deforestation, wildfires and flooding—An ancient biotic crisis with lessons for the present. *Earth and Planetary Science Letters*, 529: 115875.

Van Der Werf, G.R., Randerson, J.T., Giglio, L., Van Leeuwen, T.T., Chen, Y., Rogers, B.M., Mu, M., Van Marle, M.J., Morton, D.C. y Collatz, G.J.,

2017a. Global fire emissions estimates during 1997–2016. *Earth System Science Data*, 9(2): 697-720.

van der Werf, G.R., Randerson, J.T., Giglio, L., van Leeuwen, T.T., Chen, Y., Rogers, B.M., Mu, M., van Marle, M.J.E., Morton, D.C., Collatz, G.J., Yokelson, R.J. y Kasibhatla, P.S., 2017b. Global fire emissions estimates during 1997–2016. *Earth System Science Data*, 9(2): 697-720.

van Mantgem, P. y Schwartz, M., 2003. Bark heat resistance of small trees in Californian mixed conifer forests: testing some model assumptions. *Forest Ecology and Management*, 178(3): 341-352.

van Marle, M.J.E., Kloster, S., Magi, B.I., Marlon, J.R., Daniau, A.L., Field, R.D., Arneth, A., Forrest, M., Hantson, S., Kehrwald, N.M., Knorr, W., Lasslop, G., Li, F., Mangeon, S., Yue, C., Kaiser, J.W. y van der Werf, G.R., 2017. Historic global biomass burning emissions for CMIP6 (BB4CMIP) based on merging satellite observations with proxies and fire models (1750–2015). *Geoscience Model Development*, 10(9): 3329-3357.

van Oldenborgh, G.J., Krikken, F., Lewis, S., Leach, N.J., Lehner, F., Saunders, K.R., van Weele, M., Haustein, K., Li, S., Wallom, D., Sparrow, S., Arrighi, J., Singh, R.K., van Aalst, M.K., Philip, S.Y., Vautard, R. y Otto, F.E.L., 2021. Attribution of the Australian bushfire risk to anthropogenic climate change. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 21(3): 941-960.

Vanni re, B., Colombaroli, D., Chapron, E., Leroux, A., Tinner, W. y Magny, M., 2008. Climate versus human-driven fire regimes in Mediterranean landscapes: the Holocene record of Lago dell'Accesa (Tuscany, Italy). *Quaternary Science Reviews*, 27(11-12): 1181-1196.

Vanni re, B., Power, M.J., Roberts, N., Tinner, W., Carri n, J., Magny, M., Bartlein, P., Colombaroli, D., Daniau, A.-L. y Finsinger, W., 2011. Circum-Mediterranean fire activity and climate changes during the mid-Holocene environmental transition (8500-2500 cal. BP). *The Holocene*, 21(1): 53-73.

V zquez, A. y Moreno, J.M., 1995. Patterns of fire occurrence across a climatic gradient and its relationship to meteorological variables in Spain. En: J.M. Moreno y W.C. Oechel (Eds.), *Global change and Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag New York, Inc., New York, Berlin, Heidelberg, pp. 408-434.

Vázquez, A. y Moreno, J.M., 1998. Patterns of lightning-, and people-caused fires in peninsular Spain. *International Journal of Wildland Fire*, 8(2): 103-115.

Vázquez de la Cueva, A., Quintana, J.R. y Cañellas, I., 2012. Fire activity projections in the SRES A2 and B2 climatic scenarios in peninsular Spain. *International Journal of Wildland Fire*, 21(6): 653-665.

Venäläinen, A., Korhonen, N., Hyvärinen, O., Koutsias, N., Xystrakis, F., Urbieto, I.R. y Moreno, J.M., 2014. Temporal variations and change in forest fire danger in Europe for 1960–2012. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 14(6): 1477-1490.

Viedma, O., Quesada, J., Torres, I., De Santis, A. y Moreno, J.M., 2015. Fire severity in a large fire in a *Pinus pinaster* forest is highly predictable from burning conditions, stand structure, and topography. *Ecosystems*, 18: 237-250.

Viedma, O., Silva, C.A. y Moreno, J.M., 2024. LadderFuelsR: Automated Tool for Vertical Fuel Continuity Analysis using Airborne Laser Scanning Data, [cran.-project.org](https://cran.r-project.org/web/packages/LadderFuelsR/index.html), <https://cran.r-project.org/web/packages/LadderFuelsR/index.html>.

Villmoare, B., Kimbel, W.H., Seyoum, C., Campisano, C.J., DiMaggio, E.N., Rowan, J., Braun, D.R., Arrowsmith, J.R. y Reed, K.E., 2015. Early Homo at 2.8 Ma from Ledi-Geraru, Afar, Ethiopia. *Science*, 347(6228): 1352-1355.

Vitali, R., Belcher, C.M., Kaplan, J.O. y Watson, A.J., 2022. Increased fire activity under high atmospheric oxygen concentrations is compatible with the presence of forests. *Nature Communications*, 13(1): 7285.

Vogel, J., Paton, E., Aich, V. y Bronstert, A., 2021. Increasing compound warm spells and droughts in the Mediterranean Basin. *Weather and Climate Extremes*, 32: 100312.

Ward, D., 2001. Chapter 3 - Combustion Chemistry and Smoke. En: E.A. Johnson y K. Miyanishi (Eds.), *Forest Fires*. Academic Press, San Diego, pp. 55-77.

Ward, D., Kloster, S., Mahowald, N., Rogers, B., Randerson, J. y Hess, P., 2012. The changing radiative forcing of fires: global model estimates for past, present and future. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 12(22): 10857-10886.

Ward, M., Tulloch, A.I.T., Radford, J.Q., Williams, B.A., Reside, A.E., Macdonald, S.L. et al., 2020. Impact of 2019–2020 mega-fires on Australian fauna habitat. *Nature Ecology & Evolution*, 4(10): 1321-1326.

Waters, M.T. y Nelson, D.C., 2023. Karrikin perception and signalling. *The New Phytologist*, 237(5): 1525-1541.

Westerling, A.L., 2016. Increasing western US forest wildfire activity: sensitivity to changes in the timing of spring. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1696): 20150178.

Whitlock, C., Higuera, P.E., McWethy, D.B. y Briles, C.E., 2010. Paleocological perspectives on fire ecology: revisiting the fire-regime concept. *The Open Ecology Journal*, 3(1): 6-23.

Whitman, E., Parks, S.A., Holsinger, L.M. y Parisien, M.-A., 2022. Climate-induced fire regime amplification in Alberta, Canada. *Environmental Research Letters*, 17(5): 055003.

Williams, A.P., Abatzoglou, J.T., Gershunov, A., Guzman-Morales, J., Bishop, D.A., Balch, J.K. y Lettenmaier, D.P., 2019. Observed Impacts of Anthropogenic Climate Change on Wildfire in California. *Earth's Future*, 7(8): 892-910.

Wooster, M.J., Perry, G.L.W. y Zoumas, A., 2012. Fire, drought and El Niño relationships on Borneo (Southeast Asia) in the pre-MODIS era (1980–2000). *Biogeosciences*, 9(1): 317-340.

Wrangham, R., 2009. *Catching fire: how cooking made us human*. Basic Books, London, 320 pp.

Wu, C., Sitch, S., Huntingford, C., Mercado, L.M., Venevsky, S., Lasslop, G., Archibald, S. y Staver, A.C., 2022. Reduced global fire activity due to human demography slows global warming by enhanced land carbon uptake. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119(20): e2101186119.

Wu, C., Venevsky, S., Sitch, S., Mercado, L.M., Huntingford, C. y Staver, A.C., 2021. Historical and future global burned area with changing climate and human demography. *One Earth*, 4(4): 517-530.

Wu, M., Knorr, W., Thonicke, K., Schurgers, G., Camia, A. y Arneth, A., 2015. Sensitivity of burned area in Europe to climate change, atmospheric CO₂ levels, and demography: A comparison of two fire-vegetation models. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 120(11): 2256-2272.

Wyse, S.V. y Dickie, J.B., 2018. Ecological correlates of seed dormancy differ among dormancy types: a case study in the legumes. *The New Phytologist*, 217(2): 477-479.

Xu, L., Zhu, Q., Riley, W.J., Chen, Y., Wang, H., Ma, P.-L. y Randerson, J.T., 2021. The Influence of Fire Aerosols on Surface Climate and Gross Primary Production in the Energy Exascale Earth System Model (E3SM). *Journal of Climate*, 34(17): 7219-7238.

Xu, W., Scholten, R.C., Hessilt, T.D., Liu, Y. y Veraverbeke, S., 2022. Overwintering fires rising in eastern Siberia. *Environmental Research Letters*, 17(4): 045005.

Young, S.M., Benyshek, D.C. y Lienard, P., 2012. The conspicuous absence of placenta consumption in human postpartum females: the fire hypothesis. *Ecology of Food and Nutrition*, 51(3): 198-217.

Yue, X. y Unger, N., 2018. Fire air pollution reduces global terrestrial productivity. *Nature Communications*, 9(1): 5413.

Zedler, P.H., Gautier, C.R. y McMaster, G.S., 1983. Vegetation Change in Response to Extreme Events: The Effect of a Short Interval between Fires in California Chaparral and Coastal Scrub. *Ecology*, 64(4): 809-818.

Zirondi, H.L., Ooi, M.K.J. y Fidelis, A., 2021. Fire-triggered flowering is the dominant post-fire strategy in a tropical savanna. *Journal of Vegetation Science*, 32(2): e12995.

Zhang, Z., Lv, D., Lu, M., Yu, Z., Gao, Y., Wang, T., Gao, J. y Wang, C., 2023. Wildfire activity driven by the 405-kyr orbital climate cycles in the Middle Jurassic. *Global and Planetary Change*, 222: 104069.

Zheng, B., Ciais, P., Chevallier, F., Chuvieco, E., Chen, Y. y Yang, H., 2021. Increasing forest fire emissions despite the decline in global burned area. *Science Advances*, 7(39): eabh2646.

Zittis, G., 2018. Observed rainfall trends and precipitation uncertainty in the vicinity of the Mediterranean, Middle East and North Africa. *Theoretical and Applied Climatology*, 134(3): 1207-1230.

Zubkova, M., Boschetti, L., Abatzoglou, J.T. y Giglio, L., 2019. Changes in Fire Activity in Africa from 2002 to 2016 and Their Potential Drivers. *Geophysical Research Letters*, 46(13): 7643-7653.

**CONTESTACIÓN
DEL
EXCMO. SR. D. FRANCISCO GARCÍA NOVO**

FUEGOS Y EXTINCIONES

Excmo. Presidente de la Academia,
Excma. Secretaria General,
Excmo. Presidente de la Sección de Naturales,
Excmas. Académicas y Académicos,
Excmo. Profesor José Manuel Moreno,
Señoras y Señores:

La Real Academia me concede el honor de participar en este acto de Recepción, dando réplica al discurso pronunciado por el Académico que ingresa, Prof. José Manuel Moreno, titulado El fuego en el sistema Tierra, que Vds. han tenido el placer de escuchar.

La respuesta me ofrece la oportunidad de comentar las ideas expuestas y, asimismo, darles a conocer la personalidad del nuevo académico. Qué ha realizado, dónde ha trabajado, cuáles han sido sus resultados sobresalientes; en resumen, quién es el científico que en esta sesión se incorpora a la Academia de Ciencias.

En primer lugar, dedicaré unos minutos a subrayar el papel ecológico del fuego en la biosfera.

Los medios nos brindan con frecuencia imágenes de bosques y matorrales en llamas, episodios que pueden alcanzar millones de hectáreas, causando una enorme devastación. En Canadá en 2023, se quemaron 18,5 M hectáreas y en Portugal se elevaron a 58.000 ha, registrando 66 fallecidos en 2017. En España, durante el intervalo de grandes fuegos forestales los años 1978, 1985, 1988 y 1994 se excedieron las 400.000 ha anuales, alcanzando en 1985 las 484.000 ha. Mundialmente se han quemado en la década 2015-2020, un promedio de diez millones de hectáreas al año, cifra que el Cambio climático en curso, parece ir elevando.

Se trata de un fenómeno extendido a muchas regiones, causado, como nos ha recordado el nuevo académico, por la yuxtaposición de procesos naturales e intervención humana. Los rayos son un agente habitual de producción de incendios en especial cuando se disocian de la lluvia, como en las tormentas secas. Además, los fuegos también surgen espontáneamente en acumulaciones de materia orgánica en descomposición. Y también hay

fuegos no orgánicos (como la combustión de depósitos de azufre en los cráteres volcánicos), que han antecedido a la biosfera en el planeta. Los meteoritos pueden ser causa de incendio local o regional. El meteorito de Chicxulub en el Yucatán, hace 66,5 Ma, originó incendios globales de gran extensión y cambios climáticos intensos causando un episodio masivo de extinción.

Aunque la vegetación de climas muy fríos, tropicales húmedos o peráridos no sufre incendios, su presencia en el resto de los climas, señala al fuego como uno de los grandes procesos naturales de los continentes y un motor evolutivo destacado.

El fuego produce la destrucción de los órganos aéreos de las plantas y de las poblaciones animales locales. En paralelo, tiene lugar un tratamiento térmico de los órganos expuestos, que puede inducir procesos fisiológicos o procesos mecánicos y dispersión. Los fuegos intensos del vuelo, originan saltos del frente que inician nuevos núcleos de incendio en la periferia, a distancias de decenas de metros. En laderas pendientes, los torbellinos y las grandes llamaradas que se elevan por corrientes convectivas, se deslizan ladera arriba desplazando el frente con gran rapidez. Excepcionalmente se han observado aves y mamíferos, con plumaje o pelo en llamas, que trasladan el fuego a nuevos puntos, donde al cabo, mueren.

El suelo trasmite muy mal el calor, por ello la fauna edáfica y los animales que viven en galerías o madrigueras, no sufren impacto directo del incendio, ni tampoco sus puestas enterradas. Los hormigueros y los termiteros de suelo soportan los incendios y se benefician de los restos disponibles.

Entre los efectos mecánicos del fuego puede mencionarse la apertura de frutos (como las piñas, las pequeñas piñas de secuoya y los frutos del eucalipto blanco (*Eucalyptus globulus* Labill.)). Entre los efectos fisiológicos destaca la rotura de la dormancia de semillas duras y de las yemas protegidas bajo la epidermis y la corteza o en los lignotúber, un tronco corto, cercano a la superficie del suelo, o de rizomas, tubérculos y otros órganos de almacén subterráneos.

En los matorrales suelen distinguirse dos “síndromes”, las especies rebrotadoras y las especies semilladoras. Tras el fuego, las yemas caulinares que inician su desarrollo en las especies rebrotadoras. El lignotúber resulta menos afectado por las llamas que el vuelo, y pasado el incendio permite el desarrollo de yemas dormantes que reconstruirán la trama aérea perdida. El

resultado suele ser una copa formada por varias ramas que se entrelazan con otros ejemplares y originan una vegetación intrincada, con aspecto de matorral, aunque alcancen porte arbóreo. *Eucalyptus* y *Melaleuca*, son géneros donde muchas especies poseen lignotúber y copa intrincada, en formaciones que se denominan “mallee” en Australia y Nueva Zelanda

Las especies semilladoras no rebrotan. Sus semillas, a veces estimuladas por el episodio térmico, quedan disponibles para germinar, si la humedad del suelo lo permite. No es raro que la especie posea semillas duras, estimulables y yemas protegidas que broten tras el fuego. La memoria del Prof. Moreno, describe en detalle algunos de los procesos fisiológicos y moleculares implicados.

Brotos y plántulas se verán favorecidos por la liberación de nutrientes desde las cenizas depositadas y por la reducción temporal de insectos y otros consumidores. En ambas estrategias, las especies desarrollan un salto temporal para asentarse en la comunidad emergente tras el fuego. Brotos y plántulas competirán por el espacio y por la luz, aportando al sistema su productividad neta.

Tras el episodio de incendio tiene lugar una sucesión secundaria con predominio de rebrotadoras que cederán la dominancia a semilladoras produciéndose un incremento de la diversidad vegetal del ecosistema.

Este modelo simple se enriquece con la presencia de especies resistentes al incendio porque los troncos están recubiertos por una corteza que arde con dificultad. Son ejemplo el corcho de alcornoques y especies de eucalipto, los fresnos viejos y las cortezas fibrosas de las secoyas o los baobabs con enormes cortezas de hasta 60 cm de grosor. El quebracho blanco (*Aspidosperma*), las araucarias (*Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, *A. angustifolia* (Bertol) Kutze., de corteza muy gruesa), la palmera yatay (*Butia yatay* Becc.) son otros ejemplos de especies resistentes al fuego.

Las respuestas ecológicas a la presencia de incendios pueden ser pasivas, como las mencionadas, reduciendo los efectos en el individuo o proactivas, respondiendo a la onda térmica o al pulso desorganizador del vuelo, que ha reducido mucho la cobertura y aumenta la radiación a nivel de suelo. Por ejemplo, muchas especies de *Protea* y *Banksia* cuyas semillas no germinan salvo que sufran los efectos de un fuego. *Pinus strobus* L., que mantiene las piñas cerradas en la copa por muchos años, pero tras un incendio se abren y dispersan los piñones; *Pinus contorta* Bol. que produce dos pobla-

ciones de piñas, las de apertura a la madurez y las de comportamiento serotino que se abren tras el fuego. *Eucalyptus globulus* tiene una estrategia comparable, liberando lluvias de semillas meses después del fuego.

Pinus canariensis C. Sm ex DC. brota tras el incendio por la parte baja del tronco, creando un nivel de ramas bajas, rasgo inusual en el género *Pinus* que suelen presentar como defensa a los incendios, la pérdida de ramas bajas, conservando una copa alta. Los bambúes tienen tallos de superficies lisas que arden con dificultad y muchas especies son potentes cundidoras, de modo que resisten el incendio y recolonizan el espacio despejado por el fuego, creando rodales de bambú que pueden ser monoespecíficos.

Existen por otra parte, especies pirófitas, que facilitan el fuego, como la jara pringosa (*Cistus ladanifer*) a la que el nuevo académico ha dedicado varias publicaciones. Sus hojas arden con gran facilidad y transmiten el fuego hasta la parte superior de la copa. El individuo muere, pero también los ejemplares leñosos cercanos, dejando un vacío que las plántulas de jara recolonizan con rapidez. Con limitaciones, podría decirse que el fuego y la jara establecen una realimentación positiva.

Las secoyas presentan respuestas complejas a modo de secuencias temporales: las semillas, muy abundantes, son heliófilas y no germinan bajo el dosel arbóreo, pero sí tras un incendio, colonizando el suelo descubierto. Las especies competidoras de *Abies*, *Arbutus*, *Pseudotsuga*, eliminan a las jóvenes secoyas, salvo que se produzca un incendio, que resistirán mejor que sus competidoras gracias a la corteza fibrosa y su buena regeneración de las escaras en el tronco. Al ganar porte gracias a su rápido crecimiento (desde 4 a 10 años crecen cerca de 1,80 m anualmente), las secoyas pierden las ramas bajas y soportarán incendios más intensos, alcanzando edades milenarias. La lluvia de semillas está facilitada porque los conos se abren con el aire caliente que se eleva del suelo incendiado. Y por el ataque de un pequeño coleóptero cerambícido, *Phymatodes nitidus* Le Conte, que hace la puesta en los conos, que las larvas perforan, facilitando la apertura y liberación de las semillas.

El escarabajo consume también otras coníferas, pero ayuda a dispersar las semillas, tarea a la que contribuyen nuevas especies de coleópteros, ardillas y otros consumidores que forman parte del ecosistema de las secoyas. Una trama causal combinando la resistencia al fuego, apertura de conos y liberación de semillas con germinación en medio despejado, en el marco de un régimen de incendios con un clima local de nieblas y elevada preci-

pitación. La extrema longevidad de los individuos y baja tasa de renovación de la población, representan un freno evolutivo, favorable a conservar los caracteres y asociaciones presentes, pero lento en incorporar nuevos bucles regulatorios.

La pequeña extensión actual de las secuoyas sugiere que se trata de una combinación excepcional y precaria. De hecho, se encuentra polen de secuoyas en Asia y en Europa, donde se han extinguido, aunque su empleo en jardinería muestra que sería posible la supervivencia en muchos climas templados .

La resistencia a los incendios es un proceso ecológico de naturaleza demográfica, como la resistencia a otros agentes destructores que aumentan la mortandad en la población. La sequía, las temperaturas extremas cálidas y frías, y los episodios de predación por herbívoros, o los ataques de hongos y otros patógenos, representan contingencias que comprometen la población; en consecuencia, algunas respuestas a los agentes están asociadas. Los órganos de almacén semienterrados o la existencia de órganos crasos, pueden facilitar la supervivencia individual en periodos de sequía y también confieren resistencia a los incendios. La selección de estos caracteres puede verse favorecida por regímenes de sequía o de mayor frecuencia de incendio seleccionando los individuos, por ejemplo, con órganos subterráneos de almacén y con yemas protegidas.

La presencia de mecanismos de resistencia en especies de áreas biogeográficas tan alejadas como las mencionadas, evidencia un múltiple proceso evolutivo en la biosfera que la memoria del Prof. Moreno documenta muy bien, mostrando para los grandes grupos de familias vegetales el periodo cuando adquirieron los mecanismos de resistencia al fuego: resistencia o recuperación demográfica y dispersión.

Nuestro análisis ecológico sigue siendo pobre, centrado en especies aisladas. Pero casi todas viven gracias al mutualismo, a relaciones favorables con otras especies, en particular microorganismos, de los que conocemos apenas indicios. Las especies, gracias a su genoma, son capaces de aprovechar algunos recursos del medio y entrar en bucles mutualistas con otras especies. El establecimiento de un bucle positivo depende de la presencia de otras especies asociables y de un medio favorable en composición, funcionamiento y fluctuaciones. Los ecosistemas se organizan en redes mutualistas, parcialmente anidadas, que se comportan como mecanismo regulador, con algunas especies-clave que lo condicionan. Si el incendio elimina las poblaciones de

especie clave, el ecosistema emergente puede ser diferente, sustituyéndose incluso el tipo de formación, por ejemplo, bosque por matorral, matorral por pastizal, perennes por anuales, formación cerrada por abierta.

El fuego se comporta como una prueba de resistencia de la estructura ecológica alcanzada, validando su capacidad de reconstrucción. Cuando se quema el "tangled bank"⁶ de Darwin la regeneración puede tomar más de una ruta alternativa. El gran teorema de la Vida es la continuidad, *omne vivum ex vivo*, como la formuló Francesco Redi (1626-99). Los avatares de la Vida, sólo comenzamos a sospecharlos. La convulsa historia de nuestro planeta nos oculta los capítulos menores, porque como una ingente máquina geológica, mezcla y destruye las formaciones previas reciclando sus materiales y borrando las evidencias.

La crisis de la biosfera asociada al meteorito de Chicxulub

Cuando la investigación identifica un hecho geológico singular, los paleontólogos lo asignan como causa de los eventos coetáneos. La extinción K/Pg de los reptiles no aviaarios fue identificada en Italia por (Alvarez et al., 1980) por su elevado contenido en iridio, con la caída del meteorito de Chicxulub en el Yucatán hace 66,5 Ma. Jan Smit estudiando los foraminíferos de los depósitos de Caravaca, Murcia, descubrió la "capa negra", rica igualmente en iridio y osmio, evidencia del mismo fenómeno (Smit y Hertogen, 1980). Las secuelas del impacto se han localizado por todos los continentes con la presencia de una capa detrítica rica en iridio y osmio, elementos muy escasos en el planeta. Schulte et al. (2010) han reevaluado la presencia de esférulas de vidrio y la precipitación de calcita, el pico de Iridio y otros materiales causados por la caída del meteorito y las extinciones oceánicas generalizadas. La Académica Laia Alegret, es uno de los coautores del estudio.

⁶ Charles Darwin finaliza *On The Origin of Species* (1859) con una reflexión sobre los márgenes fluviales: It is interesting to contemplate a tangled bank, clothed with many plants of many kinds, with birds singing on the bushes, with various insects flitting about, and with worms crawling through the damp earth, and to reflect that these elaborately constructed forms, so different from each other, and dependent on each other in so complex a manner, have all been produced by laws acting around us. ...There is grandeur in this view of life, with its several powers, having been originally breathed by the Creator into a few forms or into one; and that, whilst this planet has gone cycling on according to the fixed law of gravity, from so simple a beginning endless forms most beautiful and most wonderful have been, and are being, evolved.

La magnitud de la perturbación, que se identifica en localizaciones tan separadas entre sí y alejadas del Yucatán, muestra la escala de la perturbación global sobre la biosfera.

El impacto liberó gran cantidad de energía que hizo desaparecer el cuerpo celeste impactante y debió causar una larga secuela de incendios. La falta de productividad de la vegetación que no había ardido, debida a que la atmósfera oscurecida por humo y polvo, que apantallaba la luz solar, debió causar el colapso trófico de los ecosistemas terrestres. Y, en consecuencia, las extinciones de grandes reptiles herbívoros y carnívoros y de los pteranodontes, voladores. En el océano, la desaparición del fitoplancton anuló la productividad primaria y desorganizó las redes tróficas causando la extinción de los grandes reptiles marinos (ictiosaurios, mosasaurios) y de los ammonites. En los fondos marinos se evidencia la caída de productividad y de fijación de CO₂ en un evento puntual, asociado al meteorito, pero concurrente con otras perturbaciones de la biosfera.

En el Decán (India), se producen masivas erupciones entre 60 y 68 Ma atrás, con una fase paroxística hacia 66 Ma. Depositaron una formación eruptiva de unos 500.000 km² y 2000 m de espesor. En superficie se presenta como colinas escalonadas conocidas por trap, donde las coladas de basalto al alterarse, originan un paisaje en escalones. El enorme volumen efusivo estuvo acompañado de la desgasificación del magma aportando óxidos de azufre, nitrógeno, carbono y vapor de agua. El meteorito de Yucatán y la formación de los traps del Decán afectaron gravemente a la atmósfera y causaron incendios en gran parte de los ecosistemas terrestres.

Un tercer evento superpuesto en el tiempo ha sido el cráter submarino de Shiva, una formación junto a la costa W de la península Indostánica, que data igualmente de unos 66 Maños. Si se trata de un edificio volcánico, ha sido coetáneo con la formación de los traps. Pero si es la secuela al impacto de un meteorito, sus efectos se superpondrían a los del Chicxulub. Otra depresión circular en el Mar del N frente a Yorkshire, denominada cráter de Silverpit, se ha formado igualmente hace unos 66-68 Maños y pudo ser originado por la caída de un bólido, con sus secuelas de violentos maremotos y contaminación atmosférica. Otro probable meteorito, en torno a los 66 Ma ha dejado su evidencia en Nadir, en el Golfo de Guinea.

La presencia de gases y cenizas en la atmósfera planetaria, causada por cada episodio efusivo, e impacto, sugiere crisis de la biosfera diferentes en cada área geográfica, que se trasladaba, emergía o desaparecía en el océano

siguiendo la dinámica de placas litosféricas. El clima terrestre, dependiente de la radiación superficial y de los patrones oceánicos de corrientes, debió jugar un papel evolutivo de primer orden.

Desde el análisis ecológico, es difícil identificar cuáles de los procesos catastróficos enumerados y dónde causaron las extinciones observadas en continentes y océanos. Igualmente establecer las presiones evolutivas que indujeron los mecanismos de resistencia al fuego que hemos comentado más arriba, resulta problemático.

Extinciones y creación de nuevas especies tuvieron lugar en torno al K/Pg, pero con diferentes intensidades. Cambios bruscos (bóvidos, erupciones, ascenso marino, oscurecimiento atmosférico), causaron extinciones, como procesos rápidos separados entre sí. La creación de especies es mucho más lenta, y depende de periodos estables de clima y de la aparición/desaparición de barreras reproductivas capaces de aislar poblaciones. Un modelo en dientes de sierra, con pérdidas bruscas y ascensos pausados en la diversidad regional o global debió regir en el final de Cretácico e inicio del Paleógeno.

Las secuelas ecológicas y evolutivas han sido ingentes. La desaparición de los grandes reptiles terrestres y marinos, y de los mamíferos mesozoicos del maastrichtiense como el *Patagomaia chainko* (Chimento et al., 2024), fue seguida por la expansión de los mamíferos, aves y grupos de peces. Los mamíferos iniciales supervivientes del episodio crítico eran de tamaño pequeño y dieta omnívora. Durante el terciario aumentarán de tamaño y se diversificarán hacia nichos tróficos variados (Sanz, 2023). Sucede a la par en los continentes la diversificación de la vegetación con regresión de los helechos a favor de bosques de coníferas y antofitas y una rápida diversificación floral y de frutos y semillas. La variedad de plantas a su vez induce la expansión de los mamíferos herbívoros y de insectos consumidores y polinizadores, renovando la biosfera.

Son “ecos evolutivos” de las extinciones y generación de grupos al comienzo de Paleógeno. La crisis salina del Mesiniense (Mioceno superior) que induce la desecación del Mediterráneo, o las glaciaciones pleistocenas, han reiterado episodios de extinciones y secuelas de diversificación evolutiva, hasta el presente.

Para la biosfera, la activa presencia humana desde el Holoceno reitera el proceso, con una intensidad renovada, en las introducciones que causamos por el transporte y la implantación humana en nuevas áreas.

Fuego y gestión natural

El papel desorganizador del fuego en la vegetación es algo comparable al de una plaga de langosta. Los acrídidos consumen las hojas y tallos jóvenes de casi todas las especies, y dejan el suelo abonado con sus fecas, en un pulso intenso y breve (1-2 días). Tras la marcha de las langostas brotan hojas y nuevos tallos, recuperándose progresivamente la cubierta vegetal. Para los cultivos, el resultado es desastroso porque las langostas consumen la totalidad de la cosecha y provocan hambrunas.

Sin embargo, los incendios inducidos como un modo de gestión han aplicado el fuego como herramienta cultural. En primer lugar, la tala y quema, talando el bosque e incendiando los restos una vez secos, para crear suelo cultivable despejado. La radiación solar alcanza el suelo y beneficia al cultivo con las cenizas y restos vegetales que han quedado en la superficie.

A escala más reducida, el fuego prescrito de los matorrales induce un rebrote que el ganado puede consumir. Es práctica milenaria que favorece la erosión superficial, la desaparición de los horizontes superiores del suelo y la regresión de las especies sensibles al fuego (Trabaud y Lepart, 1980).

Una variante es la roza, que elimina manualmente la cubierta leñosa, que puede quemarse localmente para beneficiar su ceniza. Tras el descuaje, se labra y se siembra, obteniendo 1-3 cosechas, dejando después el aprovechamiento a diente del ganado que redilea, consume herbáceas, deposita fecas y controla la sucesión secundaria que conduce la parcela a un pastizal con matorral y (las más veces) arbolado disperso. Encinas, alcornoques, acebuches, roble marojo, quejigo, almez, coscoja y pies de otras especies suelen estar presentes. Las dehesas del centro de España y los montados del centro de Portugal se han formado con este régimen selvícola-agrario-ganadero a una escala secular y con frecuente presencia del fuego prescrito (Reyes y Casal, 2008).

Clima, suelo y presencia de especies aprovechables modifican los rasgos de estas prácticas que, si son muy extensas y sobre plazos largos, desembocan en cambios profundos de la vegetación. Un caso avanzado es la sustitución de vegetación original por otra de baja diversidad que responde con precisión al ciclo de cultivo.

Puede persistir una fauna vertebrada conservada, sirviendo tradicionalmente como cazadero. Doñana y el vecino Coto del Rey, gestionadas con fuego prescrito, son un ejemplo donde el bosque antiguo ha desaparecido dando

paso a un matorral suficiente para la ganadería, apropiado para la montería y, actualmente, para la conservación (García Novo y Marín Cabrera, 2006).

Entre los efectos del fuego prescrito (Aguado, 2018) , destaca el consumo de la materia orgánica del suelo, que reduce su capacidad de campo, de cambio y las condiciones de germinación, reduciendo también la abundancia de especies descomponedoras. Los suelos esqueletizados soportan menos diversidad de plantas e insectos, y favorecen la erosión superficial. Los bosques pueden ser sustituidos por matorral de mancha y este por matorral de pequeño porte como las garrigas y tomillares. Algunas especies con facilidad para la dispersión invaden las áreas incendiadas y pueden persistir durante la regeneración, comportándose como invasoras. Algunos ejemplos son *Epilobium angustifolium* Lam. (= *Chamaerion angustifolium* (L.) Scop.), *Conyza canadensis* L. Conquist, *Aster squamatus* Hieron, *Cortaderia selloana*, Asch. & Graeb., *Helichrysum foetidum* Moench o *Oenothera glazioviana* Micheli. Pueden también expandirse especies arbóreas de los géneros *Acacia* o *Eucalyptus*, entre otras (Reyes y Casal, 2008).

En la cuenca mediterránea, el mosaico de vegetación seminatural actual, abunda en los estadios avanzados del tratamiento secular con fuego prescrito, cultivo en hojas y ganadería extensiva. En el arbolado, con baja diversidad de especies, predominan las de fruto comestible, un rasgo que (González Bernáldez, 1981) interpretaba como resultado secular de gestión, combinando fuego, roza e implantación de especies frutales.

Las plantaciones forestales con especies de fruto como la encina o el castaño, mixtas de fruto y madera o corcho como el piñonero y el alcornoque, aprovechamiento maderero y resinero, como el pino resinero, maderero como el albar, o el insignis, entre otras especies, produce vegetaciones de diversidad baja, que no conjuran el riesgo de incendio. Manteniendo densidades altas para favorecer la producción, se corre el riesgo de sufrir incendios fáciles de propagar y difíciles de controlar, además de un interés conservacionista moderado.

Las repoblaciones mixtas, las labores selvícolas (cortafuegos, repoblación en fajas, protección frente a la erosión, corrección de torrentes, apertura de pistas) mejoran la diversidad en la repoblación y facilitan las labores de gestión y lucha contra el incendio. Y crean un paisaje forestal ameno y de mayor valor proteccionista. A nivel de cuenca hidrográfica, los bosques consumen más agua que el matorral, reduciendo la recarga de los acuíferos y la descarga a la red hidrográfica. Tratándose de plantaciones extensas de

la misma especie, un incendio con propagación favorable puede convertirse en un riesgo imposible de conjurar. El incendio del Abalarío de 2017, junto a Doñana (García Novo et al., 2018), con sus casi 10.340 ha de pinares de piñonero, resultó imposible de controlar durante casi una semana.

La renovación de la gestión forestal con sustitución de especies, predominio de plantaciones mixtas, control de necromasa acumulada, incluyendo el fuego prescrito, se impone como un giro inmediato a la gestión convencional (Pausas, 2018). Los incendios no son una catástrofe natural impredecible; son procesos habituales en muchos tipos de vegetación que se pueden prevenir, limitar y recuperar con las herramientas técnicas disponibles (Moritz et al., 2014).

El cambio climático en curso amenaza con periodos de sequía mayores y temperaturas más altas. Dos procesos adversos para el mantenimiento de los bosques. La relevancia de los incendios en nuestra cultura ha sugerido a Stephen J. Pyne en 2021 la denominación de Piroceno para la presente era geológica (Pyne, 2021).

Las digresiones sobre los incendios como modeladores de la evolución biológica, tema elegido por el Profesor José Manuel Moreno para su Discurso de Recepción, deben ahora dar paso a la presentación del Científico que hoy ingresa en la Real Academia.

Un científico del fuego y el clima

En 1976 se incorpora el Prof. Moreno al Departamento de Botánica de la Facultad de Farmacia de la Universidad Complutense, que dirigía el Prof. Rivas Martínez, donde realizó su tesis doctoral. Posteriormente, el Prof. Moreno inicia una dilatada actividad internacional, gracias a una beca OTAN incorporándose al Department of Biology, de San Diego State University de California, donde permanece 3 años, hasta el 1998. Bajo la dirección de Walter C. Oechel, desarrolla un ambicioso programa de investigaciones sobre los impactos del fuego en la vegetación, una línea que no abandonará. En una publicación temprana, 1988, con Oechel, estudia la respuesta al fuego de dos matorrales californianos propios del chaparral: *Adenostoma fasciculatum* Hook & Arn y *Ceanothus gregii* A. Gray. Hasta 1994 publicarán 8 trabajos sobre los incendios del chaparral, intensidad, efectos del clima y respuesta diferencial de las especies a la intensidad del fuego y un volumen de síntesis *The Role of Fire in Mediterranean-Type Ecosystems*. Ecological Studies 107.

Para los ecólogos procedentes de España, la vegetación de California causa perplejidad: el matorral se comporta de modo parecido al peninsular, bajo un clima mediterráneo semejante. Sin embargo, el pastizal, se compone de una vegetación dominada por anuales, que es una versión simplificada de las dehesas y montados peninsulares. Algunas gramíneas han abandonado California y se consideran plagas en los pastizales norteamericanos, como el *Bromus rubens ssp madritensis* (L.) Bonnier and Layens. Otros géneros, abundantes en la península, como los tréboles, no han desplazado a las especies nativas americanas (Leiva et al., 1997).

En California, junto a su progreso científico, el Prof. Moreno da un giro a su vida, contrayendo matrimonio en Estados Unidos con la bióloga Carmen Fenoll que, más tarde, será catedrática de Biología molecular en plantas en la Universidad de Castilla la Mancha.

La actividad del Prof. Moreno le permite visitar otros centros y establecer relaciones personales con ecólogos norteamericanos. Participa en reuniones científicas en España y países europeos y en 1988 obtiene la plaza de Titular de Ecología en la U. Complutense, con el Prof. Díaz Pineda, donde permanecerá hasta 1997 cuando se traslada a la Universidad de Castilla la Mancha (creada en 1982) dirigiendo allí los estudios de Ciencias Ambientales. En colaboración con Oechel organiza en 1992 y 93 cuatro simposios en España, USA, Niza e Israel sobre temas de ecología y gestión de áreas incendiadas y su relación con el cambio climático.

El Prof. Moreno, ya se ha dado a conocer en la Ecología norteamericana y europea, y es invitado a reuniones, publicaciones conjuntas y participación en proyectos. Su interés por los incendios se amplía a la restauración de áreas incendiadas, manejo y prevención de fuegos y desde aquí a la gestión y conservación de los ecosistemas mediterráneos y los recursos naturales.

Su actividad gana intensidad colaborando con las administraciones española y europea para crear o dirigir grupos de trabajo. Vocal del Consejo Asesor del Instituto Europeo de Medio Ambiente del Centro Común de la Investigación Científica y Técnica, Comisión de las Comunidades Europeas, Ispra, Enero 1991-Nov. 1994; Acción Concertada sobre Ecosistemas Terrestres y el Global Change Research 1992-93, de la Comisión de las Comunidades Europeas,

Miembro del comité director del Programa Environment, Science and Society de la Fundación Europea de la Ciencia (1992-1993); Vocal de la Comisión Consultiva del Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo

(CEAM) para el Programa de Restauración de la Cubierta Vegetal de la Comunidad Valenciana. Diciembre, 1992-1995; Comité de planificación de TERI (Terrestrial Ecosystems Research Initiative) de la Comisión Europea, 1994; Miembro del Comité Español del Programa Internacional Geosfera-Biosfera. Marzo, 1993-1998; Vocal de la International Association for Mediterranean Ecology (ISOMED). Octubre 1994-1997; presidente del Comité Español del Programa Internacional Geosfera-Biosfera. Marzo, 1993-1997.

Vocal del Comité de Planificación en la Región Mediterránea del programa System Analysis for Research and Training in Global Change (START). Oct. 1993-Oct. 1996; Vocal de la International Association for Mediterranean Ecology (ISOMED). Octubre 1994-1997; forma parte del European Advisory Group on Framework Programme for Climate Change and Biodiversity (EAG), durante 2000-2002. En Mayo 2007 es miembro del Grupo de Expertos sobre Biodiversidad y Cambio Climático del Consejo de Europa.

El IPCC

El Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático, conocido por IPCC, es una organización intergubernamental creada en 1988 por la Organización Meteorológica Mundial (WHO) y el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA), teniendo su sede en Ginebra. Su importancia irá aumentando con el tiempo hasta convertirse en la organización del cambio climático, por excelencia.

El IPCC en su creación, asumió documentar el cambio climático con el más elevado concurso científico posible y difundir mundialmente sus avances mediante una colección de Informes. En primer lugar, fue necesario clarificar las fuentes de información existentes y validarlas, en segundo lugar, iniciar la construcción de modelos que permitieran identificar los motores del cambio y en tercer lugar, aplicar modelos numéricos que permitieran hacer predicciones sobre el clima por venir.

El primer informe apareció en 1990 y el sexto, último por ahora, en 2023. Las fuertes críticas iniciales, han dado paso al reconocimiento de la tarea. El Informe Especial sobre Calentamiento Global de 1,5 °C (SR15) ha sido publicado en 2023.

El IPCC por su valiosa actividad sobre el cambio climático, obtiene un singular reconocimiento con la concesión del Premio Nobel de la Paz en

2007 (junto al Vicepresidente de Estados Unidos Al Gore). Rajendra Pachauri, Presidente del IPCC, recibió personalmente el Nobel que hizo extensivo a su equipo.

Incorporado el Prof. Moreno al IPCC (Febrero 2003-Sept. 2008) en el IV Informe coordina el capítulo 12 - Europa, del informe del Grupo II Cambio Climático 2007: Impactos, adaptación y vulnerabilidad.

Desde 2008 a 2015 el Prof. Moreno será Vicepresidente del Grupo II, desarrollando entre otras tareas la Revisión del capítulo 4 Ecosistemas terrestres y acuícolas continentales del informe del Grupo II Cambio Climático 2014: Impactos, Adaptación y Vulnerabilidad del V Informe). 2009 a 2014, revisión del capítulo 9 – Estudios de Casos del Informe Especial: Gestión de los Riesgos de Fenómenos Meteorológicos Extremos y Desastres para Mejorar la Adaptación al Cambio Climático, de los Grupos I y II del IPCC, (2009-2012). Y revisiones del capítulo 3 – Energía Oceánica, del Informe Especial Fuentes de Energías Renovables y Mitificación del Cambio Climático del Grupo III del IPCC. Revisión del capítulo 4 – Land Degradation, del Informe especial: Climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems (IPCC), (2018-2019). Editor de Revisión del capítulo 13 – Europa, del Informe Impacts, Adaptation and Vulnerability, 2021,

Los compromisos con el IPCC no impidieron otras actividades del Prof. Moreno publicando numerosos trabajos relacionados con clima, vegetación e incendios y una presentación relevante ante la unión Europea: Climate Change, Wildland Fires and Biodiversity in Europe. A Report for The Council of Europe (Moreno, 2010). Durante 2014 y 2015 forma parte del Panel Asesor del Marco Regional para la Adaptación del Plan de Acción del Mediterráneo, de Naciones Unidas, en el United Nations Environmental Programme-Mediterranean Action Plan.

Rumbo a la sostenibilidad

El giro social hacia las energías renovables, la lucha contra la contaminación, protección de la biodiversidad y el buen uso de los recursos, ha representado un trascendente cambio cultural. Se inicia en los años 50 del pasado siglo y se refuerza durante la paz que sigue al ciclo de conflictos mundiales: 1914-18, 1941-45, y 1950-53 (Corea), Guerra Fría y otros. Las nuevas generaciones europeas y de los Estados Unidos disponen de medios

económicos y comodidades nunca disfrutadas. Las economías occidentales están favorecidas por un intervalo de intenso desarrollo, con incrementos del PIB en torno al 5% anual de 1955 a 1973, cuando la crisis del petróleo frena la economía mundial.

Algunos autores aciertan al publicar las disfunciones ambientales que la sociedad recibe con sorpresa, como Rachel Carson con *Silent Spring* (1962) (Carson, 1962), mostrando la pérdida de avifauna causada por el DDT. *Population, Resources, Environment. Issues in human ecology* de Paul y Anne Ehrlich (Ehrlich y Ehrlich, 1970), mostraba la interdependencia entre economía, recursos y población, alejando la Ecología humana de su origen antropológico. En la administración norteamericana se crea la EPA, Environmental Protection Agency (1970), Naciones Unidas crea el PNUMA Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente (1972) que Europa seguirá mucho más tarde con la EEA European Environment Agency, (1990).

La Ecología se hace un hueco en la enseñanza superior en España. Ramón Margalef es nombrado Catedrático de Ecología en la Universidad (Central) de Barcelona en 1963, donde impartirá además Limnología. Más tarde, en 1970, Fernando González Bernáldez será Catedrático en la Universidad de Sevilla y en 1976, Francisco Garcia Novo en la Universidad de Santiago de Compostela.

El Club de Roma con *The Limits to Growth* (1972) (Meadows et al., 1972), presenta una contabilidad mundial de recursos, proyectada al futuro. Enciende una alarma mundial que trae al primer plano el consumo de los recursos. James Lovelock en 1972 da otro paso proponiendo la hipótesis GAIA, destacando los bucles regulatorios de la biosfera y proponiendo que junto a océanos y atmósfera funciona como un superorganismo (Lovelock, 1979). Lynn Margulis (Clarke y Dutreuil, 2022) refina la idea desde el punto de vista evolutivo y GAIA ha tenido un amplio respaldo entre los ecologistas y los evocadores de una Madre Tierra, la Pacha Mama, que nos acoge. Ramón Margalef había situado a la ecología y la evolución en su contexto físico en 1968 en *Perspectives in ecological theory* (Margalef, 1968), que completará en 1980 con *La Biosfera, ente la termodinámica y el juego* (Margalef, 1980), explicando la regulación termodinámica de la vida en el marco planetario. Richard Dawkins en *The selfish gene* (Dawkins, 1976) y una década más tarde en *The blind watchmaker* (Dawkins, 1986) populariza los mecanismos evolutivos, en ausencia de diseño externo.

El inmunólogo y Premio Nobel de fisiología Macfarlane F. Burnet publica en 1970 *Dominant mammal. The biology of human destiny* (Burnet, 1972), describiendo la colisión humana con la biosfera.

El interés por la naturaleza favorece la creación de Parques Naturales, Parques Nacionales, Reservas y la protección de ecosistemas hasta entonces rechazados como los humedales (Convenio de Ramsar, 1971), con su fauna y paisaje. La vuelta a la naturaleza pone de moda los documentales y publicaciones naturalistas que constituyen un rasgo característico de la televisión, de la mano de magníficos divulgadores como Jacques Cousteau, David F. Attenborough y Félix Rodríguez de la Fuente.

La eclosión de iniciativas y publicaciones de los años 70 crean un clima mundial de interés ambiental convocándose La Conferencia de Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente Humano (CNUMAH) en Estocolmo, (junio de 1972). Los gobiernos responden creando organismos responsables y el medio ambiente toma carta de naturaleza; la propia expresión “medio ambiente” como traducción de environment, surge en la Conferencia y el concepto se hace popular.

Entre las iniciativas internacionales, destacan el Programa MAB (Man and Biosphere) de UNESCO (1970), el Plan Blue del Mediterráneo (Barcelona Convention, 1976), y ante la evolución del “agujero” de ozono antártico, se suscribirá más adelante el Protocolo de Montreal sobre el ozono atmosférico (1989).

Transcurridos 20 años desde Estocolmo, se convoca la Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo (CNUMAD), la ‘Cumbre para la Tierra’, en Río de Janeiro (junio de 1992) con asistencia de 179 países. Supuso la entrada en la agenda mundial de estos temas y la puesta de largo de las políticas del medio ambiente y desarrollo sostenible. En la Conferencia de Río se propuso, entre otros, el Convenio sobre la Diversidad Biológica que se aprueba en 1993, al que seguirán nuevos compromisos internacionales.

Como un anticipo de la Conferencia, se publica unos meses antes el Dictamen sobre Estrategias para el Desarrollo socioeconómico sostenible del Entorno de Doñana, coordinado por el sociólogo Manuel Castells (Comisión Internacional de Expertos del entorno de Doñana, 1992). El plan de Doñana identificaba a la protección como fundamento donde apoyar el desarrollo sostenible regional, que efectivamente tuvo lugar.

Entre las iniciativas posteriores importantes se deben destacar la Agenda del Desarrollo Sostenible (ONU, 2015) de la que surgirán los 17 Objetivos del Milenio y los planes 2030, como el Proyecto Europa 2030 (2010).

Retorno a la Ecología

El Prof. Moreno durante su etapa en el IPCC, prosigue su actividad científica, con énfasis en la ecología del fuego y su relación con el clima, como en *Rainfall patterns after fire differentially affect the recruitment of three Mediterranean shrubs* (Moreno et al., 2011), o ampliando su espectro de temas ecológicos como en *The stable isotope ecology of terrestrial plant succession* que publica con otros autores en 2011 (Resco et al., 2011), una técnica reciente en Ecología que permite fraccionar la respiración, la productividad o la utilización del agua.

Sus 197 publicaciones aparecen en revistas de temas ecológicos y ambientales como *Journal of Vegetation Science*, *Climatic Change*, *Soil Biology and Biochemistry*, *Ecosystems*, *Environmental and Experimental Botany*, *Environmental Research Letters*, *Science of the Total Environment*, *Ecology*, *International Journal of Biometeorology*, *Geoderma*, *Folia Geobotanica*, *Plant Biology*, *American Journal of Botany*, *New Phytologist*, *PLoS ONE*, *Fire Ecology*, *Global Change Biology*, entre otras.

Proyectos, reuniones científicas, cursos y dirección de trabajos en la sede toledana de la Universidad de Castilla la Mancha han sido sus tareas, sin perder contacto con las instituciones españolas, europeas y norteamericanas relacionadas con la Ecología. Por ejemplo: Moreno (2010). *Climate Change, Wildland Fires and Biodiversity in Europe. A Report for The Council of Europe*. Durante 2014 y 2015 forma parte del Panel Asesor del Marco Regional para la Adaptación del Plan de Acción del Mediterráneo, de Naciones Unidas, *United Nations Environmental Programme-Mediterranean Action Plan*. Vocal del Consejo Asesor del Instituto Europeo de Medio Ambiente del Centro Común de la Investigación Científica y Técnica, Comisión de las Comunidades Europeas, Ispra, Enero 1991-Nov. 1994. Vocal de la Comisión Consultiva del Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo (CEAM) para el Programa de Restauración de la Cubierta Vegetal de la Comunidad Valenciana. Diciembre, 1992-1995.

Hasta el presente el Prof. Moreno ha continuado publicando sobre el fuego y sus efectos en la vegetación del centro de España y comparando el com-

portamiento hispano con el de California, donde ha mantenido el seguimiento de sus parcelas experimentales de los años 80 del pasado siglo.

Tesis doctorales dirigidas, 12. Tramos de investigación evaluados positivamente por la Comisión Nacional para la Evaluación de la Investigación: 6. Su índice h de Scopus es de 38; y según Google Scholar de 54.

En Marzo de 2023 ha recibido el Premio Nacional de Medio Ambiente “Félix Rodríguez de la Fuente, de Conservación de la Naturaleza”, que otorga el Ministerio para la Transición Ecológica y el Reto Demográfico.

El futuro del fuego

En su Discurso, el Prof. Moreno trata otros dos temas que no he comentado: el efecto de los incendios en el balance radiativo planetario y las tendencias mundiales de los incendios y su desenvolvimiento futuro.

Hasta aquí, hemos reflexionado sobre el impacto ecológico de los incendios, pero los cambios inducidos en suelos y red de drenaje apenas han sido mencionados y tienen relevante efecto local. Los gases y las partículas que se incorporan a la atmósfera se añaden a las emisiones desde la superficie planetaria por procesos como evaporación, respiración, putrefacción, fotosíntesis, vulcanismo y actividades humanas y se convierten en un agente global.

Los incendios aportan la cuarta parte que los gases de combustión emitidos por los combustibles fósiles. No se les puede señalar como motores mayoritarios del cambio climático, pero sí, significativos. Cualitativamente, aportan compuestos nitrogenados y aerosoles, además de partículas en suspensión. La combustión de materia orgánica emite N_2 , actuando como proceso desnitrificante. Por su parte, el CO_2 emitido es, en parte, fijado por la vegetación secundaria que se desenvuelve tras el incendio. En este sentido la cantidad de CO_2 emitida tiene una baja vida media atmosférica y no contribuye al incremento de concentración, como lo hace el CO_2 de los combustibles fósiles.

Otro grupo de sustancias son los aerosoles y las partículas de carbón. El resultado varía con el tipo de molécula, causando efectos radiativos o cadenas de reacciones químicas, que afectan a la atmósfera en direcciones opuestas (calentamiento o enfriamiento). El hollín o carbón negro, tiende a elevar la temperatura del aire al absorber la radiación, reduciendo el albe-

do. Pero los espacios incendiados presentan albedo superior a la vegetación original, disminuyendo la temperatura, si bien los efectos son efímeros, desapareciendo con la sucesión tras el fuego.

Los penachos del incendio se extienden a gran distancia y siguen la dinámica de corrientes atmosféricas, atravesando los Estados Unidos de América o el Atlántico norte. Los grandes incendios del verano de 2023 en Canadá se hicieron sentir, por ejemplo, en Nueva York y alcanzaron Huelva. Los registros del Sistema Europeo de Información sobre Incendios Forestales (EFFIS) ofrecen datos actualizados. En ellos llama la atención la concurrencia de incendios en diferentes continentes convirtiendo a los fuegos en una perturbación común de la atmósfera.

Las tendencias globales de incendios muestran un descenso de la superficie anual incendiada, compatible con ejemplos de gran superficie y duración. Es presumible que decaigan los fuegos rurales de ciclo agrario, ganadería y rotura de tierras para cultivo, al desarrollarse una agricultura más tecnificada. La tendencia mundial a la restauración de ecosistemas y plantaciones de arbolado, reducirán los impactos accidentales de incendio. Por otra parte, la tendencia del cambio climático, con su mayor irregularidad que incluye sequías locales, intensas, y máximos crecientes de temperatura, favorece que los fuegos se desencadenen y se tornen más difíciles de combatir.

El Prof. Moreno en su Discurso deja constancia que el futuro de los incendios depende de los cambios climáticos y del uso del suelo que tengan lugar. El aumento de concentración de CO₂ atmosférico, favorece la fotosíntesis cuando la disponibilidad de agua y de nutrientes es adecuada, lo que implica acumulación de combustible y una discreta aceleración de la sucesión. Las variables relevantes serán otras relacionadas con el clima: temperatura y precipitación no tanto en sus promedios cuanto en sus valores extremos y secuencias. Los valores que se plantean como umbrales catastróficos del cambio, (incremento de 2°C en la temperatura global media) son preocupantes porque, hasta ahora, los incrementos recientes ciertamente menores, han venido asociados a irregularidad de temperatura y precipitación. Las sequías prolongadas facilitarán la aparición de incendios incluso en regiones donde habitualmente no se producen, lo que representa un cambio cualitativo en los regímenes de fuegos.

Podría decirse que un cambio climático más acusado, impondrá nuevos regímenes de incendios, pero los incendios no condicionarán la dirección ni intensidad del cambio.

Las emisiones de gases invernadero y el uso del suelo son los grandes motores del cambio atmosférico y, en general, de la biosfera. Y como reflexión final tomo un párrafo de las conclusiones del Discurso del Prof. Moreno: Urge cambiar el paradigma de gestión del fuego, incorporando su función ecológica a todos los niveles de la planificación forestal.

Una voz nueva en la Real Academia de Ciencias

Hoy hemos tenido ocasión de escuchar su síntesis científica sobre el papel del fuego en la evolución de la vegetación. Una voz nueva entra en la Academia, un ecólogo, que nos ayudará a interpretar el cambio climático y asesorar a las administraciones sobre las mejores políticas para conjurar la amenaza.

La Real Academia de Ciencias, fundada en 1847, reúne un conjunto excelente de científicos atentos a las novedades de su especialidad, a la marcha de la Ciencia y sensibles a la sociedad. Edita la Revista de Matemáticas (RACSAM) dedicada a los avances en la disciplina y la Revista General, dedicada a la alta divulgación. La Biblioteca reúne numerosas colecciones de revistas y un fondo histórico de calidad excepcional. En el panorama europeo, la Academia posee un número corto de académicos numerarios, 72, y otro mayor, 144, de académicos correspondientes. Entre los académicos actuales e históricos destacan 47 Premios Nobel.

Profesor Moreno, La Academia que hoy le recibe, es un ámbito singular constituido por brillantes colegas que dan a conocer los avances de sus campos y proponen nuevos temas que merecen ser presentados a la sociedad. No puede encontrar un científico ambiente más estimulante.

Le deseo una larga y fructífera actividad en la Real Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales que hoy lo recibe.

He dicho

BIBLIOGRAFÍA

Aguado, I., Martínez, S., Viana-Soto, A., Chuvieco, E. y Salas, J., 2018. Uso de series temporales de imágenes de satélite en el seguimiento de áreas incendiadas. En: García Novo, F., Casal, M. y Pausas, J.G. (Eds.), *Ecología de la regeneración de zonas incendiadas*. Academia de Ciencias Sociales y el Medio Ambiente de Andalucía, Junta de Andalucía, Sevilla, España, pp. 119-129.

Alvarez, L.W., Alvarez, W., Asaro, F. y Michel, H.V., 1980. Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, 208(4448): 1095-1108.

Burnet, F.M., 1972. *El mamífero dominante: la biología del destino humano*. Alianza Editorial, Madrid, España, 206 pp.

Carson, R., 1962. *Silent spring*. Houghton Mifflin Company, Boston, MS (USA), 368 pp.

Chimento, N.R., Agnolín, F.L., García-Marsà, J., Manabe, M., Tsuihiji, T. y Novas, F.E., 2024. A large therian mammal from the Late Cretaceous of South America. *Scientific Reports*, 14(1): 2854.

Clarke, B. y Dutreuil, S., (Eds.), 2022. *Writing Gaia: The Scientific Correspondence of James Lovelock and Lynn Margulis*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 472 pp.

Comisión Internacional de Expertos del Entorno de Doñana, 1992. *Dictamen sobre estrategias para el desarrollo socioeconómico sostenible del entorno de Doñana*, Consejería de Obras Públicas y Transportes, Junta de Andalucía, Sevilla, España, 123 pp.

Dawkins, R., 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, 224 pp.

Dawkins, R., 1986. *The blind watchmaker*. WW Norton and Company, New York, N.Y. (USA), 496 pp.

Ehrlich, P.R. y Ehrlich, A.H., 1970. *Population, resources, environment. Issues in human ecology*. W.H Freeman Company, San Francisco, CA (USA), 523 pp.

García Novo, F., Casal, M. y Pausas, J. (Eds.), 2018. Ecología de la regeneración de zonas incendiadas. Academia de Ciencias Sociales y el Medio Ambiente de Andalucía, Junta de Andalucía, Sevilla, España, 222 pp.

García Novo, F. y Marín Cabrera, C., 2006 Doñana: water and biosphere, UNESCO/Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España, 366 pp.

González Bernáldez, F., 1981 Ecología y paisaje. H Blume Ediciones, Madrid, España, 250 pp.

Leiva, M.J., Chapin III, F.S. y Ales, R.F., 1997. Differences in species composition and diversity among Mediterranean grasslands with different history – the case of California and Spain. *Ecography*, 20(2): 97-106.

Lovelock, J., 1979. GAIA. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom, 148 pp.

Margalef, R., 1968 Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago, IL (USA), 111 pp.

Margalef, R., 1980 La biosfera, entre la termodinámica y el juego. Ed. Omega, Barcelona, España, 236 pp.

Meadows, D.H., Meadows, D.L., Randers, J. y Behrens III, W.W., 1972. The limits to growth - A report to the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind. Universe Books, New York, N.Y. (USA), 205 pp.

Moreno, J.M., 2010. Climate Change, Wildland Fires and Biodiversity in Europe - A Report to the Council of Europe, The Council of Europe, Strasbourg, France, 60 pp.

Moreno, J.M., Zuazua, E., Pérez, B., Luna, B., Velasco, A. y Resco de Dios, V., 2011. Rainfall patterns after fire differentially affect the recruitment of three Mediterranean shrubs. *Biogeosciences*, 8(12): 3721-3732.

Moritz, M.A., Batllori, E., Bradstock, R.A., Gill, A.M., Handmer, J., Hessburg, P.F., Leonard, J., McCaffrey, S., Odion, D.C., Schoennagel, T. y Syphard, A.D., 2014. Learning to coexist with wildfire. *Nature*, 515(7525): 58-66.

Pausas, J.G., 2018. Incendios forestales, encrucijada natural y social. En: F. García Novo, M. Casal y J.G. Pausas (Eds.), *Ecología de la regeneración de zonas incendiadas*. Academia de Ciencias Sociales y del Medio Ambiente de Andalucía, pp. 9-14.

Pyne, S.J., 2021. *The Pyrocene*. University of California Press, Berkeley, 173 pp.

Resco, V., Ferrio, J.P., Carreira, J.A., Calvo, L., Casals, P., Ferrero-Serrano, Á., Marcos, E., Moreno, J.M., Ramírez, D.A., Sebastià, M.T., Valladares, F. y Williams, D.G., 2011. The stable isotope ecology of terrestrial plant succession. *Plant Ecology & Diversity*, 4(2-3): 117-130.

Reyes, O. y Casal, M., 2008. Regeneration models and plant regenerative types related to the intensity of fire in Atlantic shrubland and woodland species. *Journal of Vegetation Science*, 19(4): 575-583.

Sanz, J.L., 2023. *Dinosaurios y otros animales - Paleontología y su impacto en la cultura popular*. Editorial Crítica, Barcelona, España, 592 pp.

Schulte, P., Alegret, L., Arenillas, I., Arz, J.A., Barton, P.J., Bown, P.R. et al., 2010. The Chicxulub Asteroid Impact and Mass Extinction at the Cretaceous-Paleogene Boundary. *Science*, 327(5970): 1214-1218.

Smit, J. y Hertogen, J., 1980. An extraterrestrial event at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Nature*, 285(5762): 198-200.

Trabaud, L. y Lepar, J., 1980. Diversity and stability in garrigue ecosystems after fire. *Vegetatio*, 43(1): 49-57.