

# INCENDIOS FORESTALES EN EL PARQUE NACIONAL DE GARAJONAY: CONSECUENCIAS PARA LA FLORA Y FAUNA NATIVA

BRENT C. EMERSON<sup>1\*</sup>, JUANA MARÍA GONZÁLEZ MANCEBO<sup>2\*</sup>,  
MARCELINO J. DEL-ARCO-AGUILAR<sup>2</sup>, VÍCTOR BELLO-RODRÍGUEZ<sup>2</sup>,  
ÁNGEL FERNÁNDEZ LÓPEZ<sup>3</sup>, LUIS A. GÓMEZ<sup>4</sup>, RAQUEL HERNÁNDEZ-HERNÁNDEZ<sup>2</sup>,  
HERIBERTO LÓPEZ<sup>1</sup>, ANTONIO J. PÉREZ-DELGADO<sup>1</sup>,  
ANTONIA SALCES-CASTELLANO<sup>1</sup>, IRENE SANTOS PERDOMO<sup>1</sup>, PEDRO OROMÍ<sup>5</sup>

## RESUMEN

Con respecto a los invertebrados (coleópteros), el muestreo de áreas quemadas de diferentes edades de incendio y sus controles reveló que, la riqueza y la abundancia de especies no se explican exclusivamente por la historia de los incendios forestales. Los patrones encontrados para los incendios de 1960, 1984 y 1995 parecen concordar con un impacto mínimo de los incendios para la fauna de coleópteros, rica en especies, dentro del Parque, al menos en incendios pequeños y parcheados en áreas bien conservadas, y la posición de las parcelas próxima a las áreas no afectadas podría también contribuir a este resultado. El incendio forestal más reciente de 2012 presenta evidencia de un desequilibrio en el área afectada por el fuego donde la abundancia de especies está muy deprimida en relación con la riqueza. Esta respuesta a corto plazo podría traducirse en extinciones locales de especies a largo plazo, pero esto dependerá de la rapidez con que las condiciones locales del microclima regresen a los niveles anteriores al incendio y del tamaño de las áreas incendiadas (ej. distancia mínima a un área no afecta). En las comunidades de angiospermas y los briófitos se observaron señales importantes de alteración por el fuego. Efectivamente, los resultados obtenidos para los grupos vegetales indican, en el caso de los briófitos, mayor exigencia por la diversidad de microhábitats, aún inferior en las áreas incendiadas, lo que se traduce en grandes pérdidas en las áreas quemadas, incluso cuando nos referimos a los incendios más antiguos. Así, las especies de este grupo resultan excelentes indicadores para analizar efectos de perturbación en bosques de laurisilva. Por otra parte, al menos los bosques maduros necesitan más de un siglo para recuperar su estructura, a juzgar por los resultados obtenidos

---

<sup>1</sup> Island Ecology and Evolution Research Group, Institute of Natural Products and Agrobiology (IPNA-CSIC), C/ Astrofísico Francisco Sánchez 3, La Laguna, Tenerife, Canary Islands 38206, Spain.

\*bemerson@ipna.csic.es

<sup>2</sup> Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal, Plant Conservation and Biogeography Research Group, Universidad de La Laguna (ULL), Avenida Astrofísico Francisco Sánchez, s/n. Campus de Anchieta, La Laguna (Santa Cruz de Tenerife) 38071, Spain.

\*glezm@ull.es

<sup>3</sup> Parque Nacional de Garajonay, Edificio las Creces, Local 1, portal 3, C/Ruiz de Padrón y Avenida del 5º Centenario, San Sebastián de La Gomera, Santa Cruz de Tenerife 38800, Spain.

<sup>4</sup> TRAGSATEC, Grupo TRAGSA, Gerencia de Tragsatec UT 4. Dpto. La Gomera-El Hierro/Proyectos Agsa-Mapi. Avda/Quinto Centenario, s/n, Edif. San José, Local 4, San Sebastián de La Gomera, Santa Cruz de Tenerife 38800, Spain.

<sup>5</sup> Department of Animal Biology, Edaphology and Geology, University of Laguna, C/ Astrofísico Francisco Sánchez, 38206, La Laguna, Tenerife, Canary Islands, Spain.

en el incendio más antiguo. Esto hace que la composición de la flora sea diferente entre áreas quemadas y sus controles en todas las zonas estudiadas, y que las especies invasoras, pioneras tras el paso del fuego, permanezcan al menos más de medio siglo en las áreas incendiadas.

**Palabras claves:** Ecosistema, biodiversidad, perturbaciones de incendios, recolonización, dispersión.

## FOREST FIRES IN THE GARAJONAY NATIONAL PARK: CONSEQUENCES FOR THE NATIVE FLORA AND FAUNA

### SUMMARY

With regards to invertebrates, sampling of coleoptera across areas that have suffered from forest fires of differing recency across a fifty-year time interval revealed that two key comparative measures, species richness and species abundance, showed little relationship to forest fire history. In fact, some comparisons reveal that areas suffering from forest fire have higher species richness and higher abundance than areas that have not been disturbed by fire. The patterns encountered for the fires of 1960, 1984 and 1995 are consistent with minimal impact from forest fires for the species rich beetle fauna of the park, at least in small and patchy fires in well conserved areas, and the position of the plots close to the unaffected areas could contribute to this result. In contrast, the most recent forest fire of 2012 does present evidence for non-equilibrium in the area affected by the forest fire, with greatly depressed species abundance relative to species richness. This short-term response could translate to longer-term local extinction of species, but that will ultimately depend upon how quickly local microclimate conditions return to pre-fire levels and the scale of the burned area (e.g. minimum distance to a non-burned area). In contrast to arthropods, stronger signatures of disturbance are seen in the angiosperm and bryophyte communities, suggesting decoupling of the angiosperm/bryophyte and invertebrate community responses to local perturbation. Indeed, the results obtained indicate a greater demand for the diversity of microhabitats for bryophytes, which translates into large losses in burned areas, even when we refer to older fires. Thus, the species of this group are excellent indicators to analyze laurel forest quality. On the other hand, at least mature forests burned need more than a century to recover their structure, judging by the results obtained in the oldest fires. This makes the species composition different between burned areas and their controls in all the areas studied, and that the invasive plant species, pioneers after fire, remain at least more than half a century in the burned areas.

**Keywords:** Ecosystem, biodiversity, fire disturbance, recolonisation, dispersal.

### INTRODUCCIÓN

Los cambios en el funcionamiento de los ecosistemas después de perturbaciones es una preocupación primordial en la ecología, y un reto para los ecólogos y los biólogos de la conservación es entender los factores que afectan la resistencia de la estructura de las comunidades, y la función de los ecosistemas (CARY 2002; HUGHS 2003; MCKENZIE *et al.* 2004; WESTERLING *et al.* 2006).

Por ejemplo, se ha demostrado que la diversidad y la composición de las especies de plantas están reguladas en parte por los insectos herbívoros (BAGCHI *et al.* 2014). Así, si hay un exceso de representación de los insectos herbívoros (ej. por la incapacidad de los depredadores y de los parásitos claves de los insectos herbívoros para recolonizar áreas previamente quemadas), o una infrarrepresentación (ej. por la incapacidad de los insectos herbívoros claves de recolonizar áreas previamente quemadas) dentro de áreas

de laurisilva previamente quemadas, se podría afectar la arquitectura propia del bosque. Los ecosistemas insulares también suponen una preocupación particular por la pérdida de la biodiversidad por perturbaciones, debido a sus altas frecuencias en especies endémicas, combinado con la limitación de las áreas geográficas que ocupan (WHITTAKER & FERNÁNDEZ-PALACIOS 2007). La consecuencia de estos dos rasgos es la co-ocurrencia geográfica de muchas especies caracterizadas por rangos muy limitados, que lleva a vulnerabilidades que están geográficamente correlacionadas. Por lo tanto, un gran desafío para trabajar por la sostenibilidad a largo plazo de los sistemas insulares es cuantificar los cambios en la biodiversidad resultantes de perturbaciones por actividad humana. En el caso específico de los bosques de laurisilva del Parque Nacional de Garajonay (PNG) en la isla de La Gomera del archipiélago canario, una de las amenazas más inmediatas son las perturbaciones por incendios (Ángel Fernández, com. pers.).

Una respuesta significativa al mencionado desafío dependerá en gran medida del montaje de datos de referencia exhaustivos sobre la diversidad biológica a través de un marco adecuado, ya que los cambios en la biodiversidad pueden ser tanto inferidos como posteriormente monitoreados. Sin embargo, y contrariamente a lo esperado, la comprensión actual de la biodiversidad en islas a menudo se limita a recuentos de especies, que son relevantes sólo a escalas espaciales grandes, o a la descripción de la actual distribución espacial de unos grupos de especies focales, pero esto revela poco sobre los procesos ecológicos y evolutivos que se han ido sucediendo y que mantienen diversos ecosistemas.

El ecosistema de los bosques de laurisilva del PNG representa un área excelente para un estudio sistemático que permita cuantificar y monitorizar su biodiversidad, debido a su tamaño considerablemente pequeño (menor de 40km<sup>2</sup>), a la alta diversidad de endemismos de artrópodos (EMERSON & OROMÍ, 2005) y briofitos (GONZÁLEZ MANCEBO et al. 2008), y a su historia de perturbaciones por incendios, aunque con la excepción del último (año 2012) todos han abarcado una superficie pequeña en el interior del parque nacional. La presencia de muchas especies

de artrópodos que son endémicos de la laurisilva del PNG sugiere una historia de ensamblaje de comunidades a lo largo de una escala de tiempo que implica importantes cambios evolutivos. Debido a su antigüedad y aislamiento, las islas presentan ecosistemas que potencialmente pueden haberse formado en escalas de tiempo comprendidas entre cientos de miles y millones de años (EMERSON & GILLESPIE 2008). Tales escalas de tiempo para el ensamblaje de comunidades implican cambios evolutivos tanto adaptativos como no adaptativos en las especies que habitan esas comunidades, lo cual podría ser una contribución importante a la integridad y la estabilidad de dichas comunidades. Los ecosistemas insulares de laurisilva entran dentro de esta categoría, debido a que son floras relictas de un bosque dominante en Europa y el norte de África durante el Terciario (EMERSON 2002; JUAN et al. 2000). Por ejemplo, la laurisilva de la península de Anaga, en la isla vecina de Tenerife, ha sido el punto de atención de muchos estudios a nivel de especies, lo que permite una comparación de estimaciones de edades mínimas usando datos publicados de diversificación in situ (SALCES-CASTELLANO et al., 2020). Estos datos indican que las comunidades de artrópodos que habitan la laurisilva de Anaga pueden tener hasta 4.4 millones de años de antigüedad (SALCES-CASTELLANO et al., 2020), lo que indica que este mismo bosque debe haber estado continuamente presente en Anaga al menos durante todo este tiempo. Si bien la falta de datos publicados no permite una estimación cronológica del mismo en el PNG, su nivel de especies endémicas equiparable (OROMÍ, datos no publicados) sugeriría un legado ecológico y evolutivo similares.

Hay pocos datos para tener expectativas respecto a las consecuencias de las perturbaciones de incendios en bosques de laurisilva, debido a que la mayoría de los trabajos publicados tratan de otros tipos de bosques y de regímenes de incendios forestales muy diferentes, a menudo involucrando el fuego mismo como una herramienta de gestión (ej: CARY 2002; CUCHTA et al. 2012; GILLETTE et al. 2008; GONGALSKY & PERSSON, 2013; MORETTI et al. 2006; RADEA & ARIANOUTSOU 2012; UNDERWOOD & QUINN, 2010; UYS et al. 2009). Sin embargo, las diferencias en la composición florística y de artrópodos de los bosques

de laurisilva respecto a ecosistemas forestales continentales indican que no podemos hacer extrapolaciones y que se necesitan investigaciones para comprender y mitigar las consecuencias de incendios en los bosques de laurisilva. Por ejemplo, desconocemos las implicaciones del fuego en la recuperación de comunidades de briofitos epífitos, las cuales están dominadas por endemismos macaronésicos. Sin embargo, la diferente composición de las comunidades de briofitos como respuesta a pequeñas diferencias en la bóveda forestal (ej: GONZÁLEZ-MANCEBO *et al.* 2004; PATIÑO & GONZÁLEZ-MANCEBO 2011) o la respuesta de este grupo a otros factores de alteración (PATIÑO *et al.* 2009, 2010a, 2010b) nos permite suponer a priori que la respuesta de este grupo al fuego es compleja y variable. Sin embargo, debido a su elevada capacidad de dispersión (ej: VANDERPOORTEN *et al.* 2010), podríamos esperar un rápido proceso de recolonización de las áreas quemadas, aunque la dependencia de las especies de este grupo por los microhábitats (LLORET & GONZÁLEZ-MANCEBO 2011) puede suponer importantes cambios post-incendio.

Respecto a los invertebrados, por ejemplo, en los bosques boreales se formula la hipótesis de que la recuperación de invertebrados que habitan el suelo después de un incendio podría tener lugar (1) por inmigración desde las áreas no quemadas a las áreas recientemente quemadas, y (2) por la supervivencia de poblaciones en porciones menos quemadas, o en el suelo profundo no afectado por fuegos rápidos (GONGALSKY & PERSSON 2013). Con respecto a una recuperación por la inmigración, las faunas insulares de artrópodos se caracterizan por una alta incidencia de especies no voladoras (WHITTAKER & FERNÁNDEZ-PALACIOS 2007), debido a la pérdida de alas tras de la colonización de una isla (e.g. EMERSON *et al.* 1999; EMERSON *et al.* 2000a), o por provenir de un ancestro no volador en origen (e.g. EMERSON & OROMÍ 2005; EMERSON *et al.* 2000b). Así, el potencial de inmigración procedente de áreas no quemadas a áreas quemadas en la laurisilva es presumiblemente reducido en comparación con los ecosistemas forestales continentales. Esto es particularmente problemático para las especies con capacidad de dispersión limitada y con una distribución discontinua, una característica común en los artrópodos de

la laurisilva de Anaga (SALCES-CASTELLANO *et al.*, 2020), y seguramente también en los artrópodos de laurisilva del PNG. En este sentido la posición de las parcelas quemadas respecto a la distancia a las zonas no quemadas resulta aún más esencial. En cuanto a la recuperación por supervivencia de los artrópodos en islotes de bosque menos o nada quemados, o en el suelo profundo (GONGALSKY & PERSSON 2013), parece también poco probable en laurisilva. Una característica del incendio más reciente de 2012 fue la persistencia de un fuego de larga duración en el subsuelo afectando a las raíces (Ángel Fernández, *comm. pers.*). Así resultaron daños extensivos en el suelo hasta gran profundidad, que afectaron profundamente a su microbiota (VILLADAS *et al.* 2019), con un impacto menos inmediato en superficie sobre el suelo, comparado con los bosques de fayal-brezal que estuvieron sometidos a un fuego propagado a mayor velocidad y más limitado a efectos en superficie. Sin embargo, mientras que la vegetación subaérea de la laurisilva parecía haber sobrevivido, se observó posteriormente que iba muriendo a la lenta pero inexorable quema de las raíces dentro del subsuelo (González-Mancebo- *obs. pers.*). Las consecuencias de este fenómeno de quema de los bosques de laurisilva para los invertebrados son desconocidas, pero son probablemente extremas. Tanto los adultos típicamente edáficos como las fases larvianas subterráneas de especies subaéreas habrían sido quemados de forma inmediata, y cualquier etapa de larva o adulto sobreviviente sobre del suelo habría muerto poco después.

El principal objetivo del presente trabajo es proporcionar por primera vez datos de los efectos del fuego en la biodiversidad de los ecosistemas de laurisilva, utilizando no sólo las especies que estructuran la bóveda forestal (espermatófitos, helechos), sino además otros grupos de organismos (hepáticas, musgos, y coleópteros) que permiten extraer la máxima información del proceso. Se utiliza un programa de muestreo cuantitativo para establecer datos de referencia de plantas y artrópodos de áreas de laurisilva que no han sufrido perturbaciones por incendios. Esto se hace mediante el establecimiento de (i) unas parcelas que abarquen el gradiente temporal de perturbaciones por incendios acaecidos en el PNG en los años 2012, 1995, 1984 y 1964, (ii) unas parce-

las que se pueden considerar como parcelas de control para los incendios antes mencionados, y (iii) una serie de parcelas que abarca la distribución geográfica actual de los bosques de laurisilva que no han sido perturbados por incendios. En el caso de las plantas se incluyen todos los grupos de plantas vasculares y de briofitos. Sin embargo, para los artrópodos, dada la gran diversidad de especies que habitan la laurisilva es imposible estudiar toda su fauna en detalle. Así, el estudio se centra en el orden de los coleópteros, por ser un grupo animal con mayor riqueza de especies dentro de la laurisilva, por ocupar una gran variedad de nichos ecológicos, y por tener nuestro equipo una dilatada experiencia en su investigación (ej: EMERSON *et al.* 2006; EMERSON & OROMÍ 2005; EMERSON *et al.* 1999, 2000a, 2000b; SALCES-CASTELLANO *et al.* 2020).

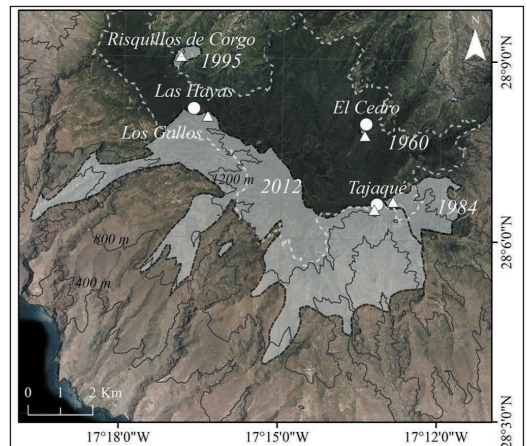
Con datos de los muestreos mencionados anteriormente, se analizan (i) los efectos de las perturbaciones por fuego en la estructura de la vegetación y composición florística de las comunidades de plantas vasculares y briofitos, utilizando gradientes temporales de perturbaciones de incendios, y (ii) los factores que determinan las variaciones en la dinámica de recolonización de la vegetación vascular y briofítica del incendio del año 2012 en el PNG, dependiendo de la estructura y grado de madurez del bosque. Se investigan las consecuencias de las perturbaciones de incendios en la estructura de las comunidades de invertebrados en los bosques de laurisilva del PNG. Se cuantifica la estructura de las comunidades de invertebrados a través de gradientes temporales de perturbaciones de incendios, usando como referencia los bosques de laurisilva que no han sufrido perturbaciones de fuego, y a través de datos genéticos también se investiga la potencial de los invertebrados para recolonizar bosques de laurisilva que han sido perturbadas por incendios.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Localización de las parcelas para la parte florística

Se seleccionaron tres parcelas quemadas y tres parcelas control en cada una de ocho localidades representativas con respecto a los incendios

principales que han afectado los bosques de laurisilva en la isla de La Gomera (ver Figura 1), hasta sumar un total de 24 parcelas (15 quemadas y 9 control). La diferencia en el número de parcelas quemadas y control se justifica porque tanto en los bosques de ericáceas, como en los de laurisilva con *Ilex canariensis*, la proximidad de los incendios de diferente año hizo posible la selección de una sola localidad control. La selección de las parcelas quemadas ha dependido de la disponibilidad de superficie quemada y de la heterogeneidad topográfica de la misma, siendo estas parcelas, las que han determinado la selección de los respectivos controles.



**Figura 1.** Distribución de las localidades donde se encuentran las parcelas quemadas y control (triángulos y círculos respectivamente) en los distintos incendios.

**Figure 1.** Distribution of sampling sites for burnt and control plots (triangles and circles respectively) pertaining to different fire events.

### Muestreo y análisis de la flora vascular

La superficie de las parcelas en los bosques de laurisilva ha sido de 30 x 30 m, mientras que en los bosques de fayal-brezal, debido a su menor altura y a la menor superficie de la ladera de la zona incendiada, las parcelas han sido de 20 x 20 m. Este tamaño de parcela ha sido utilizado para estudiar la estructura forestal, pero para análisis de riqueza y diversidad del sotobosque (flora

vascular y brioflora) se utilizaron en todos los casos 20 x 20 m. En cada parcela se estimó la cobertura de las especies de vasculares herbáceas y arbustivas mediante compartimentación de la superficie de la parcela en 9 cuadrados. Además, se contabilizaron todos los troncos de las cepas arbóreas y se midió el diámetro a la altura del pecho (DBH) y la altura. Los árboles con menos de 7 cm de perímetro fueron contabilizados como brinzales. Asimismo, en cada parcela se calculó un valor de complejidad vertical del bosque basado en seis categorías de alturas considerando todos los árboles medidos, por medio del índice de Pielou (ALEKSANDROV & MOLLE 2014). Las especies dudosas, especialmente las ruderal-nitrófilas de las zonas quemadas, fueron recolectadas e identificadas en el laboratorio.

### Muestreo y análisis de la flora briofítica

El estudio de la brioflora incluyó todos los sustratos presentes: suelo, roca y epífitos en los troncos y copa de los árboles. Se realizaron un total de 9 muestreos de suelo y 9 muestreos de roca que fueron situados aleatoriamente en la superficie de cada parcela. En cada uno de los muestreos de suelo se estimó visualmente la cobertura total y la relativa de cada una de las especies presentes, tomando una muestra de toda la diversidad presente para su posterior estudio en el laboratorio. Para determinar las comunidades de briófitos epífitos se seleccionó aleatoriamente en cada parcela 3 árboles de cada una de las especies presentes, y en cada uno de ellos se realizó un muestreo en la base del árbol (hasta 1m), otro en el tronco (entre 1-3 m y nunca por encima del punto en el que surge la primera rama), otro en la copa interna y otro en la copa externa. En cada uno de ellos se anotó el diámetro del tronco/rama, teniendo todos los segmentos muestreados una longitud de 1m. Los muestreos de copa se han realizado sobre el árbol, siempre que fue posible, o bien se han cortado y bajado las ramas, especialmente las terminales. Todo el material de briófitos recolectado se determinó en el laboratorio del Departamento de Botánica, Ecología y Fisiología Vegetal de la Universidad de La Laguna.

Complementariamente, se recogió registros de 9 dataloggers que fueron instalados en parcelas control y quemadas (2012, 1984 y 1995) para

comprobar diferencias en el microclima del bosque en ambos tratamientos (quemado y control). Las variables consideradas han sido la temperatura y la humedad relativa, cuyos valores se han tomado durante 14 meses con una frecuencia de 30 minutos y luego se han promediado en rangos de 4 horas (empezando en 00.00) para su análisis estadístico.

### Localización de las parcelas para la parte entomológica

Para investigar las posibles consecuencias de los incendios principales de PNG para la fauna entomológica, se aprovecharon las parcelas antes mencionadas para la investigación florística, y la circunstancia que una de las parcelas no quemadas (control) se utilizó para dos parcelas quemadas dada su proximidad a ambas. Se seleccionaron un total de siete parcelas de 30m x 30m (Figura 2) denominadas Tajaqué (Q), Tajaqué (C), Risquillos de Corgo, Supra Las Hayas, Los Gallos, El Cedro (Q), El Cedro (C), permitiendo comparaciones de la diversidad entre las parcelas quemadas y sus respectivas parcelas control no quemadas. Estas comparaciones se hicieron en base a los coleópteros capturados en ellas mediante el uso de múltiples técnicas de muestreo orientadas a coleccionar el mayor número de especies posible en cada una de las parcelas (ver abajo). Además de las siete parcelas comparativas en el contexto del efecto de los incendios forestales, se seleccionaron siete localidades adicionales con la mejor representación posible del bosque de laurisilva, con el mínimo nivel posible de alteración por el hombre, que nunca hubieran sufrido incendios, y con una vegetación madura y bien conservada. En ellas se establecieron siete parcelas de muestreo de 50m x 50m denominadas Apartacaminos, El Cedro, Meseta de Vallehermoso, Supra Las Hayas, Fuensanta, Reventón Oscuro, Aceviños (Figura 3). Dentro de las parcelas se hizo un muestreo estandarizado (ver abajo) para inventariar y realizar un análisis genético molecular para caracterizar la conectividad genética dentro de las especies de artrópodos muestreadas en dichas parcelas, para generar índices de capacidad de dispersión y recolonización después de una perturbación por incendio.

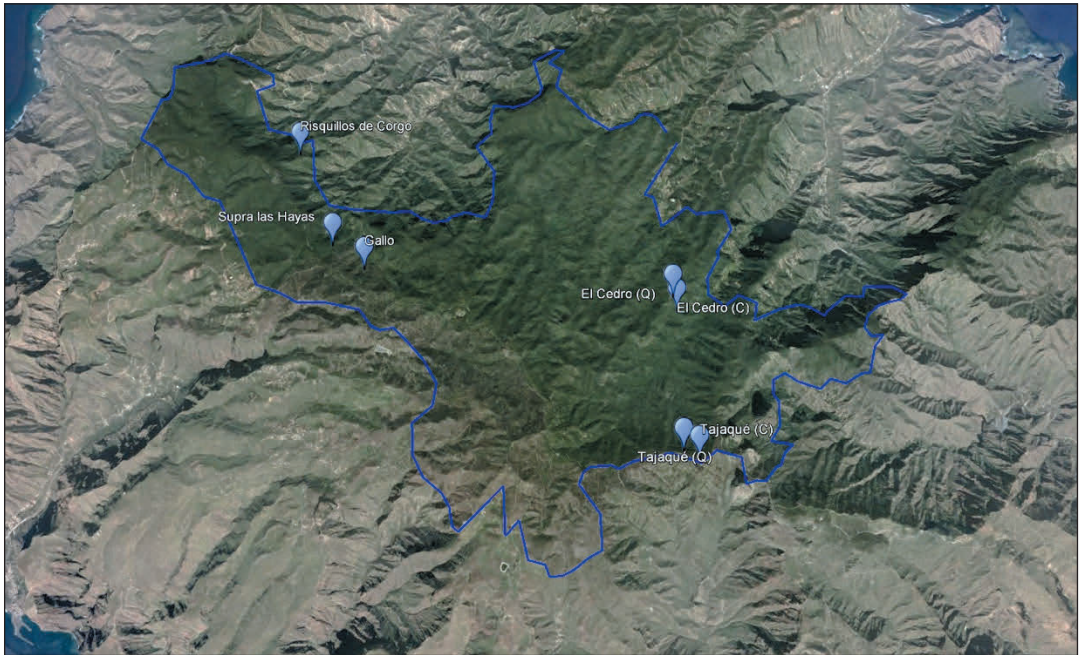
## Muestreo de los coleópteros

Se aplicó el protocolo de muestreo de EMERSON *et al.* (2017) en las 14 parcelas (Figuras 2 y 3), que consiste de: (1) Búsqueda activa a vista - 4 horas durante la noche; (2) Búsqueda activa bajo cortezas, musgos y líquenes sobre troncos vivos erectos - 2 horas durante el día; (3) Búsqueda sobre el suelo (en madera muerta, bajo piedras y bajo troncos caídos) - 2 horas de día; (4) Sacudiendo ramaje - 2 horas de día y 2 horas de noche; (5) Manguendo plantas bajas - 2 horas de día y 2 horas de noche; (6) Muestreo de hojarasca - un área de 2 m<sup>2</sup>, muestreada en ocho cuadrados de 0.5m x 0.5m (1 muestra en total); los invertebrados a estudiar se obtuvieron con cajas de extracción por luz durante un periodo de 1 semana; (7) Trampas de caída - 48 trampas de 8 cm de diámetro con propilén-glicol colocadas equidistantes a lo largo del perímetro de cada

parcela, y actuando durante 14 días. Los ejemplares colectados con las técnicas de muestreo 1-6 se fijaron in situ en etanol y luego se almacenaron en nevera a 4°C hasta ser transportadas al laboratorio, donde se almacenaron a -20°C hasta su clasificación. Los ejemplares obtenidos con las técnicas 7-8 estuvieron en propilén-glicol, hasta ser transferidos a etanol absoluto para almacenarlos a -20°C hasta su clasificación, identificación a nivel de especie, y secuenciación de DNA.

## Clasificación y asignación taxonómica de los coleópteros

Se realizó la clasificación de todos los ejemplares de coleópteros muestreados en las siete parcelas de 30m x 30m en unidades parataxonómicas (PU), y su asignación taxonómica provisional con diversas claves dicotómicas y la comparación di-



**Figura 2.** Las siete parcelas de 30m x 30m establecidas para evaluar el efecto de los incendios forestales para los invertebrados del Parque Nacional de Garajonay. De la izquierda a la derecha: Risquillos de Corgo [incendio de 1995], Supra Las Hayas [control de los incendios de 1995 y 2012], Los Gallos [incendio de 2012], El Cedro (Q) [incendio de 1960], El Cedro (C) [control del incendio de 1960], Tajaqué (Q) [incendio de 1984], Tajaqué (C) [control del incendio de 1984].

**Figure 2.** Seven plots, measuring 30m x 30m, established to evaluate the effect of forest fires on invertebrates within the National Park of Garajonay. De la izquierda a la derecha: Risquillos de Corgo [incendio de 1995], Supra Las Hayas [control de los incendios de 1995 y 2012], Los Gallos [incendio de 2012], El Cedro (Q) [incendio de 1960], El Cedro (C) [control del incendio de 1960], Tajaqué (Q) [incendio de 1984], Tajaqué (C) [control del incendio de 1984].

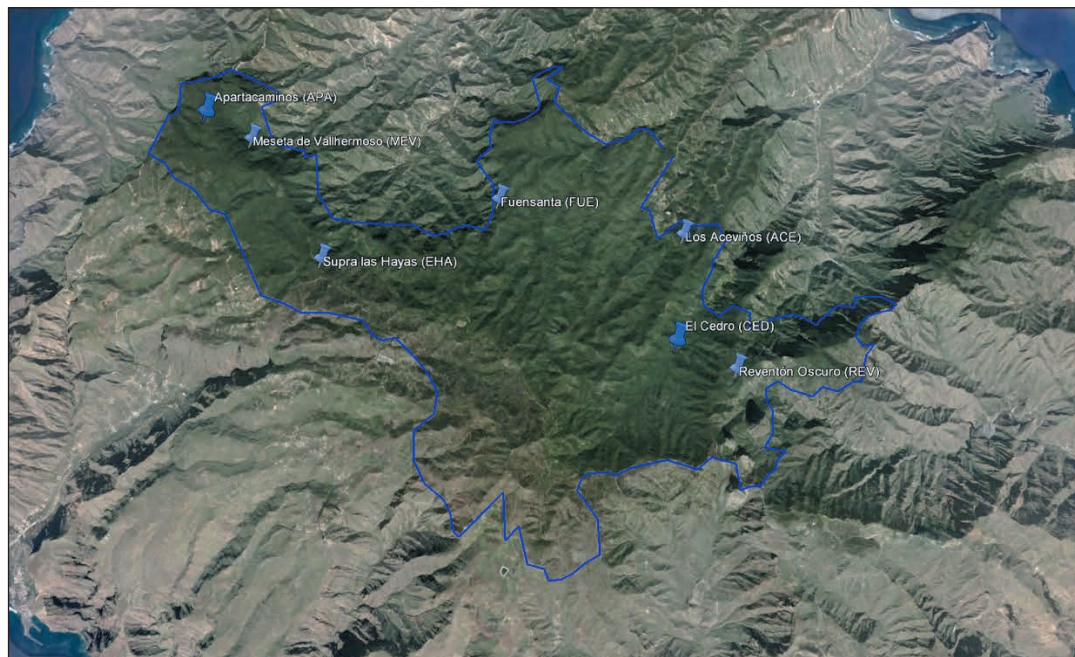


Figura 3. Las siete parcelas de 50m x 50m establecidas para inventariar y realizar un análisis genético molecular para caracterizar la conectividad genética dentro de las especies de coleoptera muestreadas en dichas parcelas. De la izquierda a la derecha se nombran Apartacamínos, Meseta de Vallehermoso, Supra Las Hayas, Fuensanta, Los Acevínos, El Cedro y Reventón Oscuro.

Figure 3. The seven 50m x 50m plots established to undertake an inventory of beetle species present, and the undertake a genetic analysis to characterise the genetic connectivity within species among plots. From left to right the plots are named Apartacamínos, Meseta de Vallehermoso, Supra Las Hayas, Fuensanta, Los Acevínos, El Cedro y Reventón Oscuro.

recta con ejemplares de colección. Con respecto a las siete parcelas de 50m x 50m, el principal objetivo era la clasificación de los coleópteros en PU, y su posterior secuenciación mitocondrial para (i) delinear las posibles especies biológicas y (ii) estimar la conectividad genética dentro de cada especie biológica.

### Secuenciación mitocondrial de los coleópteros

En cada una de las siete parcelas de 50m x 50m, se seleccionó cuatro ejemplares de cada PU muestreado (menos cuando el número muestreado era menor de cuatro) y de cada ejemplar se extrajo su ADN usando una técnica económica y robusta (EMERSON *et al.* 2017). A posterior, se amplificó una región de aproximadamente 824 pb del gen COI del mtDNA utilizando los cebadores SPatR

y Jerry (TIMMERMANS *et al.* 2010). Condiciones de reacción de PCR fueron los siguientes: desnaturalización inicial a 94°C durante 2 min, seguido en 40 ciclos de 94°C durante 30 s, 42-53°C durante 30 s, y 70°C durante 1 min, y una extensión final de 72°C durante 10 min. Uno a 3 µl de Se amplificó el extracto de ADN puro o diluido (1/10 o 1/100) con 24-22 µl de mezcla de PCR (para un volumen total de 25 µl), comprendía 17,65 µl (o menos para ajustar el volumen final) de agua, 2,5 µl de tampón NH4 10x (Bioline), 1 µl de MgCl2 50 mM (Bioline), 1 µl de dNTP 2,5 mM (Bioline), 0,5 µl de BSA (20 mg ml<sup>-1</sup>), 0,63 µl de cada cebador (10 µM) y 0,1 µl de polimerasa Taq (BIOTAQ). Los productos de la PCR se secuenciaron utilizando el Servicio de secuenciación de ADN de MacroGen ([www.macrogen.com](http://www.macrogen.com)) con el cebador directo o inverso, o ambos cebadores en el caso de longitud de lectura insuficiente de un



solo cebador. Las secuencias se editaron en Geneious v.10.2.6 (www.geneious.com).

### **Análisis de diversidad y abundancia de coleópteros**

Con los datos de las parcelas de 30m x 30m, se utilizó el índice de alteración (IA). Este parámetro permite conocer el grado de alteración de una parcela quemada, calculando el cociente entre las especies exclusivas que presente y las compartidas con la parcela control, como indica la siguiente fórmula:

$$IA = \frac{\% \text{ especies exclusivas } Q}{\% \text{ especies exclusivas } C+Q}$$

El índice puede tomar valores desde 0, que indicaría la recuperación total de la parcela, ya que significaría que en ella no hay especies exclusivas de la parcela quemada, y por tanto están presentes especies de la parcela conservada; hasta 1, que supondría una nula recuperación, pues la totalidad de especies presentes en la parcela serían exclusivas de medio alterado.

También se utilizó el coeficiente de similitud de Jaccard (CHAO et al. 2004) que permite comparar las especies comunes en ambas parcelas, control y quemada, respecto a las presentes en cada una por separado. Se calcula con la fórmula siguiente:

$$I_J = \frac{c}{a + b - c}$$

donde c son las especies compartidas entre las parcelas control y quemada, a son las especies presentes en la parcela control y b son las especies presentes en la parcela quemada. Puede tomar valores desde 0, que indicaría que las parcelas control y quemada son totalmente diferentes entre sí, puesto que el número de especies compartidas sería muy bajo; hasta 1, lo cual supone que las parcelas son idénticas, compartiendo numerosas especies.

### **Análisis de la conectividad genética dentro de especies y los patrones locales entre las comunidades de coleóptera**

Se estimaron dos medidas de diferenciación genética poblacional para cuantificar la estructura filogeográfica dentro de especies: GST que considera solo las frecuencias alélicas, y NST que tiene en cuenta las distancias genéticas entre los alelos, incorporando así un peso filogenético en la medida (PONS & PETIT 1916). Especies muestreadas de un mínimo de dos poblaciones y que comprenden más de tres individuos en general fueron seleccionados para estimar GST y NST, usando Spagedi 1.4b (HARDY & VEKEMANS 2002) con 10 000 permutaciones y distancias K2P. Se compararon valores de GST y NST entre especies con alas y sin alas usando Wilcoxon rank sum tests en R v. 3.6.1 (función wilcox.test, paquete stats R). Se evaluó la estructuración filogeográfica dentro de las especies mediante la prueba de diferencias significativas desde cero para GST y NST, y las proporciones de especies con alas y sin alas estructuradas filogeográficamente se compararon aplicando el Fisher's exact test for count data (función fisher.test del paquete stats R).

Además los análisis intraespecíficas se utilizaron los datos de presencia, ausencia y abundancia de las especies para explorar la diversidad beta total (disimilitud de Sorensen,  $\beta_{sor}$ ) y su *turnover* aditiva (disimilitud de Simpson,  $\beta_{sim}$ ) y componentes de anidamiento ( $\beta_{sne}$ ) (BASELGA 2010; BASELGA & ORME 2012) para ensamblajes alados y sin alas utilizando el paquete beta-part R [36]. Para describir patrones espaciales de composición para ensamblajes alados y sin alas: (i) se aplicó el método de ordenación de escala multidimensional no métrica (NMDS) (función metaMDS del paquete vegan R; (OKSANEN et al. 2019)) a matrices de *turnover* entre sitios de muestreo, creando gráficos con la opción ordispider, y (ii) se aplicó un análisis de varianza multivariante permutacional (Permanova) (función adonis del paquete vegan R) con 999 permutaciones e isla como factor de agrupación, utilizando datos comparativos de las islas de Tenerife, La Palma y El Hierro para un contexto comparativo. El decaimiento de la distancia describe cómo la similitud en la composición de especies

entre comunidades varía con la distancia geográfica, representando así la magnitud de la estructura espacial (MORLON *et al.* 2008). En ausencia de gradientes ambientales, la disminución de la similitud de ensamblaje con la distancia espacial representa la probabilidad de que las especies lleguen a localidades distantes, lo que disminuye debido a su limitada capacidad de dispersión (GÓMEZ-RODRÍGUEZ & BASELGA, 2018). Para estimar el decaimiento de la distancia para ensamblajes alados y sin alas, usamos la función `decay.model` (paquete `betapart` R), con un modelo exponencial negativo (`glm(formula = y ~ x, family = Gaussian(link = log))`) y valores de similitud del componente de *turnover* de la diversidad beta (1 - matrices de *turnover* por pares). Las matrices se calcularon como distancias euclidianas entre los centroides de los sitios de muestreo, con una función R personalizada. La bondad de ajuste de estos modelos de desintegración se calculó como  $\text{pseudo-R}^2 = 1 - \text{desviación del modelo} / \text{desviación nula}$ . La significancia se evaluó aleatorizando distancias espaciales 1000 veces y calculando la proporción de veces en las que la desviación del modelo fue menor que la desviación del modelo aleatorizado. Los análisis se realizaron de forma independiente para conjuntos sin alas y con alas, utilizando el software R v. 3.6.1.

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### La flora vascular

Los análisis realizados con la flora vascular revelan notables diferencias en cuanto a estructura y composición florística. Si bien el número de especies de **árboles entre parcelas quemadas y no quemadas** fue similar, se observó que el número de chupones era significativamente mayor en las quemadas, a la vez que el DBH y altura medios eran menores ( $p < 0.05$ ). También se obtuvieron valores significativamente más altos para el índice de Pielou en las parcelas control (0,71 de media, siendo 1 el valor máximo posible) que en las quemadas (0,29), lo que revela que se ha perdido gran parte de la complejidad vertical del bosque.

En cuanto a composición florística, las diferencias más evidentes vienen dadas por la presencia de ciertas herbáceas y el mayor o menor protagonismo de especies arbóreas como *Laurus novoca-*

*nariensis* y *Piconia excelsa*. Como es lógico, la mayor diferenciación entre parcelas se da entre las parcelas no quemadas y las del incendio de 2012, en los que los porcentajes de cobertura de especies arbóreas propias de la laurisilva se sitúan por debajo del 40% frente a valores superiores al 80% que presentan en las parcelas no quemadas.

Dentro del gradiente temporal analizado, las parcelas de los incendios de 1960, 1984 y 1995 presentan una composición de flora vascular más compleja que las de 2012. Por un lado las parcelas de 1984 situadas en Tajaqué, se acercan considerablemente a la composición florística de los patrones de acuerdo a los análisis DCA (Detrended Correspondence Analysis, ver Figura 4) y Bray Curtis realizados. Eso se puede relacionar con un clima más favorable para la recuperación (temperaturas bajas y una alta humedad relativa), lo que permite la aparición de la mayoría de las especies que caracterizan a las parcelas no quemadas. Por otra parte, la composición de las parcelas quemadas en 1960 se acerca más a las de los incendios de 1995 y 2012, situados en zonas

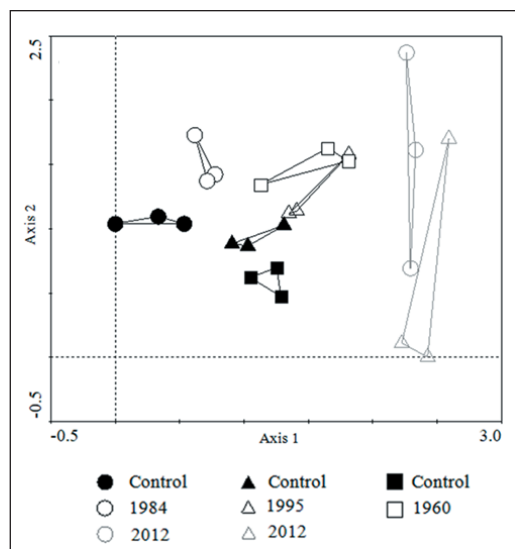


Figura 4. DCA en el que se representan los diferentes tipos de parcelas (quemadas en negro y no quemadas (control) en blanco junto al año de cada incendio) en función de las coberturas de especies de flora vascular estimadas.

Figure 4. DCA in which of plots of different fire age and their controls are represented (burned in black and not burned in white) according to the vascular plant species coverage estimated.

climáticas diferentes, que a las de sus respectivos patrones situados muy próximos, demostrando que pese a que muestran cierto grado de recuperación, los porcentajes de brezo indican un alto grado de alteración, como se demuestra además por la elevada cobertura de *Pteridium aquilinum* (entre el 15 y el 75%) en el estrato herbáceo. Los resultados preliminares muestran así la importancia de las condiciones climáticas en la recuperación de los bosques incendiados y la peculiaridad de que los bosques que se quemaron hace casi 60 años muestran deficiencias en composición y estructura comparables a aquellas de las zonas quemadas más recientemente, lo que indica las grandes dificultades de recuperación de los bosques más antiguos y mejor conservados.

A través de un Indicator Species Analysis (ISA) desarrollado en R (DE CÁCERES & LEGENDRE, 2009) se ha podido determinar que *Pteridium aquilinum*, *Rubus ulmifolius* y *Ageratina adenophora* (especies invasoras) son las principales indicadoras de los bosques quemados analizados, encontrándose presentes en prácticamente todas las parcelas. En aquellas en las que no ha habido incendios recientes el set característico de especies indicadoras se compone de *Brachypodium sylvaticum*, *Dryopteris oligodonta*, *Viola riviniana* y *Davallia canariensis* entre las herbáceas y *Picconia excelsa* como única especie arbórea. También se han encontrado otras diferencias en cuanto a riqueza de plantas vasculares en función de su origen. De acuerdo a los porcentajes de cobertura, los endemismos macaronésicos están representados en más de un 100% de media en las parcelas control (considerando varios estratos), mientras que en las quemadas los valores eran significativamente más bajos (81,6%;  $p < 0,05$ ). Las mayores pérdidas dentro de esta categoría se dan en especies propias del estrato arbóreo. Lo contrario sucedía con la suma de ruderales e invasoras (0,8% frente a 11,4% respectivamente;  $p < 0,001$ ), mientras que no se encontraron diferencias significativas para las nativas.

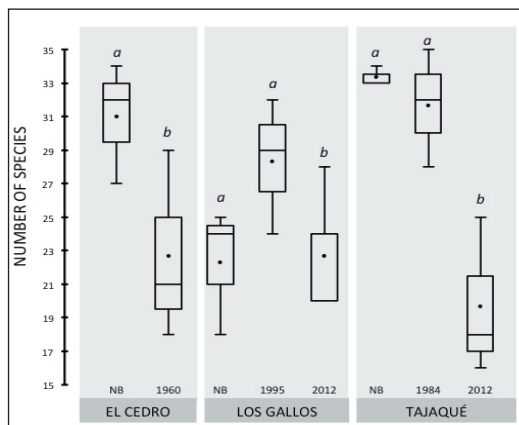
La evolución de la cobertura arbórea en los incendios analizados refleja una dinámica compleja en cuya recuperación intervienen diversos factores como el tiempo desde el incendio, el tamaño del área incendiada, el clima, la exposición (tanto orientación como localización a lo largo de una

ladera), la composición florística previa, etc. Al comparar los porcentajes de cobertura de las parcelas control con las quemadas observamos que una de las especies más representativas de la Laurisilva, *Laurus novocanariensis*, es la que presenta la dinámica más clara en cuanto a reacción posterior al fuego. En todos los casos se observa un descenso que es más acusado cuanto más reciente es el incendio. El resto de especies presenta comportamientos más variables. Es el caso del brezo, que pese a ser una de las especies más beneficiadas por este tipo de eventos en cuanto a número de brinzales, pierde cobertura de forma notoria a nivel arbóreo en El Cedro y Tajaqué (lo que se puede relacionar con su baja persistencia en bosques maduros), mientras se mantiene escasa en Risquillos de Corgo (incendio 1995) y Los Gallos (incendio 2012). Otras especies frecuentes como *Ilex canariensis* o *Morella faya* muestran a partir de estos análisis preliminares una respuesta más compleja que estamos analizando en detalle.

### La flora briófitica

Respecto a los briófitos la distribución de las 91 especies identificadas muestra diferencias significativas en riqueza entre parcelas quemadas y no quemadas en todos los tratamientos, con la excepción del incendio de 1984 de Tajaqué, y de 1995 (Los Gallos) (Figura 5). En Tajaqué, la elevada precipitación de niebla y baja temperatura explica la aceleración del proceso de recolonización por parte de los briófitos, aunque si hay diferencias significativas en esta misma localidad para el más reciente incendio de 2012. Sin embargo, el control de los Gallos, constituye una parcela de menor madurez que el bosque quemado, lo que explica su baja riqueza de especies. Es altamente significativa la elevada pérdida de especies que existe aún en las parcelas quemadas en 1960 respecto a sus controles.

El clima y la estructura forestal juegan un importante papel en la recolonización post-incendio por parte de los briófitos, de tal manera que el tiempo transcurrido desde el incendio no es la variable más importante (Tabla 1). Esto evidencia la alta dependencia microclimática de los briófitos, aunque con diferencias dependiendo del grupo filogenético. Las hepáticas, cuya riqueza es mucho más dependiente de la existencia de



**Figura 5.** Media y desviación estándar donde se muestra el número de especies de briófitos encontradas en todos los rodales forestales. Las letras minúsculas indican las diferencias significativas (Test de Wilcoxon,  $p < 0,05$ ).

**Figure 5.** Mean and standard deviation showing the number of species of bryophytes in all forest stands. Lower case letters indicate significant differences (Wilcoxon test,  $p < 0.05$ ).

microhábitats que los musgos, si muestran significancia respecto al tiempo desde el incendio (Tabla 1). Cuando consideramos los diferentes grupos ecológicos (Tabla 2), vemos que éstos se comportan de forma diferente respecto a los factores considerados.

Se encontraron diferencias significativas entre las parcelas quemadas y no quemadas en térmi-

nos de composición de especies (prueba global ANOSIM;  $R = 0,42$ ;  $p < 0,001$ ). Encontramos diferencias entre las parcelas quemadas con sus parcelas no quemadas respectivas en todos los casos (Tabla 2), excepto la parcela quemada en 2012 en Los Gallos y la parcela de 1984 de Tajaqué con la parcela no quemada. Ésta última ya fue previamente comentada, y en el caso de la parcela quemada de 2012, el hecho de que el control no sea un bosque tan maduro como la zona quemada en los Gallos en 2012, explica su similitud florística con las áreas quemadas.

El análisis de las series de datos de los dataloggers revela además diferencias significativas ( $p < 0,05$ ) en cuanto al microclima de las parcelas control y quemadas. Esas diferencias se centran en las horas centrales (12:00 a 16:00) con datos más elevados en temperaturas y más bajos en humedad relativa cuanto menor es el porcentaje de dosel arbóreo de la parcela. El efecto contrario se produce durante las horas más avanzadas de la noche. En conjunto, las áreas quemadas presentaron mayores oscilaciones diarias para ambas variables, lo cual combinado con la mencionada alta densidad de troncos finos puede favorecer la propagación de futuros incendios. El estudio demuestra la importancia de considerar diferentes grupos biológicos para comprender los efectos del fuego, lo que puede traducirse en mejoras en la gestión de las áreas incendiadas.

		TSF	PREC.	MIST.	TEMP.	ELEV.	STRUCT.
QUEMADO	Riqueza total	0.043	0.11	0.209	-0.16	0.204	0.032
	Hepáticas	0.179	-0.077	0.066	0.021	0.067	0.216
	Musgos	-0.079	0.196	0.21	-0.218	0.207	-0.152
CONTROL	Riqueza total	-	0.020	0.030	0.012	0.029	-0.134
	Hepáticas	-	0.058	0.096	-0.117	0.142	-0.023
	Musgos	-	-0.018	-0.032	0.074	-0,069	0.042

**Tabla 1.** Correlación de Pearson para la riqueza total de especies (hepáticas y musgos) con las variables abióticas: tiempo desde el incendio (TSF), precipitación (PREC), precipitación de niebla (MIST), temperatura (TEMP), altitud (ELEV) y estructura del bosque (STRUCT) en ambos tratamientos (quemadas y no quemadas). Los valores en negrita indican una correlación significativa. Los diferentes tonos de gris indican:  $p < 0,05$  (gris claro);  $p < 0,001$  (gris medio);  $p < 0,0001$  (gris oscuro).

**Table 1.** Pearson’s correlation for total species richness (liverworts and mosses) with abiotic variables: time since fire (TSF), precipitation (PREC), mist precipitation (MIST), temperature (TEMP), altitude (ELEV) and forest structure (STRUCT) in both treatments (burned and unburned). Values in bold indicate a significant correlation. The different shades of gray indicate:  $p < 0.05$  (light gray);  $p < 0.001$  (medium gray);  $p < 0.0001$  (dark gray).

			TSF	PREC.	MIST.	TEMP.	ELEV.	STRUCT.
EPIFITOS	QUEMADO	Riqueza total	0.023	0.134	0.313	-0.231	0.302	0.007
		Hepáticas	0.223	-0.137	0.001	0.095	0.003	0.227
		Musgos	-0.145	0.226	0.258	-0.267	0.246	-0.201
	CONTROL	Riqueza total	-	0.183	0.219	-0.243	0.267	-0.196
		Hepáticas	-	0.073	0.104	-0.14	0.164	-0.069
		Musgos	-	0.007	0.013	0.016	-0.004	0.030
TERRESTRES	QUEMADO	Riqueza total	0.006	0.147	0.279	-0.210	0.284	-0.086
		Hepáticas	0.045	-0.003	0.120	-0.059	0.126	-0.064
		Musgos	-0.035	0.238	0.327	-0.274	0.325	-0.201
	CONTROL	Riqueza total	-	0.227	0.236	-0.234	0.256	0.037
		Hepáticas	-	0.211	0.269	-0.29	0.318	0.088
		Musgos	-	0.05	-0.021	0.069	-0.068	0.030
SAXICOLAS	QUEMADO	Riqueza total	0.374	-0.015	0.153	-0.029	0.142	0.303
		Hepáticas	0.126	0.043	0.293	-0.166	0.268	0.144
		Musgos	0.446	-0.043	-0.143	0.146	-0.118	0.305
	CONTROL	Riqueza total	-	0.113	0.094	0.007	-0.006	-0.045
		Hepáticas	-	0.081	0.125	-0.052	0.074	0.014
		Musgos	-	0.008	-0.071	0.173	-0.196	0.028

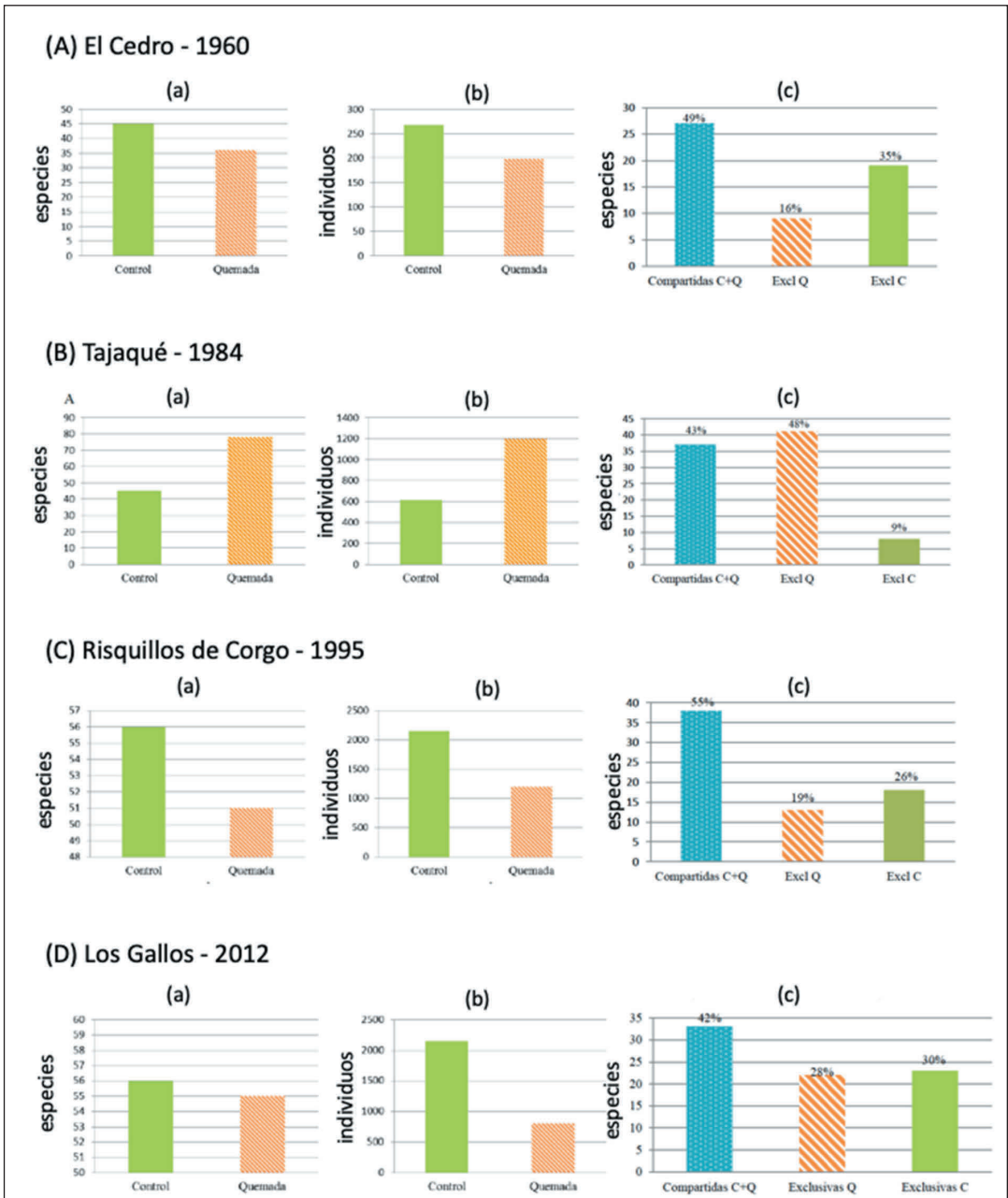
**Tabla 2.** Correlación de Pearson para la riqueza total de especies (hepáticas y musgos) con las variables abióticas: tiempo desde el incendio (TSF), precipitación (PREC), precipitación de niebla (MIST), temperatura (TEMP), altitud (ELEV) y estructura del bosque (STRUCT) considerando diferentes sustratos (saxícolas, terrestres y epífitos). Los valores en negrita indican una correlación significativa. Los diferentes tonos de gris indican:  $p < 0,05$  (gris claro);  $p < 0,001$  (gris medio);  $p < 0,0001$  (gris oscuro).

**Table 2.** Pearson correlation for total species richness (liverworts and mosses) with abiotic variables: time since fire (TSF), precipitation (PREC), mist precipitation (MIST), temperature (TEMP), altitude (ELEV) and forest structure (STRUCT) considering different substrates (saxicolous, terrestrial and epiphytes). Values in bold indicate a significant correlation. The different shades of gray indicate:  $p < 0.05$  (light gray);  $p < 0.001$  (medium gray);  $p < 0.0001$  (dark gray).

## Diversidad y abundancia de coleópteros

Se analizaron comparativamente las parcelas quemadas frente a sus respectivos controles, para así poder averiguar si el fuego es un parámetro condicionante de la presencia de unas especies u otras, o si en caso contrario no supone una limitación ecológica para estos organismos. Se analizaron un total de 6429 ejemplares, clasificados en 119 especies pertenecientes a 87 géneros e incluidos en 30 familias. La mayoría de los ejemplares se pudieron identificar a nivel de especie, restando otros que quedaron a nivel de género o incluso de subfamilia, pero a los que se les asignó una morfoespecie para la realización de los análisis.

En la Figura 6 se resumen los valores de riqueza de especies y abundancia total, comparando entre las parcelas sujetas a los incendios, y sus parcelas de control, y los números de especies compartidas entre las pares de parcelas. Los valores del índice de alteración (IA) variaron entre las cuatro comparaciones entre las parcelas quemadas y sus parcelas de control, siendo en orden temporal 33% (El Cedro), 112% (Tajaqué), 35% (Risquillos de Corgo) y 67% (Las Gallos). Se podría esperar un incremento en los valores de IA desde el incendio más antigua hasta el más reciente, en el caso que los bosques vuelvan a ser recolonizados por su fauna invertebrada en relación con una recuperación temporal de la vegetación. Con una estricta interpretación de los da-



**Figura 6.** La riqueza (a) y abundancia (b) de especies de coleópteros en parcelas de control (verde) y de incendio (naranja) y las especies compartida (azul) o exclusivas a las dos parcelas (c). En los gráficos C(a) y D(a) el eje y no empieza a cero.

**Figure 6.** The richness (a) and abundance (b) of coleopteran species in control (green) and burnt (orange) plots and the species shared (blue) or exclusive to the two plots (c). In graphs C (a) and D (a) the y-axis does not start at zero.

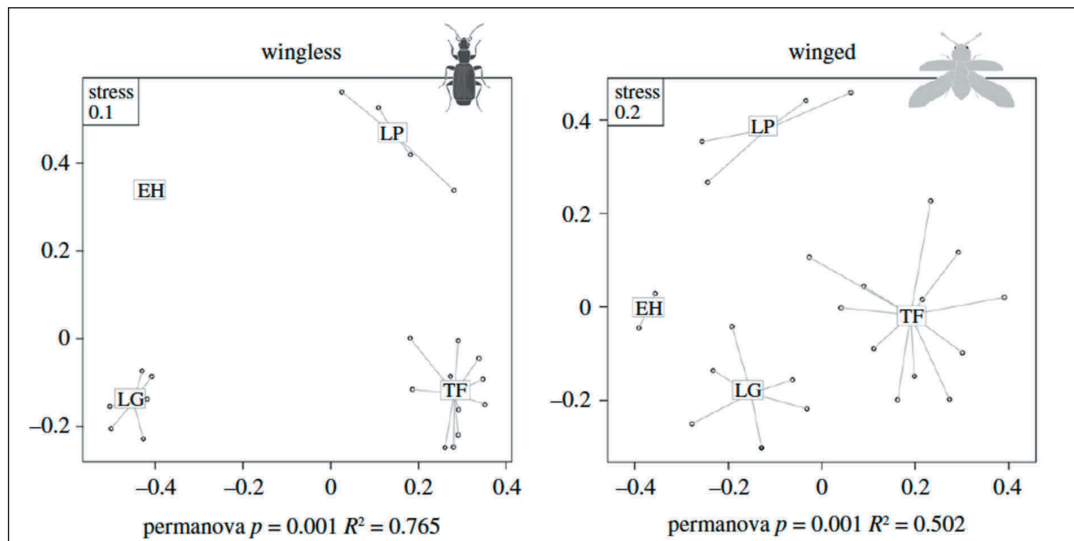
tos, se tendría que invocar factores específicas en cada parcela que podrían tener mayor importancia que los incendios en la estructuración de las comunidades de los coleópteros. En este sentido es importante destacar factores importantes que podrían haber influido los resultados. En primer lugar, a pesar de definir las parcelas de control como representativas de las parcelas antes de sus respectivos incendios, pueden variar con respecto a factores ambientales, y las variaciones pueden tener mayor consecuencia dependiendo del grupo taxonómico o la especie. Además, las condiciones ambientales entre parcelas pueden variar, siendo incompatibles con respecto a las tolerancias ambientales de unas especies. El conjunto de estos factores puede provocar distribuciones fragmentadas en cuando a las tolerancias ambientales/ecológicas las capacidades de dispersión de las especies. Datos recién publicados de los coleópteros de los bosques de laurisilva de Anaga (SALCES-CASTELLANO *et al.* 2020) claramente demuestran el fenómeno, dando lugar a diferencias significativas en la composición de las comunidades de coleópteros. Unos análisis de *distance decay* y de *non-metric multidimensional scaling* (NMDS) realizado a través de los datos de las siete parcelas de 50m x 50m (ver abajo) confirma que los coleópteros tienen distribuciones fragmentadas y que las especies con menor capacidad de dispersarse se encuentran más afectadas. Teniendo estos resultados en cuenta, se propone que las variaciones entre los valores de IA pueden reflejar no solamente una influencia de los incendios, per también (i) diferencias en el estado de equilibrio pre-incendio da cada parcela, y (ii) variaciones geográficas en las probabilidades de recolonización post-incendio de cada especie.

### **Análisis de la conectividad genética dentro de especies de coleóptera y los patrones locales**

Dentro de las siete parcelas de 50m x 50m e recolectaron un total de 16.759 individuos adultos de coleóptero. Se seleccionaron un total de 1.648 individuos para la secuenciación del mtDNA, de los cuales 1.553 dieron secuencias de buena calidad (una tasa de éxito de secuenciación del 94%), lo que resultó en el establecimiento de 121 probables especies biológicas según los cri-

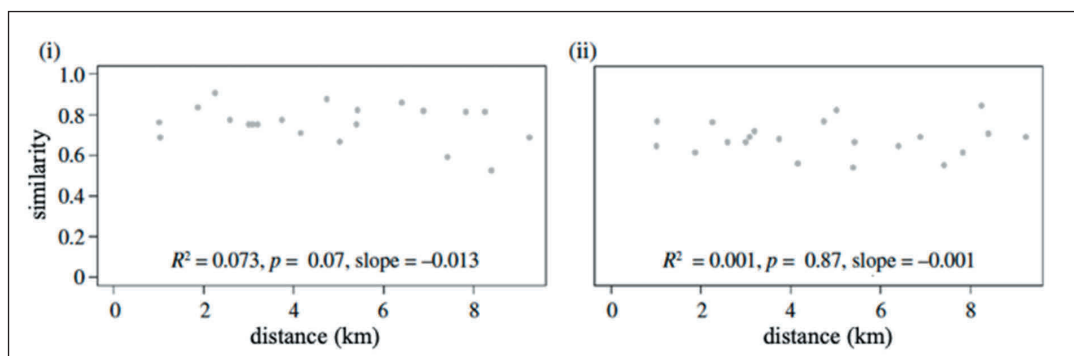
terios de SALCES-CASTELLANO *et al.* (2020). Tanto GST como NST fueron más altos para los linajes sin alas en comparación con los linajes alados, con diferencias significativas para NST entre los linajes alados y sin alas. Una proporción significativamente mayor de linajes sin alas estaban estructurados filogeográficamente (GST y NST significativamente más altos que cero), en comparación con los linajes alados. El *turnover* ( $\beta_{sim}$ ) fue el componente más importante de la diversidad beta total ( $\beta_{sor}$ ), y los linajes sin alas tendieron a mostrar una menor *turnover* entre los sitios de muestreo (Figura 7). Aunque es un componente menor de variación, el anidamiento ( $\beta_{sne}$ ) fue mayor para los linajes sin alas. No se ha encontrado evidencia de deterioro de la distancia para conjuntos alados o sin alas (Figura 8).

El conjunto de los resultados muestra que hay un importante componente de limitaciones de dispersión afecta las especies de coleópteros que habitan los bosques de laurisilva de La Gomera. Mientras que las especies no aladas muestran un mayor efecto, con más estructuración filogeográfica comparado con las especies aladas, se ve un número apreciable de especies aladas con una estructuración filogeográfica también. No se puede decir que los incendios no tienen consecuencias relevantes para la fauna invertebrada, pero debido a que las especies pueden tener distribuciones naturalmente fragmentadas como consecuencias de sus tolerancias ambientales y capacidades de dispersión, resulta complicada distinguir la relevancia entre los distintos factores. No obstante, las especies de distribución fragmentada típicamente son más vulnerables a los efectos de las perturbaciones que aquellas que tienen distribuciones continuas. Probablemente, si el área incendiada hubiera sido mayor los resultados mostrarían mayor concordancia con los obtenidos con el análisis de la flora vascular y briofítica. El incendio forestal más reciente (2012) presenta evidencia de un desequilibrio entre la riqueza y la abundancia en el área afectada por el incendio forestal, que tiene una abundancia de especies muy deprimida en relación con la riqueza de especies. Esta respuesta a corto plazo podría traducirse en extinciones locales de especies a largo plazo, pero esto dependerá, como se indicó anteriormente, del tamaño del área incendiada y de la rapidez con que las condiciones locales del



**Figura 7.** Ordenaciones NMDS de comunidades alados y no-alados según el componente de *turnover* (disimilitud de Simpson,  $\beta_{sim}$ ) de la diversidad beta en todos los sitios de muestreo. Para el contexto comparativo también se incluyen datos de las islas de Tenerife (TF), La Palma (LP) y El Hierro (EH). Se proporcionan  $R^2$  y la significancia (P) de los ANOVA permutacionales (permanova) sobre las matrices de disimilitud de la comunidad.

**Figure 7.** NMDS ordinations of both wingless and winged assemblages according to the turnover component (Simpson dissimilarity,  $\beta_{sim}$ ) of beta diversity across all sampling sites. For comparative context also included are data from the islands of Tenerife (TF), La Palma (LP) and El Hierro (EH).  $R^2$  and significance (P) from the permutational ANOVAs (permanova) over the community dissimilarity matrices are provided.



**Figure 8.** Decaimiento de la distancia de similitudes (índice de Simpson,  $\beta_{sim}$ ) de ensamblajes sin alas (i) y aladas (ii). Se proporcionan pseudo- $R^2$ , significancia (P) y pendiente.

**Figure 8.** Distance decay of wingless (i) and winged (ii) assemblage similarities (Simpson index,  $\beta_{sim}$ ). Pseudo- $R^2$ , significance (P) and slope are provided.

microclima regresen a los niveles anteriores al incendio. Debido a que el incendio de 2012 afectó una gran área de fayal-brezal, se puede suponer

mayores consecuencias negativas para la fauna artrópodos en las áreas quemadas más lejanas a áreas conservadas.



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEKSANDROV, N. & MOLLE, E. 2014. Vertical structure assessment of spruce alpine forests in the Rhodope Mountains. *Forestry Ideas* 20: 219–232.
- BAGCHI, R., GALLERY, R. E., GRIPENBERG, S., GURR, S. J., NARAYAN, L., ADDIS, C. E., FRECKLETON, R. P. & LEWIS, O. T. 2014. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature* 506: 85–88.
- BASELGA, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134–143.
- BASELGA, A. & ORME, C. D. L. 2012. Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 808–812.
- CARY, G. J. 2002. Importance of a changing climate for fire regimes in Australia. En: R. A. Bradstock, J. E. Williams & A. M. Gill (eds.) *Flammable Australia: The Fire Regimes and Biodiversity of a Continent*. pp. 26–46. Cambridge University Press, Cambridge.
- CUCHTA, P., MIKLISOVA, D. & KOVAC, L. 2012. Changes within collembolan communities in windthrown European montane spruce forests 2 years after disturbance by fire. *Annals of Forest Science* 69: 81–92.
- DE CÁCERES, M. & LEGENDRE, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90: 3566–3574.
- EMERSON, B. C. 2002. Evolution on oceanic islands: molecular phylogenetic approaches to understanding pattern and process. *Molecular Ecology* 11: 951–966.
- EMERSON, B. C., CASQUET, J., LÓPEZ, H., CARDOSO, P., BORGES, P. A. V., MOLLARET, N., OROMÍ, P., STRASBERG, D. & THEBAUD, C. 2017. A combined field survey and molecular identification protocol for comparing forest arthropod biodiversity across spatial scales. *Molecular Ecology Resources* 17: 694–707.
- EMERSON, B. C., FORGIE, S., GOODACRE, S. L. & OROMÍ, P. 2006. Testing phylogeographic predictions on an active volcanic island: *Brachyderes rugatus* (Coleoptera: Curculionidae) on La Palma (Canary Islands). *Molecular Ecology* 15: 449–458.
- EMERSON, B. C. & GILLESPIE, R. G. 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 619–630.
- EMERSON, B. C. & OROMÍ, P. 2005. Diversification of the forest beetle genus *Tarphius* on the Canary Islands, and the evolutionary origins of island endemics. *Evolution* 59: 586–598.
- EMERSON, B. C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M. 1999. MtDNA phylogeography and recent intra-island diversification of Canary Island *Calathus* beetles (Carabidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13: 149–158.
- EMERSON, B. C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M. 2000. Interpreting colonisation of the *Calathus* (Coleoptera: Carabidae) on the Canary Islands and Madeira through the application of the parametric bootstrap. *Evolution* 267: 2199–2205.
- EMERSON, B. C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M. 2000c. Tracking colonisation and diversification of insect lineages on islands: MtDNA phylogeography of *Tarphius canariensis* (Coleoptera: Colydiidae) on the Canary Islands. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 2199–2205.
- GILLETTE, N. E., VETTER, R. S., MORI S. R., RUDOLPH, C. R. & WELTY, D. R. 2008. Response of ground-dwelling spider assemblages to prescribed fire following stand structure manipulation in the southern Cascade Range. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 38 :969–980.
- GÓMEZ-RODRÍGUEZ, C. & BASELGA, A. 2018. Variation among European beetle taxa in patterns of distance decay of similarity suggests a major role of dispersal limitation processes. *Ecography* 41: 1825–1834.
- GONGALSKY, K. B. & PERSSON, T. 2013. Recovery of soil macrofauna after wildfires in boreal forests. *Soil Biology & Biochemistry* 57: 182–191.
- GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M., LOSADA-LIMA, A. & PATIÑO-LLORENTE, J. 2004. Forest floor bryophytes of laurel forest in Gomera (Canary Islands): Life strategies and influence of the tree species. *Lindbergia* 29: 5–16.
- GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M., LOSADA-LIMA, A., PATIÑO-LLORENTE, J. & LEAL-PÉREZ, J. 2008. Briofitos. En: E. Beltrán Tejera (ed). *Hongos, líquenes y briofitos del Parque Nacional de Garajonay*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Serie Técnica. pp. 565–786. Madrid.
- HARDY, O. J. & VEKEMANS. 2002. Spagedi: a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes* 2: 618–620.
- HUGHES, L. 2003. Climate change and Australia: trends, projections and impacts. *Austral Ecology* 28: 423–443.
- JUAN, C., EMERSON, B. C., OROMÍ, P. & HEWITT, G. M. 2000. Colonization and diversification: towards a phylogeographic synthesis for the Canary Islands. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 104–109.
- LLORET, F. & GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2011. Altitudinal distribution patterns of bryophytes in the Canary Islands and vulnerability to climate change. *Flora* 206: 769–781.

- MORETTI, M., DUELLI, P. & OBRIST, M. K. 2006. Biodiversity and resilience of arthropod communities after fire disturbance in temperate forests. *Oecologia* 149: 312-327.
- MORLON, H., CHUYONG, G., CONDIT, R., HUBBELL, S., KENFACK, D., THOMAS, D., VALENCIA, R., GREEN, J. L. 2008. A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters* 11: 904-917.
- McKENZIE, D., GEDALOF, Z., PETERSON, D. L. & MOTE, P. 2004. Climatic change, wildfire, and conservation. *Conservation Biology* 18: 890-902.
- OKSANEN, J. *et al.* 2019. Vegan: community ecology package. R package version 2.5-6. See <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- PATIÑO, J. & GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2011. Exploring the effect of host tree identity on epiphyte bryophyte communities in different Canarian subtropical cloud forests. *Plant Ecology* 212: 433-449.
- PATIÑO, J., GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2009. Epiphytic bryophytes in Canarian subtropical montane cloud forests: the importance of the time since disturbance and host identity. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 48-63.
- PATIÑO, J., HYLANDER, K., GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2010a. Effect of forest clear-cutting on subtropical bryophyte communities in waterfalls, on dripping walls, and along streams. *Ecological Applications*. 20: 1648-16.
- PATIÑO, J., WERNER, O. & GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. 2010b. Impact of forest disturbance on the late-successional moss *Isoetium myosuroides*: local-scale variations of genetic diversity and population structure. *Journal of Bryology* 32: 220-231.
- PONS, O. & PETIT, R. J. 1996. Measuring and testing genetic differentiation with ordered versus unordered alleles. *Genetics* 144: 1237-1245.
- RADEA, C. & ARIANOUTSOU, M. 2012. Soil arthropod communities and population dynamics following wildfires in pine forests of the Mediterranean Basin: a review. *Israel Journal of Ecology & Evolution* 58: 137-149.
- SALCES-CASTELLANO, A., PATIÑO, J., ALVAREZ, N., ANDÚJAR, C., ARRIBAS, P., BRAOJOS RUIZ, F. J., DEL ARCO AGUILAR, M.-J., GARCÍA-OLIVARES, V., KARGER, D., LÓPEZ, H., MANOLOPOULOU, I., OROMÍ, P., PÉREZ-DELGADO A. J., W. E. PETERMAN, W. E., RIJSDIJK, K. F. & B. C. EMERSON. 2020. Climate drives community-wide divergence within species over a limited spatial scale: Evidence from an oceanic island. *Ecology Letters* 23:305-315.
- TIMMERMAMNS, M. J. T. N., DODSWORTH, S., CULVERWELL, C. L., BOCAK, L., AHRENS, D., LITTLEWOOD, D. T. J., PONS, J. & VOGLER A. P. 2010. Why barcode? High-throughput multiplex sequencing of mitochondrial genomes for molecular systematics. *Nucleic Acids Research* 38: 1-14.
- VANDERPOORTEN, A., LAENEN, B., RUMSEY, F. J., GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M., GABRIEL, R. & CARINE, M. 2010. Dispersal, diversity and evolution of the Macaronesian cryptogamic floras. En: D. Bramwell & J. Caujapé-Castells (eds.) *The Biology of Islands Floras*. Cambridge University Press, Cambridge.
- VILLADAS, P. J., DÍAZ-DÍAZ, S., RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ, A., DEL ARCO-AGUILAR, M., FERNÁNDEZ-GONZÁLEZ, A. J., PÉREZ-YÉPEZ, J., ARBELO C., GONZÁLEZ-MANCEBO J. M., FERNÁNDEZ-LOPEZ, M. & LEÓN-BARRIOS, M. 2019. The Soil Microbiome of the Laurel Forest in Garajonay National Park (La Gomera, Canary Islands): Comparing Unburned and Burned Habitats after a Wildfire. *Forests* 10: 1051.
- WESTERLING A. L., HIDALGO, H. G., CAYAN, D. R. & SWETNAM, T. W. 2006. Warming and earlier spring increase western U.S. forest wildfire activity. *Science* 313: 940-943.
- WHITTAKER, R. J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. 2007. *Island biogeography ecology, evolution and conservation*. 2nd Edición. Oxford University Press.
- UNDERWOOD, E. C. & QUINN, J. F. 2010. Response of ants and spiders to prescribed fire in oak woodlands of California. *Journal of Insect Conservation* 14: 359-366.
- UYS, C., HAMER, M. & SLOWTOW, R. 2009. Turnover in flightless invertebrate species composition over different spatial scales in Afrotemperate forest in the Drakensberg, South Africa. *African Journal of Ecology* 47: 341-351.